



## Els macroinvertebrats aquàtics dels ecosistemes fluvials

Núria Bonada

Grup de Recerca F.E.M. (Freshwater Ecology and Management),  
Departament d'Ecologia, Universitat de Barcelona

**AQUATIC MACROINVERTEBRATES.** – Despite covering only 0.8% of the Earth's surface, freshwater biodiversity accounts for 9.5% of all described species. Aquatic macroinvertebrates, and in particular aquatic insects, are one of the most diverse faunal groups of fluvial ecosystems. Macroinvertebrates are benthic invertebrates measuring more than 0.25 mm in size with a wide variety of biological and ecological traits, including different feeding types. Therefore, they constitute key elements of ecosystem functioning and provide significant ecosystem services. Among the taxonomic groups, there are representatives from Porifera, Cnidaria, Platyhelminthes, Mollusca, Annelida, Arachnida, Crustacea, and more than seven different orders of Insecta. A mixture of historical and ecological factors acting at different scales controls the diversity patterns of aquatic macroinvertebrates. However, dispersal characteristics and landscape dispersal limitations are also important. These organisms have been widely used as indicators of global change. In particular, many different biological indexes based on macroinvertebrates are being applied in different countries around the world to assess water quality. In addition, they are also good surrogates of climate change given their strong relationship with hydrological conditions, the dependency of their life cycles on temperature, and the high number of endemic and cold-stenothermic species. Forecasts of aquatic macroinvertebrate diversity and distribution are not very promising. Their most suitable habitats will be largely reduced in the near future and many species have a high risk of becoming extinct, which makes the implementation of conservation and management measures imperative.

### Introducció

Vivim en un món divers. Les estimacions globals de biodiversitat són molt disperses i varien entre els 5 i els 100 milions d'espècies, de les quals només en coneixem 1,9 milions (Chapman, 2009). Una part molt important d'aquesta biodiversitat la trobem en els ecosistemes d'aigua dolça que, malgrat que només representen un 0,8% de la superfície del Planeta, contenen un 9,5% de tota la biodiversitat descrita. No obstant això, gran part d'aquesta biodiversitat d'aigua dolça està amenaçada per nombrosos impactes, com contaminació, sobreexplotació, modificacions hidromorfològiques o espècies invasores (Dudgeon *et al.*, 2006). De fet, l'índex del Planeta Viu, un indicador que ens mostra l'estat de la biodiversitat global segons les tendències temporals de les poblacions de les espècies de vertebrats, ens diu que des de l'any 1970 les poblacions de les espècies terrestres han davallat un 25% mentre que les d'aigua dolça ho han fet un 55% (Loh *et al.*, 2005). Així, per exemple, algunes espècies de vertebrats d'aigua dolça s'han extingit recentment, com el gripau daurat de Costa Rica (*Incilius periglenes*),

oficialment considerat extingit des de 1989 per la UICN (Unió Internacional per la Conservació de la Natura), o el dofí del lang-tsé (*Lipotes vexillifer*), desaparegut des del 2008. No obstant això, la majoria d'espècies desaparegudes des del 1970 són espècies menys emblemàtiques, com ara nombrosos peixos de la família dels salmònids (*Coregonus bezola*, *Salmo schiefermuelleri* o *Salvelinus neocomensis*, entre altres).

De totes les 5.872 espècies europees analitzades per la UICN (fauna i flora aquàtica i terrestre), 1.465 es consideren en perill d'extinció, sent la major part d'elles aquàtiques. Així, per exemple, el 59% dels mol·luscs analitzats estan en perill, el 40% dels peixos, el 23% dels amfibis, el 16% de les libèl·lules i espiadimonis i el 8% de les plantes aquàtiques (UICN, 2011). Tot i així, molts grups d'invertebrats o d'organismes inferiors no han estat encara analitzats, i molts altres encara estan per descobrir. Tenint en compte que en algunes regions del món, com ara al sud d'Europa, encara s'estan descobrint espècies noves d'aquests organismes, existeix un risc elevat que moltes d'aquestes espècies passin de ser desconegudes a extingir-se completament.

De tots els ecosistemes d'aigua dolça del planeta, els fluvials són els més extensos, ocupant una longitud de més de 350.000 km. Contenen la major part de la biodiversitat d'aigua dolça, malgrat que moltes espècies són exclusives d'altres ambients, com ara llacs, aiguamolls o aigües subterrànies. El paper de la biodiversitat en els ecosistemes fluvials és clau per al seu funcionament, així com per proveir nombrosos serveis dels quals se'n beneficia l'espècie humana (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Així, doncs, la biodiversitat fluvial proporciona aliment, oci i, a més a més, contribueix a la depuració de l'aigua i al reciclatge de nutrients (vegeu la revisió per a cèl·luls de Green i Elmgberg, 2014).

La biodiversitat faunística dels ecosistemes fluvials inclou exemplars de tots els regnes d'organismes vius i la majoria d'ordres (Baliant *et al.*, 2008). El grup dels invertebrats (i possiblement el dels bacteris, molt menys estudiat) és el més divers, i un dels més desconeguts. Així mateix, els invertebrats són els animals més diversos de tots els existents en el nostre planeta, i representa el 97% de totes les espècies (May, 1988). Malgrat que no es tracta d'un grup taxonòmic pròpiament dit, sí que inclou tot el que no serien vertebrats del regne dels animals, des de les esponges més primitives als coleòpters o dípters més evolucionats.

### Què són els macroinvertebrats?

Els macroinvertebrats són invertebrats de mida prou gran com per observar-se a ull nu. Alguns poden arribar a tenir mides relativament grans, com els crancs de riu, però la majoria són petits. En general es consideren macroinvertebrats tots aquells invertebrats amb una mida igual o superior a 0,25 mm. Pel que fa als macroinvertebrats aquàtics, trobem espècies de diferents grups taxonòmics, com ara oligoquets, sangoneres, mol·luscs, crustacis, aràcnids, i nombrosos ordres d'insectes. Molts d'ells romanen al medi aquàtic durant tot el cicle vital, mentre que d'altres combinen una fase aquàtica (normalment larvària) i una terrestre (normalment adulta). Els trobem presents en tots els ecosistemes d'aigua dolça: rius, rieres, llacs, llacunes, aiguamolls o aigües subterrànies, tot i que on són més abundants és en els ecosistemes fluvials. Es tracta d'organismes principalment d'hàbitats bentònics (només algunes famílies de dípters són planctòniques), i és en els rius i rieres on trobem més disponibilitat d'aquest hàbitat. La majoria de macroinvertebrats tenen l'origen evolutiu en el medi marí (per exemple els crustacis) o el terrestre (per exemple els insectes).

Tots aquests macroinvertebrats tenen trets biològics molt variats i adaptats a les diferents condicions ambientals dels ecosistemes fluvials, caracteritzats per una seqüència de ràpids i tolls que configuren ambients molts heterogenis. Així, els macroinvertebrats que trobem típicament en

les zones reòfiles, presenten adaptacions que eviten que siguin arrossegats pel corrent, com ara ventoses per adherir-se a les pedres, o una gran capacitat de mobilització per trobar refugi en cas d'avinguda. Una gran majoria són brostejadors i s'alimenten de les comunitats de biofilm (algues, fongs i bacteris) que creixen damunt les pedres, però també en trobem de recol·lectors de material fi dipositat, filtradors o depredadors. En canvi, molts dels macroinvertebrats que trobem a les zones lenítiques tenen formes dissenyades per nedar o per enterrar-se dins la sorra. La major part són recol·lectors de material fi dipositat, trituradors de fullaraca o depredadors.

