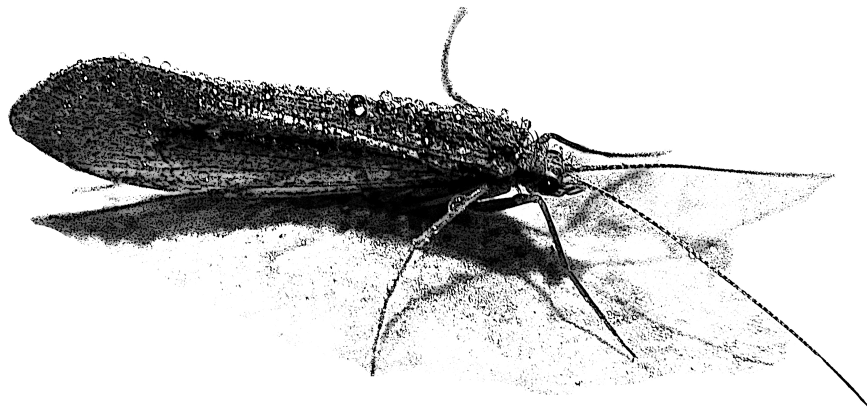


VIRGINIA SALAVERT ANDRÉS

TESIS DOCTORAL GRANADA 2012

**ESTRATEGIAS VITALES E IMPLICACIONES
EVOLUTIVAS DE TRICÓPTEROS
(O. TRICHOPTERA, CL. INSECTA) DE
CURSOS DE AGUAS TEMPORALES**



**UNIVERSIDAD DE GRANADA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA**



PROGRAMA DE DOCTORADO:
20 J CONTAMINACIÓN AMBIENTAL (INTERDEPARTAMENTAL),
UNIVERSIDAD DE VALENCIA

Editor: Editorial de la Universidad de Granada
Autor: Virginia Salavert Andrés
D.L.: GR 492-2013
ISBN: 978-84-9028-375-2

**ESTRATEGIAS VITALES E IMPLICACIONES
EVOLUTIVAS DE TRICÓPTEROS
(O. TRICHOPTERA, CL. INSECTA) DE
CURSOS DE AGUAS TEMPORALES**

TESIS DOCTORAL

**UNIVERSIDAD DE GRANADA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA**



**PROGRAMA DE DOCTORADO:
20 J CONTAMINACIÓN AMBIENTAL
(INTERDEPARTAMENTAL), UNIVERSIDAD DE VALENCIA**

**VIRGINIA SALAVERT ANDRÉS
GRANADA 2012**

Virginia Salavert Andrés
salavert@ugr.es



Web del grupo: <http://rnm102.ugr.es>

Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias
Universidad de Granada

Campus Fuentenueva
18071-Granada. España.

Diseño portada: Óscar Delgado

Carmen Zamora Muñiz, Profesora Titular de Zoología de la Universidad de Granada. En calidad de Directora del presente trabajo de investigación

INFORMA:

Que los trabajos de investigación desarrollados en la Memoria de Tesis Doctoral: “Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales”, son aptos para ser presentados por la Lda. Virginia Salavert Andrés ante el Tribunal que en su día se designe, para aspirar al Grado de Doctora por la Universidad de Granada.

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmo el presente documento, en Granada, a 15 de octubre de 2012

Director/es de la Tesis

Fdo.: Carmen Zamora Muñoz

**ESTRATEGIAS VITALES E IMPLICACIONES
EVOLUTIVAS DE TRICÓPTEROS
(O. TRICHOPTERA, CL. INSECTA) DE
CURSOS DE AGUAS TEMPORALES**

Memoria presentada por Dña. Virginia Salavert Andrés para optar al Grado de Doctora en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada.

Esta tesis ha sido realizada bajo la dirección de la
Dra. Carmen Zamora Muñoz

En Granada, a 15 de octubre de 2012

VºBº de la directora

La Doctoranda

Carmen Zamora Muñoz

Virginia Salavert Andrés

La doctoranda Virginia Salavert Andrés y la directora de la tesis Carmen Zamora Muñoz, garantizamos, al firmar esta tesis doctoral, que el trabajo ha sido realizado por el doctorando bajo la dirección de los directores de la tesis y hasta donde nuestro conocimiento alcanza, en la realización del trabajo, se han respetado los derechos de otros autores a ser citados, cuando se han utilizado sus resultados o publicaciones.

Granada, a 15 de Octubre de 2012

Director/es de la Tesis

Doctorando

Fdo.: Carmen Zamora Muñoz

Fdo.: Virginia Salavert Andrés

**ESTRATEGIAS VITALES E IMPLICACIONES EVOLUTIVAS DE
TRICÓPTEROS (O. TRICHOPTERA, CL. INSECTA) DE
CURSOS DE AGUAS TEMPORALES**

Palabras clave: *Mesophylax aspersus*, estrategias de vida, mecanismos de dispersión en adultos, cuevas, dimorfismo sexual en tamaño, comportamiento reproductor, diapausa.

**LIFE STRATEGIES AND EVOLUTIONARY IMPLICATIONS
OF CADDISFLIES (O. TRICHOPTERA, CL. INSECTA)
OF TEMPORARY STREAMS**

Keywords: *Mesophylax aspersus*, life strategies, dispersal mechanisms in adults, caves, sexual size dimorphism, mating behaviour, diapause.

A mi familia, por su apoyo incondicional

“Vivir no es otra cosa que arder en preguntas”

[Antonin Artaud](#)



Dibujo: Jordi Salavert

AGRADECIMIENTOS

Principalmente, quería agradecer a mi tutora Carmen Zamora Muñoz por su gran apoyo durante los casi diez años que ha durado este trabajo, muy especialmente durante este último en el que se ha llevado a cabo la redacción y revisión del mismo, en el cual ha sido necesario una relación estrecha sumada de mucho trabajo conjunto y grandes dosis de comprensión a la hora de conseguir culminar un sueño como es esta tesis doctoral. Además, quiero recordar la fuerza y valentía que ha demostrado para conseguir superar una complicada enfermedad que acecha a gran cantidad de mujeres en el mundo.

También quiero acordarme de su marido Juan J. Soler y sus hijas Carmen y Cristina que han invertido parte de su tiempo en las labores de campo a comienzos de este proyecto y a los que seguro les ha quitado tiempo de compañía para tener que estar pendiente de mí.

También agradecer a mis compañeros Marta Sáinz, Manu López, José M. Poquet y Manolo Tierno por hacer mucho más fáciles esas largas horas de trabajo. A Marta porque desde que llegó ha mostrado esa gran amabilidad y honestidad. A Manu y Manolo por esa gran amistad y ese apoyo científico, que, en el caso de éste último, podía llevar a charlas de largas horas, y que tanto echo de menos. Y a José por ese gran apoyo durante la mitad del desarrollo

de esta investigación, y sobre todo por ser el factor inductor de que llegara a esa mágica ciudad como es Granada para vivir experiencias que no podrá haber vivido en otro lugar del mundo.

No me olvido de Javier Alba Tercedor, responsable del grupo de investigación, que tan bien sabe desarrollar su puesto de padre del grupo. Tampoco olvidar a Alberto Tinaut, con el que siempre ha sido tan agradable trabajar en todos los proyectos en los que me ha dado la posibilidad.

Quería agradecer también a Manuel González Ríos que me acompañó en numerosas ocasiones a las visitas a la Cueva del Agua, siempre con una gran sonrisa. Además a Andrés Porras y Jesús Notario y, de nuevo, Carmen Zamora y José M. Poquet por trabajar codo con codo en el trabajo de campo, que en numerosas ocasiones, se alargaba hasta bien tarde o comenzaba a horas inmencionables.

Ya en mi vida extrauniversitaria, me cuesta describir a toda la gente que ha pasado por mi vida a lo largo de estos diez años. Agradecer a mi familia su gran apoyo, especialmente a mi padre por su frase “tienes que acabar la tesis” que en muchos casos me ha llevado al desquicio por no conseguir olvidarme de que tenía algo pendiente. A Javier Valdés por compartir unos años de mi vida en los que fui muy feliz. A mis grandes amigos Alejandro Ibáñez y Lola García por estar a mi lado de principio a fin, y son muchos años!!. También a Mónica Molina y Susana Fuentes (más sus peques Zaira y Roberto) por esa gran amistad que nos une a pesar de la distancia

que nos separa. Aprovechar también este momento para recordar a Nohemi Dimas, que tanto echo de menos, por su gran humanidad, no superada por su inteligencia, y con la que disfrutaba tanto discutiendo sobre temas evolutivos. Sin olvidarme de mis amigas valencianas con las que he compartido y compartiré grandes ratos de alegría.

Y dejo para el final, por ser los más importantes, a mi pareja y compañero Óscar Delgado y a mi hijo Marcel Delgado que me han hecho más feliz de lo que nunca hubiera imaginado. Siento mucho el tiempo robado durante este último año y espero haber conseguido haber dado más calidad que cantidad a las horas que hemos compartido juntos. Agradecer por último a mis suegros y mi cuñada por haber cuidado de m hijo durante estos últimos meses para que yo pudiera ejercer mi labor de madre trabajadora.

Agradecer al Ministerio de Ciencia y Tecnología/FEDER por la financiación en el proyecto “Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros de cursos de aguas temporales” (referencia BOS2002-03604), además de a la Junta de Andalucía/FEDER (grupo de PAI RNM-102). También al área de Cultura de la Diputación de Granada por la financiación aportada para el desarrollo de la investigación “Estudio sobre los tricópteros de la Cueva del Agua”.

El trabajo de campo ha sido posible gracias al convenio firmado entre el grupo de investigación “Biología y Ecología Animal de

medios acuáticos lógicos” y “Renault España Comercial S.A. y Fajisa Automoción Granada S.A.”, mediante el cual se produjo la cesión de vehículo modelo KANGOO EX19DCI 4x4.

ÍNDICE

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	5
3. OBJETIVOS	21
3.1. Objetivo 1: Ciclo de vida de una especie de tricóptero de aguas temporales: desarrollo larvario, alimentación y relación con variables ambientales.....	22
3.2. Objetivo 2: Influencia de las condiciones bióticas en un arroyo temporal: interacciones entre taxones que comparten el mismo recurso alimenticio.....	24
3.3. Objetivo 3: Procedencia de tricópteros adultos capturados en una cueva durante la estivación.....	26
3.4. Objetivo 4: Inventario de especies de tricópteros troglófilos en Andalucía y tiempo de permanencia de los adultos en las cavidades.....	29
3.5. Objetivo 5: Comportamiento sexual y evolución del dimorfismo sexual en tamaño (SSD) en una especie de tricóptero de aguas temporales.....	30
3.6. Objetivo 6: Salida de los adultos de tricópteros de las cavidades: sincronización con el período de lluvias.....	33
4. MÉTODOS	31
4.1. Los tricópteros como objeto de estudio.....	31
4.2. Áreas de estudio.....	44
4.2.1. Arroyo de Cañada Hermosa.....	44
4.2.2. Arroyo de Sillar.....	47

4.2.3. Cueva del Agua.....	49
4.3. Protocolo de muestreo de macroinvertebrados. Procedimiento de separación, identificación y análisis de muestras en el laboratorio.....	50
4.3.1. Protocolo de muestreo de macroinvertebrados en los ríos y tramos estudiados.....	50
4.3.2. Procedimiento de separación, identificación y estudio de macroinvertebrados en el laboratorio.....	51
4.3.3. Estudio del crecimiento larvario en <i>Mesophylax aspersus</i>	52
4.3.4. Análisis del contenido digestivo.....	54
4.3.5. Determinación de la disponibilidad de alimento.....	55
4.4. Medidas de parámetros medioambientales.....	55
4.4.1. Parámetros medidos en los ríos estudiados.....	55
4.4.2. Parámetros medidos en la Cueva del Agua.....	57
4.5. Protocolo de muestreo de los tricópteros adultos en las cavidades estudiadas y medidas de laboratorio.....	59
4.6. Estudio del comportamiento sexual en una especie de tricóptero de aguas temporales.....	62
4.7. Análisis de isótopos estables.....	64
4.8. Análisis de datos o análisis estadísticos.....	67
4.8.1. Influencia de las condiciones abióticas del medio en el desarrollo larvario de una especie de tricóptero de aguas temporales.....	67
4.8.2. Cálculo de la densidad y riqueza de macroinvertebrados.....	68
4.8.3. Índices de coexistencia y distribución espacial del gremio colectores-recolectores.....	68
4.8.4. Análisis de isótopos estables.....	70

4.8.5. Evolución del dimorfismo sexual en tamaño (SSD) en una especie de tricóptero de aguas temporales.....	71
4.8.6. Salida de los adultos de tricópteros de las cavidades: sincronización con el periodo de lluvias.....	74
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	75
5.1. Objetivo 1: Ciclo de vida de una especie de tricóptero de aguas temporales: desarrollo larvario, alimentación y relación con las variables ambientales.....	76
5.2. Objetivo 2: Influencia de las condiciones bióticas en un arroyo temporal: interacciones entre taxones que comparten el mismo recurso alimenticio.....	90
5.3. Objetivo 3: Procedencia de tricópteros adultos capturados en una cueva durante la estivación.....	105
5.4. Objetivo 4: Inventario de especies de tricópteros troglófilos en Andalucía y tiempo de permanencia de los adultos en las cavidades.....	111
5.5. Objetivo 5: Comportamiento sexual y evolución del dimorfismo sexual en tamaño (SSD) en una especie de tricóptero de aguas temporales.....	123
5.6. Objetivo 6: Salida de los adultos de tricópteros de las cavidades: sincronización con el periodo de lluvias.....	139
6. CONCLUSIONES.....	157
7. BIBLIOGRAFÍA.....	161
8. APÉNDICES.....	185
9. ANEXOS.....	205

1. RESUMEN

En la región mediterránea son muy frecuentes los cursos de agua temporales con sequía estival. En estos ambientes, algunos insectos pertenecientes a la familia Limnephilidae del orden Trichoptera han adaptado su ciclo de vida al período de permanencia de agua en los ríos. Al desarrollar estrategias particulares que les permiten sobrevivir en este tipo de hábitat, tanto la diversidad como la densidad poblacional son bajas. Esto, unido a la abundancia de alimento, hace que no exista competencia entre las especies que componen la comunidad.

Tras la emergencia, los tricópteros adultos migran a cuevas cercanas donde pasan el período estival. Mediante el análisis del contenido en isótopos estables ($\delta N / \delta C$) de adultos de tricópteros de la especie *Mesophylax aspersus* capturados en la Cueva del Agua y de larvas capturadas en varios arroyos cercanos a esta cavidad se puso de manifiesto la gran capacidad de dispersión de estos insectos y que en una

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

misma cavidad pueden llegar a encontrarse individuos de localidades diferentes.

En el sur peninsular existen seis especies de la familia Limnephilidae que viven en aguas temporales y utilizan cuevas como refugio durante el período estival. Pertenecen al grupo *Stenophylax* y se les denomina tricópteros troglófilos. En las cuevas, los tricópteros encuentran un lugar con condiciones de temperatura y humedad constantes y en completa oscuridad, lo que les induce un estado de diapausa en el que el gasto energético es mínimo. Sin embargo, durante este tiempo las hembras deben madurar los óvulos ya que emergen inmaduras. En Andalucía el período de estancia de estas especies en las cavidades puede comprender de marzo a diciembre, abarcando el período de sequía estival de los ríos. Con el inicio del periodo de lluvias, los tricópteros troglófilos salen de la diapausa, copulan, abandonan las cavidades y las hembras realizan la puesta en los arroyos.

Entre los factores que generalmente explican el final de la diapausa se incluyen condicionantes ambientales como el fotoperiodo, la temperatura y la humedad. Sin embargo, estos factores son casi constantes en el interior de las cavidades subterráneas. En el caso de los tricópteros troglófilos, los procesos de inversión térmica que se producen en la entrada de la cavidad, coincidiendo con el descenso de temperaturas al inicio del período de lluvias en otoño, desencadenan la aparición de corrientes de aire en el interior. Estas corrientes serían detectadas por los

individuos, indicándoles exactamente el momento óptimo para la migración hacia los ríos.

El retraso del período reproductivo al inicio del otoño produce una alta mortalidad en las hembras de la especie *M. aspersus* asociada al tamaño corporal, lo que provoca una razón de sexos sesgada hacia machos en esta época. Esta escasez de hembras conlleva a que la estrategia de apareamiento más común sea la poliandria y se realicen cópulas múltiples. Se han podido observar fenómenos de guarda de la hembra, así como la salida de los machos de la cavidad hacia los lugares de puesta. Las hembras de mayor tamaño realizaron puestas de mayor tamaño. Sin embargo, no se detectaron diferencias en el éxito reproductor entre machos de distinto tamaño. La selección natural (que provoca la mortalidad diferencial de las hembras de menor tamaño) junto con las posibles ventajas por fecundidad de las hembras de mayor tamaño son factores importantes responsables del dimorfismo sexual en tamaño en esta especie troglófila de tricópteros.

El estudio realizado profundiza en el conocimiento de las estrategias vitales de los tricópteros troglófilos, que les permiten sobrevivir y desarrollarse en aguas temporales. Se destaca la importancia de la selección natural dirigiendo la evolución del dimorfismo sexual en tamaño, para lo que existen escasas evidencias en la literatura. Además algunos de los resultados obtenidos, como el efecto de las corrientes de aire en cuevas en el despertar de la diapausa, podrían ser también

relevantes para otros organismos troglófilos (como osos, murciélagos, serpientes y ranas) que pudieran detectarlas.

2. INTRODUCCIÓN

La vida de los organismos puede considerarse como el conjunto de procesos y cambios morfológicos, fisiológicos y comportamentales que determinan su contribución genética a las futuras generaciones, o en otras palabras, su eficacia biológica. La duración de las etapas juvenil y adulta, la duración e intensidad del crecimiento, el inicio del envejecimiento o la secuencia temporal de sucesos y procesos como la reproducción, el almacenamiento de reservas o la dispersión a nuevos lugares son características de cada especie, población o individuos. Todas ellas influirán en el éxito reproductor y por tanto tendrán implicaciones evolutivas. Este conjunto de características son denominadas estrategias vitales o “life histories” (ejemplo, Stearns, 1992 y revisión en Moreno, 2002).

Las teorías sobre la evolución de las estrategias vitales analizan cómo variaciones en caracteres de los individuos están relacionadas con variaciones en su eficacia biológica (Moreno, 2002). Todas ellas, tienen

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

su base en las ideas de Darwin (1859). Los organismos nacen, algunos sobreviven hasta el estadio adulto, algunos de estos llegan a reproducirse, entre los que llegan a reproducirse existe una variación en su éxito reproductor, y todos ellos mueren. Fisher (1930) fue el primero en intentar dar respuesta a la pregunta de cómo deberían los organismos asignar los recursos disponibles entre reproducción, crecimiento y supervivencia y planteó el concepto clave de valor reproductivo. Es decir, debido a que en la naturaleza los recursos son limitantes y a que la selección natural va a favorecer a los organismos (o a los caracteres de los organismos) que tengan un gran éxito reproductor, estos deben tener estrategias de crecimiento, de supervivencia (evitar depredación, forrajeo, etc.) y de reproducción que maximicen su eficacia biológica. Por tanto, debe de existir un balance entre, por ejemplo, la energía destinada a maximizar la supervivencia o la de la reproducción. Las tareas reproductoras son muy costosas en términos de supervivencia y son muchas las pruebas experimentales que demuestran que un mayor esfuerzo reproductor repercute en una disminución de la esperanza de vida (ver, p. ej. Godfray & Parker, 1991; Stearns, 1992). En insectos que se reproducen una sola vez en su vida este balance entre supervivencia y reproducción tiene menos importancia ya que la teoría de estrategias vitales predice que, una vez que llegan al estadio adulto, deben invertir toda la energía disponible en reproducción, ya que un aumento en la esperanza de vida después de la reproducción no es adaptativa (Stearns, 1992). Por ejemplo, muchos insectos se reproducen inmediatamente (pocas horas) después de alcanzar el estadio adulto, reduciendo por tanto la probabilidad de depredación o de no alcanzar el estadio reproductivo.

Este es el caso de muchos insectos acuáticos en los que aparecen estrategias vitales que maximizan su éxito reproductor con relación a su modo de vida (Alexander & Stewart, 1996; Nilsson, 1996; Rowe & Ludwig, 1991). Sin embargo, existen ejemplos en los que las perturbaciones del hábitat hacen que la evolución promueva otro tipo de estrategias vitales que maximicen la supervivencia en detrimento de una reproducción temprana (Townsend & Hildrew, 1994, Townsend *et al.*, 1997a). Es típico de especies cuyo hábitat presenta gran variabilidad temporal y que aprovechan determinadas condiciones idóneas para reproducirse. De acuerdo con la latitud geográfica en la que habitan, estas especies pueden presentar un ciclo de vida univoltino o semivoltino, siendo este último usual en hábitats con períodos de variabilidad estacional, como heladas o sequía (Wallace & Anderson, 1984).

Los ecosistemas acuáticos mediterráneos son sistemas fluviales física, química y biológicamente formados por sucesos estacionalmente predecibles de sequía e inundación de los cauces (Gasith & Resh, 1999). Estas características pueden plantear problemas a las estrategias vitales comunes de la mayoría de los grupos de macroinvertebrados acuáticos (Wiggins, 1973; Mackay & Wiggins, 1979). La importancia de estos problemas se hace más patente si tenemos en cuenta que la reconstrucción filogenética más parsimoniosa de estos grupos nos indica que, la mayoría de ellos, proceden de ancestros que se reproducían en ambientes acuáticos permanentes y que, por tanto, sus estrategias vitales se ajustaban a este tipo de ambientes (Wiggins *et al.*, 1980). Este condicionante histórico de los organismos que explotan aguas temporales

los convierten en una herramienta ideal para el estudio de la evolución de las estrategias vitales ya que aparecen independientemente en varios taxones, conocemos las estrategias vitales seguidas por sus ancestros (en base a las que presentan especies cercanas que no pueden explotar aguas temporales) y se pueden lanzar predicciones claras a la teoría de estrategias vitales a varios niveles.

Los ambientes de aguas temporales tienen la gran ventaja de ser un medio escasamente poblado por grandes depredadores, con baja competitividad y ser muy rico en nutrientes (Wiggins, 1973; Giller & Malmqvist, 1998; Williams, 2006). En estas zonas, durante el periodo de sequía, crece gran cantidad de vegetación (sobre todo gramíneas) que lo transforman en un hábitat terrestre bien fertilizado. Tras las lluvias, el lecho fluvial queda inundado, descomponiéndose la vegetación, lo que supone un gran aporte de biomasa con una alta cantidad de alimento para los organismos que puedan colonizar y sobrevivir en este tipo de hábitat (Bärlocher *et al.*, 1978; Williams, 1996).

Ante los beneficios que supone explotar las aguas temporales, algunas especies de insectos acuáticos, como es el caso de algunas del orden Trichoptera, han desarrollado estrategias evolutivas que les permiten sobrevivir en estos ambientes (Wiggins, 1973). Entre ellas se encuentran estrategias estructurales, como el desarrollo de una masa gelatinosa que protege la puesta hasta su inundación durante el periodo de lluvias; comportamentales, como la migración a cuevas o refugios cercanos durante el período de sequía; o fisiológicas, como la capacidad del

tricóptero adulto de mantenerse en un estado de diapausa hasta el inicio del período de lluvias, o de la larva de sobrevivir en estado de quiescencia enterrada en el sedimento durante el período de sequía (Svensson, 1972; Botosaneanu, 1974; Denis, 1977; Wiggins *et al.*, 1980; Gíslason, 1993; Williams, 2006).

Gran parte de las especies de tricópteros que han desarrollado este tipo de estrategias pertenecen a la familia Limnephilidae. Esta familia está considerada como ampliamente diversa, constituida por especies capaces de vivir en todo tipo de aguas dulces (lagos, ríos y pantanos) e incluso aguas salobres (Holzenthal *et al.*, 2007; Graf *et al.*, 2008). Sus larvas se caracterizan por usar material mineral y vegetal para realizar estuches protectores (Wiggins, 1996; 2004), mientras que los adultos tienen alas bien desarrolladas y muestran gran variación en capacidad de dispersión según la especie (Hoffsten, 2004).

Un grupo de especies de limnefilidos adaptados a explotar aguas temporales son los pertenecientes al “grupo *Stenophylax*” (Schmid, 1957). Se caracteriza por tener larvas capaces de desarrollarse en estos medios (Bouvet & Ginet, 1969; Botosaneanu 1974; Bouvet, 1974), y por buscar abrigos naturales durante su etapa adulta, como cuevas, para sobrevivir en un estado de diapausa hasta el inicio del periodo de lluvias, momento en que los adultos migran de nuevo hacia los ríos para realizar la ovoposición (Bouvet, 1971; Botosaneanu, 1974; Denis, 1977; Wiggins *et al.*, 1980; Williams, 2006). Su estancia en las cuevas durante el periodo estival les hace recibir el nombre de tricópteros troglófilos

(Bournaud, 1971; Botosaneanu, 1974). Los adultos no se alimentan y únicamente succionan agua de las paredes. Con ella podrían incorporar pequeñas partículas de materia orgánica que percolan del exterior, pero la posibilidad de incrementar sus reservas a partir de ellas para sobrevivir es casi nula (Bournaud, 1971; Bouvet, 1971; Bouvet, 1977). Debido a esto, la optimización del crecimiento larval es tan importante en estos tricópteros de aguas temporales que deben almacenar durante esta fase las reservas necesarias para sobrevivir durante todo su ciclo vital (Bournaud, 1971; Botosaneanu, 1974). Para ello, aprovechan la abundante cantidad de alimento existente para iniciar su desarrollo y realizar un rápido crecimiento (Williams, 1987, 2006).

Aunque algunas características del ciclo de vida de las especies son comunes para grupos cercanos filogenéticamente (p. ej., las características de la ovoposición, las estrategias de respiración o el número de estadios), otros aspectos (como, p. ej., el voltinismo o el período de emergencia) pueden variar espacial y temporalmente (Resh & Rosenberg, 1984; Mendez & Resh, 2008). Por ejemplo, los insectos adaptados a ambientes temporales adecuan su crecimiento a factores ambientales como el nivel de agua, la temperatura o la disponibilidad de alimento, presentando su máximo crecimiento inmediatamente antes del período de sequía (Williams, 1987, 1996).

Las especies pertenecientes al “grupo *Stenophylax*” suelen encontrarse en aguas duras, levemente sobresaturadas de oxígeno y no excesivamente cargadas de materia orgánica (Moretti & Taticchi, 1969; Moretti *et al.*,

1972). Para alcanzar el estado de pupa, en estos momentos de desecación del cauce, los tricópteros de aguas temporales, además de alimentarse de materia vegetal, hojas, musgos o detritus durante el desarrollo (Moretti *et al.*, 1972; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1977), pueden llegar a alimentarse de otros macroinvertebrados o incluso practicar el canibalismo (Moretti *et al.*, 1972; Botosaneanu, 1974; Wissinger *et al.*, 2004). Esta práctica les permite acelerar el desarrollo larvario y aumentar su tamaño corporal, facilitando la llegada a la metamorfosis antes del período de sequía (Wissinger *et al.*, 2004). No se han encontrado referencias en la literatura sobre si las especies del grupo *Stenophylax* utilizan este recurso en todas las fases larvarias o sólo en los últimos estadios, cuando las necesidades energéticas podrían ser mayores. Además, la mayoría de los estudios que se han realizado en este campo tratan la alimentación de las especies del grupo “*Stenophylax*” de una manera generalizada (Moretti *et al.*, 1972; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1977). Por esto, resulta interesante estudiar la alimentación de una especie en concreto a lo largo del desarrollo larvario, sobre todo con la finalidad de conocer si existe alguna variación en ella dependiendo de la disponibilidad de alimento.