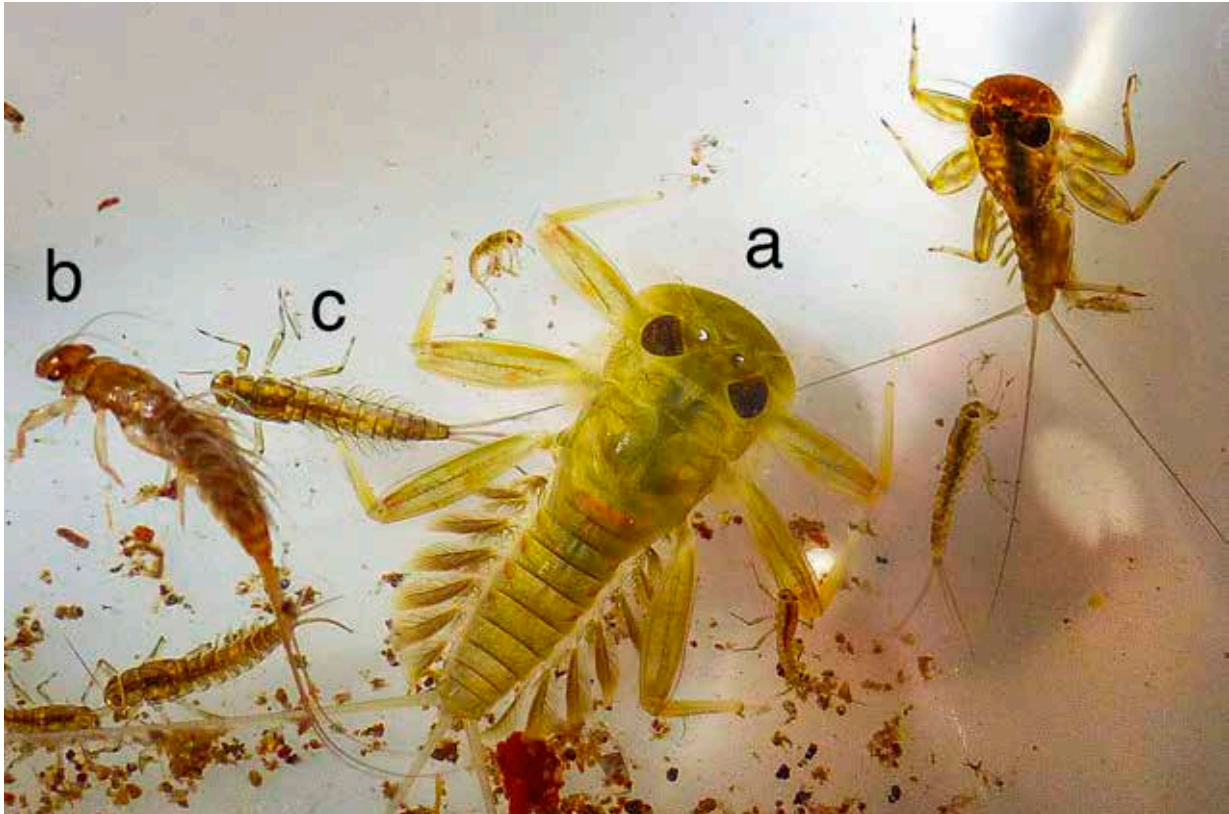
Aquesta gran varietat de trets biològics, fa que els macroinvertebrats siguin claus per al funcionament dels ecosistemes fluvials. Participen activament en el processat de la matèria orgànica que transporta l'aigua i que s'acumula al llit del riu (material fi o groller en forma de fullaraca), alhora que són la font principal d'aliment de la majoria de peixos, amfibis i ocells lligats al medi aquàtic.

### Els insectes aquàtics

La major part dels macroinvertebrats que trobem en els nostres rius són insectes, dels quals n'hi ha representats set ordres majoritaris i quatre de minoritaris.

Els efemeròpters (ordre Ephemeroptera) són un grup amb més de 3.000 espècies en el món (Barber-James *et al.*, 2008), de les quals 278 les trobem als rius de la conca mediterrània (Tierno de Figueroa *et al.*, 2013). Es tracta d'un grup d'insectes hemimetàbol (no passa per una fase de pupa), amb una fase larvària aquàtica i una alada terrestre. La fase larvària (anomenada nimfa) passa per diferents estadis i roman a l'aigua des de diversos mesos fins a un any, segons les espècies i la temperatura ambiental (fig. 1). La fase alada és molt curta (d'aquí el nom: *ephe-mero + ptera* = efímer + ala) i, en general, dura poques hores, no s'alimenta i només es prepara per a la reproducció. Durant aquest temps, l'insecte alat emergeix com a subimago, fase immadura, que després mudarà a imago, fase reproductora. Atesa la curta vida dels adults, les emergències acostumen a estar sincronitzades i la partenogènesi és freqüent en moltes espècies. La palometa (*Ephoron virgo*) és una espècie d'efemeròpter molt comú en els grans rius europeus, com a l'Ebre, on al final dels 80 presentava una densitat de fins a 300 ind. m<sup>-2</sup> (Ibàñez *et al.*, 1991). Les poblacions d'aquesta espècie, però, són molt sensibles a canvis hidrogeomorfològics i de qualitat de l'aigua. A Alemanya, per exemple, l'augment de contaminació dels rius i la seva canalització durant la segona meitat del segle XX en va fer reduir notablement les poblacions (Haybach *et al.*, 2003).

Els odonats (ordre Odonata), que inclouen les libèl·lules i els espiadimonis, són un dels grups



**Figura 1.** Nimfes d'efemeròpters (ordre Ephemeroptera) de tres famílies diferents amb diferents morfologies: Heptageniidae (a), Leptophlebiidae (b) i Baetidae (c). La forma aplanada dels Heptageniidae és una adaptació als hàbitats reòfils (Fotografia: Núria Bonada).

d'insectes aquàtics més conegut, amb 5.680 espècies en el món (Kalkman *et al.*, 2008), 155 de les quals es troben a la conca mediterrània (Tierno de Figueroa *et al.*, 2013). Juntament amb els Efemeròpters, és el grup d'insectes més antics del Planeta. A diferència d'aquests, no presenten un fase alada de subimago. Les larves són aquàtiques i, en general, estan associades a hàbitats lenítics. Són grans depredadores, i capturen les preses amb una mandíbula retràctil (el nom d'odonats prové del grec *odous*, que significa dents). La fase larvària passa per diferents estadis fins que al cap d'un, dos o tres anys, surt de l'aigua per emer-

geix en forma d'adult alat. Aquest adult, però, necessita un temps de maduració que permeti el desenvolupament correcte dels òrgans reproductors, procés que pot durar fins a tres hores, o fins que sigui capaç de volar lliurement i començar a alimentar-se (fig. 2). De fet, els adults són uns caçadors excel·lents, amb un sistema visual molt sofisticat que els permet un ampli camp de visió. A més a més, són grans voladors, i, afavorits per determinades condicions ambientals, poden arribar a fer migracions d'importantes quantitats de quilòmetres (uns 58 km en algunes espècies, segons Wikelski *et al.*, 2006). Tant és així, que en



**Figura 2.** Emergència de la libèl·lula *Macromia splendens* (Fotografies: Tony Herrera).



**Figura 3.** Exemplar de *Trithemis annulata* fotografiat a Villeneuve de la Raho (França), espècie d'origen nord africà que fou vista per primera vegada a la península Ibèrica l'any 1980. Des d'aleshores les poblacions s'han anat desplaçant cap al nord, competint amb espècies autòctones (Fotografia: Núria Bonada).

els últims anys, l'augment de la temperatura i una elevada freqüència de vents subsaharians, podria explicar perquè algunes espècies de distribució africana han començat a capturar-se a Europa. *Trithemis annulata*, per exemple, es va citar per primera vegada a la península Ibèrica el 1980 (Ferrer-Romero, 1980) i ja hi ha poblacions ben establertes al sud-est de França (fig. 3). Una altra

espècie africana, *Trithemis kirbyi*, va ser capturada a la Península el 2008 i va ser visualitzada a Catalunya el 2012 (Herrera-Grao *et al.*, 2012).

Els plecòpters (ordre Plecoptera) són un grup d'insectes aquàtics també hemimetàbols que tenen unes 3.500 espècies al món (Fochetti i Tierno de Figueroa, 2008), 340 de les quals es troben a la conca mediterrània (Tierno de Figueroa *et al.*, 2013). Es tracta d'un grup característic d'ecosistemes fluvials ben oxigenats, d'aigües fredes i netes. La fase larvària (també anomenada nimfa) és aquàtica i morfològicament molt semblant a l'adult. Passa per diferents estadis i, normalment, roman com a nimfa gairebé un any. Moltes espècies passen l'hivern en forma de diàpauza com a nimfa o ous. Els adults són terrestres i tenen les quatre ales disposades dorsalment sobre el cos (el nom de plecòpters ve de *pleco* + *ptera* = plegada + ala). Algunes espècies són braquípteres (tenen les ales molt curtes) o totalment àpteres (sense ales), el que dóna pistes del fet que es tracta d'un grup amb una capacitat de dispersió molt reduïda. En alguns casos s'han observat espècies àpteres amb adults totalment aquàtics i altres amb nimfes d'hàbits terrestres (Lancaster i Downes, 2013).

Els tricòpters (ordre Trichoptera) són un grup d'insectes aquàtics holometàbols (passen per una fase de pupa) molt divers, amb més de 12.600 espècies al món (de Moor i Ivanov, 2008), 926 de les quals es troben a la conca mediterrània (Tierno de Figueroa *et al.*, 2013). La fase larvària és aquàtica, malgrat que alguns gèneres tenen larves terrestres



**Figura 4.** Larves de tricòpters (ordre Trichoptera) de dues famílies diferents: Limnephilidae a l'esquerra i Hydropsychidae a la dreta. Les larves de Limnephilidae construeixen estotjos de materials molt variats mentre que les d'Hydropsychidae no construeixen estotjos veritables, però sí que fan agrupacions de pedres per poder-hi teixir una xarxa de filtració (Fotografia: Núria Bonada).

d'ambients molt humits i, fins i tot, hi ha alguna família que habita ambients marins. Algunes espècies, amb una seda que produeixen les seves glàndules salivals, construeixen estotjos enganxant diferents partícules (fig. 4). Aquestes partícules poden ser molt variades, des de material mineral de diferent tipus, fins a detritus orgànic, o material viu (com ara cargolines o algues). Altres espècies no construeixen estotjos però sí que teixeixen xarxes per capturar aliment, mentre que n'hi ha que són de vida més lliure i no produeixen seda fins al moment de la pupació (fig. 4). En ser organismes holometàbols, els tricòpters, abans d'emergir com a adults, passen per una fase de pupa. Es tracta d'una fase de quiescència, on l'organisme realitza la metamorfosi completa i és, per tant, molt vulnerable, fet que ocasiona que les larves d'algunes espècies s'agreguin durant la pupació. De la pupa n'emergeix l'adult alat, semblant a una papallona nocturna. Les ales estan recobertes de pèls (d'aquí el nom de *tricho* + *ptera* = pèl + ala) que faciliten la posta d'ous en les espècies que es capbussen dins l'aigua. En general, els adults no s'alimenten, però molts d'ells poden succionar nèctar i líquids. La fase adulta sol durar des de diverses setmanes a pocs mesos. Els adults d'algunes espècies de rius temporals, com per exemple el *Mesophylax aspersus*, passen l'estiu en diapausa, refugiats en coves, fins que canvis en la circulació de l'aire dins la cova, produïdes per inversions tèrmiques, informen de l'arribada de la tardor i, per tant, del moment de la posta (Salavert *et al.*, 2008).

Els hemípters (ordre Hemiptera) són uns insectes que tenen nombrosos representants terrestres. Les espècies aquàtiques i semiaquàtiques les trobem dins del subordre dels heteròpters. En total trobem 4.430 espècies relacionades amb el medi aquàtic (Polhemus i Polhemus, 2008), algunes d'elles són endèmiques de la conca mediterrània, però la manca d'estudis fa difícil determinar-ne el número concret (Tierno de Figueroa *et al.*, 2013). Es tracta d'un grup hemimetàbol que inclou, entre altres, els tan coneguts sabaters i els escorpins d'aigua. La fase larvària (també anomenada juvenil) i l'adulta són aquàtiques o semiaquàtiques, dependent del grup. La fase adulta és alada, i el parell d'ales anteriors és mig esclerotitzat, mig membranós (d'aquí el nom d'*hemi* + *ptera* = mitja + ala). Alguns grups habiten la superfície de l'aigua, mentre que altres es disposen just sota la seva pel·lícula. També n'hi ha de nedadors o de bentònics (fig. 5). Algunes espècies poden ser molt grans, com ara les del gènere *Lethocerus*, que es trobem al continent americà, i que poden arribar fins a 12 cm.

És ben sabut que els coleòpters (ordre Coleoptera) són el grup d'insectes més divers del Planeta. Pel que fa als representants aquàtics, al món hi ha descrites unes 18.000 espècies (Jäch i Balke, 2008), però les estimacions fetes per la conca mediterrània són difícils, atès les nombroses espècies que encara manquen per descriure i l'elevat endemisme (Tierno *et Figueroa et al.*, 2013). Es tracta d'un grup d'insectes holometàbols amb fase larvària, de



**Figura 5.** Adult d'hemípter (ordre Hemiptera) de la família dels Veliidae. Tant les larves com els adults d'aquesta família es desplacen per la superfície de l'aigua depredant altres invertebrats que cauen a la superfície de l'aigua. La presència d'unes petites bosses d'aire a l'extrem de les extremitats, la lleugeresa del seu cos i les potes llargues desafien la tensió superficial i en faciliten la flotació (Fotografia: Tony Herrera).

pupa i d'adult. Alguns tàxons tenen les larves i els adults aquàtics, mentre que en d'altres només la larva o només l'adult ho són. Hi ha molt poca informació sobre la fase de pupa, però en la major part de casos la pupació es dona sota terra en els marges dels rius. Els adults, com tots els coleòpters, tenen les ales anteriors fortament esclerotitzades (d'aquí el nom de *coleo* + *ptera* = veïna + ala) malgrat que no totes les espècies són grans voladores. Moltes de les que habiten en els ambients més reòfils tenen molt poca mobilitat i, fins i tot, respiren oxigen de l'aigua, a diferència de les espècies que trobem en ambients més lenítics, que encapsulen bombolles d'aire per respirar.