En los ríos mediterráneos, las inundaciones previsibles determinan la dinámica espacial y temporal de estos ecosistemas mientras que la sequía que sigue al periodo de lluvias influye gradualmente en las interacciones entre los factores abióticos (oxigenación baja, altas temperaturas y pérdida de hábitat) y bióticos (p. ej., competencia y depredación), controlando así la estructuración de las comunidades biológicas (Gasith & Resh, 1999; Bonada *et al.*, 2006). Esta temporalidad también influye

en la medida del estado ecológico de los ríos, que viene determinada por el número de taxones que pueden sobrevivir y desarrollarse en este tipo de hábitats (Alba-Tercedor, 1996; Alba-Tercedor *et al.*, 2002). Aunque, el número de taxones esperables en condiciones de referencia no puede ser el mismo que el esperado para un río permanente (Alba-Tercedor *et al.*, 2002).

Las interacciones bióticas suelen estar relacionadas con la densidad, por lo que en situaciones de alta densidad podría producirse competencia por los recursos (Smith & Pearson, 1987). Esta competencia llegaría a moldear las relaciones ecológicas entre las especies que comparten un recurso similar (Blondel, 2003). Root (1967) utilizó el término gremio por primera vez para describir a un grupo de especies que explotaban la misma clase de recursos ambientales de una manera similar.

El detritus, del que se alimentan preferentemente las larvas de tricópteros del “grupo *Stenophylax*” (Moretti *et al.*, 1972), es un recurso también utilizado por otros grupos detritívoros como tricópteros de la familia Leptoceridae, y otros grupos de macroinvertebrados [como p. ej., del orden Plecoptera, suborden Filopalpia, o Diptera, concretamente Tipulidae o Chironomidae (Cummins, 1973; Merrit & Cummins, 2006)], por lo que una relación de competencia entre estos taxones podría llegar a limitar su desarrollo larvario. En esta línea, es de especial interés estudiar este tipo de interacciones bióticas entre las especies de macroinvertebrados que comparten los mismos recursos en un arroyo temporal mediterráneo.

Tras la finalización del desarrollo larvario, al comienzo del período de sequía, los tricópteros del “grupo *Stenophylax*” inician la migración hacia las cuevas donde pasar el período de estivación (p. ej. Bournaud, 1971; Botosaneanu, 1974). A pesar de la clara importancia de entender los fenómenos de dispersión en comunidades animales, la investigación a este respecto ha estado obstaculizada por limitaciones metodológicas inherentes al rastreo de los movimientos individuales de los organismos, sobre todo cuando hay necesidad de marcar y recapturar los individuos (Nathan, 2003). Varios investigadores utilizaron la técnica de captura-marcaje-recaptura con individuos capturados en las cavidades y recapturados en el exterior para estudiar los desplazamientos de estos insectos entre los arroyos y los lugares de estivación (Bouvet, 1972; Dobat, 1973). También se intentó el marcaje y suelta de individuos a tres kilómetros de una cavidad y su recaptura en el interior de las cuevas, pero se recapturaron tan sólo un 5% de los individuos (Malicky & Winkler, 1974). De ahí que esta técnica resulta compleja de aplicar en estos organismos, debido sobre todo a la elevada capacidad de dispersión de estas especies (Malicky, 1987a; Kelly *et al.*, 2001, 2002). Recientes avances en la aplicabilidad de los isótopos estables al estudio del comportamiento animal (Forero, 2008) han proporcionado la posibilidad de utilizar esta metodología para seguir la ruta de organismos migratorios o vincular una población a una determinada localidad a lo largo de su ciclo anual (Graves *et al.*, 2002; Hobson, 2005). De este modo, mediante esta técnica se podría conocer el lugar de procedencia de determinados insectos acuáticos, pudiéndose conocer, para el caso de los tricópteros

troglófilos, si los individuos encontrados en una cavidad proceden de los arroyos más cercanos o de localidades más alejadas.

De forma general, la información existente sobre la distribución de los adultos de tricópteros troglófilos en la región mediterránea está muy dispersa y debe ser extraída de estudios faunísticos realizados en determinadas cavidades (p. ej., Moretti *et al.*, 1966; Moretti *et al.*, 1968; Filbá, 1974, 1977; Bellés, 1987; Tinaut, 1995; Pérez-Fernández & Pérez-Ruiz, 2007). Concretamente, en el sur peninsular, los estudios llevados a cabo en los que se citen tricópteros son además escasos (Tinaut, 1994, 1995, 1998; Barranco *et al.*, 2004; Barranco *et al.*, 2008). De ahí el interés de realizar un inventario faunístico en el que se recopilen, además de las escasas citas de estas especies existentes en la bibliografía, toda la información no publicada, procedente del material recolectado por grupos espeleológicos y depositado en la colección entomológica del Departamento de Zoología de la Universidad de Granada. Gracias a este estudio de revisión se podrían conocer también algunos aspectos ecológicos de estos tricópteros, como el período de estancia de los adultos en las cuevas y compararlo con el de otras regiones situadas a diferentes latitudes.

Gracias a las ventajas, comentadas anteriormente, que suponen explotar las aguas temporales (gran cantidad de alimento y ausencia de depredadores, principalmente), la selección natural ha favorecido la aparición de estrategias que disminuyan los costos o inconvenientes que estos hábitats plantean (la sequía, principalmente), y permitan a los

individuos sincronizar su crecimiento larvario con el periodo de inundación de los cauces, así como retrasar la puesta de huevos hasta el periodo de lluvias (Wiggins, 1973; Wiggins *et al.*, 1980; Williams, 2006). El conjunto de acciones desencadenadas para la reproducción, común a la mayoría de los tricópteros, de emparejamiento, cópula y ovoposición, justo después de emerger y cerca del agua (Williams & Feltmate, 1992) no es adaptativa en organismos que explotan las aguas temporales, ya que los huevos o las larvas morirían durante el periodo de sequía. Las hembras de las especies pertenecientes al “grupo *Stenophylax*” emergen con los óvulos en estado inmaduro (Denis, 1977; Moretti *et al.*, 1972; Bouvet, 1974, 1977), lo que resulta una estrategia muy favorable en ambientes temporales ya que los adultos pueden utilizar sus reservas energéticas para sobrevivir durante el período estival, hasta que los arroyos puedan albergar de nuevo los huevos y larvas (Williams, 2006). Además, en estas especies existe dimorfismo sexual en tamaño, sesgado hacia hembras (ver medidas de tamaño corporal en Malicky, 2004) que podría también interpretarse como una adaptación a vivir en ambientes temporales. En este contexto, la selección natural podría favorecer la evolución del dimorfismo sexual en tamaño hacia hembras más grandes, lo que les permitiría acumular reservas tanto para su supervivencia como para la reproducción, sobre todo en los casos en los que la relación entre el tamaño del cuerpo y la probabilidad de supervivencia difiriera entre machos y hembras (Allen *et al.*, 2011). Por otro lado, el mayor tamaño en hembras podría estar influido también por una selección por fecundidad, como es general en

las hembras de insectos (Honek, 1993; Blackenhorn, 2000; Foellmer & Moya-Laraño, 2007).

Asimismo, la actuación de la selección sexual podría influir también en el dimorfismo sexual en tamaño (Andersson, 1994). En ocasiones, en un contexto de competencia entre machos, un tamaño corporal pequeño podría aportar ventajas adaptativas en términos de búsqueda o acceso a la pareja (Moya-Laraño *et al.*, 2002; Hoffsten, 2004; Müller-Peddinghaus, 2011). Sin embargo, en otras, los machos grandes podrían verse favorecidos en términos de competencia entre ellos (Andersson, 1994). En estos casos, se podría esperar una relación directamente proporcional entre el tamaño del cuerpo del macho y su éxito reproductor, viéndose favorecidos los machos de mayor tamaño en las peleas por el acceso a la hembra o en la defensa del territorio (Thornhill & Alcock, 1983). Además, en los casos en los que la selección sexual continuara actuando después de la cópula, los machos grandes podrían verse beneficiados en un contexto de guarda de la hembra (Thornhill & Alcock, 1983; Reynolds & Harvey, 1994). En otoño, poco antes de la migración hacia los ríos, machos y hembras se reúnen en zonas próximas a la entrada de las cuevas en busca de pareja (Bouvet, 1975; Bouvet, 1977), lo que podría suponer la existencia de procesos de selección sexual post-cópula.

La mayoría de estudios sobre dimorfismo sexual en tamaño están dirigidos hacia el estudio de un solo mecanismo. Sin embargo, varios de ellos pueden actuar simultáneamente (Hedrick & Temeles, 1989). Por esto, sería interesante estudiar las diferentes presiones de selección

(probabilidad de supervivencia, fecundidad o éxito reproductor) que podrían estar actuando sobre el tamaño corporal de ambos sexos, hecho que dependería en cualquier caso de las condiciones ecológicas de la especie estudiada.

Las cuevas son usadas como refugio temporal por gran variedad de insectos (p. ej. Bouvet, 1971; Tercafs, 2000) y vertebrados endotérmicos (osos y murciélagos) y ectodérmicos (serpientes y ranas) (p. ej. Sexton & Hunt, 1980; Resetarits, 1986; Humphries *et al.*, 2005). Éstas presentan condiciones ambientales constantes en términos de luminosidad, temperatura y humedad (p. ej. Culver, 1982). Con esta estabilidad en cuanto a parámetros ambientales, no parece probable que la fauna troglófila utilice las variaciones en estos parámetros como indicador del momento adecuada para la migración. Sin embargo, un fenómeno llamado “cave breathing”, producido por corrientes de aire convectivas originadas por cambios en la presión atmosférica o por diferencias entre la temperatura dentro y fuera de la cueva (Christoforou *et al.*, 1996; Fernández-Cortés, 2005; Fernández-Cortés *et al.*, 2006), podría informar a los animales habitantes de las cavidades sobre las condiciones ambientales en el exterior. En este sentido, en ranas y serpientes que hibernan en cuevas, el comienzo y finalización del periodo de dormancia se ha relacionado con inversiones en el gradiente térmico entre la superficie del suelo dentro y fuera de la cavidad en que se refugian (Sexton & Hunt, 1980; Resetarits, 1986). Sin embargo, en otros animales como murciélagos, se han sugerido otros factores inductores de la migración, como la temperatura ambiental del exterior o la presión

barométrica, (Berková & Zúkal, 2006). Debido a que las cuevas son utilizadas por muchos animales para estivar o hibernar y a que el abandono de la cueva en un momento óptimo podría afectar a su éxito reproductivo, el estudio de los factores que expliquen la inducción de la migración en tricópteros troglófilos podría ayudar a entender la biología de estas especies.

En las cuevas, a causa de que la oscuridad en las zonas internas es absoluta, los organismos pierden completamente la influencia del fotoperiodo (Moretti *et al.*, 1972; Botosaneanu, 1974; Bellés 1987). Estas condiciones facilitan a los tricópteros adaptados a vivir en aguas temporales entrar en un estado de diapausa (Bouvet, 1971; Denis, 1974; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1977; Bouvet, 1994). Los factores que influyen en ella sólo se conocen en algunas especies (Tauber & Tauber, 1976, 1981). Por ejemplo, en algunos grupos de tricópteros epigeos, la salida de la diapausa está asociada a un corto fotoperiodo (Novák & Sehnal, 1963; Gower, 1967; Svensson, 1972; Malicky & Winkler, 1974). Este factor, sin embargo, no podría ser aplicable a los tricópteros troglófilos ya que éstos se refugian en zonas muy profundas de las cavidades, lejos de la influencia de la luz diurna (Bounaud, 1971; Bouvet, 1971; Bouvet, 1974; Culver, 1982). Dado que el principal factor medioambiental inductor de la terminación de la diapausa ha sido descartado en los tricópteros troglófilos, se podría plantear que fuera un factor no tenido en cuenta hasta ahora o incluso un reloj biológico interno el que marcara el final del proceso, hecho que sería más fácil de detectar en este tipo de ambientes (Saunders, 2002). Esta es una de las preguntas

sin respuesta que se han cuestionado los expertos en la ecología de este tipo de insectos (ejemplo, Bouvet, 1977). Además, resulta de gran interés cuando se conoce que el periodo de estancia de los tricópteros de las cavidades está relacionado con la latitud geográfica (Malicky, 1981).

El medio de vida de las especies de tricópteros de aguas temporales plantea grandes cuestiones evolutivas, ya que deben resolver los problemas de reproducción, supervivencia y depredación de forma muy distinta a como lo hacen especies hermanas o filogenéticamente muy próximas. Así, el estudio de sus estrategias vitales permitirá comprobar predicciones sobre importantes hipótesis evolutivas relacionadas con la selección natural y sexual. Un conocimiento más profundo de la biología de estas especies aportará información relevante sobre diferentes aspectos aún no abordados. Dicha información será sobre las diferencias existentes en la estructura poblacional en relación con la razón de sexos al emerger y durante la reproducción; sobre el dimorfismo sexual en tamaño, como consecuencia de las distintas presiones selectivas actuando sobre machos y hembras; sobre el sistema de emparejamiento o sobre el estado larvario, ya que estas especies de aguas temporales deben almacenar mayor cantidad de reservas para la etapa adulto que especies hermanas que habitan aguas permanentes.

|

3. OBJETIVOS

En esta tesis doctoral se profundiza en el conocimiento de las estrategias de supervivencia, reproductoras y de dispersión de tricópteros troglófilos. La importancia de estos objetivos generales radica en el hecho de que, hasta el momento, las estrategias vitales de este grupo de insectos sólo habían sido estudiadas de forma descriptiva, por lo que la aproximación evolutiva que planteamos no sólo nos proporcionará un mayor conocimiento sobre el modo de vida de estos organismos, sino que nos permitirán comprobar algunas hipótesis generales sobre la evolución de las estrategias vitales. Las variaciones encontradas con respecto a las estrategias vitales seguidas por sus ancestros (especies de ambientes no temporales) estarán moduladas por las diferencias en las características ecológicas del medio en el que se desarrollan. Estos objetivos se conseguirán estudiando a los tricópteros en dos ambientes distintos: medio acuático y medio subterráneo.

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

3.1. OBJETIVO 1: CICLO DE VIDA DE UNA ESPECIE DE TRICÓPTERO DE AGUAS TEMPORALES: DESARROLLO LARVARIO, ALIMENTACIÓN Y RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES

Algunas especies de insectos acuáticos han desarrollado estrategias que les permiten colonizar los medios temporales (Williams, 1987; 2006). Una de ellas consiste en adaptar el crecimiento larvario al período de permanencia de agua en los ríos siendo capaces de regular dicho crecimiento en función de ciertas variables abióticas del medio como el nivel de agua, la temperatura o la disponibilidad de alimento (McLachlan, 1980; 2001; Lencioni, 2004).

Algunos de estos insectos son las especies del “grupo *Stenophylax*”, que desarrollan su fase larval durante el período de permanencia de agua en los ríos (Moretti *et al.*, 1972). Durante la fase adulta estos insectos no se alimentan, por lo que deben sobrevivir a partir de las reservas energéticas que acumularon durante la fase larvaria (Bournaud, 1971; Bouvet, 1971, 1977). Y es fundamental que la larva llegue a acumular gran cantidad de reservas durante la fase acuática y alcanzar el tamaño óptimo justo antes del período de sequía. Los larvas de tricópteros adaptados a aguas temporales suelen alimentarse de materia vegetal o detritus pero, en ausencia de este tipo de alimento, pueden alimentarse también de quironómidos o incluso practicar el canibalismo (Moretti *et al.*, 1972; Wissinger *et al.*, 2004). Esta práctica les permite acelerar el desarrollo

larvario y aumentar su tamaño corporal, facilitando la metamorfosis antes del período de sequía (Wissinger *et al.*, 2004). Como se comentó en la Introducción, de forma general se asume que las aguas temporales son medios ricos en nutrientes (Wiggins, 1973; Giller & Malmqvist, 1998; Williams, 2006), por lo que sería de esperar que los tricópteros pudieran culminar su desarrollo larvario alimentándose exclusivamente de materia vegetal. Sólo en el caso de escasez de alimento, producido por el agotamiento de biomasa vegetal o aumento de la densidad larvaria, comenzarían a alimentarse de otro tipo de recurso. Además, suponiendo que el requerimiento energético se diera con mayor intensidad en los últimos estadios larvarios, cuando el periodo de sequía está más cercano, sería de esperar el uso de otros insectos como fuente de alimento tan sólo en estas fases larvarias y no durante todo el desarrollo larvario.

En este objetivo se plantea estudiar el ciclo de vida de la especie *Mesophylax aspersus* (Rambur 1842) (Trichoptera: Limnephilidae) en la cabecera y desembocadura de un arroyo temporal con sequía estival. Para ello, se pretende analizar los diferentes estadios larvales durante el periodo de estudio, así como el contenido digestivo de individuos pertenecientes a cada estadio. Además, se medirán distintos parámetros físico-químicos del agua en diferentes épocas del año con la intención de conocer las posibles influencias de las condiciones abióticas del medio en dicho desarrollo. Por último, se calculará la disponibilidad de alimento durante el desarrollo larvario y las necesidades alimenticias de los tricópteros que habitan en el arroyo de estudio.

3.2. OBJETIVO 2: INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES BIÓTICAS EN UN ARROYO TEMPORAL: INTERACCIONES ENTRE TAXONES QUE COMPARTEN EL MISMO RECURSO ALIMENTICIO

Los ríos mediterráneos están física, química y biológicamente modulados por períodos estacionales, secuenciales y predecibles, de inundación y sequía a lo largo de un ciclo anual (Williams, 1987; Gasith & Resh, 1999; Bonada *et al.*, 2006, 2007, 2008). Como consecuencia, las comunidades acuáticas están sometidas a un ciclo anual donde los controles abióticos (medioambientales) que dominan durante el periodo de inundación quedan reducidos al disminuir el nivel de descarga, que es el momento en el que el control biótico (p. ej. depredación, competencia) puede llegar a ser importante (Gasith & Resh, 1999). Por esto, sólo algunas especies son capaces de sobrevivir en este tipo de ambientes (Williams, 2006). Un indicador de ello, lo ofrece el hecho de que el valor máximo del índice biótico IBMWP, calculado en base a los macroinvertebrados y utilizado para conocer el estado ecológico de un río, siempre será menor al esperado para un arroyo permanente (Alba-Tercedor, 1996; Alba-Tercedor *et al.*, 2002). Un alto valor en este índice suele estar relacionado con características físico-químicas del agua idóneas para el desarrollo de taxones sensibles a las alteraciones del medio (Alba-Tercedor, 2002; Zamora-Muñoz *et al.*, 1995; Pardo *et al.*, 2002; Vivas *et al.*, 2002). De ahí que el análisis de los parámetros físico-químicos del agua donde se desarrolla *M. aspersus* (ver **Objetivo 1**)

aporte información importante en relación a la riqueza de macroinvertebrados que habitan en el mismo.

Entre los factores bióticos que pueden afectar a la riqueza y abundancia de especies, destacan las interacciones derivadas de la competencia y la depredación (Dahl, 1998; Schmera *et al.*, 2007). Un tipo de competencia es la que se produce entre especies que comparten un mismo recurso alimenticio (Root, 1967; Blondel, 2003). Los tricópteros del “grupo *Stenophylax*” se alimentan preferentemente de detritus (Moretti *et al.*, 1972) y pertenecer a los grupos funcionales de los colectores-recolectores y desmenuzadores. Concretamente, las especies del género *Micropterna* Stein, 1874 son consideradas principalmente desmenuzadoras o trituradoras, *Stenophylax permistus* McLachlan, 1895, desmenuzadora y colectora-recolectora y *M. aspersus* colectora-recolectora y depredadora (Graf *et al.*, 2008). El detritus también es fuente de alimento de otros grupos de tricópteros (como otros Limnephilidae distintos del grupo *Stenophylax* y especies de las familias Lepidostomatidae y Sericostomatidae), de algunos plecópteros (como los pertenecientes al suborden Filipalpia) y algunos dípteros (p. ej. Tipulidae), así como por otros grupos de invertebrados no insectos, como gasterópodos (Cummins, 1973; Anderson & Sedell, 1979; Tachet *et al.*, 2002).

Además, las interacciones bióticas suelen estar relacionadas con la densidad de organismos, por lo que en situaciones de alta densidad y escasez de recursos podría producirse competencia por dichos recursos (Smith & Pearson, 1987). Sin embargo, se argumenta que las aguas

temporales se caracterizan por tener abundancia de alimento para las especies detritívoras (Wiggins, 1973; Giller & Malmqvist, 1998; Williams, 2006). En este contexto, se pretende conocer si el gremio de colectores-recolectores formado por los tricópteros del “grupo *Stenophylax*” y los demás grupos de insectos acuáticos que se alimentan de detritus en un arroyo temporal mediterráneo está estructurado por competencia. Para ello, se calculará el índice de coexistencia (CI; Schmera *et al.*, 2007) entre las especies detritívoras que conviven durante el periodo de estudio en dos localidades de un mismo arroyo temporal (cabecera y desembocadura) y se examinará la distribución espacial de las especies. También, se estudiará los posibles depredadores de limnefilidos entre los grupos de macroinvertebrados encontrados en el arroyo de estudio.

3.3. OBJETIVO 3: PROCEDENCIA DE TRICÓPTEROS ADULTOS CAPTURADOS EN UNA CUEVA DURANTE LA ESTIVACIÓN

Las especies de tricópteros del “grupo *Stenophylax*” emigran tras la emergencia a cavidades cercanas donde realizar la estivación (Bouvet, 1971; Botosaneanu, 1974; Denis, 1977). La elevada capacidad de dispersión de estas especies (Kelly *et al.*, 2001) hace difícil el uso de técnicas de marcaje-recaptura para conocer el lugar de procedencia de los adultos, sobre todo por el bajo porcentaje de recaptura (Malicky, 1974), aunque en ocasiones se han utilizado (Bouvet, 1972; Dobat, 1973).

Recientemente, se han venido utilizando otras metodologías, como la técnica de isótopos estables, que han facilitado en gran medida la localización de poblaciones animales a lo largo de su ciclo anual (Forero, 2008; Bilton *et al.*, 2001; Graves *et al.*, 2002; Hobson, 2005). Los isótopos más usados en ecología son los de nitrógeno, carbono, azufre, hidrógeno y también oxígeno (Forero, 2008). Cada uno de ellos puede proporcionar información sobre diversos aspectos ecológicos del organismo estudiado, como su dieta, su posición en la cadena trófica o el tipo de hábitat en el cual vivió (Pérez-Crespo y Alva-Valdivia, 2010). Por ejemplo, el ^{15}N aumenta respecto al ^{14}N , aproximadamente, de un 3 a un 5‰ por nivel trófico (Jarman *et al.*, 1996), por lo que el estudio de este isótopo puede ayudar a deducir las cadenas tróficas que existieron. El ^{13}C , sin embargo, puede ayudar a determinar la dieta de herbívoros, el tipo de vegetación y el de hábitat (Pérez-Crespo & Alva-Valdivia 2010).

Según el ciclo de colonización descrito por Müller (1954), los adultos de los insectos acuáticos se dispersan aguas arriba para compensar las pérdidas producidas por la deriva de las larvas aguas abajo. Este ciclo ha sido testado en numerosas especies de plecópteros, efemerópteros y tricópteros (en Bilton *et al.*, 2001) pero se ha cuestionado la generalidad de estos resultados (Petersen *et al.* 1999), ya que se ha demostrado la dispersión lateral de insectos, es decir, entre ríos (Briers *et al.*, 2004; Múrria *et al.*, 2010), la variación de la dirección de vuelo dependiendo de los taxones (Svensson, 1974) o el vuelo, aguas abajo, de algunas especies de insectos (Winterbourn & Crowe, 2001; Macneale *et al.*, 2004; Smock, 2006; Lancaster, 2008).

Mediante la técnica de medición de isótopos estables y utilizando como marcadores ^{13}C y ^{15}N se pretende conocer la procedencia de los adultos de una especie de tricóptero troglófilo, *M. aspersus*, que estivan en una cavidad subterránea. Para ello, se analizará el contenido en isótopos estables de carbono y nitrógeno (δC y δN , respectivamente) de las larvas capturadas en dos arroyos cercanos a la cavidad de estudio, así como de adultos de dicha cavidad. La cueva objeto de estudio se encuentra localizada a menos de 20 km aguas abajo, en línea recta, de uno de los arroyos seleccionados (ver **Figura 1**), mientras que para otro arroyo la situación de la cavidad estaría aguas arriba a menos de 17 Km.



Figura 1: Vista de Sierra Arana desde el Arroyo de Cañada Hermosa antes de su desembocadura en el río Cubillas. A espaldas del Peñón del Asno (flecha) se localiza la entrada a la Cueva del Agua.

3.4. OBJETIVO 4: INVENTARIO DE ESPECIES DE TRICÓPTEROS TROGLÓFILOS EN ANDALUCÍA Y TIEMPO DE PERMANENCIA DE LOS ADULTOS EN LAS CAVIDADES

La información disponible sobre la existencia o distribución de los tricópteros troglófilos en el sur peninsular resulta escasa y muy dispersa. La búsqueda de este tipo de datos es especialmente compleja pues muchas de las citas proceden de la actividad propia de los clubes de espeleología, los cuales suelen, con frecuencia, publicar en sus propios boletines los listados de la fauna encontrada durante sus prospecciones. Así, con el fin de establecer un inventario de las especies distribuidas en Andalucía, se realizó una recopilación de todo tipo de publicaciones relacionadas con la espeleología, distinguiendo, al exponer los resultados, entre el material colectado por el equipo de investigación y el recogido por los espeleólogos y enviado a la Universidad de Granada para su estudio.

Además de aportar un listado faunístico de especies, los datos recogidos sobre la fecha de captura de los individuos en las cuevas darán información relevante a la hora de comprobar la relación entre la latitud y la permanencia de los tricópteros en las cavidades. Se ha encontrado que el tiempo de permanencia varía en función de cada especie y de la latitud geográfica, de forma que, al aumentar la latitud, disminuye el periodo de estancia en las cuevas (Malicky, 1981). De esta manera, predecimos que el periodo de permanencia de los tricópteros en las cuevas de Andalucía

será más extenso que en las regiones del norte peninsular y en otras regiones europeas.

3.5. OBJETIVO 5: COMPORTAMIENTO SEXUAL Y EVOLUCION DEL DIMORFISMO SEXUAL EN TAMAÑO (SSD) EN UNA ESPECIE DE TRICÓPTERO DE AGUAS TEMPORALES

Como ya se comentó anteriormente, muchos insectos no se alimentan en estado adulto y emergen con las reservas necesarias para las actividades fisiológicas y la reproducción (Stearns, 1992; Wheeler, 1996). Las hembras de algunos de ellos emergen con óvulos inmaduros (p. ej., Masaki, 1980; Wiggins *et al.*, 1980) y, consecuentemente, deben emplear sus reservas energéticas no sólo en su supervivencia sino también en la maduración y puesta de huevos (Wheeler, 1996). En contraposición, los machos de estas especies necesitarían menos recursos que las hembras ya que, aunque también sus gónadas estuvieran inmaduras al emerger (p. ej. Bournaud, 1971; Bouvet, 1971; Botosaneanu, 1974), el gasto energético para la maduración de espermatozoides en especies con anisogamia es menor que para la de óvulos (Parker *et al.*, 1972; Trivers, 1972) y prácticamente utilizarían estas reservas en su propia supervivencia. En este contexto, la selección natural favorecería la evolución del dimorfismo sexual sesgado hacia hembras debido a la mayor necesidad relativa de reservas tanto para la supervivencia como la maduración de los óvulos.

En este objetivo, se analizan las posibles causas que estarían influyendo en las diferencias sexuales encontradas en el tamaño corporal en un tricóptero adaptado a aguas temporales, *M. aspersus*, especie dimórfica que presenta una hembra de mayor tamaño que el macho (Malicky, 2004), y con características vitales similares a las descritas arriba. Los adultos de *M. aspersus* emergen en primavera y pasan por un estado de diapausa estival (estivación) en cuevas (Bouvet & Ginet, 1969; Botosaneanu, 1974). Como ocurre en otras especies de tricópteros troglófilos que sufren diapausa, éstos no se alimentan durante el estado adulto, presumiblemente sobreviviendo con las reservas energéticas acumuladas en los tejidos adiposos adquiridos durante la fase larval (Bournaud, 1971). Además, estas reservas también son utilizadas para la maduración de las gónadas (Bouvet & Ginet, 1969; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1974, 1975).

Como la maduración de los huevos en las hembras es una actividad que consume recursos y compromete la supervivencia, el efecto del tamaño del cuerpo (como indicativo de reservas corporales) sobre la probabilidad de supervivencia hasta la reproducción debería ser particularmente aparente en este sexo (hipótesis 1). Además, como en otros insectos (Honek, 1993; Blackmore & Lord, 2000), un tamaño en hembras de *M. aspersus* mayor podría haber sido también seleccionado por su relación con la fecundidad. En este caso, las hembras más grandes deberían poner puestas mayores (hipótesis 2).

Otra hipótesis no excluyente (hipótesis 3) que podría generar dimorfismo sexual en tamaño en *M. aspersus* estaría relacionada con las posibles ventajas de machos más pequeños en una “scramble competition” (competencia por orden de llegada) por los apareamientos (Blanckenhorn, 2000; Crompton *et al.*, 2003; McLachlan *et al.*, 2003; Moya-Laraño *et al.*, 2007). En estos casos, se debería detectar experimentalmente una mayor proporción de cópulas en los machos más pequeños, bien porque éstos llegaran antes a acceder a las hembras o bien porque ellas eligieran directamente a los machos más pequeños (por presentar una mejor eficacia de vuelo; Ghiselin, 1974; Alcock, 1998; Rank *et al.*, 2006).

Para testar estas hipótesis y predicciones, se estimó el dimorfismo sexual en tamaño de *M. aspersus* en rasgos dependientes de las reservas energéticas (masa corporal y condición corporal) e independientes de ellas (longitud del ala). Además, se cuantificó el efecto de la estivación sobre la supervivencia diferencial en machos y hembras y la asociación de este parámetro con la longitud del ala mediante la comparación de la razón de sexos y la longitud del ala de individuos capturados antes y después del periodo de estivación. La asociación entre el tamaño corporal y la fecundidad de la hembra, así como entre el éxito reproductor y el tamaño corporal de los machos se estudió bajo condiciones de laboratorio. Estas observaciones permitieron además conocer detalles del comportamiento sexual de *M. aspersus*.

3.6. OBJETIVO 6: SALIDA DE LOS ADULTOS DE TRICÓPTEROS DE LAS CAVIDADES: SINCRONIZACIÓN CON EL PERÍODO DE LLUVIAS

Las cuevas son usadas como refugio temporal por gran variedad de insectos (Bouvet, 1971; Terfacs, 2000), así como por varios grupos de vertebrados endotérmicos (osos, murciélagos) y ectodérmicos (serpientes, ranas). Dentro de ellas, las variables ambientales son bastante constantes en términos de luz, temperatura y humedad (p. ej. Culver, 1982), por lo que los animales que se refugian en ellas encuentran las condiciones idóneas para permanecer en un estado de bajo gasto energético durante un periodo de tiempo. Los tricópteros se ven favorecidos por estas condiciones ambientales para permanecer en un estado de diapausa hasta la llegada de las lluvias (Bouvet, 1971; Denis, 1974; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1977; Bouvet, 1994), que es el momento idóneo para la ovoposición en los cursos de agua temporales. Sin embargo, no se conocen los mecanismos que ayudan a estas especies a localizar las cuevas ni los factores que inducen el abandono de este hábitat subterráneo.

La cavidad utilizada para el estudio es un laboratorio subterráneo que tiene instalados, en diferentes localizaciones de su interior, medidores de parámetros ambientales. Esto hace de esta cueva un lugar propicio para relacionar factores bióticos y abióticos. En este objetivo se plantean dos hipótesis no excluyentes para poder determinar cómo los tricópteros

detectan el momento óptimo para la finalización de la diapausa, comenzar la reproducción y la migración a los ríos desde las cuevas.

La primera hipótesis (hipótesis 1) sugiere que las reservas energéticas (que vendrían indicadas por la masa corporal) actúan como señal interna que determina el final de la diapausa estival, no dependiendo en este caso de variables ambientales. Como se ha comentado en anteriores ocasiones, los tricópteros troglófilos no se alimentan (Bournaud, 1971; Malicky, 1987b) y sobreviven principalmente de las reservas energéticas acumuladas durante la fase de larva (Bournaud, 1971). Así, asumiendo una pérdida de masa corporal constante durante la diapausa, el tiempo invertido en consumir dichas reservas podría indicar el momento óptimo de salida de la cavidad. El vuelo es una actividad muy costosa energéticamente, con elevados requerimientos fisiológicos (Dudley, 2001; Goldsworthy & Joyce, 2001). De ahí que los errores en el tiempo de abandonar la cueva estarían sometidos a una selección muy fuerte. Conociendo esto, se podría predecir que, como la mayoría de los individuos dejarían la cueva bajo una condición física similar, la variación de la masa corporal de los individuos capturados en el momento de salir de la cavidad (otoño) debería ser menor que la estimada para aquellos individuos capturados a la llegada a la cavidad (primavera). Además, debido a que la condición física corporal de los individuos en diapausa en una fecha determinada dependería de la condición física que tenían cuando llegaron a las cuevas, así como de la fecha de llegada, se podría predecir que la migración no estaría concentrada en un corto periodo (sino que se produciría de manera

dispersa en un largo periodo), principalmente porque dependería de la masa corporal y de la fecha de entrada a la cueva de cada individuo.

Mediante la segunda hipótesis (hipótesis 2) se sugiere que un factor abiótico, como puede ser una inversión térmica (Christoforou *et al.*, 1996; Fernández-Cortés *et al.*, 2006), es el inductor de la finalización de la diapausa y del abandono de la cavidad por los tricópteros troglófilos. Concretamente, estos insectos detectarían las corrientes de aire como indicadoras de las condiciones ambientales en el exterior de la cueva. Así, se predeciría que las inversiones térmicas deberían coincidir con el momento del final de la diapausa de los tricópteros. Por esto, se podría sugerir que los insectos detectarían y usarían las corrientes de convección para determinar el inicio de la migración. Además, si la migración es inducida por estos cambios medioambientales, la mayoría de los individuos comenzaría la migración en las mismas fechas. En otras palabras, sería una migración concentrada en un corto periodo de tiempo en la que los individuos capturados seguirían una distribución de frecuencias leptocúrtica, con un valor de kurtosis significativamente mayor que cero. De manera contraria, en una migración no concentrada en el tiempo, como sugiere la primera hipótesis, la frecuencia de distribución de los individuos en el periodo de salida seguiría una distribución normal o con un valor de kurtosis significativamente menor que cero.

Para el estudio de estas dos hipótesis, se capturaron individuos de *M. aspersus* tanto a la salida como a la entrada de la Cueva del Agua y se

llevaron posteriormente al laboratorio donde se tomaron medidas de masa corporal y tamaño del ala. Además, durante el periodo de entrada y salida de estos individuos de la cavidad, se tomaron medidas de parámetros ambientales con el fin de poder comparar estos valores con las fechas de salida de los individuos capturados de la cavidad.

4. METODOLOGÍA

En este apartado se detalla el material utilizado, las localizaciones en que se ha realizado el estudio y la metodología empleada para la realización de esta tesis.

4. 1. LOS TRICÓPTEROS COMO OBJETO DE ESTUDIO

Los tricópteros son insectos holometábolos pertenecientes al orden Trichoptera (Cl. Insecta), con 600 géneros y aproximadamente 13000 especies conocidas (Holzenthal *et al.*, 2007). La larva y la pupa son estadios acuáticos, mientras que el adulto es terrestre y volador.

La larva (**Figura 2**) presenta una distinción clara entre cápsula cefálica, tórax y abdomen. La cabeza de la larva está totalmente desarrollada y esclerotizada con apéndices bucales de tipo masticador. El tórax presenta escleritos con un patrón característico que tiene importancia taxonómica a nivel de familia y tres pares de patas. El abdomen es largo, formado por

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

diez segmentos membranosos o muy poco esclerotizados con ausencia de falsas patas abdominales, excepto por un par de apéndices anales en el último segmento abdominal que portan un par de fuertes uñas. Tanto la cabeza como el tórax y el abdomen presentan sedas, y en algunos casos espinas, con función sensorial o defensiva (Vieira-Lanero, 2000; Gullan & Cranston, 2005; Holzenthal *et al.*, 2007). Las larvas de tricópteros son características por construir redes, refugios y estuches portátiles, salvo en algunos grupos, como Rhyacophilidae. Para ello, emplean la seda como material básico, emitiéndola en forma de hilos por un orificio situado en el extremo del labio. Las construcciones larvarias son muy diversas en cuanto a su diseño, materiales de construcción y función, existiendo construcciones de refugios fijos o portátiles. En este últimos caso, el estuche suele tener forma de tubo y estar hecho de materia mineral o vegetal (Vieira-Lanero, 2000).

El adulto (**Figura 3**) presenta una cabeza con piezas bucales reducidas. Las mandíbulas están ausentes o son vestigiales y no funcionales, al menos como órganos masticadores, aunque los palpos maxilares y labiales son prominentes y compuestos de 5 a 3 segmentos, respectivamente (Holzenthal *et al.*, 2007). El tórax presenta dos pares de alas que están cubiertas de sedas o pelos, así como otras partes del cuerpo. El abdomen está normalmente dividido en 10 segmentos. Presentan coloraciones generalmente apagadas, marrones, grises, amarillos, beige u otro color oscuro, probablemente como una adaptación que les permite pasar desapercibidos entre la vegetación durante el día (Holzenthal *et al.*, 2007). En situación de reposo las alas se disponen en

forma de tejadillo (**Figura 3**), lo que permite diferenciarlos rápidamente de los lepidópteros, que posicionan las alas en paralelo (Gullan & Cranston, 2005).



Figura 2: Larva de tricóptero de la especie *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae) fuera de su estuche.

Los tricópteros pasan la mayor parte de su existencia en forma de larva. Esta fase es, sobre todo, una fase de nutrición y crecimiento durante la cual la larva atraviesa, generalmente, cinco estadios hasta alcanzar un estado de pupa. El adulto, sin embargo vive poco tiempo, excepto en las especies que sufren diapausa imaginal y, en general, no se alimentan,

aunque se ha demostrado que algunas especies pueden libar néctar de flores y también agua (Holtzenthal *et al.*, 2007).



Figura 3: Tricóptero adulto de la especie *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae).

Estos insectos son un objeto adecuado de estudio para cumplir los objetivos que se plantean en este trabajo porque:

1. Son capaces de vivir en todo tipo de medios acuáticos continentales (manantiales, arroyos, ríos, lagos, pantanos, estanques, charcas). Esto hace que puedan subsistir en hábitats con características ecológicas muy diferentes. Por ejemplo, hay especies que viven en las aguas saladas costeras (*Limnephilus minus* Malicky, 1971) o en todos los niveles intermedios desde los trópicos al Ártico (*Apatania zonella* (Zetterstedt, 1840) ha sido citada a unos 80°N) (Vieira-Lanero, 2000). En esta diversidad de ambientes, las especies han desarrollado estrategias

vitales diferenciadas que les han permitido subsistir en cada tipo de hábitat. Algunas especies de la familia Limnephilidae, Lepidostomatidae y Beraeidae pueden salir temporalmente del medio acuático y refugiarse de la corriente en las orillas húmedas. Otras son capaces de migrar a abrigos naturales y permanecer allí durante el periodo estival.

Este último es el caso de las especies pertenecientes al “grupo *Stenophylax*” adaptadas a aguas temporales que antes del inicio del período de sequía migran a cuevas cercanas donde permanecen en un estado de diapausa hasta el inicio del período de lluvias (Bouvet, 1971; Botosaneanu, 1974; Denis, 1977; Williams, 2006). Estas especies han desarrollado mecanismos para adecuar su crecimiento a los factores abióticos del medio lo que les permite culminar su ciclo larvario antes del período de sequía (Williams, 1987). Esta estrategia, no desarrollada en otro tipo de especies, es uno de los objetivos de este estudio ya que se interpretan como una adaptación de los tricópteros a vivir en aguas temporales.

2. Presentan especies capaces de explotar todos los recursos disponibles en el medio acuático. La mayoría de las larvas de tricópteros son oportunistas (Wiggins, 2004) aunque generalmente son asociadas a una determinada categoría trófica definible por el tipo principal de alimento ingerido (herbívoro, detritívoro, carnívoro), o por la forma de obtenerlo. En función de las formas de obtener el alimento se diferencian distintos grupos funcionales, según los cuales los macroinvertebrados se agrupan

en las categorías de trituradores, colectores-recolectores, raspadores o incluso parásitos (Cummins, 1973; Merritt & Cummins, 2006). Los tricópteros poseen especies pertenecientes a casi todos los grupos tróficos (Graf *et al.*, 2008). En hábitats con abundancia de recursos, el solapamiento de nichos entre especies pertenecientes a un mismo grupo funcional puede llegar a producirse. Sin embargo, en una situación de limitación de recursos, estas especies no podrían convivir, lo que produciría una segregación de nichos (Wiens, 1993; Blondel, 2003). De esta manera, estudiando la distribución de las especies dentro de un mismo hábitat se podrán conocer las posibles relaciones de competencia entre las especies.

3. La reconstrucción filogenética más parsimoniosa de los organismos acuáticos adaptados a aguas temporales indica que la mayoría de ellos proceden de ancestros que se reproducían en ambientes acuáticos permanentes, con estrategias vitales que se ajustan a este tipo de ambientes (Wiggins *et al.*, 1980). Por ejemplo, las especies de aguas permanentes generalmente pasan en fase adulta un corto período y están prestos a reproducirse tras la emergencia. Sin embargo, las especies de aguas temporales deben retrasar el periodo reproductivo y hacerlo coincidente con el periodo de inundación de los medios acuáticos en los que se desarrollan sus larvas. De ahí que los adultos sufran un periodo de diapausa, sincronizado con el de sequía, y migren hacia abrigos naturales, como bosques y cuevas, alargando así la fase adulta

(Bouvet, 1971; Svensson, 1972; Botosaneanu, 1974; Denis, 1977). Este condicionante histórico de los organismos que explotan aguas temporales los convierte en una herramienta ideal para el estudio de la evolución de las estrategias vitales en estos organismos, como la migración a cavidades cercanas durante el periodo estival, el retraso del período reproductivo o la sincronización del período de diapausa al periodo de sequía.

4. En los tricópteros es común el dimorfismo sexual en tamaño (Macan, 1973; Malicky, 2004). En el caso de especies adaptadas a aguas temporales, este dimorfismo sexual sesgado hacia hembras podría ser el resultado de fuertes presiones de selección derivadas de la necesidad de adaptación al hábitat temporal, lo que hace de estas especies un objeto de estudio propicio para conocer la influencia de la selección natural sobre la morfología de las especies.

La especie de estudio es *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae), una especie extremadamente próspera que aprovecha las condiciones de vida, a veces difíciles, de arroyos temporales de toda la zona perimediterránea (Moretti *et al.*, 1972; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1994; Graf *et al.*, 2008). La larva suele vivir en aguas con temperaturas inferiores a los 14°C y en ambientes ligeramente sobresaturados de oxígeno (Bouvet, 1974). Se alimenta principalmente de detritus, aunque en situaciones de escasez de alimento pueden llegar a practicar el canibalismo (Moretti *et al.*, 1972; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1974). Se

ha observado emergencia de adultos en esta especie cuando las pupas maduras son sometidas a una sequía repentina (Moretti *et al.*, 1972; Bonada *et al.*, 2004a).

Cuando emergen estos insectos, antes del inicio del periodo de sequía, las gónadas no están desarrolladas y la ovoposición es imposible. Es en este momento cuando los imagos se dirigen a cavidades subterráneas (grutas o fisuras) y permanecen en estado de diapausa estival (estivación) en un ambiente oscuro, relativamente húmedo, con la temperatura constante (p. ej., Bournaud, 1974). Tras este periodo, maduran los óvulos, copulan y salen de las cuevas hacia el río a realizar la puesta (p. ej., Botosaneanu, 1974).

4.2. ÁREAS DE ESTUDIO

4.2.1. Arroyo de Cañada Hermosa

Este arroyo es un tributario del río Cubillas y se encuentra situado en la provincia de Granada (sureste de España), al norte de Sierra Arana. Concretamente los estudios se llevaron a cabo en dos tramos de este río, uno situado en su cabecera (coordenadas UTM, Huso 30, X: 453229, Y: 4150070; **Figuras 4 y 6**) y otro en su tramo final, en Iznalloz, antes de su desembocadura en el Cubillas (coordenadas UTM, Huso 30, X: 453439, Y: 4140318; **Figuras 5 y 6**).

El arroyo fluye mayoritariamente entre campos de olivos y cultivos de cereales y la vegetación riparia está formada por plantas anuales que invaden el cauce durante el período de sequía.

La caracterización del hábitat fluvial y de ribera se realizó en base a los índices IHF y QBR (Pardo *et al.*, 2002; Munné *et al.*, 1998, respectivamente). El tramo alto presentó durante el periodo de estudio y en ambos años de muestreo un flujo laminar. El sustrato se compuso de un porcentaje mayor del 10% de limos y arcillas, con una proporción de bloques, cantos, gravas y arena menor del 10%. En todo el tramo muestreado existió un porcentaje de hojarasca del 60%. Además, el cauce presentó troncos y ramas y raíces expuestas. Asimismo, la proporción de pecton, plocon y briófitos fue menor del 10%. Sin embargo, la proporción de fanerógamas fue mayor del 50%, y su componente mayoritario fue *Apium* sp. La zona de ribera presentó una cubierta vegetal menor del 10% y la estructura de la cubierta se compuso de escasos árboles, siendo éstos autóctonos (*Salix* sp.), y un 20 % de arbustos. De ahí que el porcentaje de sombra del cauce fuera muy escaso, quedando de esta manera muy expuesto a la radiación solar. Además, el canal fluvial no ha sido modificado.



Figura 4: Arroyo de Cañada Hermosa en su cabecera.

El tramo bajo presentó flujo laminar junto con algún rápido somero. El sustrato se compuso mayoritariamente de cantos y gravas junto a un pequeño porcentaje de bloques, piedras, arenas, limos y arcillas. En todo el tramo muestreado, existió un porcentaje de hojarasca menor del 10%. Además, el cauce presentó troncos y ramas. La proporción de plecton y briófitos, pecton y fanerógamas fue aproximadamente de un 30%. La zona de ribera posee menos de un 10% de cubierta vegetal y no posee árboles y arbustos, por lo que el cauce está expuesto a la radiación solar. Además, el canal fluvial tiene modificadas las terrazas adyacentes, lo que provoca una reducción del canal.



Figura 5: Arroyo de Cañada Hermosa en su tramo final, cercano a su desembocadura en el río Cubillas.

4.2.2. Arroyo de Sillar

Los estudios en este arroyo se llevaron a cabo en dos tramos, uno cercano a la población de Sillar Baja (coordenadas, Huso 30, UTM, X: 467852, Y: 4133124) y otro cercano a la de los Villares (coordenadas UTM, Huso 30, X: 470496, Y: 4133354; **Figura 6**).

Ambos tramos se caracterizaron por un flujo laminar constante junto con algún rápido somero. La composición del sustrato se compuso mayoritariamente de cantos y gravas junto a un pequeño porcentaje de bloques y piedras, arenas y limos, y arcillas. En todo el tramo muestreado existió un porcentaje mayor del 10% y menor del 75% de hojarasca,

además de presentar troncos y ramas. La proporción de plocon y briófitos y el de pecton fue menor del 10% y el de fanerógamas entre el 10 y el 50%. La zona de ribera presentó entre un 10% y un 50% de cubierta vegetal de la zona de ribera. Asimismo, la estructura de la cubierta se compuso de un 40% de árboles y un 20% de arbustos. El porcentaje de sombra en el cauce era escaso quedando de esta manera el cauce con grandes claros. Los árboles identificados en la ribera son de origen autóctono. Además, el canal del río no había estado modificado.

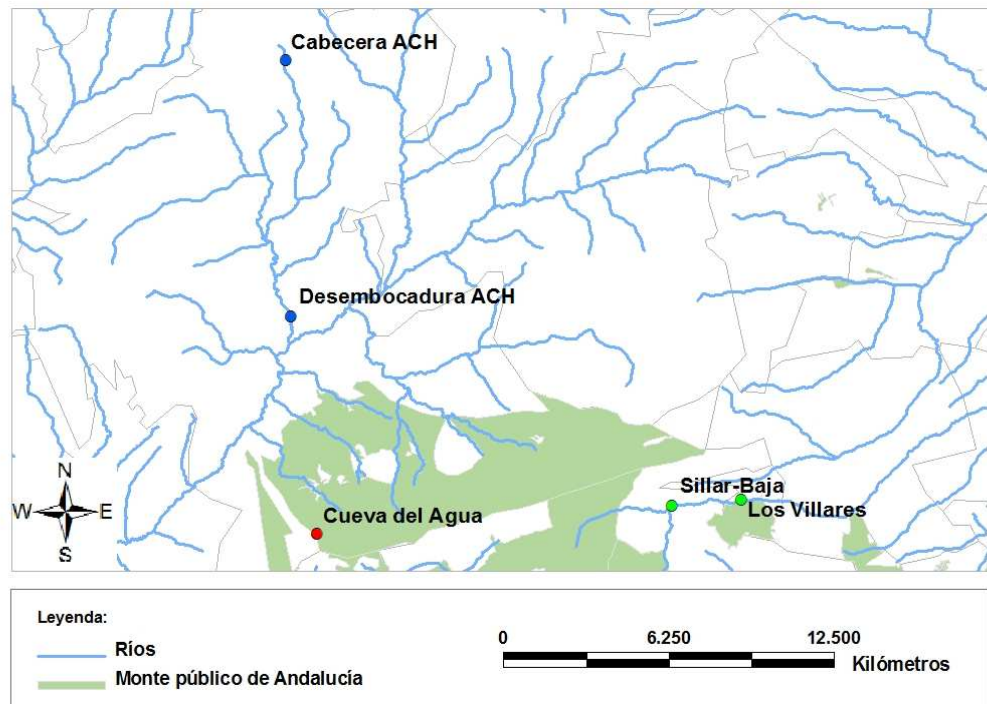


Figura 6: Localización de los tramos y ríos estudiados y de la Cueva del Agua.

4.2.3. Cueva del Agua

La Cueva de Agua de Iznalloz se encuentra en Granada (sureste de España), en el área occidental de Sierra Arana (coordenadas UTM: Huso 30, X: 454445, Y: 4132050). Su única entrada está situada a 1746 m s.n.m. y alcanza su máxima profundidad a -165 m. Debido a la dificultad de acceso a una gran parte de la cavidad, se seleccionó un área de muestreo con una longitud de aproximadamente 135 m, que abarcó desde la Entrada a través de una galería llamada “Pasillo de las Columnas”, hasta una sala de grandes dimensiones llamada “Gran Caverna” (**Figura 7**).

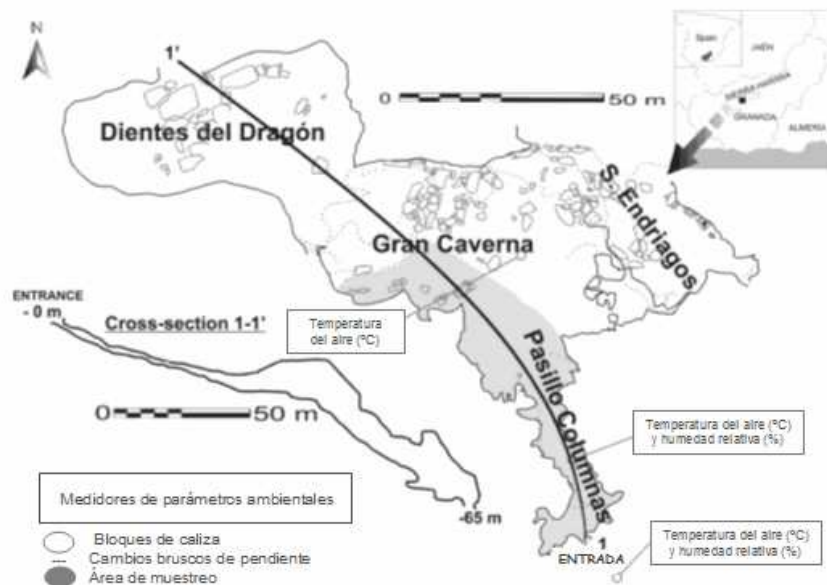


Figura 7: Topografía parcial de la Cueva del Agua en base a González-Ríos & Marín (1994) mostrando el área de muestreo de tricópteros (sombreado en gris) y la localización de estaciones de medida de parámetros ambientales (sección transversal 1-1').

4.3. PROTOCOLO DE MUESTREO DE MACROINVERTEBRADOS. PROCEDIMIENTO DE SEPARACIÓN, IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE MUESTRAS EN EL LABORATORIO

4.3.1. Protocolo de muestreo de macroinvertebrados en los ríos y tramos estudiados

En ambos tramos del Arroyo de Cañada Hermosa, los muestreos se llevaron a cabo durante los años 2003 y 2004. Las localidades fueron visitadas periódicamente meses antes del comienzo de los muestreos para detectar tricópteros del grupo de estudio (Limnephilidae) en sus primeras fases de desarrollo. La toma de muestras comenzó en el mes de febrero de cada año. Asimismo, los muestreos finalizaron en abril, al detectarse pupas y estuches de tricópteros vacíos. Durante todo el período de estudio, la frecuencia entre muestreos fue de quince días aproximadamente. Después de la emergencia de los adultos, el arroyo fue visitado mensualmente para registrar la duración del periodo de sequía y el nuevo periodo de inundación.

En cada muestreo, se tomaron quince muestras en cada tramo de estudio (cabecera y desembocadura) a lo largo de una distancia de 10 metros. En la desembocadura se tomaron cinco muestras en cada uno de los distintos mesohábitats: orilla derecha, centro e izquierda del arroyo (**Figura 5**). No se realizó esa distinción de hábitats en la cabecera debido a las escasas dimensiones del arroyo en esta zona (**Figura 4**).

Para llevar a cabo la toma de muestra se utilizó una red de mano de 0,15 x 0,20 m de lado, con un tamaño de malla de 0,5 mm. El sustrato situado 0,5 m delante de la red fue removido con la mano a contracorriente para conseguir que los invertebrados entraran en la red. De esta manera, la superficie muestreada en cada toma de muestra fue de 0,1 m². Las muestras obtenidas se introdujeron en botes de plástico (duquesas) y se conservaron con formaldehído al 4%. Finalmente, fueron debidamente etiquetadas y llevadas al laboratorio para su posterior separación.

En el caso del Arroyo de Sillar, tanto en Los Villares como en Sillar-Baja, se realizó un muestreo cualitativo en febrero y marzo de 2003. Inicialmente, se realizó un recorrido visual a lo largo de un tramo de 100 m para reconocer los diferentes mesohábitats existentes que luego fueron muestreados. Posteriormente, el contenido de la red se vertió en bateas de plástico para posteriormente extraer los individuos pertenecientes a la familia Limnephilidae. Fueron llevados al laboratorio en viales de plástico con alcohol al 70%, debidamente etiquetados, para ser identificados en el laboratorio.

4.3.2. Procedimiento de separación, identificación y estudio de macroinvertebrados en el laboratorio

Ya en el laboratorio, los macroinvertebrados fueron separados e introducidos en viales de plástico debidamente etiquetados con alcohol al 70% tras ser identificados. Los tricópteros fueron identificados a nivel de

especie utilizando la siguiente bibliografía: Jacquemart (1962), Zamora-Muñoz *et al.* (1995), Vieira-Lanero (2000), Tachet *et al.* (2000) y Ruiz García & Ferreras Romero (2007). El resto de macroinvertebrados se identificaron a nivel de familia mediante Tachet *et al.* (2000).