Els dípters (ordre Diptera) són un altre grup d'insectes amb nombrosos representants terrestres. Pel que fa als aquàtics, se'n coneixen moltes espècies, sent els de la família dels Limoniidae els més diversos, amb 10.430 espècies vàlides (de Jong *et al.*, 2008). Les estimes per a la conca mediterrània són difícils de fer, atesa la complexitat taxonòmica del grup, malgrat que algunes famílies es coneixen més que d'altres (Tierno de Figueroa *et al.*, 2013). Els dípters aquàtics són un grup d'insectes holometàbols de larves aquàtiques, pupes generalment també aquàtiques i adults terrestres. Les larves no presenten potes articulades sinó que, en el millor dels casos, tenen pseudòpodes per facilitar el desplaçament. La majoria són bentòniques però algunes són planctòniques (família Chaoboridae) o viuen suspeses sota la làmina d'aigua (família Culicidae). Alguns tàxons són exclusius dels hàbitats reòfils, mentre que altres només els trobem en els lenítics. La fase adulta és alada i terrestre, amb dos parells d'ales, unes ben conspicues i unes altres molt reduïdes, anomenades balancins (d'aquí el nom de *di* + *ptera* = dues + ala). Atesa la seva reduïda mida i el poc pes, tenen una elevada capacitat de dispersió pel vent, el que fa que moltes espècies tinguin una distribució àmplia. En aquest sentit, a més a més, algunes espècies són invasores, com ara el mosquit tigre (*Aedes albopictus*), originari del sud-est d'Àsia. Per altra banda, altres espècies han vist incrementada la seva densitat de manera notable per canvis en la hidrogeomorfologia i qualitat dels rius. Aquest és el cas de la mosca negra (diverses espècies del gènere *Simulium*) en el riu Ebre, que provoca picades doloroses en humans i, en alguns països africans, transmet l'oncocercosis (ceguera dels rius). O bé, la gran proliferació de larves de *Chironomus riparius* al tram baix del riu Besòs que, malgrat que no representi cap perill per la salut pública, la gran semblança amb els mosquits va fer engegar un programa de tractament biològic amb un larvicida (*Bacillus thuringiensis* var *israelensis*) per evitar l'alarma social (més informació a: <http://parcs.diba.cat/web/fluvial/la-gestio/programes-de-seguiment>).

Malgrat que els ordres d'insectes esmentats anteriorment són els més nombrosos en els ecosistemes fluvials, també hi trobem representants

d'altres ordres més minoritaris. Així, per exemple, algunes espècies de lepidòpters (ordre Lepidoptera), neuròpters (ordre Neuroptera), mecòpters (ordre Mecoptera) o himenòpters (ordre Hymenoptera), tenen larves aquàtiques, que en el cas dels Himenòpters, són paràsits d'altres insectes.

### Altres macroinvertebrats

A part dels insectes, les comunitats de macroinvertebrats dels ecosistemes fluvials estan formades per altres grups taxonòmics inferiors. Així, trobem exemplars del filum dels Porífers, com els de la família d'esponges Spongillidae. La seva baixa freqüència, fa que la biologia i l'ecologia de les esponges d'aigua dolça no estigui massa ben coneguda i que probablement la seva diversitat estigui subestimada. Les esponges són capaces de tolerar condicions ambientals extremes, que inclouen elevades càrregues de nutrients (Manconi i Pronzato, 2008). Quan són presents, juguen un paper clau per a altres organismes aquàtics, atès que poden arribar a establir relacions de comensalisme, simbiosi, o servir de refugi dels ous fertilitzats d'alguns amfibis i peixos (Pronzato i Manconi, 2002). Un altre grup minoritari de macroinvertebrats, és els del filum dels cnidaris, que poden arribar a ser relativament abundants en condicions mesotròfiques o eutròfiques, on s'alimenten de petits invertebrats (Jankowski *et al.*, 2008). El filum dels briozous també té representants en els ecosistemes fluvials, però existeix un gran desconeixement de la seva diversitat i ecologia (Tierno de Figueroa *et al.*, 2008).

Un altre grup representat en els ecosistemes fluvials és el filum dels platyhelminths, en particular la classe dels turbel·laris (classe Turbellaria), que inclou les espècies aquàtiques de "cucs plans" o planàries. Una característica que els fa peculiars és l'enorme capacitat de regeneració dels teixits cel·lulars (Schockaert *et al.*, 2008). Això és degut al fet que tenen moltes cèl·lules indiferenciades, pel que estan sent utilitzades en recerca relacionada amb cèl·lules mare.

Dins del filum dels mol·luscs sí que trobem nombrosos representants aquàtics, tant de la classe dels bivalves com dels gasteròpodes (fig. 6). Els bivalves d'aigua dolça no són un grup monofilètic, el que suggereix que la colonització del medi d'aigua dolça es va fer de manera successiva (Bogan, 2008). Algunes de les espècies, pel que fa a la seva gestió, tenen un elevat interès. Aquest és el cas, per exemple, del múscol zebra (*Dreissena polymorfa*), espècie invasora originària dels mars Caspi, d'Aral i Negre, que va arribar a l'Ebre el 2001, i que està ocasionant nombrosos problemes en diferents infraestructures i representa un dany irreparable per a les espècies autòctones. Altres espècies de bivalves tenen un elevat interès de conservació a casa nostra, com és el cas de la nàiade auriculada (*Margaritifera auricularia*), un mol·lusc de larves paràsites



**Figura 6.** Exemplar de *Theodoxus fluviatilis*, un mol·lusc gasteròpode d'aigua dolça de la família dels Neritidae. Just a sota hi trobem una larva de tricòpter amb estoig de la família dels Glossosomatidae (Fotografia: Núria Bonada).

de peixos, d'uns 20 cm i amb una longevitat de fins a més d'un segle! Es considera en perill crític segons el *Llibre vermell dels invertebrats d'Espanya* (Araujo, 2011). Pel que fa als gasteròpodes, 4.000 espècies estan presents en els ecosistemes d'aigua dolça del món, i algunes són endèmiques de la conca mediterrània, com les del gènere *Melanopsis*. Atesa la manca d'especialistes, la taxonomia d'aquest grup es coneix poc i, molt probablement, la seva diversitat i l'estat de conservació de les espècies està subestimada. No obstant això, malgrat que els gasteròpodes aquàtics representen un 5% de totes les espècies del grup, un 20% de les extincions dels gasteròpodes corresponen a espècies aquàtiques (Strong *et al.*, 2008). Dins d'aquest grup també hi trobem espècies invasores, com la nova zelandesa *Potamopyrgus antipodarum*, molt abundant ens els cursos fluvials catalans durant els anys 1990, però amb poblacions més reduïdes actualment, o el cargol poma (*Pomacea* spp.), provinent d'Amèrica del Sud i descobert a la part baixa del riu Ebre el 2009.

Uns altres organismes molt freqüents, sobretot en substrats sorrencs o amb sediments orgànics, són els oligoquets (classe Oligochaeta) del fílum dels anèl·lids, amb unes 1.100 espècies aquàtiques (Martin *et al.*, 2008). En comparació amb els oligoquets terrestres, els aquàtics són, normalment, petits, i assolixen mides des d'1 mm a pocs centímetres. De la mateixa manera que passa en algunes espècies de *Chironomus*, alguns oligoquets tenen hemoglobina i, per tant, adquireixen tonalitats vermelloses, el que els permet viure en ambients pobres en oxigen. Per altra banda, dins dels fílum dels anèl·lids també hi trobem els poliquets (classe Polychaeta), un grup

majoritàriament marí, però amb algunes espècies característiques d'ambients d'aigua dolça o salobres, amb 18 espècies a la conca mediterrània (Tierno de Figueroa *et al.*, 2008)

Les sangoneres (classe Hirudinea) són també membres del fílum dels anèl·lids i contenen unes 482 espècies d'aigua dolça, malgrat que aquest número es considera infravalorat (Sket i Trontelj, 2008). La majoria de les sangoneres que trobem als rius de Catalunya són depredadores, però se'n coneixen moltes espècies xucladores de sang de vertebrats o invertebrats. Per això, tradicionalment han estat utilitzades en medicina, i algunes de les substàncies que produeixen s'utilitzen com a anti-coagulants i antiinflamatoris (Sket i Trontelj, 2008).

Dins la classe dels aràcnids (classe Arachnida) trobem la subclasse dels àcars (subclasse Acari), amb nombrosos representants aquàtics. Els àcars aquàtics comprenen més de 6.000 espècies al món (Di Sabatino *et al.*, 2008), 800 de les quals trobem a la conca mediterrània (Tierno de Figueroa *et al.*, 2008). Tenen un cicle de vida complex, amb una larva paràsita d'insectes aquàtics, dos estadis de pupa i la fase d'adult. La fase paràsita permet la dispersió dels individus, mentre que la de pupa permet fer front a unes possibles condicions desfavorables.

Finalment, un altre grup que cal ressaltar, és el dels crustacis (classe Crustacea). La major part de les espècies del grup són marines, però moltes són també característiques d'ambients d'aigua dolça, sobretot d'ambients lenítics i d'aigües subterrànies. En els rius, generalment hi trobem poques espècies de crustacis. Els més ben representats són, possiblement, la família d'amfípodes Gammaridae, que, localment, poden assolir densitats molt elevades. Els crancs de riu també poden arribar a ser abundants als rius catalans, atesa la ràpida proliferació de l'espècie americana (*Procambarus clarkii*), el senyal (*Pacifastacus leniusculus*) o el ratllat (*Orconectes limosus*), totes provinents del nord d'Amèrica. Aquestes espècies són resistents als fongs que afecten l'espècie de cranc autòctona (*Austropotamobius pallipes*), i que posen en greu perill les poblacions existents.

### Patrons de biodiversitat

Des que al 1986 E. O. Wilson va encunyar el terme "biodiversitat", nombrosos investigadors han multiplicat esforços per entendre per què la diversitat d'espècies del Planeta no es troba distribuïda uniformement. Algunes regions, com ara els tròpics o les de clima mediterrani, tenen un elevat nombre d'espècies, mentre que altres, com les ubicades a latituds més elevades, són pobres en diversitat. Així, doncs, en general, s'entén que, a mesura que ens acostem a l'equador, hi ha un gradient creixent de diversitat, el que ha estat demostrat per nombrosos organismes. Entendre aquests patrons de diversitat és un dels reptes més importants de la macroecologia, l'ecolo-

gia que estudia el patrons ecològics (diversitat, abundància, mida corporal) a gran escala (Gaston i Blackburn, 2000). Nombrosos estudis han demostrat que no hi ha un únic factor darrere d'aquests patrons espacials, sinó que es tracta d'una combinació de factors. De fet, s'han proposat gairebé unes 30 hipòtesis. Així, doncs, alguns patrons s'expliquen per canvis latitudinals en l'heterogeneïtat, estabilitat ambiental, energia disponible, o bé per relacions amb la temperatura, àrea geogràfica o factors històrics, entre altres.

La majoria d'estudis que investiguen els patrons de diversitat s'han centrat en estudiar canvis en l'alfadiversitat (la diversitat d'una localitat en concret). No obstant això, el concepte de biodiversitat és molt més ampli. Per una banda, podem determinar diferents components de la diversitat, com ara l'alfa, la beta (canvis de diversitat entre diferents localitats), o la gamma (també coneguda com a diversitat regional, que inclou diferents localitats d'una regió concreta). Per una altra banda, aquests tres components es poden obtenir fent servir diferents mètriques (Sarkar, 2005). La mesura més popular és la riquesa o la diversitat d'espècies, que utilitza diferents índexs que consideren o no la seva abundància. Tot i així, actualment, molts investigadors complementen aquestes mètriques amb altres que donen informació complementària. Així, sabem que no totes les espècies són iguals, atès que difereixen en aspectes funcionals (el que fan, com són) i evolutiu (de qui vénen). Així, per exemple, una comunitat de macroinvertebrats formada per dos insectes hauria de considerar-se menys diversa que una formada per un insecte i un oligoquet. Els índexs de riquesa i diversitat funcional i filogenètica actuals, consideren aquestes diferències entre les espècies. No obstant això, la seva aplicació no és fàcil, atès que es necessita molta informació sobre els trets funcionals de les espècies i la seva filogènia.

Sovint, però, els patrons de biodiversitat no només inclouen índexs que resumeixen les espècies d'una comunitat. En la major part dels casos, l'interès rau més en entendre els mateixos patrons de les comunitats, és a dir, per què en una localitat hi ha unes espècies en concret i no unes altres? En general, s'accepta que per arribar a formar part d'una comunitat, les espècies han de passar a través d'uns filtres ambientals o històrics que actuen a diferents escales sobre els seus trets biològics (Poff *et al.*, 1997). Així, doncs, els filtres relacionats amb factors històrics o biogeogràfics actuen primer, seleccionant només unes quantes espècies de totes les possibles global o regionalment. Després vindrien els filtres relacionats amb factors climàtics a gran escala (per exemple, que les espècies tinguessin trets que els permetessin sobreviure a la sequera estival en una regió mediterrània), seguits d'altres a escales més petites, fins arribar a factors més locals, on la competència inter i intraespecífica és fonamental (fig. 7).

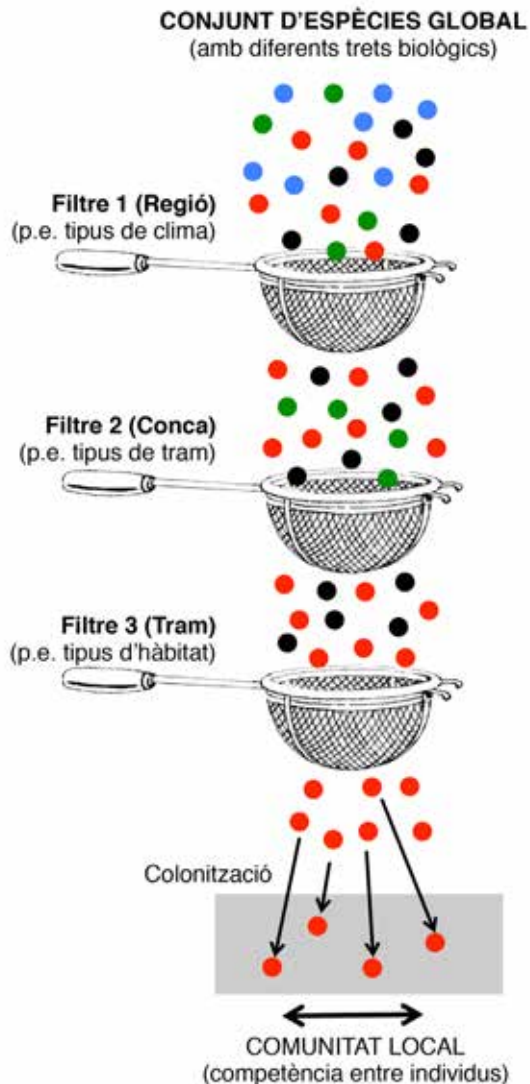
Pel que fa als patrons dels macroinvertebrats en ecosistemes fluvials, s'han realitzat molts pocs estudis a escala global, segurament per la manca de dades. Vinson i Hawkins (2003) foren els primers en recol·lectar dades de riquesa d'efemeròpters, plecòpters i tricòpters de 495 localitats distribuïdes en diferents zones del món. Malgrat que moltes regions estaven poc representades, sí que observaren que hi havia pics de diversitat propers a l'equador i al voltant de la zona mediterrània, més relacionats amb factors ambientals que històrics. De fet, les diferents zones de clima mediterrani del món (ubicades entre els 32° i 40° en ambdós hemisferis) són considerades hotspots de biodiversitat de molts organismes, incloent els macroinvertebrats aquàtics (Myers *et al.*, 2000; Bonada i Resh, 2013).