4.3.3. Estudio del crecimiento larvario en *Mesophylax aspersus*

La puesta de huevos en los ríos por parte de las hembras de tricópteros y las primeras fases del desarrollo larvario son difíciles de estudiar en la naturaleza. Para determinar la tasa de puesta, el tiempo de puesta, el tiempo que transcurre desde la cópula hasta la puesta y la eclosión de las larvas, se observaron las puestas de 27 hembras de *M. aspersus*, capturadas en otoño en la Cueva del Agua y que copularon en el laboratorio. Para ello, se introdujeron dichas puestas en cestillas dentro de un río artificial, que presentaba un sistema de filtrado, flujo de agua continuo y una temperatura que osciló entre 9 y 14 °C. En el interior de las cestillas se colocaba sustrato y hojarasca procedente del Arroyo de Cañada Hermosa (**Figura 8**).



Figura 8: Cestillas de cría en un dispositivo de río artificial en el laboratorio.

Para el estudio del desarrollo larvario de esta misma especie en la naturaleza, se utilizaron 44 larvas colectadas en ambos tramos del Arroyo de Cañada Hermosa a lo largo de los dos años de estudio (2003 y 2004). En estos individuos se tomaron medidas de anchura y longitud de la cabeza mediante un micrómetro ocular instalado en una lupa binocular (Olympus, CH-2, Barcelona, España). Estas medidas fueron realizadas por duplicado con el fin de comprobar posibles errores de medida, utilizándose posteriormente el valor medio. La fiabilidad en las medidas se confirmó con la alta repetibilidad de las mismas (longitud:

repetibilidad 96%, one-way ANOVA $F_{44,45} = 78,95$, $P < 0,001$; anchura: repetibilidad 96%, one-way ANOVA $F_{44,45} = 91,06$, $P < 0,001$).

Para comprobar si existía una buena definición de los estadios larvarios en base a la distribución de frecuencias de la anchura de la cápsula cefálica, de acuerdo con la ley de Dyar (Sáinz-Bariáin & Zamora-Muñoz, 2012), se representó el logaritmo natural de la anchura media de la cabeza para los distintos estadios larvarios.

4.3.4. Análisis del contenido digestivo

Los individuos capturados fueron diseccionados ventralmente desde el tórax, con el fin de aislar el estomodeo y el mesodeo (Peckarsky, 1996). Posteriormente, fueron introducidos en viales con líquido de Hertwig y mantenidos en una estufa a 65°C (Raypa, DOD-90, Terrassa, España) durante 20 horas. Tras este período, fueron montados sobre un portaobjetos con líquido de Hertwig, protegidos con cubreobjetos y secados de nuevo en la estufa. A continuación, fueron observados a través de un microscopio (Zeiss, AxioStar, Barcelona, España). Se tomaron medidas (en porcentaje) de ocupación absoluta del tracto digestivo a 40 aumentos, y de ocupación relativa (en porcentaje respecto al total de alimento presente) de cada componente alimenticio encontrado a 100 aumentos.

4.3.5. Determinación de la disponibilidad de alimento

Con la finalidad de determinar la cantidad de alimento disponible para las larvas al inicio y final del desarrollo larvario (**Objetivo 1**), se calculó la cantidad de materia orgánica existente en las quince muestras tomadas el primer día de muestreo y el último del año 2004, tanto en la cabecera como en la desembocadura del Arroyo de Cañada Hermosa. Para ello, tras la extracción de los macroinvertebrados, las muestras fueron pesadas e introducidas en una mufla a 260°C. Después, fueron pesadas de nuevo calculando el contenido en materia orgánica como la diferencia entre ambos pesos (Pozo *et al.*, 2009).

Los resultados obtenidos fueron utilizados también para el estudio de la coexistencia entre taxones de la comunidad, así como la distribución espacial de los miembros de la comunidad (**Objetivo 2**).

4.4. MEDIDAS DE PARÁMETROS MEDIOAMBIENTALES

4.4.1. Parámetros medidos en los ríos estudiados

En ambos tramos de estudio del Arroyo de Cañada Hermosa se midieron “in situ” los siguientes parámetros:

- Conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$) y temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), mediante un conductímetro (Eutech Eco-scan Con6 Agua) con sonda de temperatura.

- pH, mediante un Waterproof pHTester 30 (Eutech Instruments, Oakton).
- Oxígeno disuelto (mg/l y % saturación de oxígeno), mediante un oxímetro (WTW Oximeter Oxi 320/Set).
- Anchura del cauce mediante una cinta milimetrada.
- Profundidad y anchura, mediante una barra milimetrada y una cinta métrica.

Además, para caracterizar las condiciones ambientales en que se desarrollaban las larvas de tricópteros se realizaron tomas de muestras de agua en varios momentos del periodo de muestreo: previamente al inicio del muestreo de macroinvertebrados, en tres fechas distintas durante el período de desarrollo larvario de *M. aspersus* y una última tras la emergencia de estos insectos. Las muestras se tomaron en envases de plástico de 1 litro y fueron conservadas en nevera con hielo a una temperatura menor de 8°C y trasladadas al Laboratorio Hydraena S.L.L. (Granada) donde se analizaron antes de 24 h. Los parámetros físico-químicos medidos fueron: sólidos en suspensión (mg/l), calcio (mg/l), magnesio (mg/l), dureza (mg/l), sulfatos (mg/l), nitratos (mg/l), nitritos (mg/l), amonio (mg/l), fosfatos (mg/l) y alcalinidad (mg/l de Ca (HCO₃)).

Para la medición de los sólidos en suspensión la metodología utilizada fue de filtrado, secado a 106°C y pesado; el calcio, magnesio y la alcalinidad, se midieron mediante compleximetría; y los sulfatos, nitratos, nitritos, amonio y fosfatos mediante espectrofotometría de absorción molecular.

4.4.2. Parámetros medidos en la Cueva del Agua

El reemplazamiento del aire dentro de las cuevas de grandes dimensiones se produce por la circulación convectiva del aire (“cave breathing”), de forma que el aire frío, más pesado, entra en la cavidad desde el exterior por el suelo y el aire caliente, más ligero, sale por el techo (ver Christoforou *et al.*, 1996). Éste es un fenómeno que se ha descrito también en la Cueva del Agua y se produce como consecuencia de inversiones térmicas (Fernández-Cortés, 2005; Fernández-Cortés, 2006).

Para estudiar las condiciones climáticas, tanto dentro como fuera de la Cueva, y relacionarlas con la actividad de los tricópteros se tomaron datos de temperatura y humedad relativa cada hora durante cuatro años (2000, 2002, 2003 y 2004) mediante medidores “data loggers” (Thermos Data mod. TH; Digital Analog System). Esta cueva es un laboratorio subterráneo destinado a la investigación hidrogeológica con detectores de parámetros ambientales en continuo (González-Ríos & Marín, 1994; Barranco *et al.*, 2004; Fernández-Cortés, 2005; Fernández-Cortés, 2006). Los medidores estuvieron situados en tres localizaciones: en el exterior de la cavidad, en el Pasillo de las Columnas y en la Gran Caverna (**Figuras 7 y 9**). La temperatura fue medida mediante un sensor con rango entre -25°C y 100°C y con una precisión de $\pm 2^{\circ}\text{C}$ ($0-70^{\circ}\text{C}$). La resolución de la temperatura del aire fue de $0,1^{\circ}\text{C}$ en los sensores localizados fuera de la Cueva y en el Pasillo de las Columnas y de $0,01^{\circ}\text{C}$ en la Gran Caverna. El sensor de humedad relativa presentaba un rango

de medición entre 0% y 100%, con una precisión de $\pm 2\%$. La resolución de este sensor fue de 0,1%.

Además de la temperatura y la humedad relativa, se midió la cantidad de luz en la Entrada, Pasillo de las Columnas y Gran Caverna con un luxómetro (Delta HD8366, Productos de Conservación S.A., Madrid, España), de rango de 0,1 lux-199,9 Klux.



Figura 9: “Data-loggers” para la recogida de datos de temperatura y humedad del aire, localizados en el Pasillo de las Columnas.

4.5. PROTOCOLO DE MUESTREO DE LOS TRICÓPTEROS ADULTOS EN LAS CAVIDADES ESTUDIADAS Y MEDIDAS DE LABORATORIO

El protocolo de muestreo realizado en las cavidades estudiadas consistió en la búsqueda activa de tricópteros adultos en las paredes y techos de la cavidad. Una vez detectados, fueron capturados con redes entomológicas, pinzas o directamente a mano.

En la Cueva del Agua el periodo de muestreo abarcó la primavera (marzo-mayo) y el otoño (octubre-diciembre) de los años 2000, 2002, 2003 y 2004, coincidiendo con los períodos de llegada y salida de los tricópteros de la Cueva. Durante estos periodos, se visitaba cada 2-3 días. Además, durante el verano, la cavidad fue visitada una vez a la semana para registrar algún signo de actividad de los adultos. Los individuos capturados fueron utilizados para el desarrollo de los **Objetivos 3, 4, 5 y 6**.

Tras la captura, cada individuo era introducido en viales separadamente y transportado al laboratorio en un contenedor isotérmico a una temperatura entre 6 y 10°C, donde se mantenían vivos en cámaras de incubación (a 10°C, 95% de humedad y en total oscuridad, simulando las condiciones ambientales de la cueva). En el laboratorio, se tomaron medidas del tamaño de las alas y pesos correspondientes. El peso se obtuvo mediante una balanza digital (SV-120A, Gram Precision, Barcelona, España; precisión 0,0001 g). Para medir el tamaño de las alas

se utilizó un calibre digital (Calb112, SESA Tools, Guipúzcoa, España), realizándose las medidas bajo una lupa binocular (Olympus, CH-2, Barcelona, España).

Los ejemplares fueron medidos y pesados en vivo. Se introducían en viales transparentes evitando así los posibles daños que pudieran producirse por la manipulación de los individuos, así como los posibles errores de medida. Para el cálculo de la repetibilidad de las medidas alares se midieron tres veces un total de 35 individuos escogidos aleatoriamente (ala derecha, repetibilidad: 99%, ANOVA de una vía, $F_{34,70} = 239$, $P < 0,001$; ala izquierda, repetibilidad: 99%, ANOVA de una vía $F_{34,70} = 283$, $P < 0,001$). Las medidas fueron altamente repetibles por lo que el tamaño del ala de cada individuo fue calculado a partir del valor de longitud medio de ambas alas.

Los individuos fueron también sexados en base a su genitalia (ver Malicky, 2004) y marcados con rotulador indeleble de diferente color según su sexo. Exceptuando aquellos individuos utilizados en el laboratorio para las observaciones y experimentos, los individuos capturados fueron devueltos posteriormente a la cueva tras su marcaje. Durante todo el período de estudio tan sólo un individuo marcado en primavera fue recapturado en otoño. Fue un indicador de la dificultad de la captura, probablemente debido al gran tamaño de la población y sugiriendo una alta tasa de mortalidad durante la estivación.

Durante el período de entrada y salida de los tricópteros de la cavidad, primavera y otoño respectivamente, se colocó en el hueco superior de la puerta de entrada una malla en forma de embudo con la finalidad de estudiar la proporción de sexos y el fenómeno migratorio en los machos y hembras de tricópteros (**Figura 10**). En ocasiones, se realizaron observaciones directas a la entrada de la cavidad durante la noche. También, se utilizaron también trampas de luz UV colocadas cerca de la misma.



Figura 10: Malla en forma de embudo situado en el hueco de la entrada de la Cueva del Agua durante el período de entrada de los tricópteros.

Los individuos que morían durante los experimentos de laboratorio se conservaron en alcohol al 70%.

4.6. ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL EN UNA ESPECIE DE TRICÓPTERO DE AGUAS TEMPORALES

Los individuos de *M. aspersus* capturados en otoño en la Cueva del Agua y que iban a ser utilizados para los experimentos de emparejamiento se introducían en terrarios de dimensiones 15x7x12 cm en los que se incluía un pocillo con una esponja humedecida en agua. Posteriormente, se emplazaban en la cámara de incubación (ver apartado 4.5).

Para el estudio de la posible elección del macho por parte de una hembra se introdujeron una hembra (en el centro) y dos machos (uno en cada extremo) de diferentes tamaño y peso (rango de pesos 24,30 - 32,67 mg, rango de tamaño: 15,06 - 17,38 mm, $n = 20$) en terrarios de dimensiones 15x7x36 en tres compartimentos separados. Posteriormente, se realizaron observaciones de 5 min. cada 2 horas durante un periodo de 12 horas, anotando en cada visita la posición de la hembra en el terrario y si permanecía quieta o en movimiento. Se realizaron 10 réplicas y se utilizaron 10 hembras y 20 machos.

Además, con el fin de detectar competencia entre machos se introdujeron en cada terrario una hembra y de 2 a 4 machos vírgenes en los terrarios, simulando la misma razón de sexos observada en la cueva tras el período de estivación. Posteriormente, se introdujeron en la cámara de incubación y fueron visitados cada 2 horas realizándose observaciones de 5 min.

Transcurridas 12 horas, la hembra fue separada de los machos, continuando la observación experimental al día siguiente. Según observaciones realizadas en el interior de la Cueva del Agua, tras la suelta de individuos marcados en la Entrada de la misma (**Figura 7**) durante el otoño, las hembras de *M. aspersus* perduran en esta zona un máximo de 3 días antes de iniciar la migración hacia el río, así como un máximo de 4 días para los machos. Así, los experimentos de emparejamiento se realizaron durante tres días consecutivos, principalmente con el fin de detectar cópulas múltiples. Se realizaron 27 réplicas, en las que se utilizaron un total de 27 hembras y 81 machos. En cada visita, se anotó la posición de los individuos, las cópulas observadas y la identidad del macho que copulaba con la hembra experimental. Los resultados obtenidos fueron utilizados para el desarrollo del **Objetivo 5**.

Para el estudio de la influencia de la selección natural y sexual sobre el dimorfismo sexual en tamaño, se diseñó un nuevo experimento, similar al anterior, con la diferencia de que, en este caso, cada encuentro se dio por finalizado al terminar la primera cópula, la cual siempre ocurrió antes de las 12 horas de observación. Se utilizaron un total de 25 hembras y 74 machos, realizando un total de 25 réplicas. Los individuos fueron utilizados sólo una vez. En tres ocasiones, un macho murió durante los experimentos y fue inmediatamente sustituido por otro con el fin de mantener la razón de sexos. Los datos de los machos muertos o reemplazados no fueron utilizados en los análisis.

En cada visita se controló si las hembras habían realizado la puesta y se contabilizaba el número de huevos por puesta. Para facilitar ésta, se colocaron en los terrarios sustratos con materia vegetal húmeda.

4.7. ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES

Para el estudio de la procedencia de los adultos de la Cueva del Agua mediante isótopos estables (**Objetivo 3**), se utilizaron 17 individuos de la especie *M. aspersus* capturados en la Cueva del Agua durante los años 2000 a 2004. Además, se utilizaron larvas de ríos cercanos a esta cavidad capturados desde 1999 hasta 2005, concretamente 15 larvas de la misma especie capturadas en el Arroyo de Cañada Hermosa (13 de la cabecera y 2 individuos del tramo final) y 3 larvas del Arroyo de Sillar (2 pertenecientes al tramo localizado en Los Villares y uno en Sillar-Baja). Tras la captura, los individuos fueron introducidos en viales de vidrio y secados en una estufa a 66°C durante 48 horas. Después, cada individuo fue triturado mediante mortero e introducido en un vial de vidrio debidamente etiquetado. De aquí, se extrajeron submuestras de 1 mg, pesadas con una balanza digital, y se introdujeron en viales de estaño para su posterior análisis isotópico. Los análisis fueron realizados por la empresa “UC Davis Stable Isotope Facility” (Department of Plant Sciences, One Shields Ave, Mail Stop 1, Davis, CA 95616 USA), donde se analizaron los isótopos ^{13}C y ^{15}N mediante un analizador elemental PDZ Europa ANCA-GSL conectado a un espectrofotómetro de flujo

continuo de masas de relación isotópica (IRMS) PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd, Cheshire, Reino Unido).

Inicialmente, las muestras se quemaron a 1000°C en un reactor lleno de óxido de cromo y cobalto plateado / óxidos cobálticos. Después de la combustión, los óxidos se eliminaron en un reactor de reducción (reducción de cobre a 650°C). Tras esto, el portador helio fluyó a través de una trampa de agua (perclorato de magnesio) y una captura de CO₂ opcional (sólo para el análisis del N). El N₂ y el CO₂ se separaron en una columna Carbosieve GC (65°C, 65 ml/min) antes de entrar en el IRMS. Durante el análisis, las muestras se intercalaron con varias réplicas de al menos dos estándares de laboratorio, seleccionados por ser de composición similar a las muestras a analizar, previamente calibrados frente a materiales de referencia estándar NIST (IAEA-N1, IAEA-N2, IAEA-N3, USGS-40 y el USGS-41). Posteriormente, una relación de isótopos preliminar de la muestra se midió en relación a los gases de referencia analizados con cada muestra. Finalmente se corrigieron los valores de todo el lote en base a los valores conocidos de los estándares de laboratorio incluidos.

Las relaciones isotópicas de un elemento en una muestra se mostraron como la desviación de una muestra relativa a un patrón. El valor δ para un elemento se calcula según la siguiente ecuación (Squeo & Ehleringer, 2004):

$$\delta x = \left[\frac{R_x}{R_{\text{patrón}}} - 1 \right] * 1000$$

donde R_x , representa la relación de isótopos de una muestra ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) y $R_{\text{patrón}}$ corresponde a la relación isotópica del mismo elemento en el patrón. El valor de δ se expresa en partes por mil (‰).

De las medidas obtenidas, la desviación estándar es de 0,2 ‰ para el ^{13}C y de 0,3 ‰ para el ^{15}N .

Los valores delta (δ) finales se expresaron con respecto a las normas internacionales V-PDB (Viena Peedee Belemnite) y Aire para carbono y nitrógeno, respectivamente.

La relación de $\delta\text{N}/\delta\text{C}$ ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ y $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, respectivamente) de todos los individuos analizados fue representada gráficamente, con el fin de relacionar la proporción de isótopos estables y el lugar de origen de los individuos capturados. De este modo, se podría identificar la población o poblaciones de origen de los individuos capturados en la Cueva del Agua, obteniendo también información sobre la capacidad de vuelo de *M. aspersus*.

4.8 ANÁLISIS DE DATOS O ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

4.8.1. Influencia de las condiciones abióticas del medio en el desarrollo larvario de una especie de tricóptero de aguas temporales

Con el fin de estudiar la relación entre el desarrollo larvario de la especie *M. aspersus* y los parámetros físico-químicos se realizó un análisis del tipo Modelo Lineal Generalizado (GLM), tomando como factores fijos el tramo estudiado, el mes y el año de muestreo y los parámetros físico-químicos como variables dependientes. Las variables profundidad máxima y anchura del cauce fueron transformadas mediante el coseno para ajustar su distribución a una normal. Asimismo, las variables nitratos, magnesio, sulfatos y alcalinidad se transformaron mediante el \log_e . El mismo análisis fue utilizado para analizar el tipo de ingesta y la cantidad de alimento disponible (mg/m^2 ; variable dependiente). Dichos análisis estadísticos fueron realizados mediante el software STATISTICA[®] 8.0.

La variación de la dieta de las larvas de *M. aspersus* fue analizada mediante la representación gráfica de la media \pm el error estándar de las variables: detritus en forma de materia orgánica particulada fina (MOPF), detritus perteneciente a fibras vegetales en descomposición, en forma de materia orgánica particulada gruesa (MOPG), diatomeas, algas no diatomeas, restos de animales y polen, para cada estadio larval.

4.8.2. Cálculo de la densidad y riqueza de macroinvertebrados

La densidad de macroinvertebrados fue calculada como la media de los individuos capturados en las quince muestras tomadas por día de muestreo en cada tramo de estudio, obteniendo un valor de densidad medio por día de muestreo y tramo, expresado en indiv/m². También se calculó su error estándar.

La riqueza de macroinvertebrados se calculó como el número de taxones colectados por fecha de muestreo y tramo de estudio.

Los taxones se clasificaron según el grupo funcional siguiendo a Cummins (1973), Anderson & Sedell (1979), Merrit & Cummins (2006), Tachet *et al.* (2002) y Graf *et al.* (2008). De los taxones encontrados, se seleccionaron aquellos pertenecientes al mismo grupo funcional (colectores-recolectores) que las especies capturadas del “grupo *Stenophylax*” con el fin de estudiar las interacciones bióticas de los tricópteros adaptados a aguas temporales con los demás taxones.

4.8.3. Índices de coexistencia y distribución espacial del gremio colectores-recolectores

La distribución espacial de este gremio se estudió mediante un análisis de co-existencia (CI) entre pares de especies para cada día y tramo de estudio, calculado según Schmera *et al.* (2007) mediante la siguiente fórmula:

$$CI_{ij} = \sum_{a=1}^N x_{ai}x_{aj}$$

donde C_{ij} es el índice de coexistencia (es decir, el grado de asociación) entre el taxón i y j , x_{ai} es la abundancia relativa de las especies i en la muestra a , x_{aj} es la abundancia relativa de especie j en la muestra a , y N es el número total de muestras.

Después, calculamos el índice de coexistencia para todo el gremio (CI_{gremio}), para cada tramo y tramo de estudio, siguiendo a Schmera *et al.* (2007) mediante la siguiente fórmula:

$$CI_{\text{gremio}} = \frac{\sum_{b=1}^B CI_b}{B}$$

donde CI_b es el índice de coexistencia entre dos especies diferentes, y B es el número total de pares de especies diferentes en el gremio. De esta manera, si el valor de coexistencia es cercano a 1, entonces habrá una asociación positiva entre el par de especies dado (C_{ij}) o entre la mayoría de pares de especies (CI_{gremio}) en la comunidad. Los resultados obtenidos fueron comparados con los valores de densidad aleatorios originados con una macro de Microsoft Excel. De esta manera, si la medida observada se situó en el percentil superior de la distribución aleatoria, entonces se consideró una asociación positiva entre los pares de especies. Sin embargo, si la medida observada se situó en el percentil inferior,

entonces se consideró una asociación negativa, interpretando ésta como señal de competencia entre los individuos (Schmera *et al.*, 2007). Posteriormente, se realizó un test X^2 (Southwood 1966) para comparar los valores obtenidos para el índice de coexistencia entre pares de especies con los obtenidos mediante el cálculo de este índice con los valores de densidades obtenidos aleatoriamente. Para ello, se utilizó el software STATISTICA[®] 8.0.

La distribución espacial de los miembros de la comunidad, es decir, la agregación intraespecífica, se determinó mediante el cálculo de la relación entre la varianza (s^2) y la media de las densidades obtenidas para cada tramo y fecha de muestreo. Un valor >1 indica que la distribución es agregada, mientras que un valor <1 indica una distribución aleatoria. Si es $=1$, la distribución estudiada sería regular (Elliott, 1979; Southwood, 1966). Posteriormente, se realizó un test X^2 (Southwood, 1966) para comparar si la agregación de las especies de tricópteros mostró una distribución agregada, aleatoria o regular usando el software STATISTICA[®] 8.0. El mismo análisis se realizó con los resultados obtenidos para toda la comunidad.

4.8.4. Análisis de isótopos estables

Con el fin de analizar el perfil isotópico de los individuos capturados en los diferentes puntos de estudio se realizó una correlación entre el contenido en δN y δC de las diferentes muestras. También se calculó la

media y la varianza del contenido en estos isótopos estables. Posteriormente, se realizó un ANOVA para determinar si existían diferencias entre la localidad de procedencia de las muestras. Las variables dependientes fueron $\log_e \delta N$ y δC (δN no siguió una distribución normal, por lo que se utilizó la transformación logarítmica en base e) y el factor fijo la localidad de las muestras.

4.8.5. Evolución del dimorfismo sexual en tamaño (SSD) en una especie de tricóptero de aguas temporales

En insectos, la longitud del cuerpo, la masa corporal, o las longitudes del ala y el tarso se utilizan a menudo como aproximaciones del tamaño corporal de los individuos, ya que estas medidas están altamente correlacionadas. Para insectos holometábolos, sin embargo, mientras que la masa corporal varía a lo largo de la vida de los adultos, el ala o la longitud del tarso no cambia tras la emergencia del adulto. La longitud del ala en *M. aspersus* estuvo positivamente correlacionada con la masa corporal (peso) de los individuos capturados en primavera, transformada logarítmicamente (\log_e de la masa corporal), tanto para el caso de los machos ($r = 0,57$, $n = 51$, $P = 0,00001$) como de las hembras ($r = 0,68$, $n = 41$, $P = 0,003$). Así, la longitud del ala se usó como medida de tamaño corporal al final de la estivación. Debido a que algunas predicciones están relacionadas con las reservas energéticas, el \log_e masa corporal, tras ser corregido por la longitud del ala, se usó como indicador de la condición física individual (Schulte-Hostedde *et al.*, 2005). Estas variables, así como las diferencias entre sexos (es decir, la interacción

año x sexo) no variaron significativamente entre años de estudio (GLM, año como factor aleatorio y sexo como factor fijo; y las tres variables independientes: efecto del año: $P > 0,05$; sexo x efecto del año: $P > 0,09$). Así, los datos de diferentes años fueron combinados con el fin de incrementar el poder estadístico. Las distribuciones de frecuencias del \log_e masa corporal, la longitud del ala y la condición física no difirieron de la normalidad (test de Kolmogorov-Smirnov para variables continuas, $P > 0,05$).

Las diferencias sexuales en relación con la supervivencia durante la estivación se estimaron mediante las diferencias en la razón de sexos de los tricópteros capturados cada año antes (en primavera) y después (en otoño) del periodo de estivación. Los efectos del año y la estación del año (efectos fijos) sobre el sexo de los individuos capturados (variable dependiente binomial) se analizaron mediante un modelo no lineal generalizado (GLZ) con una distribución binomial y una función logística. Las diferencias sexuales en tamaño fueron analizadas mediante un modelo lineal generalizado (GLM) en el que el sexo y la estación del año (factores fijos) se tomaron como variables predictivas que explicaron el tamaño corporal, la masa y la condición física.

Los diferenciales de selección estandarizados (es decir, lineal y cuadrático) del tamaño del ala de los machos y hembras fueron cuantificados como estimas de la selección sobre el tamaño del cuerpo durante el tiempo de estivación. Se utilizó a Endler (1986; pp. 171-172) para testar si estas estimaciones difirieron significativamente de cero.

Concretamente, un diferencial de selección lineal positivo (i) sugeriría selección direccional, mientras que valores positivos y negativos del diferencial de selección cuadrática (j) sugerirían selección disruptiva y estabilizadora (Endler, 1986).

La relación entre el tamaño del cuerpo de las hembras y el tamaño de puesta fue estimada a partir de 19 hembras capturadas en otoño y que realizaron la puesta en el laboratorio. Esta relación fue analizada mediante coeficientes de correlación de Pearson, usando información de la longitud del ala de la hembra, ya que la masa corporal y la condición, aunque no el tamaño del ala de los tricópteros, cambian durante el periodo de estivación. La predicción testada se refirió al tamaño de la hembra a la llegada al área de estivación, es decir, a la cueva. El valor del tamaño de puesta fue transformado logarítmicamente (\log_e).

También se exploró la asociación entre el tamaño del cuerpo del macho (es decir, la longitud del ala) y la probabilidad de cópula mediante la comparación de la longitud del ala del macho exitoso con la media de la longitud del ala de los machos que no copularon con una hembra, en un diseño de medidas repetidas

Los análisis estadísticos fueron realizados usando el software STATISTICA[®] 8.0.

4.8.6. Salida de los adultos de tricópteros de las cavidades: sincronización con el periodo de lluvias

La condición física de los individuos que entraban y salían de la Cueva del Agua se comparó mediante un análisis ANCOVA, usando la longitud del ala como covariable, la masa corporal (peso) como variable dependiente y la estación del año (primavera-otoño) y el sexo como factores fijos (García-Bethou, 2001). Una interacción entre los factores fijos informaría si el cambio en condición física entre la llegada y la salida de la cueva depende del sexo. Para comparar la varianza de la masa corporal de los individuos capturados a la llegada (primavera) y a la salida (otoño) de la cueva se realizó el test de Levene de homogeneidad de varianzas (Quinn & Keough, 2002). Además, se utilizó el término kurtosis, asociado a la distribución de frecuencias de las fechas de salida de los tricópteros, para poder determinar si la migración de la cueva fue más o menos sincrónica con la esperada según una distribución normal (es decir, si el término kurtosis difirió de cero).