A diferència del que trobaren Vinson i Hawkins (2003) a escala global, els factors històrics són els responsables de part de l'elevada biodiversitat de macroinvertebrats aquàtics a les regions de clima mediterrani. En un estudi on es comparava la diversitat de Califòrnia, Xile, la conca mediterrània, Sudàfrica, el sud i el sud-oest d'Austràlia, Bonada *et al.* (2008) mostraren que les similituds i diferències en biodiversitat macroinvertebrada entre totes aquestes regions és el resultat d'antigues connexions geològiques, efectes de les glaciacions i factors ecològics actuals. Per exemple, la baixa diversitat que tenen els rius del sud-oest d'Austràlia està relacionada amb un llarg període de sequera que va tenir lloc fa 18.000 anys a.C. En canvi, l'elevada diversitat de la conca mediterrània és fruit de nombrosos fenòmens d'especiació, que varen tenir lloc durant les glaciacions del quaternari (Ribera, 2003), i la similitud entre les comunitats mediterrànies de l'hemisferi sud s'associa a connexions gondwàniques (Bonada *et al.*, 2008).

A escala més petita, dins la conca mediterrània, per exemple, els patrons espacials de les comunitats de macroinvertebrats també es regeixen per una barreja entre els factors ambientals i històrics, juntament amb característiques de les espècies. Així, doncs, els patrons de distribució dels tricòpters al llarg del gradient mediterrani de la península Ibèrica i del nord d'Àfrica, responen a antics moviments de plaques, que varen tenir lloc des de l'Oligocè al Pliocè a la part oest del mediterrani (Bonada *et al.*, 2009). De fet, encara avui dia, individus de l'espècie de tricòpter *Chimarra marginata* del nord del Marroc i d'Andalusia són més semblants als que trobem al nord de Catalunya que als del centre del llevant peninsular, el que reflecteix antigues connexions històriques entre aquestes regions (una part d'Andalusia i del nord del Marroc provenen del massís bètic-rifeny, una illa que es va despendre del sud-est de l'actual França i que va anar derivant direcció sud fins a l'estret de Gibraltar) (Bonada *et al.*, 2009).

A part de la importància de tots aquests factors històrics per explicar els patrons de diversitat de macroinvertebrats aquàtics, no hem d'oblidar





**Figura 7.** Procés basat amb el nínxol a través del qual s'explica la diversitat d'una comunitat en una localitat. A partir d'un conjunt d'espècies potencial amb diferents trets biològics (en aquesta figura, 4 espècies de 4 colors diferents), aquestes se seleccionen o no a través de diferents filtres que actuen a diferents escales a partir dels seus trets biològics. Així, només aquelles espècies amb trets per fer front a les condicions d'un determinat filtre, passen al nivell inferior. Si no, són excloses. Al final només queda un subconjunt d'espècies (en aquest cas una, la vermella) que colonitza la localitat. Els individus que hi arriben entren en competència entre ells, el que representa un altre filtre a superar per persistir en la localitat. En aquest cas, només s'acaba filtrant una espècie, però normalment les comunitats no són monoespecífiques i a part de la competència intraespecífica s'hi hauria d'afegir la competència interespecífica.

que els factors ambientals i les característiques de les espècies són també claus. Així, per exemple, diferències de temperatura, la presència de rius de cabal intermitent, o una predominança d'hàbitat lenítics i de vegetació aquàtica en els rius de clima mediterrani, fan que les seves comunitats

de macroinvertebrats siguin molt diferents de les que trobem en els rius temperats (Bonada *et al.*, 2007). Així mateix, les característiques pròpies de les espècies, i en particular la seva capacitat de dispersió, són claus per poder entendre els patrons espacials. D'aquesta manera, macroinvertebrats aquàtics amb una elevada capacitat de dispersió (com ara els odonats o els coleòpters) mostren patrons menys dependents d'estructures espacials i més dependents de l'ambient local (que trobin, per exemple, una bassa adequada o no). En canvi, macroinvertebrats amb poca capacitat de dispersió (com els crustacis o els plecòpters) sí mostren patrons espacials forts, atès que les seves limitacions dispersives no els permeten arribar a tot arreu (Bonada *et al.*, 2012). Sigui com sigui, i des de l'aparició de la teoria neutral de la biodiversitat (Hubbell, 2001), els investigadors consideren que l'anàlisi dels patrons de diversitat necessita incloure tant els processos relacionats amb el nínxol ecològic i la teoria dels filtres comentada anteriorment, com els factors estocàstics d'extinció i colonització (Stanley i Tilman, 2006). Els primers, consideren que les espècies són diferents, i que al llarg de l'evolució han anat adquirint trets biològics i ecològics particulars, mentre que els segons, consideren que les espècies són equivalents. Estudis realitzats en comunitats de macroinvertebrats, indiquen que tant les condicions ambientals com les limitacions per dispersió són claus per entendre els patrons de les comunitats, el que dóna suport a ambdues teories, la basada en el nínxol i la neutral (Thompson i Townsend, 2006).

Un altre aspecte fonamental pel que fa a patrons de diversitat, i que ha estat àmpliament estudiat des de fa anys, són els teoris de comunitats al llarg del riu. Segons la teoria del riu com a un continu (Vannote *et al.*, 1980), la diversitat varia al llarg d'una conca fluvial i presenta valors més elevats a les parts mitjanes, el que ha quedat demostrat, tant analitzant la diversitat alfa d'espècies com la genètica. No obstant això, la majoria d'aquests resultats s'han centrat considerant rius individuals, sense tenir en compte que aquests formen part d'una gran xarxa fluvial. Tant és així, que estudis més recents, han demostrat que la diversitat beta d'espècies i genètica entre diferents rius de capçalera és molt més superior a l'existent en trams mitjos o baixos (Finn *et al.*, 2011). Aquest fenomen està relacionat amb el fet que els trams de capçalera presenten un major grau d'aïllament per la configuració pròpia del paisatge que els trams mitjos, el que, al llarg del temps evolutiu, ha resultat en més diferenciació genètica i en especiació.

### Indicadors de canvi global

Els macroinvertebrats aquàtics han estat àmpliament utilitzats com a indicadors de canvi global i, en particular, de la qualitat de l'aigua. De

fet, 350 anys a.C., Aristòtil ja va associar la presència d'oligoquets vermellosos en l'aigua contaminada per abocaments orgànics del riu de la ciutat de Megara. Els macroinvertebrats tenen moltes característiques que els fan ideals com a bioindicadors: són abundants, diversos, resulten relativament fàcils d'identificar, són de vida relativament llarga, responen bé a diferents canvis ambientals, i cobreixen un rang ampli de condicions de contaminació. A partir d'ells, s'han desenvolupat nombrosos índexs que es basen, precisament, en el fet que diferents espècies se succeeixen al llarg d'un gradient de contaminació, amb espècies tolerants a un ampli rang de condicions i altres més sensibles pròpies de condicions ambientals particulars (Bonada *et al.*, 2006). Aquests índexs inclouen, tant mètriques relacionades amb la diversitat com amb la composició de les comunitats. En aquest sentit, i arran de l'aprovació de la Directiva Marc de l'Aigua l'any 2000 (2000/60/CE), els macroinvertebrats són un dels organismes que els estats membres han d'utilitzar per avaluar l'estat ecològic dels ecosistemes aquàtics.