Para determinar tanto la fecha cuando el número de capturas fue máximo y el tiempo en el que finalizó la migración, se estimó una curva logística de frecuencias de capturas acumuladas en las diferentes fechas. Se ajustó el número de individuos capturados durante el otoño a una ecuación logística de la siguiente forma:

$$\text{Número de individuos} = A/[1+e^{-k(t-t_{50})}]$$

donde *Número de individuos* es el número de individuos acumulado durante el otoño, t es el período de salida de la cueva, A representa la aproximación asintótica de la curva (es decir, el momento en el que termina la migración), K es la constante de la razón de capturas (es decir, la pendiente), e es la base del logaritmo neperiano, y t_{50} es la fecha en el punto de inflexión de la curva de captura, que indica la fecha en que el número de capturas alcanza su máximo.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software STATISTICA 8.0 software[©].

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. OBJETIVO 1: CICLO DE VIDA DE UNA ESPECIE DE TRICÓPTERO DE AGUAS TEMPORALES: DESARROLLO LARVARIO, ALIMENTACIÓN Y RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

De 27 hembras que copularon en el laboratorio, seguimos el desarrollo de la puesta de 3 hembras. El tiempo transcurrido entre la cópula y la puesta fue de $11 \pm 0,57$ (media \pm S.E.) días, observándose la primera puesta el 7 de noviembre. Las puestas consistieron en una única masa gelatinosa (**Figura 11a**), lo que concuerda con lo observado por otros autores para el “grupo *Stenophylax*” (Moretti *et al.*, 1972; Bouvet, 1974; Bouvet, 1975). El nº de huevos que contienen resultó ser de $215 \pm 10,49$ ($n = 3$). Los limnefilidos depositan las masas de huevos en zonas húmedas bajo piedras o musgo. Esta masa gelatinosa mantiene hidratados a los huevos y las larvulas (o larvas de primer estadio) y permite que puedan soportar la sequía del cauce hasta la llegada de las lluvias (Wiggins, 1980; Bouvet, 1994). Cuando se inunda, la masa gelatinosa se hincha y

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

comienza el desarrollo larvario (**Figura 11b**; Moretti *et al.*, 1972; Bouvet, 1974). En $9 \pm 1,15$ días aparecían los ojos (**Figura 11b**). Las larvulas (**Figura 11c**) eclosionaron en $22,33 \pm 8,35$ días, aunque permanecen en el interior de la masa gelatinosa hasta la completa disolución de la misma o se abren paso hasta el exterior con sus movimientos. En el momento de abandonar la cápsula gelatinosa, las larvulas comienzan a formar un estuche con arena y material vegetal procedente del sustrato del río que fue aportado en las cestillas en las que se realizó la cría de larvas en el laboratorio (**Figura 11d**).

Las medidas de las cápsulas cefálicas (longitud y anchura) de los individuos capturados durante el periodo de estudio, se utilizaron para definir los estadios larvales, pudiendo determinar así las dimensiones de los estadios II a V (**Figura 12**). El gráfico obtenido mostró una buena concordancia con la ley de Dyar, sugiriendo la determinación correcta del número de estadios según la anchura de la cápsula cefálica de cada estadio (**Figura 13**). A partir de esta ecuación, se calcula que las larvas de estadio I deben tener una anchura de la cabeza de 0,34 mm, tamaño inferior a la luz de malla utilizada, lo que explica la ausencia de capturas de individuos de este estadio, hecho frecuente que ya ha sido señalado anteriormente en la literatura (Vieira- Lanero, 2000, p. ej.).

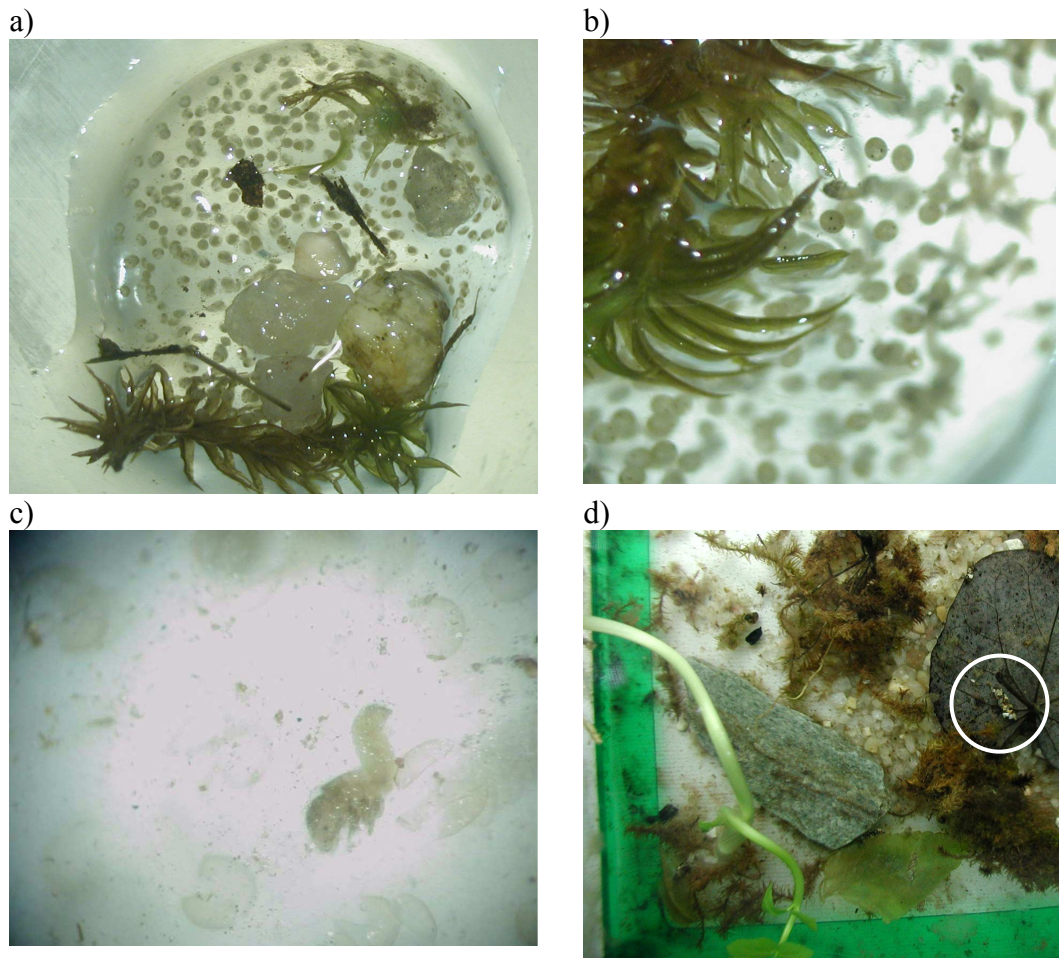


Figura 11: Desarrollo larvario de *Mesophylax aspersus* desde (a) la puesta dentro de una masa gelatinosa, (b) el inicio del desarrollo larvario, (c) la lárvula recién eclosionada y (d) larvas en estadio II.

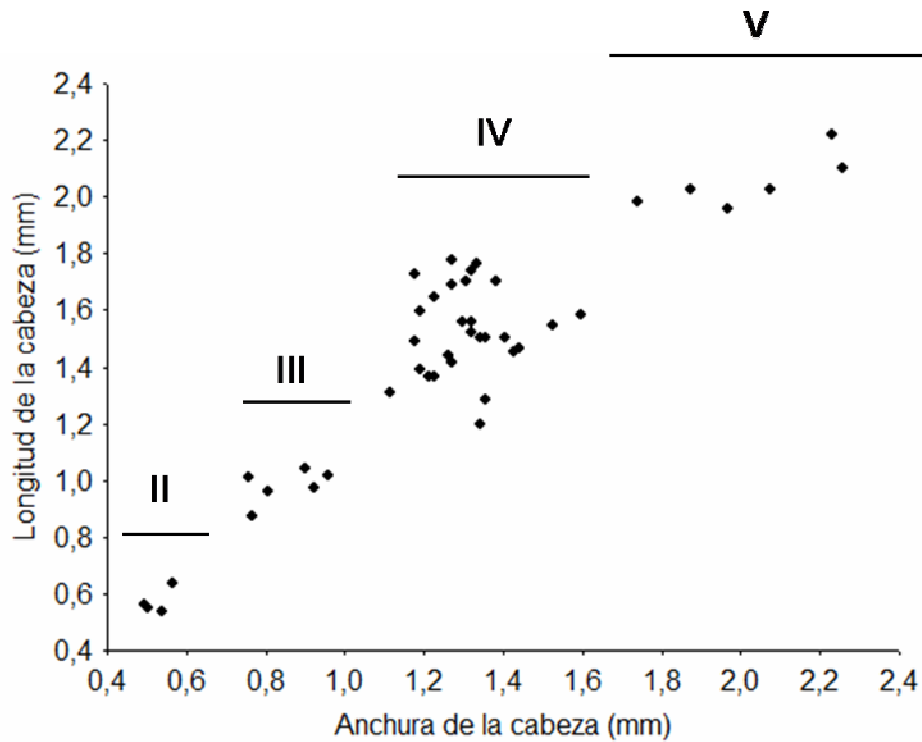


Figura 12: Representación gráfica de las medidas de longitud y anchura de la cabeza de las larvas de *Mesophylax aspersus*. Los distintos estadios larvarios están indicados como II, III, IV y V.

Analizando la estructura poblacional de *M. aspersus* durante los meses de estudio, se observó un crecimiento larvario rápido entre los meses de febrero a abril. En febrero, se capturaron individuos de estadios II, III y IV, mientras que en marzo la mayoría de los individuos se encontraron ya en IV estadio. En el mes de abril los individuos capturados estuvieron en estadios IV y V y comenzaron a encontrarse pupas y estuches vacíos. Además, en abril se capturó un adulto mediante trampas de luz, indicando el inicio del periodo de emergencia. Estos resultados

mostraron que la especie *M. aspersus* muestra un ciclo univoltino en el arroyo de estudio (Figura 14).

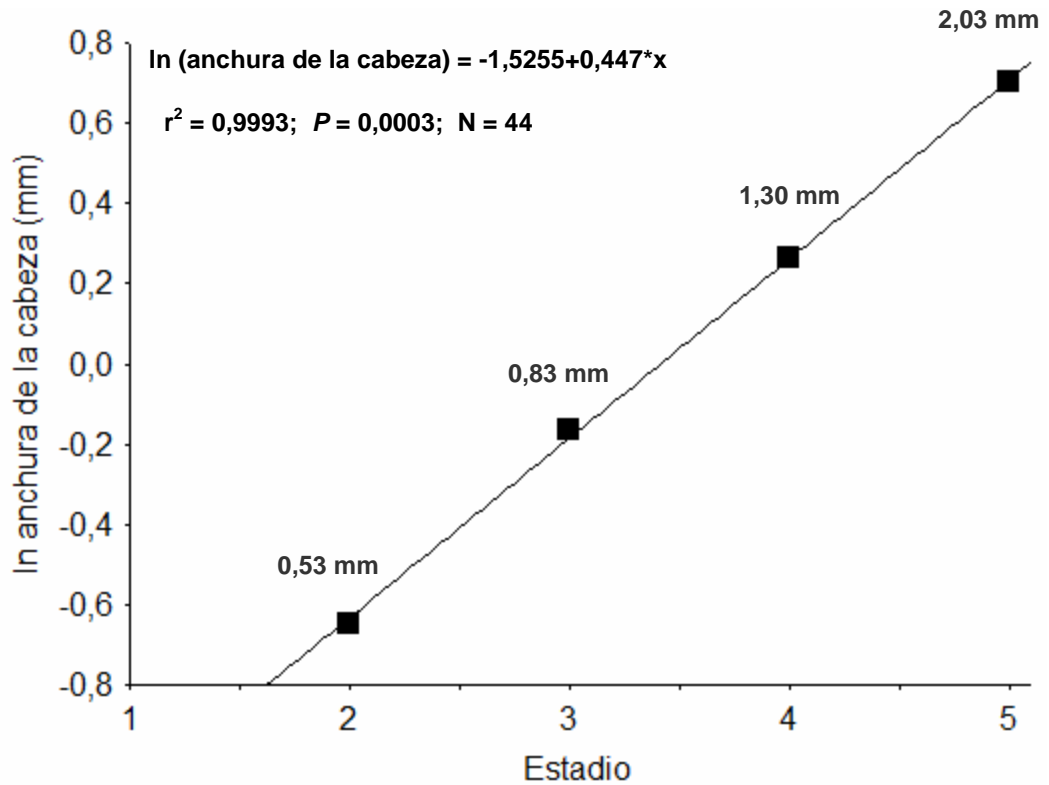


Figura 13: Relación entre el \log_e de la anchura de la cabeza (mm) y los estadios larvarios de la especie *Mesophylax aspersus*.

Ya Moretti, en 1972 (Moretti *et al.*, 1972), describió las condiciones de vida de las larvas del grupo “*Stenophylax*”, destacando que el desarrollo de la fase larvaria durante el tiempo de permanencia de agua en los ríos, aunque no se había especificado con el desarrollo de los diferentes estadios para esta especie.

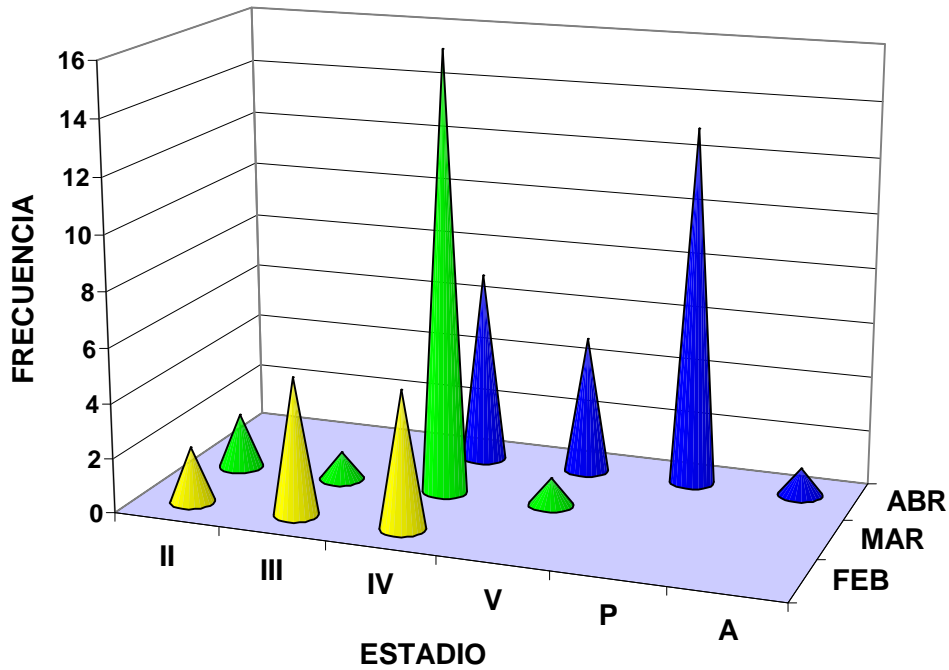


Figura 14: Representación gráfica del ciclo de vida de *Mesophylax aspersus*. Frecuencia de individuos desde estadio larval II hasta adulto, en el Arroyo de Cañada Hermosa.

Bouvet, en 1974, realizó experimentos de laboratorio con larvas de esta especie para estudiar las posibles causas de la diapausa ovárica. Además, Botonaneanu (1974) describió que tras la emergencia de estos insectos, los óvulos no están desarrollados por lo que la ovoposición es imposible, añadiendo que es en este momento cuando los imagos se dirigen hacia cavidades naturales (grutas subterráneas o fisuras) y permanecen allí durante la estivación. Tras este periodo, ya con los óvulos maduros, copulan y vuelan de las cuevas al río a poner los huevos (Botonaneanu, 1974). A pesar de estas observaciones y la de otros autores que describen

algunos aspectos de las especies del “grupo *Stenophylax*” (Décamps, 1966; Bounard, 1971; Bouvet, 1974), en ningún caso se describe con detalle el ciclo vital de *M. aspersus*.

Durante el periodo de estudio, en el Arroyo de Cañada Hermosa la temperatura del agua osciló entre los 8,6 y 13,5 °C siendo similar la variación encontrada en los dos tramos y años de estudio ($F_{(2,4)} = 0,05$, $P = 0,952$); **Figura 15** y **Apéndice 1**). Además, los valores de pH oscilaron entre 7 y 9, siendo más alcalinas en la desembocadura (efecto del tramo: $F_{(1,4)} = 8,29$, $P = 0,045$) y al final de cada periodo de muestreo, aunque esto último no resultó significativo ($F_{(1,4)} = 2,13$, $P = 0,235$; **Figura 15**). La concentración de oxígeno disuelto fue siempre más baja en la cabecera que en la desembocadura ($F_{(1,4)} = 31,07$, $P = 0,005$), donde los valores de saturación no alcanzaron el 90% en ningún momento (ver **Figura 15** y **Apéndice 1**).

Los resultados obtenidos en este estudio amplían el rango de valores de oxígeno disuelto en los que se ha encontrado esta especie (**Apéndice 1**). Según los datos registrados en la literatura sobre las condiciones del agua en las que se desarrollan las larvas de *M. aspersus*, se define como una especie que habita en medios con concentraciones de oxígeno cercanas a la saturación, 80 % según Moretti & Taticchi (1969), según nuestros resultados, esta especie es capaz de vivir en un rango mas amplio para este parámetros.

La conductividad fue un parámetro muy variable, alcanzando los valores más elevados en el mes de febrero (con máximos de 1710 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en la desembocadura en el año 2003) y bastante más bajos en el mes de abril (585 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en el mismo tramo y año; ver **Apéndice 1** y **Figura 15**), diferencias que resultaron ser significativas ($F_{(1,4)} = 228,70$, $P < 0,001$). También se encontraron diferencias significativas entre los dos años de estudio ($F_{(1,4)} = 76,09$, $P < 0,001$) así como en la interacción año * tramo ($F_{(1,4)} = 220,97$, $P < 0,001$ y en la de mes * tramo * año ($F_{(1,4)} = 191,79$, $P < 0,001$). Un ejemplo del amplio rango de conductividad que puede vivir *M. aspersus* es su aparición en ríos con altas concentraciones de salinidad lo que supone una alta conductividad debido principalmente a la alta concentración de cloruros (Gallardo-Mayenco 1994)

Respecto al parámetro profundidad máxima, éste alcanzó su valor máximo en los dos tramos de río en el mes de marzo para los dos años de estudio, observándose una clara diferencia en este parámetro entre ambos tramos ($F_{(1,4)} = 8,90$, $P = 0,040$; **Figura 15**, **Apéndice 1**). La disminución de la profundidad máxima en el mes de abril en los dos tramos de estudio, resultó marginalmente significativa ($F_{(2,4)} = 0,640$, $P = 0,056$). Finalmente, respecto a la anchura máxima del río en los tramos estudiados se observan valores máximos en el mes de marzo (**Apéndice 1**), observándose, al igual que para la profundidad, un descenso de la anchura del cauce en el mes de abril, aunque no resultó significativo ($F_{(2,4)} = 0,129$, $P = 0,881$). La profundidad máxima y la anchura máxima del cauce estuvieron correlacionados positivamente ($r = 0,694$, $P < 0,002$). La disminución de los valores de estos parámetros se produjo en

el mes de abril coincidiendo con la aparición de numerosos individuos en estado de pupa y la emergencia de adultos (ver **Figura 13**). Con esto, se podría señalar que el inicio del período de sequía induciría el comienzo de la emergencia en la especie de estudio. Bonada *et al.* (2004a), observaron emergencia de adultos de *M. aspersus* cuando las pupas maduras fueron sometidas a una sequía repentina en el laboratorio.

El análisis de las características físico-químicas del agua durante el período de estudio (febrero 2003) y unos meses después (junio 2003), momento en el que no se encontraron larvas y aún discurría agua por el arroyo, mostraron un incremento en las concentraciones de sólidos en suspensión, amonio y alcalinidad, así como un descenso en las concentraciones de calcio, dureza y sulfatos (ver **Apéndice 2**). Esto último está en consonancia con el descenso de conductividad detectado al final del periodo de estudio (**Figura 15**). De forma general, se ha descrito un aumento de la concentración de iones en relación con el descenso del nivel del agua en charcas temporales (Williams, 1996). Sin embargo, en arroyos temporales la relación no tiene por qué ser la misma. Al contrario, el descenso del nivel del agua en el arroyo está relacionado con el menor aporte de agua de lluvia, menor esorrentía y por tanto del lixiviado del terreno adyacente al arroyo, como es general en los cursos de agua mediterráneos (Robles *et al.*, 2002).

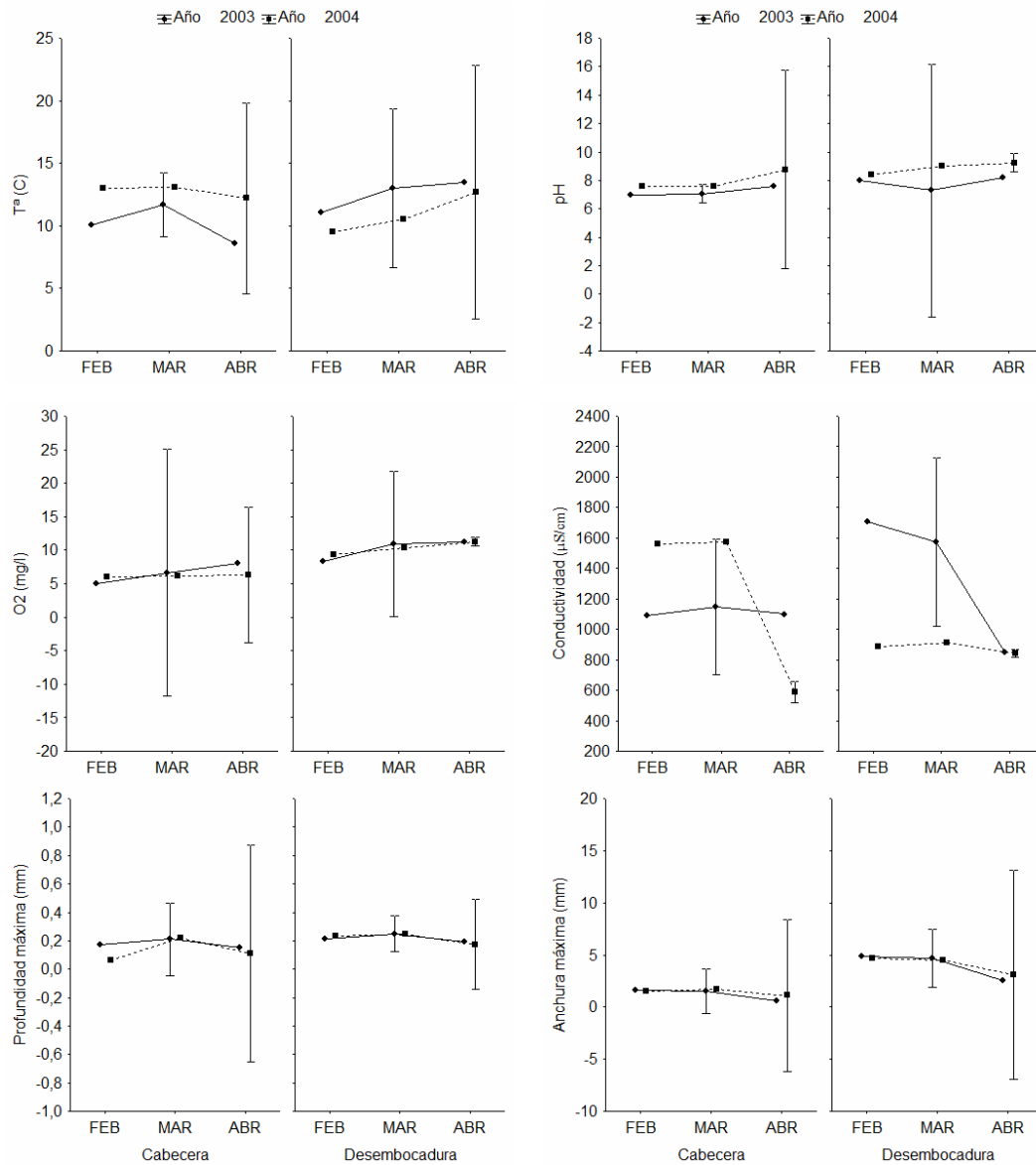


Figura 15: Variaciones de temperatura, pH, concentración de oxígeno, conductividad, profundidad máxima y anchura máxima del cauce (media \pm el intervalo de confianza al 95%), en los diferentes meses muestreados, ambos años de estudio y tramos estudiados en el Arroyo de Cañada Hermosa.

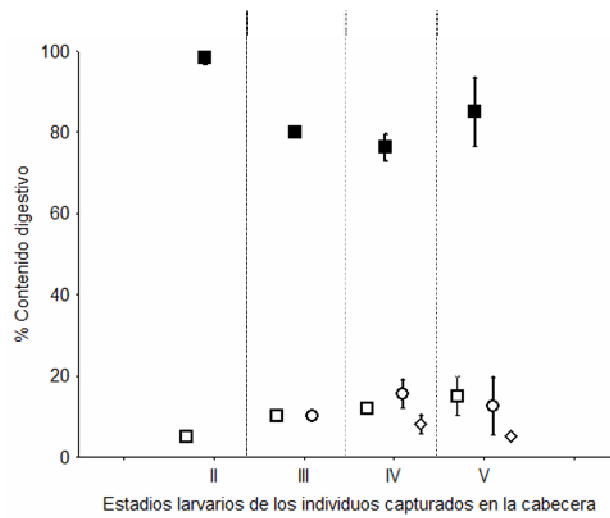
M. aspersus se puede encontrar en cualquier tramo de río y en un amplio rango de características geológicas del sustrato (Bonada *et al.*, 2004a; Bonada *et al.*, 2005). Esto, sumado a que es la especie de tricópteros más tolerante a aguas de mala calidad en los ríos mediterráneos (Bonada *et al.*, 2004b) y a su amplio rango de supervivencia en cuanto a características físico-químicas del agua, hace que esta especie pueda sobrevivir en un amplio tipo de ambientes.

La variación de estos parámetros físico-químicos y, sobre todo, el descenso del nivel de agua y el aumento de la temperatura afectan a la duración del ciclo de vida de los organismos que habitan medios temporales, especialmente acelerando el crecimiento y favoreciendo ciclos de vida cortos (Williams, 1996, 1997). El desarrollo de la larva de *M. aspersus* en apenas 5 meses y su emergencia antes que se produzca la sequía del cauce son estrategias que le permiten sobrevivir en los arroyos temporales (Moretti *et al.*, 1972; Wiggins *et al.*, 1980; Williams, 2006)

El análisis del contenido digestivo de las larvas de *M. aspersus* se realizó en individuos de los estadios capturados (estadio II, $n = 4$; estadio III, $n = 6$; estadio IV, $n = 28$ y estadio V, $n = 6$). El porcentaje de ocupación del contenido digestivo resultó estar entre el 50 y el 100%. Se diferenciaron 6 tipos de material ingerido: detritus en forma de materia orgánica particulada fina (MOPF), detritus perteneciente a fibras vegetales en descomposición, en forma de materia orgánica particulada gruesa (MOPG), diatomeas, algas no diatomeas, restos de animales y polen (**Apéndice 3**). De todos ellos, el componente mayoritario fue en todo

momento la MOPF, seguido por la MOPG (**Figura 16**). El contenido digestivo encontrado en menor proporción fueron los restos animales, concretamente cápsulas cefálicas de quironómidos. Tan sólo se detectaron en dos individuos de estadio IV capturados en el tramo final y coincidiendo con los meses de marzo y abril de 2004.