Per altra banda, els macroinvertebrats són també excel·lents indicadors de canvi climàtic (Woodward *et al.*, 2010; Poff *et al.*, 2012). En ser organismes aquàtics amb una estreta relació amb les característiques hidrològiques locals, qualsevol alteració en pot fer reduir la diversitat o canviar-ne la composició (Bonada *et al.*, 2007). Per altra banda, la temperatura és la variable més implicada en la regulació del cicle de vida de les espècies (Vannote i Sweeney, 2007) i, per tant, canvis en aquest paràmetre suposaran alteracions en la fenologia, amb conseqüències importants en el funcionament dels ecosistemes fluvials (Filipe *et al.*, 2013). A més a més, alguns grups, com ara els plecòpters i els tricòpters, a part de ser molt sensibles a la contaminació, són també característics d'ambients d'aigües fredes i de rius de muntanya. Al mateix temps, molts d'aquests grups tenen nombroses espècies endèmiques, com les del gènere *Annitella*, un tricòpter d'alta muntanya amb espècies endèmiques en cada un dels massissos europeus i, per tant, altament susceptibles de ser extingides per l'augment global de la temperatura (Zamora *et al.*, 2012).

Les prediccions dels patrons de diversitat futurs no són massa optimistes pel conjunt dels macroinvertebrats. Per fer front al canvi climàtic, les espècies es veuran obligades a adaptar-se localment o a desplaçar-se en altitud o latitud. Alguns autors han demostrat que algunes espècies d'invertebrats aquàtics (cladòcers del gènere *Daphnia*), són capaces d'adaptar-se ràpidament a un augment de temperatura (Van Doorslaer *et al.*, 2010), però no existeixen estudis conclouents pel que fa als macroinvertebrats. Les anàlisis de dades d'odonats indiquen que, en els últims 40 anys, la distribució d'odonats no migradors s'ha desplaçat cap al nord d'Anglaterra (Hickling *et al.*, 2005). De manera similar, els models de dis-

tribució d'espècies basats amb el nínxol ecològic, prediuen que hi haurà canvis en la distribució en altitud i latitud de les espècies de macroinvertebrats, amb una reducció significativa de la distribució de moltes d'elles, que pot conduir a la seva extinció. Així, Domisch *et al.* (2013) han trobat que gairebé un 60% de les espècies de macroinvertebrats europeus veuran reduït el seu hàbitat potencial, el que afectarà principalment les espècies endèmiques. Per altra banda, un estudi recent ha demostrat que el grup dels mol·luscs serà un dels més afectats, atès l'elevat nombre d'espècies rares i la reduïda capacitat de dispersió, amb 9 espècies que veuran reduït al 100% el seu rang de distribució (Markovic *et al.*, 2014). Davant aquests escenaris urgeixen mesures per a la conservació i gestió dels hàbitats fluvials més sensibles, per tal de preservar l'enorme valor ecològic dels macroinvertebrats aquàtics.

## Referències

- Dagan, T. i Martin, W. (2009). Getting a better picture of microbial evolution en route to a network of genomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364: 2187-2196.  
doi: [10.1098/rstb.2009.0040](https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0040)
- Balian, E.V., Lévêque, C., Seger, H. i Martens, K. (2008). Freshwater animals diversity assessment. *Hydrobiologia*, 595.  
doi: [10.1007/s10750-008-9302-7](https://doi.org/10.1007/s10750-008-9302-7)
- Barber-James, H.M., Gattolliat, J.-L., Sartori, M. i Hubbard, M.D. (2008). Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 339-350.  
doi: [10.1007/s10750-007-9028-y](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9028-y)
- Bogan, A.E. (2008). Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 139-147.  
doi: [10.1007/s10750-007-9011-7](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9011-7)
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V.H. i Statzner, B. (2006). Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology*, 51: 495-523.  
doi: [10.1146/annurev.ento.51.110104.151124](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151124)
- Bonada, N., Dolédec, S. i Statzner, B. (2007). Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13: 1658-1671.  
doi: [10.1111/j.1365-2486.2007.01375.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01375.x)
- Bonada, N., Rieradevall, M., Dallas, H., Davis, J., Day, J. A., Figueroa, R., Resh, V.H. i Prat, N. (2008). Multi-scale assessment of macroinvertebrate richness and composition in Mediterranean-climate rivers. *Freshwater Biology*, 53: 772-788.  
doi: [10.1111/j.1365-2427.2007.01940.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01940.x)
- Bonada, N., Múrria, C., Zamora-Muñoz, C., El Alami, M., Poquet, J., Puntí, T., Moreno, J.L., Bennis, N., Alba-Tercedor, J., Ribera, C. i Prat, N. (2009). Using community and population approaches to understand how contemporary and historical factors have shaped species distribution in river ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 202-213.  
doi: [10.1111/j.1466-8238.2008.00434.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00434.x)
- Bonada, N., Dolédec, S. i Statzner, B. (2012). Spatial autocorrelation patterns of stream invertebrates: exogenous and endogenous factors. *Journal of Biogeography*, 39: 56-68.

- doi: [10.1111/j.1365-2699.2011.02562.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02562.x)
- Bonada, N. i Resh, V.H. (2013). Mediterranean-climate streams and rivers: geographically separated but ecologically comparable freshwater systems. *Hydrobiologia*, 719: 1-29.  
doi: [10.1007/s10750-013-1634-2](https://doi.org/10.1007/s10750-013-1634-2)
- Chapman, A., 2009. *Numbers of living species in Australia and the world* (2nd edition). Australian Biological Resources Study, Canberra.
- de Jong, H., Oosterbroek, P., Gelhaus, J., Reusch, H. i Young, C. (2008). Global diversity of craneflies (Insecta, Diptera: Tipulidae or Tipulidae sensu lato) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 457-467.  
doi: [10.1007/s10750-007-9131-0](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9131-0)
- de Moor, F.C. i Ivanov, V.D. (2008). Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 393-407.  
doi: [10.1007/s10750-007-9113-2](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9113-2)
- Di Sabatino, A., Smit, H., Gerecke, R., Goldschmidt, T., Matsumoto, N. i Cicolani, B. (2008). Global diversity of water mites (Acari, Hydrachnidia; Arachnida) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 303-315.  
doi: [10.1007/s10750-007-9025-1](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9025-1)
- Domisch, S., Araújo, M.B., Bonada, N., Pauls, S.U., Jähnig, S.C. i Haase, P. (2013). Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. *Global Change Biology*, 19: 752-762.  
doi: [10.1111/gcb.12107](https://doi.org/10.1111/gcb.12107)
- Dudgeon, D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H, Soto, D., Stiassny, M.L.J. i Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81: 163-182.  
doi: [10.1017/S1464793105006950](https://doi.org/10.1017/S1464793105006950)
- Ferreras-Romero, M. (1980). Un odonato nuevo para la fauna Ibérica, *Trithemis annulata* (Palisot de Beauvais, 1805) (Anisoptera, Libellulidae). *Boletín Asociación española de Entomología*, 4: 191-193.
- Filipe, A.F., Lawrence, J.E. i Bonada, N. (2013). Vulnerability of stream biota to climate change in mediterranean climate regions: a synthesis of ecological responses and conservation challenges. *Hydrobiologia*, 719: 331-351.
- Finn, D.S., Bonada, N., Múrria, C. i Hughes, J.M. (2011). Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society*, 30: 963-980  
doi: [10.1899/11-012.1](https://doi.org/10.1899/11-012.1)
- Fochetti, R. i Tierno de Figueroa, J.M. (2008). Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 365-377.  
doi: [10.1007/s10750-007-9031-3](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9031-3)
- Gaston, K.J. i Blackburn, T.M. (2000). *Pattern and process in macroecology*. Blackwell, Oxford.
- Green, A.J. i Elmerberg, J. (2014). Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews*, 89: 105-122.  
doi: [10.1111/brv.12045](https://doi.org/10.1111/brv.12045)
- Haybach, A., Schleuter, M. i Tittizer, T. (2003). Current distribution of mayflies (Insecta: Ephemeroptera) in German Federal Waterways. In: *Research updates on Ephemeroptera & Plecoptera*, pp. 313-315. Università di Perugia, Perugia.
- Herrera-Grao, T., Bonada, N., Gavira, O. i Blanco-Garrido, F. (2012). First record of *Trithemis kirbyi* Sélys, 1891 in Catalonia (Odonata, Libellulidae). *Boletín Asociación española de Entomología*, 36: 457-459.
- Hickling, R., Boy, D.B., Hill, J.K. i Thomas, C.D. (2005). A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, 11: 502-506.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Ibañez, C., Escosa, R., Muñoz, I. i Prat, N. (1991). Life cycle and production of *Ephoron virgo* (Ephemeroptera: Polymitarcidae) in the lower River Ebro (NE Spain). In: *Overview and strategies of Ephemeroptera and Plecoptera* (Proc. 6th Int. Congf. Ephemeroptera & 10th Int. Symp. Plecoptera), pp. 483-492. Sandhill Crane Press, Florida.
- Jäch, M.A. i Balke, M. (2008). Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 419-442.  
doi: [10.1007/s10750-007-9117-y](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9117-y)
- Jankowski, T., Collins, A.G. i Campbell, R. (2008). Global diversity of inland water cnidarians. *Hydrobiologia*, 595: 35-40.  
doi: [10.1007/s10750-007-9001-9](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9001-9)
- Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R. i van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 351-363.  
doi: [10.1007/s10750-007-9029-x](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9029-x)
- Lancaster, J. i Downes, B.J. (2013). *Aquatic entomology*. Oxford University Press, Oxford.
- Loh, J., Green, R.E., Ricketts, T., Lamoreux, J., Jenkins, M., Kapos, V. i Randers, J. (2005). The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360: 289-295.  
doi: [10.1098/rstb.2004.1584](https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1584)
- Manconi, R. i Pronzato, R. (2008). Global diversity of sponges (Porifera). *Hydrobiologia*, 595: 27-33.  
doi: [10.1007/s10750-007-9000-x](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9000-x)
- Markovic, D., Carrizo, S., Freyhof, J., Cid, N., Lengyel, S., Scholz, M., Kasperdius, H. i Darwall, W. (2014). Europe's freshwater biodiversity under climate change: Distribution shifts and conservation needs. *Diversity and Distributions*, 20: 1097-1107.  
doi: [10.1111/ddi.12232](https://doi.org/10.1111/ddi.12232)
- Martin, P., Martínez-Ansemil, E., Pinder, A., Timm, T. i Wetzel, M.J. (2008). Global diversity of oligochaetous clitellates ("Oligochaeta"; Clitellata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 117-127.  
doi: [10.1007/s10750-007-9009-1](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9009-1)
- May, R.M. (1988). How many species are there on Earth?. *Science*, 241: 1441-1449.  
doi: [10.1126/science.241.4872.1441](https://doi.org/10.1126/science.241.4872.1441)
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA) (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. i Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.  
doi: [10.1038/35002501](https://doi.org/10.1038/35002501)
- Poff, N.L. (1997). Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 391-409.  
doi: [10.2307/1468026](https://doi.org/10.2307/1468026)
- Poff, N.L., Olden, J.D. i Strayer, D. (2012). Climate change and freshwater fauna extinction risk. In: *Saving a million species: extinction risk from climate change*, pp. 309-336. Island Press, Washington.
- Polhemus, J.T. i Polhemus, D.A. (2008). Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 379-391.  
doi: [10.1007/s10750-007-9033-1](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9033-1)
- Pronzato, R. i Manconi, T. (2002). Atlas of European Freshwater Sponges. *Annali del Museo Civico di Storia naturale di Ferrara*, 4: 3-64.
- Ribera, I. (2003). Are Iberian endemics Iberian? A case-study using water beetles of family Dytiscidae (Coleoptera). *Graellsia*, 59: 475-502.  
doi: [10.3989/graelisia.2003.v59.i2-3.261](https://doi.org/10.3989/graelisia.2003.v59.i2-3.261)

- Salavert, V., Zamora-Muñoz, C., Ruiz-Rodríguez, M., Fernández-Cortés, A. i Soler, J.J. (2008). Climatic conditions, diapause and migration in a troglophile caddisfly. *Freshwater Biology*, 53: 1606-1617.  
doi: [10.1111/j.1365-2427.2008.02000.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02000.x)
- Sarkar, S. (2005). *Biodiversity and Environmental Philosophy: An Introduction*. Cambridge University Press, New York.  
doi: [10.1017/CBO9780511498558](https://doi.org/10.1017/CBO9780511498558)
- Schockaert, E.R., Hooge, M., Sluys, R., Schilling, S., Tyler, S. i Artois, T. (2008). Global diversity of free living flatworms (Platyhelminthes, "Turbellaria") in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 41-48.  
doi: [10.1007/s10750-007-9002-8](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9002-8)
- Sket, B. i Trontelj, P. (2008). Global diversity of leeches (Hirudinea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 129-137.  
doi: [10.1007/s10750-007-9010-8](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9010-8)
- Stanley, H.W. i Tilman, D. (2006). Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, 9: 15-23.
- Strong, E.E., Gargominy, O., Ponder, W.F. i Bouchet, P. (2008). Global diversity of gastropods (Gastropoda: Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 149-166.  
doi: [10.1007/s10750-007-9012-6](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9012-6)
- Thompson, R. i Townsend, C.R. (2006). A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75: 476-484.  
doi: [10.1111/j.1365-2656.2006.01068.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01068.x)
- Tierno de Figueroa, M., López-Rodríguez, M.J., Fenoglio, S., Sánchez-Castillo, P. i Fochetti, R. (2013). Freshwater biodiversity in the rivers of the Mediterranean Basin. *Hydrobiologia*, 719: 137-186.  
doi: [10.1007/s10750-012-1281-z](https://doi.org/10.1007/s10750-012-1281-z)
- UICN (2011). European species under threat: overview of European Red List results.  
[http://cmsdata.iucn.org/downloads/red\\_list\\_overview\\_2.pdf](http://cmsdata.iucn.org/downloads/red_list_overview_2.pdf)
- Van Doorslaer, W., Stoks, R., Swillen, I., Feuchtmayr, H., Atkinson, D., Moss, B. i De Meester, L. (2010). Experimental thermal microevolution in community-embedded *Daphnia* populations. *Climate Research*, 43: 81-89.  
doi: [10.3354/cr00894](https://doi.org/10.3354/cr00894)
- Vannote, R.L. i Sweeney, B.W. (2007). Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *The American Naturalist*, 115: 667-695.  
doi: [10.1086/283591](https://doi.org/10.1086/283591)
- Vinson, M.R. i Hawkins, C.P. (2003). Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography*, 26: 751-767.  
doi: [10.1111/j.0906-7590.2003.03397.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2003.03397.x)
- Verdú, J.R., Numa, C. i Galante, E. (2011). *Atlas y libro rojo de los invertebrados amenazados de España. Volumen I (especies vulnerables)*. Ministerio de Medio Ambiente i Medio Rural y Marino, Madrid
- Wikelski, M., Moskowicz, D., Adelman, J.S., Cochran, J., Wilcove, D.S. i May, M.L. (2006). Simple rules guide dragonfly migration. *Biology Letters*, 2: 325-329.  
doi: [10.1098/rsbl.2006.0487](https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0487)
- Woodward, G., Perkins, D.M. i Brown, L.E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 2093-2106.  
doi: [10.1098/rstb.2010.0055](https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055)
- Zamora-Muñoz, C., Sáinz-Bariain, M., Múrria, C., Bonada, N., Sáinz-Cantero, C.E., González, M., Alba-Tercedor, J. i Tierno de Figueroa, M. (2012). Diversidad, estrategias vitales y filogeografía de especies sensibles al cambio climático: Tricópteros en el Parque Nacional de Sierra Nevada. In: *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales: 2008-2010*, pp. 355-385. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.