(a)



b)

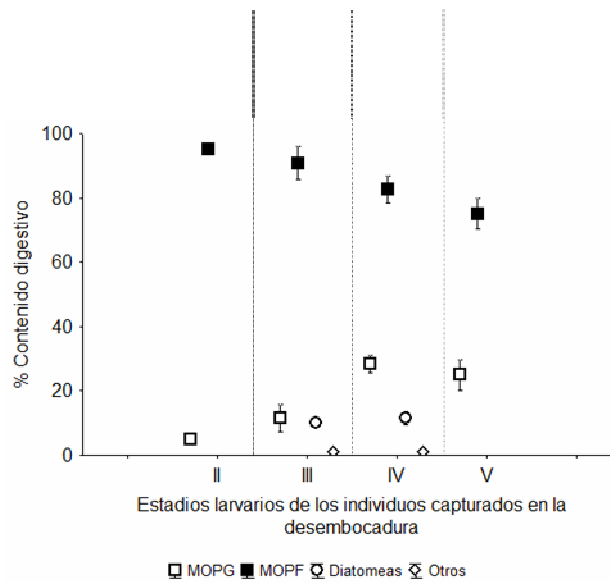


Figura 16: Variación de la dieta analizada en el sistema digestivo de las larvas de *M. aspersus* en los estadios II, III, IV y V. El apartado de “Otros” representa a algas no diatomeas, restos de animales y polen, que se encontraron en muy baja proporción. Los valores aparecen representados como la media y el error estándar (media \pm E.S.) de los resultados obtenidos para cada estadio larvario en (a) la cabecera y (b) su desembocadura.

La abundancia de materia orgánica fue mayor en la cabecera que en la desembocadura del arroyo, siendo además más abundante al final del periodo de estudio (abril) que al comienzo (febrero; cabecera: $43,99 \pm 6,53 \text{ g/m}^2$ en febrero, $63,92 \pm 12,90 \text{ g/m}^2$ en abril; desembocadura: $21,16 \pm 4,95 \text{ g/m}^2$ en febrero, $28,00 \pm 5,55 \text{ g/m}^2$ en abril; media \pm E.S.). Además, la distribución de la materia orgánica fue homogénea en cada tramo estudiado (análisis GLM, variable dependiente: \log_e materia orgánica, variables categóricas: tramo, mes y localización de la toma de muestra (orilla derecha - centro - orilla izquierda); ($F_{(2, 48)} = 1,138$, $P = 0,328$). Este resultado nos permitió estudiar el cauce como un sustrato homogéneo con aporte alimenticio para las especies de macroinvertebrados (**Objetivo 2**).

Los ambientes temporales presentan un elevado crecimiento de material vegetal (gramíneas, sobre todo) a medida que el cauce se va desecando y durante el periodo de sequía, lo que supone un aporte de nutrientes importante para los macroinvertebrados que se desarrollarán en dichos arroyos o charcas tras el periodo de inundación (Bärlocher *et al.*, 1978; Williams, 2006). Además, el detritus acumulado en medios temporales tiene un mayor contenido proteico que el de permanentes, lo que podría explicar la mayor rapidez del desarrollo de la comunidad de invertebrados en ambientes temporales con respecto a los permanentes (Bärlocher *et al.*, 1978). De esta manera, la materia orgánica no sería un factor limitante para el desarrollo de los tricópteros adaptados a este tipo de hábitats sino que, además, es una fuente de energía excelente para el

crecimiento larvario. *M. aspersus* se alimenta principalmente de detritus en forma de MOPF, producto de la descomposición de la vegetación crecida en el cauce durante el período de sequía. También se alimenta de otros componentes, como las fibras vegetales (MOPG), procedentes de las gramíneas que crecen en las orillas del arroyo, como se comentó anteriormente. Aunque en muy baja proporción se han encontrado larvas de estadio IV que han ingerido otros macroinvertebrados, concretamente quironómidos. Estas observaciones concuerdan con la de otros autores que afirman que esta especie también puede alimentarse de otros macroinvertebrados (Graf *et al.*, 2008) o incluso pueden llegar a practicar el canibalismo (Moretti *et al.*, 1972; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1974). Los organismos con ciclos de vida dependientes de la permanencia de agua en los ríos pasan de la fase acuática a la fase terrestre cuando la tasa de crecimiento larval es igual a la tasa de mortalidad, causado por la impredecibilidad de las condiciones ambientales (Nylín & Gotthard, 1998; Jannot, 2009). De esta manera, si la mortalidad pre-reproductiva incrementa como consecuencia del inicio del período de sequía, los individuos tenderán a acelerar su desarrollo y pasar al estado adulto antes de que llegue este periodo (Jannot *et al.*, 2009). La ingesta de material animal supone un gran recurso energético para la larva en un momento de desarrollo en que los tricópteros necesitan alcanzar un tamaño óptimo y emerger antes del período de sequía (Wissinger *et al.*, 2004), lo que concuerda con que se realice en los últimos estadios larvarios. El hecho de que en el arroyo estudiado exista más materia orgánica al final del periodo que al principio significa que este tipo de alimento no fue limitante para el desarrollo de las larvas de *M. aspersus*, lo que

concuera con que las larvas apenas tengan que recurrir a otros recurso alimenticio con mayor contenido proteico (material animal) con el fin de acelerar su desarrollo.

5.2. OBJETIVO 2: INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES BIÓTICAS EN UN ARROYO TEMPORAL: INTERACCIONES ENTRE TAXONES QUE COMPARTEN EL MISMO RECURSO ALIMENTICIO

A lo largo del periodo de estudio, la riqueza de taxones de macroinvertebrados fue similar, tanto entre años (cabecera: ANOVA, $F_{(1,6)}=0,06585$, $P = 0,80605$; desembocadura: ANOVA, $F_{(1,6)} = 0,07818$, $P = 0,78917$), como entre tramos ($t_{14} = 0,311$, $P = 0,760$) oscilando entre 21 y 23 taxones en ambos tramos del Arroyo de Cañada Hermosa (**Tabla 1**). El número máximo de taxones capturados fue en la cabecera durante el mes de abril de 2003 (33 taxones). Sin embargo, el número mínimo se obtuvo durante el mes de febrero, en el mismo tramo y año citado anteriormente, con 14 taxones (**Tabla 1**). En la **Tabla 2** se indica un listado de las familias de macroinvertebrados capturadas en la cabecera y la desembocadura del Arroyo. En el **Apéndice 4** se representan la abundancia de individuos capturados por fecha, tramo y año de estudio.

Los valores de densidad de los taxones encontrados en ambos tramos muestreados a lo largo del periodo de muestreo denotan la escasa representación de algunos taxones como los Hydrophilidae,

Ephemerellidae, Ephemeridae, Hydroptilidae y Leptoceridae en el tramo de cabecera, e Hydrophilidae, Ceratopogonidae, Ephemerellidae, Hydroptilidae y Leptoceridae en la desembocadura, no superando los $7,33 \pm 0,22$ (media \pm D.S.) individuos/m². En el caso opuesto, como grupo mayoritario, destaca la familia Chironomidae que alcanzó valores de $588,7 \pm 55,15$ individuos/m² (media \pm D.S.) en la desembocadura del arroyo.

Tabla 1: Número de taxones por tramo y fecha de estudio para los años (a) 2003 y (b) 2004 en el Arroyo Cañada Hermosa.

(a)

	Cabecera	Desembocadura
25/02/03	14	24
04/03/03	26	29
21/03/03	20	20
05/04/03	33	16
Media	23,25	22,25

(b)

	Cabecera	Desembocadura
02/02/04	25	28
05/03/04	18	19
04/04/04	28	19
14/04/04	17	19
Media	22,00	21,25

Tabla 2: Listado de las familias de macroinvertebrados capturadas en la cabecera y la desembocadura del Arroyo de Cañada Hermosa, durante el periodo de muestreo comprendido entre febrero a abril de los años 2003 y 2004. A continuación de cada familia aparece la abreviatura utilizada en las posteriores figuras que se presentan en este apartado. También se adjunta el grupo alimenticio al que pertenece cada familia capturada. Las referencias de los grupos funcionales son: ¹Cummins (1973), ²Merritt & Cummins (2006), ³Tachet (2000) ⁴Hawking *et al.* (2006), ⁵Graf *et al.* (2008).

TAXON	ABREVIATURA	GRUPO FUNCIONAL	CABECE	DESEMB
Acariformes *	ACARIN	Raspador, depredador ⁴	X	
COLEÓPTEROS				
Dryopidae	DRYOPI	Raspador ²	X	
Dytiscidae	DYTISC	Depredador ¹	X	X
Elmidae	ELMIDA	Raspador ¹	X	
Gyrinidae	GYRINI	Depredador ¹	X	
Haliplidae	HALIPL	Raspador ²	X	X
Helophoridae	HEODAE	Raspador ²	X	X
Hydrophilidae	HYDROP2	Colector-recolector ¹ , depredador ²	X	X
CRUSTÁCEOS				
Ostracoda	OSTRAC	Filtrador ⁴	X	X
DÍPTEROS				
Anthomyiidae **	MUSDAE	Triturador ²		X
Athericidae	ATHESP	Depredador ²	X	
Ceratopogonidae	CERATO	Colector-recolector ¹	X	X
Chironomidae	CHIDAE	Triturador, filtrador ¹ , Colector-recolector ¹ , raspador ¹ , depredador ¹	X	X
Dixidae	DIXDAE	Filtrador ²	X	X
Empididae	EMPDAE	Depredador ³	X	X
Ephyridae	EPHDAE	Triturador ¹		X
Limoniidae	LIMONI	Triturador ²	X	X
Psychodidae	PSYCHO1	Colector-recolector ²	X	X
Sciomyzidae	SCIOMY	Depredador ²	X	X
Simuliidae	SIMULI1	Filtrador ¹	X	X

TAXON	ABREVIATURA	GRUPO FUNCIONAL	CABECE	DESEMB
Stratiomyidae	STRDAE	Colector-recolector ²	X	X
Syrphidae	SYRDAE	Colector-recolector ²	X	X
Tabanidae	TABDAE	Depredador ²	X	X
Tipulidae	TIPDAE	Triturador ¹ , depredador ²	X	X
EFEMERÓPTEROS				
Baetidae	ACELLASP	Colector-recolector ¹ , raspador ¹	X	X
Caenidae	CAEDAE	Colector-recolector ¹ , raspador ¹	X	X
Ephemerellidae	EPHEME1	Colector-recolector ¹ , raspador ¹	X	X
Ephemeridae	EPHEME2	Colector-recolector ¹	X	
Leptophlebiidae	LEPDAE	Colector-recolector ¹ , raspador ¹	X	X
HETERÓPTEROS				
Nepidae	NEPASP	Depredador ¹	X	
Notonectidae	NOTONESP	Depredador ¹		X
NEURÓPTEROS				
Sialidae	SIADAE	Depredador ²	X	X
MOLUSCOS				
Hydrobiidae	HYBDAE	Raspador ²	X	X
Lymnaeidae	LYMNAE	Raspador ²	X	X
Physidae	PHYSID	Raspador ²	X	X
Planorbidae ^{***}	PLADAE	Raspador ²	X	X
ODONATOS				
Calopterygidae	CALDAE	Depredador ²	X	X
Coenagrionidae	COENAG	Depredador ²	X	X
Cordulegasteridae	CORDUL1	Depredador ²	X	
Gomphidae	GOMDAE	Depredador ²	X	
OLIGOQUETOS	OLIGOC	Colector-recolector ⁴	X	X
PLECÓPTEROS				
Capniidae	CAPDAE	Triturador ¹		X

TAXON	ABREVIATURA	GRUPO FUNCIONAL	CABECE	DESEMB
Leuctridae	LEUCTR	Triturador ¹	X	
Nemouridae	NEMDAE	Triturador ¹	X	X
Perlidae	PELDAE	Depredador ²	X	
TRICÓPTEROS				
Hydropsychidae	HYODAE	Raspador, Filtrador ⁵ , Depredador ⁵	X	X
Hydroptilidae	HYDROP4	Raspador, Colectores-recolectores ⁵ , predador	X	X
Leptoceridae	LEPTOC1	Triturador ⁵ , colector-recolector ⁵ , depredador ⁵ , raspador ¹	X	X
Limnephilidae	LIMNEP	Grazer, triturador, Colector-recolector, filtrador, depredador ⁵	X	X
Polycentropodidae	POLYCE1	Filtrador ⁵ , depredador ⁵	X	

* El suborden Hydracarina ha pasado a ser el superorden Acariformes

** Antomyiidae y Scatophagidae se agrupaban antes como Muscidae

*** Todos los géneros excepto *Ferrissia*

Dentro del orden Trichoptera, en el Arroyo de Cañada Hermosa se capturaron dos especies de limnefilidos que presentan adaptaciones a aguas temporales: *M. aspersus* y *Stenophylax crossotus* McLachlan, 1884. Además, fueron capturadas otras especies de tricópteros de medios permanentes, como *Hydropsyche infernalis* Schmid, 1952, *Hydroptila vectis* Curtis, 1834, *Athripsodes* sp. y *Polycentropus kingi* McLachlan, 1881 en la cabecera e *H. infernalis*, *H. vectis*, y *Athripsodes* sp. en la desembocadura.

Los órdenes mejor representados en ambientes temporales son Ephemeroptera, Heteroptera, Coleoptera, Trichoptera y Diptera (de éstos, concretamente tipúlidos y quironómidos; Williams & Feltmate, 1992). Estos taxones presentan determinadas estrategias que les permiten soportar o evitar la sequía en los ambientes temporales que colonizan (Wiggins *et al.*, 1980). Por ejemplo, los efemerópteros y algunos odonatos sobreviven del período de sequía en forma de huevo, algunos escarabajos y heterópteros lo hacen en forma de adulto, los dípteros pueden sobrevivir en forma de larva o huevo y algunos tricópteros sufren un estado de diapausa imaginal (Wiggins *et al.*, 1980; Williams, 1996, 2006). Otras características suelen ser la flexibilidad del ciclo de vida, un desarrollo relacionado con la temperatura y una elevada capacidad de dispersión (Williams, 1996). Este alto poder de dispersión podría permitir a las hembras de algunas especies colonizar nuevos lugares potenciales de reproducción (Wiberg-Larsen & Karsholt, 1999; Kelly *et al.*, 2001). Muchos ambientes temporales son utilizados como hábitats sumidero de especies con alta capacidad de dispersión que emigran desde hábitats permanentes, aprovechando las condiciones adecuadas tras el período de lluvias (Wiggins *et al.*, 1980; Stanzner *et al.*, 2001). Este podría ser el caso de las especies pertenecientes a las familias Sialidae, Calopterygidae, Coenagrionidae, Cordulegasteridae y Gomphidae, que no suelen encontrarse en hábitats temporales, o incluso especies de tricópteros no adaptados a aguas temporales (Williams, 1996; Múrria *et al.*, 2010). El Arroyo de Cañada Hermosa desemboca en el río Cubillas, río permanente de caudal superior al arroyo de estudio donde se han colectado también la mayoría de las especies capturadas en el arroyo de

estudio (Zamora-Muñoz, 1992). Este hábitat podría ser considerado el hábitat fuente de algunas de estas especies de medios permanentes. Dichas especies migrarían hacia este arroyo temporal, aprovechando la riqueza de nutrientes y la escasez de competidores.

Tras el análisis de la riqueza de taxones de macroinvertebrados, se procedió al cálculo del índice de calidad biológica IBMWP para ambos tramos de estudio. Éste índice para evaluar el estado ecológico de un río presentó valores similares durante los dos años de estudio y tramos estudiados (cabecera: 2003, 103 ± 42 ; 2004, 104 ± 30 (media \pm D.S.); desembocadura: 2003, 109 ± 17 ; 2004, 100 ± 19 (media \pm D.S.)). El estado ecológico del Arroyo de Cañada Hermosa según el índice IBMWP sería de muy bueno, superando el valor de 81 puntos que señala Alba-Tercedor *et al.* (2002) como límite inferior para arroyos temporales mediterráneos. A pesar del elevado valor del índice en ambos tramos de estudio, tan sólo se colectaron seis especies de tricópteros. Los tricópteros pueden encontrarse en todo tipo de hábitats (Vieira- Lanero, 2000). Sin embargo, algunas familias como Brachycentridae, Lepidostomatidae, Odontoceridae y Sericostomatidae son muy sensibles a la contaminación y sólo toleran bajas concentraciones de amonio, fosfatos y sólidos en suspensión (Bonada *et al.*, 2004b). El Arroyo de Cañada Hermosa presenta valores superiores (ver **Apéndice 2**) a los tolerados por estos grupos, de ahí que no se encuentren en el hábitat de estudio. Otros grupos, como la familia Leptoceridae, y de la que se encontró un representante (*Athripsodes* sp.), toleran altas concentraciones de sulfatos, cloruros y pequeñas concentraciones de amonio, aunque son intolerantes a altas concentraciones de sólidos en suspensión (Bonada *et*

al., 2004b). Las demás especies de tricópteros encontradas en el arroyo de estudio, pertenecientes a las familias Limnephilidae, Hydropsychidae y Hydroptilidae, son las más tolerantes a todos los parámetros anteriormente mencionados (Bonada *et al.*, 2004b), de ahí que las encontremos en este tipo de hábitats.

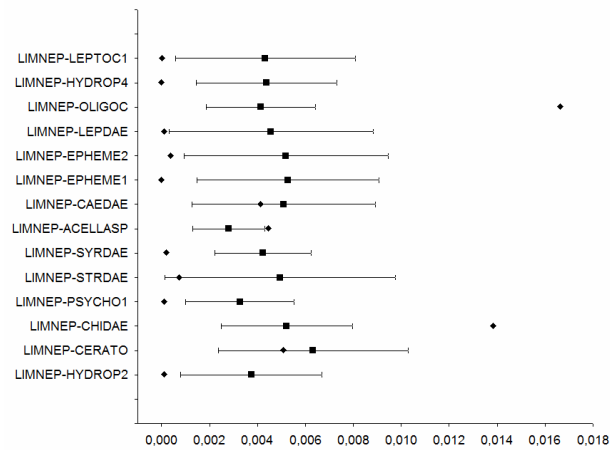
De los taxones capturados en el Arroyo, pertenecientes al grupo funcional colectores-recolectores, y posibles competidores alimenticios con los limnefilidos (principalmente con *M. aspersus*), se distinguieron 15 taxones en la cabecera y 14 en su tramo final (**Tabla 2**). De éstos algunos, como los baétidos, caénidos o ceratopogónidos, se encuentran en una densidad bastante alta respecto a los limnefilidos encontrados, por lo que podría generarse competencia por los recursos (Smith & Pearson, 1987).

Se realizó un análisis de coexistencia para conocer si la competencia juega un papel importante en la organización espacial de las familias de colectores-recolectores del Arroyo de Cañada Hermosa. La mayoría de parejas de taxones presentaron índices de coexistencia por debajo del menor rango del intervalo de confianza de la distribución aleatoria (es decir, presentarían una asociación negativa). Sin embargo, ninguna de las relaciones resultó ser significativa, lo que denota la ausencia de competencia entre los pares de especies estudiados (**Figura 17; Tabla 3**). Esta conclusión se ve corroborada por el valor del índice de coexistencia del gremio en su conjunto, tanto en cabecera ($CI_{\text{gremio}} = 0,004 \pm 0,0029$ (media \pm D.S), $P < 0,999$), como en la desembocadura ($CI_{\text{gremio}} = 0,001 \pm$

0,00027 (media \pm D.S), $P < 1,000$) que indican ausencia de competencia entre los miembros de dicho gremio.

La relación entre la varianza y la media fue utilizada para conocer la distribución espacial de los taxones colectores-recolectores en ambos tramos del arroyo (**Tabla 2**). De los 15 taxones de colectores-recolectores (**Tabla 2**), las familias Ceratopogonidae y Limnephilidae se distribuyeron significativamente de forma regular, en ambos tramos de estudio. Baetidae, Caenidae, Chironomidae y Oligochaeta presentaron una distribución agregada, también de forma significativa, en los dos tramos. Teniendo en cuenta el gremio en su conjunto se detectó una distribución agregada en la cabecera y una distribución regular en la desembocadura (**Tabla 4**).

(a)



(b)

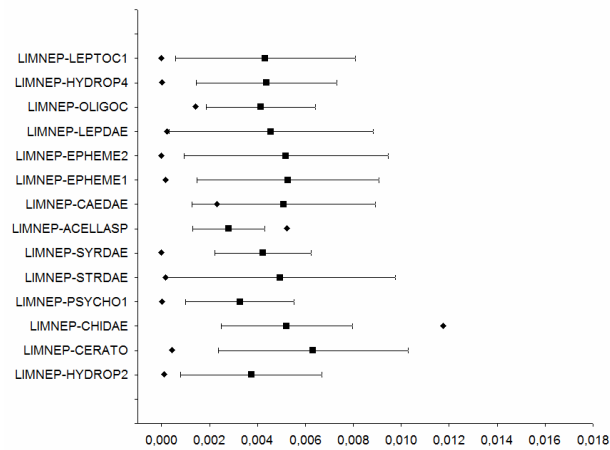


Figura 17: Representación del modelo nulo de asociación (expresado como índice de coexistencia) y los resultados obtenidos para el índice de coexistencia entre Limnephilidae y los demás taxones considerados recolectores capturados en el Arroyo de Cañada Hermosa en (a) su cabecera y (b) en su desembocadura. El rombo indica el valor del índice de coexistencia obtenido, mientras que los valores de caja y las colas muestran la media \pm el intervalo de confianza al 95% de la distribución aleatoria. Ver Tabla 2 para la abreviatura de los taxones.

Tabla 3: Comparación del índice de coexistencia entre los taxones que componen el mismo gremio y el índice de coexistencia que esperaríamos en una supuesta distribución aleatoria de los mismos, para ambos tramos de estudio, (a) cabecera y (b) desembocadura. Ver Tabla 2 para la abreviatura de los taxones.

(a)

Pares de taxones	Wald χ^2	g.l.	P
LIMNEP-HYDROP2	1,022	7	< 1,000
LIMNEP-CERATO	1,021	7	< 0,999
LIMNEP-CHIDAE	0,947	7	<0,994
LIMNEP-PSYCHO1	0,307	7	< 1,000
LIMNEP-STRDAE	0,444	7	< 1,000
LIMNEP-SYRDAE	0,184	7	< 1,000
LIMNEP-ACELLASP	0,267	7	< 0,999
LIMNEP-CAEDAE	0,056	7	< 1,000
LIMNEP-EPHEME1	6,782	7	< 0,451
LIMNEP-EPHEME2	0,489	7	< 1,000
LIMNEP-LEPDAE	0,301	7	< 1,000
LIMNEP-OLIGOC	0,505	7	< 1,000
LIMNEP-HYDROP4	0,285	7	< 1,000
LIMNEP-LEPTOC1	0,444	7	< 1,000

(b)

Pares de taxones	Wald χ^2	g.l.	P
LIMNEP-HYDROP2	0,283	7	< 1,000
LIMNEP-CERATO	0,447	7	< 1,000
LIMNEP-CHIDAE	0,292	7	< 0,999
LIMNEP-PSYCHO1	0,256	7	< 1,000
LIMNEP-STRDAE	0,376	7	< 1,000
LIMNEP-SYRDAE	0,338	7	< 1,000
LIMNEP-ACELLASP	0,737	7	< 1,000
LIMNEP-CAEDAE	0,412	7	< 1,000
LIMNEP-EPHEME1	0,394	7	< 1,000
LIMNEP-EPHEME2	0,414	7	< 1,000
LIMNEP-LEPDAE	0,331	7	< 1,000
LIMNEP-OLIGOC	0,861	7	< 0,999
LIMNEP-HYDROP4	0,346	7	< 1,000
LIMNEP-LEPTOC1	0,345	7	< 1,000

Tabla 4: Densidad media (m), desviación estándar (s), varianza (s^2), relación entre la varianza y la media (s^2/m) y distribución espacial de las especies que componen el mismo gremio en (a) cabecera y (b) desembocadura. El * indica que los análisis no tuvieron poder estadístico para determinar patrones no aleatorios.

a)

Taxón	m	s	s^2/m	P	Distribución espacial
HYDROP2	1,00	0,327	0,107	< 0,0559	Regular
CERATO	37,75	4,786	0,606	< 0,0001	Regular
CHIDAE	128,50	23,785	4,402	< 0,0000	Agregada
PSYCHO1	0,33	0,129	0,050	< 0,8009	Regular
STRDAE	1,75	0,571	0,186	< 0,3822	Regular
SYRDAE	0,33	0,108	0,035	< 0,5425	Regular
ACELLASP	44,58	10,064	2,271	< 0,0001	Agregada
CAEDAE	62,83	15,910	4,028	< 0,0001	Agregada
EPHEME1	0,16	0,064	0,025	*	*
EPHEME2	0,41	0,132	0,041	< 0,2118	Regular
LEPDAE	7,33	2,071	0,585	< 0,0001	Regular
OLIGOC	95,08	23,934	6,025	< 0,0001	Agregada
HYDROP4	0,08	0,032	0,012	*	*
LEPTOC1	0,58	0,121	0,0251	< 0,0866	Regular
LIMNEP	9,25	0,747	0,060	< 0,0001	Regular
Todo el gremio	26,00	5,519	1,171	< 0,0001	Agregada

b)

Taxón	Densidad	D.S.	$(D.S.)^2/m$	P	Distribución espacial
HYDROP2	1,50	0,292	0,057	< 0,0052	Regular
CERATO	4,17	0,917	0,201	< 0,0046	Regular
CHIDAE	264,06	39,827	6,007	< 0,0001	Agregada
PSYCHO1	0,33	0,108	0,035	< 0,5425	Regular
STRDAE	2,78	0,560	0,112	< ,0461	Regular
SYRDAE	0,08	0,032	0,012	*	
ACELLASP	87,31	10,612	1,289	< 0,0001	Agregada
CAEDAE	55,62	10,992	2,172	< 0,0001	Agregada

Taxón	Densidad	D.S.	(D.S.) ² /m	P	Distribución espacial
EPHEME1	1,424	0,441	0,136	< 0,1392	Regular
LEPDAE	2,86	0,914	0,291	< 0,1514	Regular
OLIGOC	14,49	4,030	1,121	< 0,0001	Agregada
HYDROP4	0,166	0,043	0,011	*	Regular
LEPTOC1	0,47	0,126	0,033	< 0,3548	Regular
LIMNEP	8,27	0,798	0,077	< 0,0001	Regular
Todo el gremio	29,5	4,646	0,730	< 0,0001	Regular

La baja densidad en que se encuentran la mayoría de los taxones pertenecientes al gremio de colectores-recolectores y la elevada disponibilidad de detritus en el arroyo de estudio son probablemente las causas de que la mayoría de los taxones estudiados se distribuyan de manera regular, sobre todo en la desembocadura, lo que refuerza los resultados de ausencia de competencia entre los miembros de la comunidad. De todos modos, en este trabajo tan sólo se ha tenido en cuenta las posibles interacciones entre los individuos de la comunidad, no teniéndose en cuenta la existencia de algún otro factor que pudiera influir en la distribución espacial, como la morfología del hábitat (Rutherford, 1995, Townsend *et al.*, 1997b) o los requerimientos de hábitat por parte de las especies (Beisel *et al.*, 2000).

El hábitat resulta ser un marco donde la evolución seleccionaría determinadas estrategias de vida de los organismos (Townsend & Hildrew, 1994). De ahí que, en hábitats temporalmente estables podríamos encontrar competencia entre especies con ciertas características como presentar intervalos de vida largos y gran tamaño

corporal. Sin embargo, en hábitats variables temporalmente es más común esperar encontrar especies con ciclos de vida cortos y rápido crecimiento poblacional (Townsend *et al.*, 2004). Los taxones capturados a lo largo del periodo de estudio en ambas localidades son una mezcla de taxones capaces de sobrevivir en charcas y hábitats lénticos (OCH: Odonata, Coleoptera y Heteroptera) y medios permanentes (EPT: Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera) junto con un grupo de especie localmente comunes y abundantes a lo largo del año (“core species”, como p. ej. Diptera). En los ríos mediterráneos, las sequías y avenidas son estacionales y predecibles, generalmente. Bajo estas condiciones, el multivotinismo (p. ej. *Caenis* y *Baetis*; Tachet *et al.*, 2002) y los ciclos de vida cortos se ven favorecidos, particularmente por organismos con baja capacidad migratoria (la mayoría de los taxones más frecuentes y abundantes de efemerópteros, plecópteros y tricópteros). Así, al menos una generación se asegura ante una posible sequía temprana del arroyo (Bonada *et al.*, 2007).

Además de analizar la coexistencia entre grupos de especies, se estudió la posible depredación sobre los limnefilidos, como otro factor importante en las interacciones bióticas de las especies adaptadas a aguas temporales. En el Arroyo de Cañada Hermosa no se encontró ninguna especie piscícola que pudiera depredar sobre macroinvertebrados durante el periodo de estudio. Sin embargo, algunos de los taxones capturados en el estudio son consideradas depredadoras (**Tabla 2**). De este grupo, tan sólo algunas especies podrían alimentarse de limnefilidos como ditíscidos (Wissinger *et al.*, 2006; Greig & Wissinger, 2010),

athericídos (Hunter & Maier, 1994) o pérlidos (Allen & Tarter, 1985; Dudgeon, 2000) o incluso los propios limnefilidos (Wissinger *et al.*, 2004; Graf *et al.*, 2008; Greig & Wissinger, 2010). De estos, el único grupo capturados en todos los tramos, fecha y año fueron los distíscidos con un valor medio de $13 \pm 1,02$ individuos/m² (media \pm D.S.); encontrándose los demás grupos en baja densidad y tan sólo en uno de los tramos. Por ejemplo, los athericídos y los pérlidos tan sólo fueron capturados en la cabecera en abril de 2004 y abril de 2003, respectivamente, con densidades de $7 \pm 0,26$ individuos/m² (media \pm D.S.) en ambos casos. Algunas especies de limnefilidos, como *Limnephilus vitatus* (Fabricius, 1798), previenen los ataques de ditíscidos protegiéndose dentro de la casa (Pajunen, 1983), por lo que podríamos esperar que lo mismo ocurriera en la especie de estudio. Esto, junto con la baja densidad de los otros grupos de depredadores, significaría que la especie de estudio no se vería afectada por los escasos predadores existentes en ambientes temporales.

Como se puede ver en los **Objetivos 1 y 2**, la colonización de ambientes temporales otorga beneficios in términos de plenitud de alimento para los invertebrados, además de escasa competencia y depredación (Williams & Coad, 1979). Este hecho hace que los arroyos temporales supongan un hábitat adecuado para el desarrollo de especies con ciclos de vida que les permitan superar o evitar el periodo de sequía estival.

5.3. OBJETIVO 3: PROCEDENCIA DE TRICÓPTEROS ADULTOS CAPTURADOS EN UNA CUEVA DURANTE LA ESTIVACIÓN

Los valores de δN obtenidos en el conjunto de muestras oscilaron entre 3,14‰ de las larvas de la cabecera del Arroyo de Cañada Hermosa y 7,88‰ de los adultos capturados en la Cueva del Agua (**Tabla 5**). Asimismo, los valores de δC del conjunto de muestras oscilaron entre -28,73‰ de las larvas procedentes de Sillar-Baja y los -20,05‰ de la Cueva del Agua (**Tabla 5**).

Los valores de δN y δC de las muestras pertenecientes a las 6 localidades analizadas fueron significativamente diferentes (GLM, análisis ANOVA/MANOVA, variables dependientes: $\log_e n$ δN y δC , variable categórica: localidad; $F_{(10, 60)} = 3,60$, $P = 0,00085$). Mediante el test de Turkey se determinó entre qué localidades existieron diferencias significativas, resultando que, únicamente los valores de δC y δN de los individuos procedentes de la cabecera del Arroyo de Cañada Hermosa resultaron ser significativamente diferentes de los procedentes de la Cueva del Agua (**Tabla 5**). Dicha localidad resultó ser la más distante de la Cueva, concretamente a 18 Km. en sentido Norte de la Cueva del Agua. Para el resto de localidades las diferencias no resultaron significativas.

Tabla 5: Composición en isótopos estables de los individuos procedentes de la Cueva del Agua, el Arroyo de Cañada Hermosa (ACH) en los tramos de la cabecera y su desembocadura, el arroyo de Sillar en los tramos de Los Villares y Sillar Baja y las puestas de individuos adultos capturados en la Cueva del Agua. Los valores se representan como media \pm D.S. en ‰. La localidad con un * presentó valores significativamente diferentes a los obtenidos en la Cueva del Agua (Test de medias de Turkey, $P < 0,05$).

Localidad	N	δN	δC
Cueva del Agua	17	$7,88 \pm 3,23$	$- 20,05 \pm 4,08$
Cabecera ACH *	13	$3,14 \pm 0,79^*$	$- 21,97 \pm 3,11^*$
Desembocadura ACH	2	$4,71 \pm 0,84$	$- 20,25 \pm 1,44$
Puesta	2	$4,74 \pm 0,92$	$- 25,54 \pm 4,02$
Los Villares	2	$4,91 \pm 0,79$	$- 22,02 \pm 3,46$
Sillar-Baja	1	5,69	- 28,73

Los arroyos con abundante hojarasca, como son aquellos situados en zonas boscosas, tienen un abundante aporte de carbono (C) de origen terrestre que supone una fuente de alimento importante para los macroinvertebrados que habitan el río. Sin embargo, en las zonas agrícolas, el mayor aporte de C proviene de las algas que crecen en el cauce del río (Benstead *et al.*, 2004). Aunque el tramo de la cabecera del Arroyo de Cañada Hermosa se encuentre situado también en una zona agrícola, es posible que la hojarasca caída de los árboles y arbustos cercanos al cauce (ver **Metodología**) proporcionen un gran aporte de carbono a los macroinvertebrados, alimentándose en gran medida de este tipo de alimento. Esto, produciría una diferenciación isotópica en cuanto al carbono de los individuos capturados en esta zona respecto a los pertenecientes a las otras áreas de muestreo.

Los isótopos estables, además de dar información sobre la fuente principal de carbono, también pueden dar información sobre las cadenas tróficas a las que pertenecen las especies de macroinvertebrados. De hecho, son una herramienta muy útil junto con las observaciones de contenido digestivo para la caracterización de redes alimentarias. Por ejemplo, el δN suele incrementar de un 3‰ a un 5‰ con cada cadena trófica y δC generalmente aumenta un 1‰ (Hart & Lovvorn, 2002). Comparando estos datos con los resultados obtenidos en el estudio en cuanto al δN , se podría decir que todos los individuos capturados en los arroyos de estudio pertenecen a la misma cadena trófica, ya que las diferencias son menores a un 3‰. Sin embargo, teniendo en cuenta el δC , se podría pensar en un paso de posición trófica, sobre todo en Sillar-Baja, aunque se trató de un solo individuo y, además, dichas diferencias no resultaron significativas.

La similitud en los resultados en contenido de isótopos estables de los individuos capturados, salvo los pertenecientes a la cabecera del Arroyo de Cañada Hermosa, hace pensar que algunos de los individuos que se desarrollaron en los dos tramos del Río Sillar y en el tramo final del Arroyo de Cañada Hermosa estuvieron en la Cueva del Agua, pero que escasamente lo hicieron los de la cabecera (**Figura 18**). Las larvas desarrolladas a partir de las puestas de los individuos de la Cueva fueron alimentadas en el laboratorio con material vegetal del Arroyo de Cañada Hermosa por lo que sus valores de δC y δN no fueron significativamente diferentes de los obtenidos para las larvas del tramo bajo del arroyo mencionado ni del resto de las localidades.

Como ya se ha mencionado, los adultos del “grupo *Stenophylax*” han desarrollado como adaptación comportamental la migración de los imagos a cavidades o abrigos naturales cercanos utilizándolos como refugio estival (p. ej. Bournaud, 1971; Botosaneanu, 1974). *M. aspersus* es considerado como uno de los mejores voladores dentro del grupo de los tricópteros (Kelly *et al.*, 2001). Debido al elevado grado de dispersión interpoblacional encontrado para esta especie en otros estudios (Kelly *et al.*, 2002), no es raro que en una misma cavidad puedan llegar a encontrarse individuos de poblaciones diferentes, lo que puede hacer que en las cuevas exista una gran variabilidad genética. Los resultados obtenidos en el análisis de isótopos estables son una prueba más de la capacidad de vuelo de esta especie y de que individuos pertenecientes a diferentes localidades se congreguen en los lugares de estivación, ya que salvo en el caso de los individuos pertenecientes a la cabecera del Arroyo de Cañada Hermosa, punto más lejano a la Cueva del Agua de los arroyos muestreados, no se encontraron diferencias significativas en el contenido de $\delta N/\delta C$ de los individuos procedentes del resto de localidades. El que la mayoría de los adultos procedentes de los arroyos cercanos a la Cueva del Agua vayan a estivar a ella va a permitir el emparejamiento de los individuos de distintas poblaciones y el mantenimiento de la variabilidad genética de la población. Es decir, en el caso hipotético de que en uno de los arroyos se produjera un evento (p. ej. una sequía repentina), que eliminara un determinado gen de la población, ese gen no llegaría a perderse si lo poseyeran los individuos de otro arroyo cercano que también estivarán en la cueva.

La Cueva del Agua está situada en Sierra Arana, aguas abajo del Arroyo de Cañada Hermosa y aguas arriba del Arroyo de Sillar. El hecho de que los individuos de las localidades estudiadas más próximas a la cavidad estiven en ella no apoyaría la idea de que los adultos vuelen exclusivamente aguas arriba tras la emergencia, como defiende Müller (1954) en su ciclo de colonización. Tan sólo sería explicable en el caso de los adultos que emergieron en los dos tramos del Arroyo de Sillar. En el caso de los individuos provenientes de la desembocadura del Arroyo de Cañada Hermosa, los adultos volarían aguas abajo de acuerdo con, por ejemplo, Winterbourn & Crowe (2001) y Macneale *et al.* (2004). De ahí que los resultados obtenidos apoyen la idea de que, como apuntan algunos autores, no se puede generalizar (Petersen *et al.*, 1999) sino que podría depender del taxón en cuestión (Svensson, 1974).

Además, el hecho de que el perfil isotópico de los individuos de la cabecera del Arroyo de Cañada Hermosa sea el más alejado al de los individuos de la Cueva del Agua podría apuntar que, a pesar de la amplia capacidad de dispersión de *M. aspersus*, los adultos de esa procedencia podrían estar en lugares más próximos a su lugar de origen. Asimismo, se encontraron individuos en la Cueva con valores de isótopos no coincidentes con los de las larvas de los arroyos muestreados (individuos con elevado valor en δN ; **Figura 18**). Esto podría indicar que, además de las poblaciones detectadas procedentes de los arroyos muestreados, existen otras de origen desconocido que estivan en la cueva.

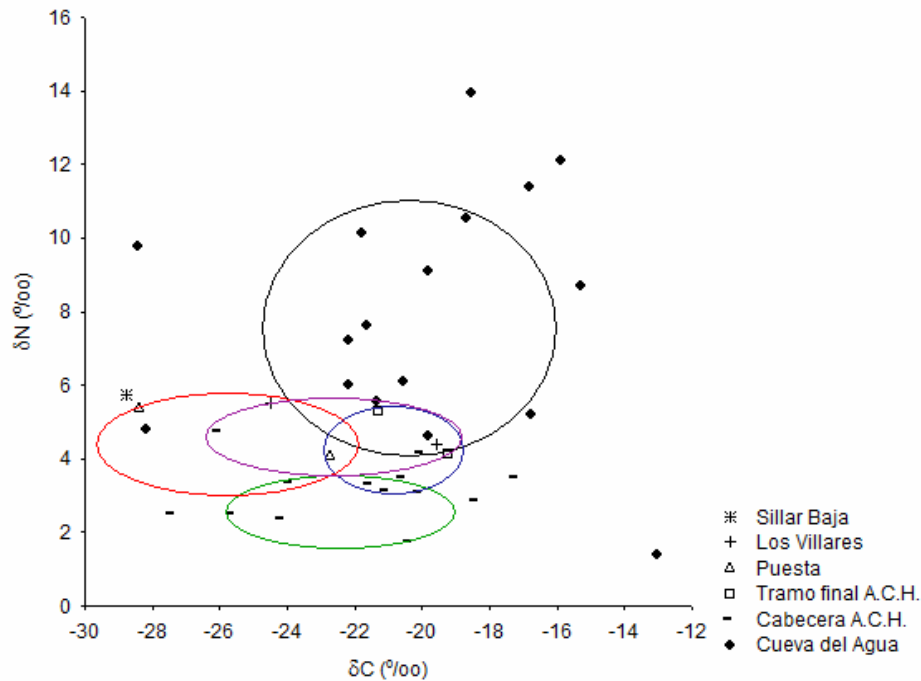


Figura 18: Valores de isótopos estables para los individuos analizados. Los diferentes símbolos representan los diferentes puntos de captura: Cueva del Agua; Cabecera A.C.H. y Tramo final A.C.H.: tramos altos y bajos del Arroyo de Cañada Hermosa; Sillar Baja y Los Villares: individuos capturados en las dos localidades del Río Sillar; Puesta: larvas que emergieron y fueron alimentadas en el laboratorio proveniente de puestas realizadas por hembras capturadas en la Cueva del Agua. La elipse de color negro delimita el intervalo de confianza al 95% del perfil isotópico medio de los individuos de la Cueva del Agua, mientras que las demás líneas de color delimitan el perfil isotópico de los individuos de la cabecera (verde) y tramo final (azul) del A.C.H., de la puesta (rojo) y de los Villares (morado).

En insectos acuáticos, generalmente son los machos el sexo que más se dispersa (Lancaster & Briers, 2008), aunque se ha observado variación en esa tendencia dependiendo de las especies (p. ej. Waringer, 1989; Bunn & Hughes, 1997; Hughes *et al.*, 1998; Wilcock *et al.*, 2001; Kelly *et al.*,

2002; Müller-Peddinghaus, 2011). Si en *M. aspersus*, los machos se dispersaran desde localidades más lejanas que las hembras, sería esperable una variación mayor en el perfil isotópico de los machos frente a las hembras en lugares donde convergen individuos de varias localidades (Møller *et al.*, 2006; Forero, 2008), debido precisamente a la mezcla de individuos de diferentes orígenes. Aunque encontramos una menor varianza en el contenido en isótopos estables para las hembras ($8,17 \pm 3,03$ para el δN y $-19,37 \pm 3,00$ para el δC ; media \pm D.S.) que para los machos ($7,63 \pm 3,49$ para el δN y $-19,58 \pm 3,88$ para el δC ; media \pm D.S.), dichas diferencias no resultaron significativas (GLM, ANOVA/MANOVA, variables dependientes: $\log_e \delta N$ y δC , variable categórica: sexo; $F_{(2, 13)} = 0,10431$, $P = 0,90169$). De ahí que estos resultados podrían indicar que ambos sexos tuvieron una dispersión similar.

5.4. OBJETIVO 4: INVENTARIO DE ESPECIES DE TRICÓPTEROS TROGLÓFILOS EN ANDALUCÍA Y TIEMPO DE PERMANENCIA DE LOS ADULTOS EN LAS CAVIDADES

Para el desarrollo de este objetivo fueron prospectadas 49 cuevas dentro del territorio andaluz (Salavert *et al.*, 2011a, **Anexo 1, Figura 19**). En el Apéndice 1, Salavert *et al.*, 2011a (pág. 341) se detallan las diferentes especies de tricópteros capturadas en dichas cavidades, así como la fecha de captura o, en su caso, la duración del período en el que se realizaron las visitas periódicas. En dichas cuevas se localizaron seis especies de

tricópteros troglófilos: *M. aspersus*, *S. crossotus*, *Stenophylax espanioli* Schmid 1957, *Stenophylax fissus* (McLachlan, 1875), *Stenophylax nycterobius* (McLachlan, 1875) y *Stenophylax vibex* Curtis 1834. Este número resulta escaso si se comparan con las 11 especies cavernícolas citadas en todo el territorio ibero-balear (Filbá, 1974a, 1974b, 1977; Pallise, 1974; Bellés, 1987). A continuación se comenta la distribución y permanencia en las cavidades de cada una de las especies capturadas.

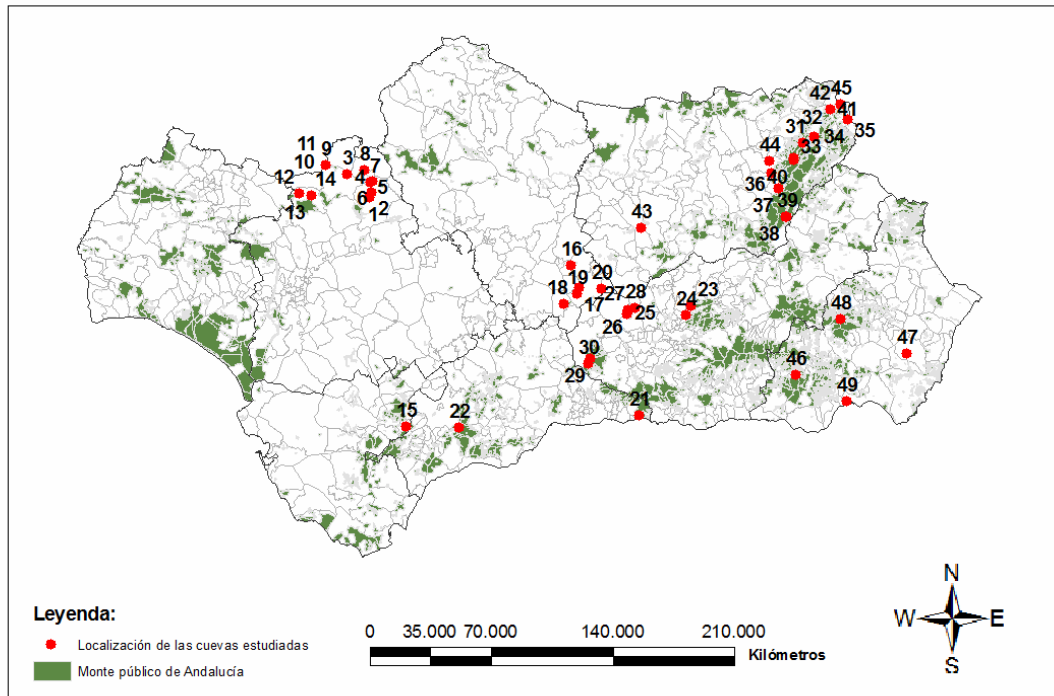


Figura 19: Situación de las cuevas estudiadas en la comunidad autónoma de Andalucía.

Mesophylax aspersus (**Figura 20**) habita sobre todo cursos de agua temporales de zonas áridas o semiáridas de la región mediterránea (Bouvet & Ginet, 1969; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1975; Moretti &

Cianficconi, 1982; Malicky, 2004; Bonada *et al.*, 2004a, 2008). Su área de distribución es de tipo Euro-asiático, alcanzando Pakistán, y con un rango latitudinal que abarca el Reino Unido por el norte y la península del Sinaí como el punto más meridional (Botosaneanu, 1974). Esta amplia distribución podría estar relacionada con la gran capacidad de dispersión del adulto (Kelly *et al.*, 2001, 2002). Un ejemplo de esta capacidad de dispersión es la existencia ocasional de adultos de esta especie en el sur de Inglaterra, aunque su larva no ha sido nunca encontrada en los cursos de agua de las Islas Británicas (Wallace *et al.*, 2003).

Es considerada la especie de tricóptero troglófilo más frecuente en la península ibérica (Bellés, 1987). Esto mismo se puede deducir de los resultados presentados, ya que se localizó en prácticamente todas las cavidades estudiadas (Salavert *et al.*, 2011a). En la provincia de Sevilla, *M. aspersus* se capturó en casi todas, salvo en la Sima del Callejón, la Cueva de la Guardia Civil, la Sima de las Piedras Bonitas y la Cueva de Mariola (ver también Tinaut *et al.*, 2008). En Cádiz, también se encontró en la única cueva estudiada, el Sistema Cabito-Republicano (Villaluenga del Rosario). En Córdoba, fue capturada en la Cueva del Morrón Grande (Rute), la Cueva de los Murciélagos (Zuero) y la Sima de Fuente Alhama (Luque), mientras que en Málaga no se encontró en ninguna de las dos cavidades prospectadas. Asimismo, en Granada, de las 8 cavidades estudiadas tan sólo fue observada en la Cueva del Agua, la Cueva del Yuyo, la Sima de la Abuela Paquita, la Sierra del Mojón y la Sima ZA-1-ADMV (Zafarraya). En Jaén, tiene una amplia distribución pues apareció

en numerosas cavidades de la provincia, salvo en Peal de Becerro IV, Cueva de Jabalcuz (Bellavista), Sima ERE S-05 (Segura de la Sierra) y Cueva del Yacimiento del Arroyo de San Blas. En Almería, las únicas cavidades en las que se encontró *M. aspersus* fueron la Cueva de La Corraliza, Cueva Larga y la Cueva de Didier.

En el sur peninsular, el período de estancia de esta especie en las cuevas se extiende desde marzo a diciembre, como se ha observado en los muestreos sistemáticos realizados en algunas localidades (Barranco *et al.*, 2004; Tinaut, 1995; Tinaut *et al.*, 2008; Salavert *et al.*, 2011a). Sin embargo, a lo largo de este estudio, esta especie también ha sido capturada en el mes de febrero, como es el caso de los individuos colectados en las cavidades de Santiago Mayor (Tinaut *et al.*, 2008), Sima de Canané II o Cueva Larga (Barranco *et al.*, 2004). Esta presencia temprana de adultos en las cuevas se había detectado ya en algunas zonas de la región mediterránea (Bouvet & Ginet, 1969; Moretti & Cianficconi, 1982) y podría deberse a una también temprana emergencia y migración de los tricópteros, en respuesta a un aumento anómalo de las temperaturas, lo que usualmente es indicador del inicio del período de sequía en los ríos (Moretti *et al.*, 1972; Bouvet, 1974 y **Apartado 5.1** de esta tesis).



Figura 20: *Mesophylax aspersus*, tricóptero troglófilo abundante en las cuevas de Andalucía. (Foto: Toni Pérez Fernández).

Stenophylax crossotus (**Figura 21**) se distribuye por Europa occidental y el margen mediterráneo de África (Bournaud & Bouvet, 1969; Bouvet, 1977, 1994; Moretti & Cianficconi, 1982; González *et al.*, 1992; Malicky, 2004; Bonada *et al.*, 2008). En la península ibérica, esta especie había sido citada en cuevas únicamente por Filbá (1974a, 1974b, 1977) y Bellés (1987), pero nunca en cuevas andaluzas. Con una distribución mucho más restringida que *M. aspersus*, *S. crossotus* apareció en siete de las 49 cuevas prospectadas. En las Cueva del Martinete y los Coscojales, en la provincia de Sevilla, coexistió con *M. aspersus*. También lo hizo en el Sistema Cabito-Republicano, en la provincia de Cádiz. Esta coexistencia se dio también en la Sima GESM en Tolox (Málaga), aunque en este caso además compartió hábitat con *S. nycterobius*. En la Cueva del Agua (Granada), coexistió con tres especies más de tricópteros

troglófilos: *M. aspersus*, *S. espanioli* y *S. fissus*. En la Sima de los Escorpiones en el término municipal de Íllora (Granada) y en la Cueva Peñón de la Mata (Granada), fue la única especie capturada. En Córdoba, Almería y Jaén, no se encontró en ninguna cavidad.

El periodo de estancia en las cavidades andaluzas, de acuerdo con las observaciones realizadas, es de marzo a noviembre, más reducido que en la anterior especie, aunque más amplio que en las cavidades de Francia, en donde aparece de mayo a julio (Bouvet & Ginet, 1969). Este dato concuerda con lo citado en la literatura con respecto a la influencia de la latitud en el periodo de permanencia en cuevas, es decir, al aumentar la latitud disminuye el periodo de estancia (Malicky, 1981).



Figura 21: *Stenophylax crossotus*, segunda especie de tricóptero más abundante en las cuevas de Andalucía. (Foto: Manuel G. Ríos).

Stenophylax espanioli se distribuye por la península ibérica, Pirineos y el margen mediterráneo africano (Bouvet, 1974; González *et al.*, 1992; Bonada *et al.*, 2004a; Malicky, 2004). En cuanto a su existencia en cuevas de la península ibérica, había sido citada en varias cavidades de Aragón, Cataluña y Comunidad Valenciana (Bellés, 1987, Pallise, 1974; Filbá, 1974a, 1974b, 1977) y en sólo una cavidad de Andalucía, en la provincia de Granada (Tinaut, 1995, 1998). Sin embargo, con los muestreos realizados durante los últimos años, se ha ampliado su área de distribución a otras provincias, localizándose también en Córdoba y Jaén. En Granada, en la Cueva del Agua, convivió con las dos especies anteriormente citadas. En Córdoba, se encontró en la Sima de la Jaula y en la Sima de la Llaná. Finalmente, en Jaén, apareció en la Cueva de Jabalcuz, siendo la única especie de tricópteros que habitó en esta cavidad. Según estas observaciones, su período de estancia en las cuevas abarca de abril a octubre.

Stenophylax fissus (o *Micropterna fissa*, según las fuentes bibliográficas) es una especie de Europa occidental, considerada en la región Mediterránea de amplia distribución (Décamps & Magne, 1966; Bouvet & Ginet, 1969; Malicky, 1981; Moretti & Cianficconi, 1982; Bouvet, 1994; González, *et al.*, 1992; Malicky, 2004). Esta especie ha sido citada en cuevas de julio a octubre (Bournaud & Bouvet, 1969; Malicky, 1981). Como caso excepcional, Bouvet la capturó en cuevas de Francia ya en el mes de febrero (Bouvet & Ginet, 1969). Para la península ibérica y Baleares, esta especie se conoce de Andalucía, Aragón, Asturias, Cantabria, Cataluña, Comunidad Valenciana, Baleares, Galicia, Navarra

y el País Vasco (Botosaneanu, 1959; Filbá, 1974a, 1974b, 1977; Pallise, 1974; Bellés, 1987; Tinaut, 1998), donde se han encontrado individuos desde los meses de marzo a octubre. Anteriormente, en Andalucía sólo se había citado de la Cueva del Agua (Granada) (Tinaut, 1995, 1998), en el mes de octubre. En el presente estudio, esta especie fue capturada también en la Cueva del Agua, en el mes de abril, añadiendo así una nueva localidad andaluza: la Sima de la Virgen Estrecha (Íllora, Granada), donde se encontró en el mes de septiembre. Con estos nuevos datos, se amplía el periodo de estancia en las cavidades andaluzas de abril a octubre, concordante con el resto de la península.

Finalmente, las especies menos abundantes en las cavidades andaluzas fueron *S. nycterobius* y *S. vibex*. *Stenophylax nycterobius* (o *Micropterna nycterobia*, según las fuentes bibliográficas) presenta una amplia distribución por el continente europeo y norte de África (Botosaneanu, 1959; Décamps & Magne, 1966; Bournaud & Bouvet, 1969; Bouvet 1971, 1972, 1974, 1975, 1977, 1994; Dobat, 1973; Moretti & Cianficconi, 1982; González *et al.*, 1992; Malicky, 2004, Bonada *et al.*, 2008). En las cuevas europeas, se encontró durante un período máximo de mayo a noviembre (Bournaud & Bouvet, 1969; Bouvet & Ginet, 1969; Bournaud, 1971; Dobat, 1973). En la cuevas de la península ibérica había sido citada en Asturias, Pirineos, País Vasco, Castilla- León, Aragón, Cataluña y la Comunidad Valenciana (Botosaneanu 1959; Filbá 1974a, 1974b, 1977; Pallise 1974; Bellés 1987), por lo que es la primera vez que esta especie se ha encontrado en una cavidad de Andalucía,

concretamente en la Sima GESM de Málaga, donde fue observada en el mes de Julio, junto con *S. crossotus*.

Stenophylax vibex se ha encontrado tan sólo en la cueva Sima ERE S-05 (Segura de la Sierra, Jaén). Es una especie ampliamente distribuida por Europa central y occidental y el norte de África (Dobat, 1973; González, *et al.*, 1992; Malicky, 2004) aunque en la península ibérica había sido citada únicamente en Aragón, País Vasco y Cataluña (Bellés, 1987; González, *et al.*, 1992). En las zonas de Centroeuropa aparece en las cuevas de mayo a octubre (Dobat, 1973). En la cueva Sima ERE S-05 se ha encontrado en el mes de Julio.

La ausencia de datos sobre tricópteros troglófilos en algunas de las cavidades prospectadas podría deberse a varias razones que se discuten a continuación. La primera causa a considerar es que las cavidades no reúnan las condiciones ambientales necesarias para la diapausa de estos insectos (Dobat, 1973; Salavert *et al.*, 2011a). Por ejemplo, en la provincia de Sevilla, no se encuentran tricópteros troglófilos en las cuevas de la Guardia Civil y de Mariola, ni en las simas de las Piedras Bonitas, del Callejón y Risco de San Felipe. Salvo ésta última, se trata de cavidades de pequeño desarrollo con una longitud máxima de unos siete metros, parcialmente abiertas al exterior y generalmente bastante secas (Tinaut *et al.*, 2008). Esto podría impedir que se presentaran los requerimientos mínimos necesarios para el comienzo de la diapausa en este grupo de tricópteros, que necesitan de un ambiente oscuro, húmedo y con temperatura constante (Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1974, 1977). Por

lo que no serían seleccionadas por los tricópteros a la hora de su migración hacia las cuevas (ver **Apartado 5.7**; Salavert *et al.*, 2008).

Otra posibilidad que explicara la ausencia de tricópteros en algunas de las cavidades estudiadas podría ser que en el entorno de las cavidades no existan arroyos cercanos en los que completar su ciclo vital. Sin embargo, en el caso de las cuevas estudiadas esta posibilidad sería descartada ya que sí existen cauces de agua en las proximidades, de ahí que debería estudiarse la fauna acuática de la zona para conocer las razones de la ausencia de estas especies en las cavidades. Por ejemplo, las cuevas situadas en la Sierra Norte de Sevilla se encuentran en un entorno caracterizado por abundantes ríos y arroyos (Molina, 2004). Además, no sería un inconveniente importante ya que las especies del “grupo *Stenophylax*” son capaces de recorrer largas distancias durante el periodo de vuelo, como se comentó anteriormente y en el **Apartado 5.4** para el caso de *M. aspersus*.

También hay que considerar la posibilidad de que los muestreos de prospección de fauna realizados hayan sido insuficientes. Sin embargo, esta causa no debe afectar al presente trabajo ya que sólo se tuvieron en cuenta las publicaciones en los que la fauna de las cavidades había sido estudiada de manera exhaustiva y periódica (ver **Material y Métodos**). Además, por diversos trabajos realizados anteriormente, se considera que con dos o tres días de muestreo manual, se pueden poner en evidencia las especies más características de cada cavidad (Tinaut *et al.*, 2008).

La última causa podría ser la fecha del muestreo, en el caso de que las prospecciones a las cavidades no se hayan realizado en muestreos prolongados. En la zona mediterránea, los tricópteros del “grupo *Stenophylax*” suelen habitar las cuevas en un período que comprende de marzo a diciembre (Bellés, 1987; Salavert *et al.*, 2008). Entonces, con un muestreo realizado de forma puntual, fuera de este período, no se podría determinar si esa cavidad alberga tricópteros troglófilos. Serían necesarias nuevas exploraciones durante el período de diapausa, y preferentemente en los momentos de la migración de los individuos (primavera y otoño) para proporcionar un dato fiable de la presencia-ausencia de estos insectos en una determinada cavidad. Por ello en este trabajo, para descartar la presencia de tricópteros en una cueva, se tuvieron en cuenta únicamente los estudios realizados durante un periodo largo de tiempo.

Por tanto, se considera que los datos aportados reflejan razonablemente bien la distribución de este grupo de insectos troglófilos en las cavidades andaluzas. Salvo *S. testaceus* (Gmelin, 1789), que había sido citada previamente en la provincia de Granada (González *et al.*, 1992), las demás especies del “grupo *Stenophylax*” que no fueron capturadas en las cuevas andaluzas tampoco han sido capturadas en los ríos de este mismo territorio (González *et al.*, 1992; Ruiz-García, 2000; Ruiz-García & Ferreras-Romero, 2007; Bonada *et al.*, 2004a, 2008). Además, se puede deducir que la distribución geográfica de cada una de las especies no

responde a ningún patrón más o menos evidente. Únicamente *M. aspersus* aparece uniformemente distribuida en la gran mayoría de las cavidades, mientras que el resto de las especies aparece de forma más o menos esporádica, siendo, por los datos que se tienen, las cavidades de las provincias de Almería las menos diversas ya que en ellas sólo ha aparecido *M. aspersus*.

La presencia de cuatro de las cinco especies conocidas para Andalucía, sólo en la Cueva del Agua es bastante llamativa. Probablemente se deba a que esta cueva ha sido muestreada de forma sistemática durante un largo periodo (aproximadamente 10 años; Salavert *et al.*, 2008; Salavert *et al.*, 2011a) junto a la diversidad de hábitats apropiados para el desarrollo de las larvas de estas especies en las proximidades de la cavidad, situada en el macizo de Sierra Arana, entre llanuras cultivables y la Sierra de Huétor, donde abundan los arroyos temporales y permanentes.

5.5. OBJETIVO 5: COMPORTAMIENTO SEXUAL Y EVOLUCION DEL DIMORFISMO SEXUAL EN TAMAÑO (SSD) EN UNA ESPECIE DE TRICÓPTERO DE AGUAS TEMPORALES

Dimorfismo sexual, selección sobre el tamaño del cuerpo y razón de sexos

Las hembras de *M. aspersus* presentaron una mayor masa corporal, tamaño del ala y condición física que los machos, tanto antes como después de la estivación (**Tabla 6, Figura 22**). Además, las hembras que sobrevivieron al período de estivación fueron aquellas con mayor tamaño alar ya que, en promedio, las capturadas en otoño mostraron alas más grandes que las capturadas en primavera (**Figura 22**; Salavert *et al.*, 2011a, **Anexo 2**). Este no fue el caso de los machos, como se muestra en la interacción sexo-estación del año de la **Tabla 6** y en la **Figura 22**.

Tabla 6: Comparación de la masa corporal, longitud del ala y condición física de los machos y hembras de *Mesophylax aspersus* capturados antes (primavera) y después (otoño) del período de estivación (es decir, efecto de la estacionalidad).

	Efecto del sexo		Efecto de la estacionalidad		Interacción	
	F _{1, 495}	P	F _{1, 495}	P	F _{1, 495}	P
Masa corporal	117,11	< 0,0001	16,46	< 0,0001	8,59	0,004
Longitud del ala	62,90	< 0,0001	8,87	0,003	4,41	0,036
Condición física	39,81	< 0,0001	50,09	< 0,0001	3,05	0,081

También fue detectada una selección diferencial lineal estandarizada significativa para la longitud del ala de las hembras ($i = 0,560$, $t_{128} = 3,04$, $P = 0,0029$, sugiriendo selección diferencial) pero no para la longitud del ala de los machos ($i = 0,110$, $t_{367} = 0,722$, $P = 0,47$). No se detectaron evidencias de selección disruptiva o estabilizadora para la longitud del ala, ni para el caso de las hembras ($j = 0,159$, $F_{89,41} = 0,84$, $P = 0,75$) ni para el de los machos ($j = -0,236$, $F = 1,13$, $P = 0,30$), durante el período de estivación. Finalmente, se detectó un descenso en la masa corporal y la condición física de los tricópteros tras el período de estivación, aunque las tendencias fueron mucho más pronunciadas en machos que en hembras (**Figura 22**).

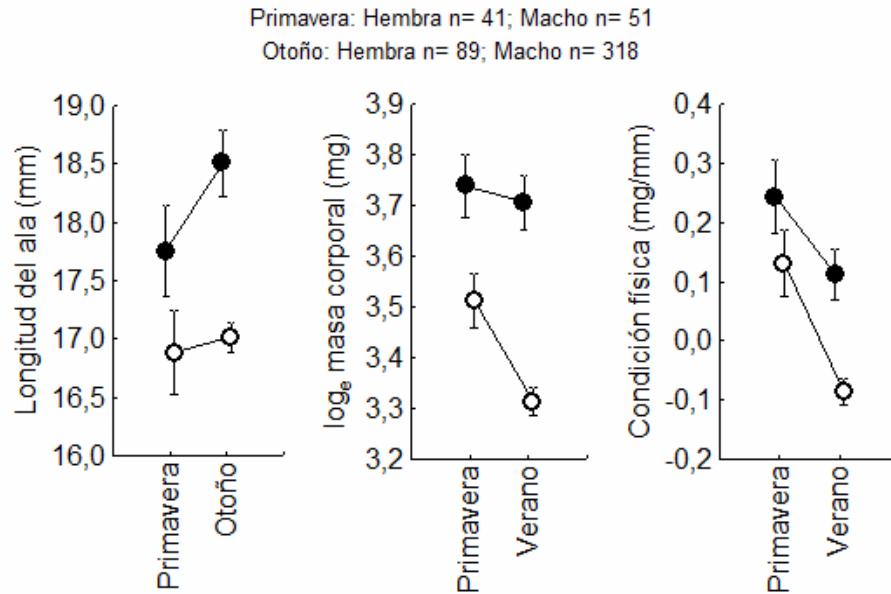


Figura 22: Medias (\pm Intervalo de Confianza al 95%) del tamaño del ala de las hembras (puntos negros) y machos (puntos blancos) de *Mesophylax aspersus* capturados en la Cueva del Agua antes (primavera) y después (otoño) del periodo de estivación.

Las hembras de *M. aspersus* tuvieron una menor probabilidad de supervivencia que los machos, como muestra la razón de sexos de los individuos capturados antes y después del periodo de estivación (**Tabla 7**), la cual cambió de una proporción 1:1 (primavera) a una razón de sexos desviada hacia machos (4:1) en el momento de las cópulas (otoño). Este cambio en la razón de sexos fue estadísticamente significativo (GLZ, distribución binomial y función logística; variable dependiente: sexo de los individuos capturados, factores: año y estación del año; efecto de la estación del año, Wald $\chi^2_1 = 21,79$, $P < 0,00001$) incluso tras ser controlado por el efecto no significativo del año de estudio (Wald χ^2_4

= 21,79, $P = 0,00001$) y la variación entre años del efecto de la estacionalidad sobre la razón de sexos (interacción, Wald $\chi^2_1 = 10,83$, $P = 0,029$). En conjunto, estos resultados indicaron que los machos sobrevivieron mejor que las hembras al período de estivación. Además, se pudo comprobar que las hembras más grandes sobrevivieron mejor a este período que las más pequeñas, dando lugar a un proceso de selección diferencial hacia hembras más grandes, hecho que no ocurrió en machos.

Tabla 7: Número de individuos capturados de la especie *Mesophylax aspersus* de ambos sexos capturados en primavera y otoño en la localidad de estivación (Cueva del Agua) para cada año de estudio. Además, se muestra la razón de sexos para cada año y estación. Los valores están redondeados a un número entero.

Año	Estación	Hembras	Machos	Razón de sexos
2000	Primavera	3	4	1
	Otoño	9	65	7
	Total	12	69	6
2002	Primavera	11	6	1
	Otoño	9	62	7
	Total	20	68	3
2003	Primavera	10	7	1
	Otoño	33	76	2
	Total	43	83	2
2004	Primavera	8	9	1
	Otoño	23	73	3
	Total	31	82	3
2005	Primavera	9	25	3
	Otoño	25	42	3
	Total	24	67	3
Todos los años	Primavera	41	51	1
	Otoño	89	318	4
	Total	130	369	3

Comportamiento sexual

En las observaciones realizadas durante los experimentos de elección de la hembra, ésta se mostró en estado de reposo en la zona central del terrario en 6 de las 10 ocasiones. En las otras 4, la hembra se desplazó por todo el terrario intentando buscar una salida. En ningún caso se observó un posicionamiento permanente en la cercanía de los machos.

Durante los experimentos de laboratorio, la cópula fue fácilmente detectada. Antes de iniciarse ésta, el macho se posiciona paralelo a la hembra y curva su abdomen ventralmente bajo la hembra en forma de “S” insertando así su edeago. Posteriormente, la pareja permanece unida en posición contrapuesta (**Figura 23a**).

De las 27 réplicas realizadas, con un total de 27 hembras y 81 machos, se observaron 27 cópulas. En tan solo 2 ocasiones se observaron casos de poliandria (cópula de una hembra con más de un macho) y en dos casos una misma hembra realizó cópulas múltiples con el mismo macho. Tras la cópula, algunos machos se quedaron juntos a la hembra, posicionando sus patas delanteras sobre ellas. Esta posición diferente a la cópula se consideró guarda de la hembra y fue observada en 12 ocasiones tras la cópula (**Figura 23b**).

Los comportamientos de guarda de la hembra permiten que la selección sexual siga influyendo en el éxito reproductor después de la cópula (Martín-Vivaldi & Cabrero, 2002; Reynolds & Harvey, 1994). Mediante

la guarda de la hembra, un macho impide que la hembra con la que ha copulado realice cópulas múltiples (Thornhill & Alcock, 1983). Cuando una hembra realiza cópulas múltiples, el último macho en copular con ella tiene más probabilidad de fertilizar un mayor número de sus huevos (Thornhill & Alcock, 1983; Tierno de Figueroa, 2003; Good *et al.*, 2006). Si este fuera el caso, un macho de *M. aspersus* podría copular con una hembra incluso en los lugares de ovoposición, después de la migración al río. Este podría ser el motivo por el cual tanto machos como hembras salen de la cueva hacia los lugares de ovoposición (Bouvet, 1972). Este comportamiento se puso de manifiesto en la Cueva del Agua mediante la observación de los individuos capturados en la trampa situada en la entrada de la cavidad durante el otoño (**ver Metodología**).

Otros comportamientos detectados durante los experimentos fueron: “intentos de desplazamiento” de un macho sobre otro que se encontraba en cópula, en un 30 % de las observaciones realizadas (**Figura 24a**) y “posición de enfrentamiento” entre machos, previos a la cópula, lo que ocurrió en un 20 % de los casos (**Figura 24b**).

a)



b)



Figura 23: Macho (marca azul) y hembra (marca roja) de *Mesophylax aspersus* (a) en cópula, durante los experimentos realizados en el laboratorio, y (b) posición de un macho (marcas azules) realizando guarda de la hembra.

a)



b)



Figura 24: Machos adultos de *Mesophylax aspersus* durante los experimentos de laboratorio en posición de (a) intento de desplazamiento de un macho a otro macho en cópula y (b) posición de enfrentamiento en los momentos previos a la cópula.

Estos comportamientos, aunque no fueron generalizados en el laboratorio, también se observaron en la Cueva del Agua (**Figura 25**), lo que indican que algunos machos compiten por el acceso a la hembra. Podría darse el caso que estos comportamientos de los machos fueran adaptativos en momentos en que la razón de sexos fuera muy elevada (ver diferencias entre años de estudio en **Tabla 7**) y el acceso a las hembras muy limitado.



Figura 25: Machos compitiendo por el acceso a una hembra en la zona del Pasillo de las Columnas (Cueva del Agua).

En sistemas poligámicos, como parece ser que se producen en la Cueva del Agua, se espera una mayor presión de selección sexual respecto a las

poblaciones monógamas (Emlen & Oring, 1977; Wiegmann & Nguyen, 2006). Sin embargo, en algunos casos, la presión de selección sexual puede verse limitada por la proporción de machos que copulan si cada macho en la población adquiere un mismo número de hembras (Wiegman & Nguyen, 2006). Según los experimentos realizados en el laboratorio, una hembra suele copular con un sólo macho, siendo los casos de poliandria escasos. En la Cueva del Agua, las hembras de *M. aspersus* salen de las fisuras y grietas de donde han permanecido durante el período de diapausa y buscan la salida de la cavidad siguiendo las corrientes de aire que se producen durante el otoño (Salavert *et al.*, 2008; **Apartado 5.7**). En este proceso permanecen en la cavidad un período máximo de tres días (observación personal). Debido a las dimensiones de la Cueva, es posible que una hembra tan sólo llegara a encontrarse con un solo macho. Esta podría ser la razón de que los comportamientos poliándricos sean escasos y las hembras adopten una táctica de no elección del macho. Esta táctica de no elección por parte de la hembra ha sido descrita como táctica de cópula aleatoria en la que la hembra acepta copular con el primer macho que encuentra sin realizar discriminación entre machos (Jennions & Petrie, 2001). Esto podría estar relacionado con el tiempo del que disponen las hembras para esperar un macho con mejores condiciones físicas del que encuentran en un primer momento. Además, permanecer más tiempo en la cavidad en espera de un macho óptimo iría en detrimento del gasto en reservas energéticas necesarias para realizar el proceso de migración de vuelta a los cursos de agua donde realizar la puesta.

Relación entre el tamaño corporal de los individuos, la fecundidad y el éxito reproductor

Antes de morir, las hembras realizaron una única puesta de entre 191 y 668 huevos (media \pm SE = 287,37 \pm 28,49). La longitud del ala de las hembras resultó estar positivamente relacionada con el tamaño de puesta ($r = 0,58$, $n = 19$, $P = 0,001$; **Figura 26**), siendo consistente con la relación predicha entre el tamaño de la hembra y la fecundidad.

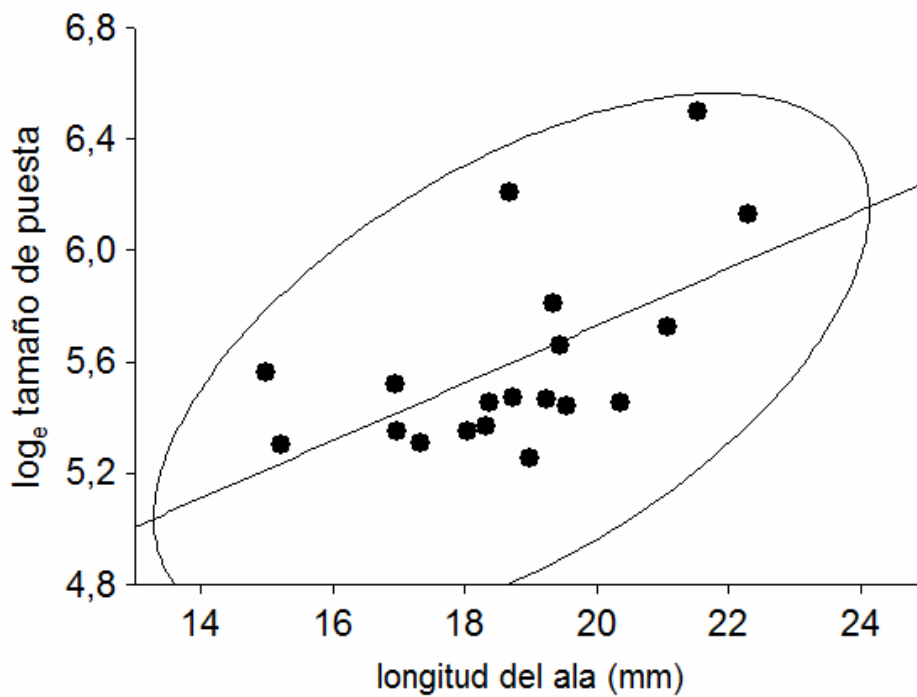


Figura 26: Correlación entre el tamaño del ala de la hembra y el tamaño de puesta. Se señala la línea de regresión y el \pm 95 % de la elipse de confianza.

Finalmente, la longitud del ala de los machos que copularon con las hembras (media \pm SE = 16,99 \pm 0,21) no difirió de la de los machos que no copularon (media \pm SE = 17,08 \pm 0,28; ANOVA de medidas repetidas, $F_{1,24} = 0,071$, $P = 0,79$), sugiriendo que los machos de pequeño tamaño no tuvieron ninguna ventaja sobre aquellos de mayor tamaño cuando compitieron por las hembras bajo las condiciones experimentales.

Los principales hallazgos encontrados sobre el dimorfismo sexual en tamaño de *M. aspersus* indican que las hembras más grandes sobrevivieron mejor al período de estivación que las más pequeñas, dando lugar a un proceso de selección direccional hacia hembras de mayor tamaño, hecho que no ocurrió en machos. Además, el tamaño del cuerpo de las hembras se asoció con la fecundidad. Sin embargo, en los experimentos de laboratorio, no se predijo un mayor éxito de emparejamiento en machos. Estos resultados sugieren que la selección por fecundidad y la selección natural están promoviendo la evolución del dimorfismo sexual en tamaño en esta especie. A continuación, se discuten los caracteres particulares de las estrategias vitales de *M. aspersus* que pueden explicar estos resultados (es decir, el no alimentarse durante el estado adulto y tener que sobrevivir, al mismo tiempo, mientras se produce la maduración de los óvulos durante la estivación), así como escenarios alternativos.

Hasta la emergencia, las especies de tricópteros limnefílidos que habitan aguas temporales y/o permanentes muestran similares estilos de vida (es decir, la larva construye estuches de seda añadiendo diferentes materiales

y alimentándose principalmente de detritus, Wiggins, 2004). Las especies que explotan aguas temporales deberían, sin embargo, adoptar estrategias vitales que permitieran resistir el periodo de sequía. Una estrategia común consiste en emerger con los óvulos inmaduros y buscar un lugar apropiado para la estivación hasta el momento óptimo para la puesta (Svensson, 1972; Wiggins, 1973; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1975, Masaki, 1980, Wiggins *et al.*, 1980). La especie estudiada sigue esta estrategia y, debido a que los adultos de tricópteros no se alimentan (Bournaud, 1971; Bouvet, 1971, 1975; observación personal), la energía necesaria para la reproducción y la estivación depende de las reservas energéticas acumuladas en el tejido adiposo. La maduración de los óvulos en *M. aspersus* se produce durante el período de estivación (Bouvet & Ginet, 1969, Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1974, 1975), por lo que las hembras necesitan tener mayores cantidades de reservas acumuladas que los machos para su supervivencia y reproducción.

Los individuos de gran tamaño son capaces de acumular mayores reservas energéticas y de mejor calidad que los más pequeños (Nijhout, 1994). Así, un tamaño corporal grande será diferencialmente más ventajoso para las hembras que para los machos, y las hembras de mayor tamaño incrementarán su probabilidad de supervivencia, así como de almacenamiento de un número más elevado de huevos maduros, tal y como se ha observado en otros insectos (p. ej. Rivero & West, 2002). Finalmente, los adultos de *M. aspersus* tienen que volar desde los ríos hasta las cuevas en primavera y desde las cuevas hasta los ríos en otoño. El vuelo constreñiría la acumulación de reservas si va acompañado de un

incremento en la longitud del ala (es decir, del tamaño del cuerpo) (Alexander, 1999). Todas estas peculiaridades que presenta *M. aspersus* hacen que la evolución del dimorfismo sexual sea muy probable en esta especie. De hecho, son la base de la predicción de las ventajas que proporciona el mayor tamaño corporal en la eficacia biológica de las hembras, pero no en los machos (el tamaño corporal debería reflejar mayor supervivencia en las hembras que en los machos, y el tamaño de puesta de las hembras más grandes debería superar al de las hembras más pequeñas).

De acuerdo con esta argumentación, los individuos capturados tras el período de estivación tuvieron una menor masa corporal y peor condición física que aquellos capturados antes de este período, lo que evidencia el coste energético asociado a la estivación. Sin embargo, el descenso en la masa corporal y condición física fue más pronunciado en machos, lo que en principio parece sugerir, contrariamente a la predicción realizada, que los machos consumen más recursos que las hembras durante la estivación. Pero una explicación alternativa es que las hembras de menor masa corporal y peor condición física no sobreviven al periodo de estivación, y que la fuerza de actuación de la selección natural sobre la masa corporal y la condición física en machos es menor. Existen algunas evidencias que sugieren que esta última es la explicación más probable. En primer lugar, la razón de sexos de los individuos capturados cambió de ser equitativa al comienzo de la estivación a estar sesgada hacia machos en el momento del apareamiento, lo que implica una mortalidad diferencial de las hembras durante la estivación. La segunda evidencia

reveló que, durante el período de estivación, el tamaño corporal de la hembra (es decir, la longitud de ala), está bajo una selección diferencial más fuerte que la de los machos, como muestran los coeficientes estandarizados de los diferenciales de selección lineal estimados para machos y hembras. Este proceso de selección diferencial que actúa durante el período de estivación provoca un incremento en el tamaño del corporal de la hembra pero no en machos (ver **Figura 22**).

El dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia hembras puede ser explicado también por la selección por fecundidad o por una ventaja hacia los machos más pequeños en situaciones de emparejamiento por competencia por orden de llegada (“scramble competition”). De acuerdo con la primera posibilidad, se encontró que las hembras de mayor tamaño pusieron un mayor número de huevos, pero que los machos más pequeños no tuvieron ninguna ventaja en el apareamiento. En insectos, existe una amplia evidencia de selección por fecundidad favoreciendo un tamaño corporal grande en hembras (p. ej. Honek, 1993; Blackmore & Lord, 2000). Las hembras de mayor tamaño tienen más espacio disponible para almacenar un mayor número de huevos y los nutrientes necesarios para la formación de éstos (Reiss, 1989; Preziosi *et al.*, 1996). El efecto de la fecundidad sobre el dimorfismo sexual es incluso más importante en especies, como las especies del orden Trichoptera, que se reproducen una sola vez (Shuster & Wade, 2003). No se encontró ningún apoyo a las hipotéticas ventajas de los individuos más pequeños en el emparejamiento, aunque esta idea se ha descrito en otros taxones (Andersson, 1994). Sin embargo, las condiciones de laboratorio pudieron

diferir de las condiciones naturales donde los machos más pequeños podrían obtener ventajas en el apareamiento, y podrían ser necesarios más experimentos para llegar a conclusiones más robustas. Así, como en la mayoría de las especies de insectos (Blanckenhorn *et al.*, 2007), estos resultados sugieren que el dimorfismo sexual sesgado hacia hembras está influido por la selección de fecundidad, lo que favorece un tamaño corporal grande en hembras. Sin embargo, los mecanismos de selección sexual en machos no han sido identificados de forma concluyente.

En resumen, estos resultados ponen en relieve la importancia de la selección natural a la hora de dirigir la evolución del dimorfismo sexual en tamaño, hecho que estaba escasamente documentado (Allen *et al.*, 2011). La actuación de la selección natural sobre el tamaño corporal de las hembras durante el período de estivación puede explicar el dimorfismo sexual en tamaño de *M. aspersus*. La selección por fecundidad asociada a un tamaño corporal grande en hembras, pero no la selección sexual, que favoreciera a machos de pequeño tamaño, podría contribuir también a la evolución del dimorfismo sexual en tamaño en esta especie de tricópteros.

5.6. OBJETIVO 6: SALIDA DE LOS ADULTOS DE TRICÓPTEROS DE LAS CAVIDADES: SINCRONIZACIÓN CON EL PERÍODO DE LLUVIAS

Condición física a la llegada y salida de la cueva

Como era de esperar, la masa corporal de las hembras y los machos en el momento de abandonar la cueva (hembras, $n = 82$; machos, $n = 312$) fue significativamente mayor que a la llegada (hembras, $n = 54$; machos, $n = 49$) (ANCOVA controlando por la longitud del ala y el sexo, $F_{1,420} = 47,59$, $P < 0,0001$; **Figura 27**). Aunque los machos fueron de media menores que las hembras (ANCOVA controlando por la longitud del ala y el sexo, $F_{1,420} = 72,55$, $P < 0,0001$), ambos sexos perdieron peso en la misma proporción (ANCOVA controlando por la longitud del ala, interacción entre sexo y periodo del año, $F_{1,420} = 0,44$, $P = 0,51$, **Figura 27**).

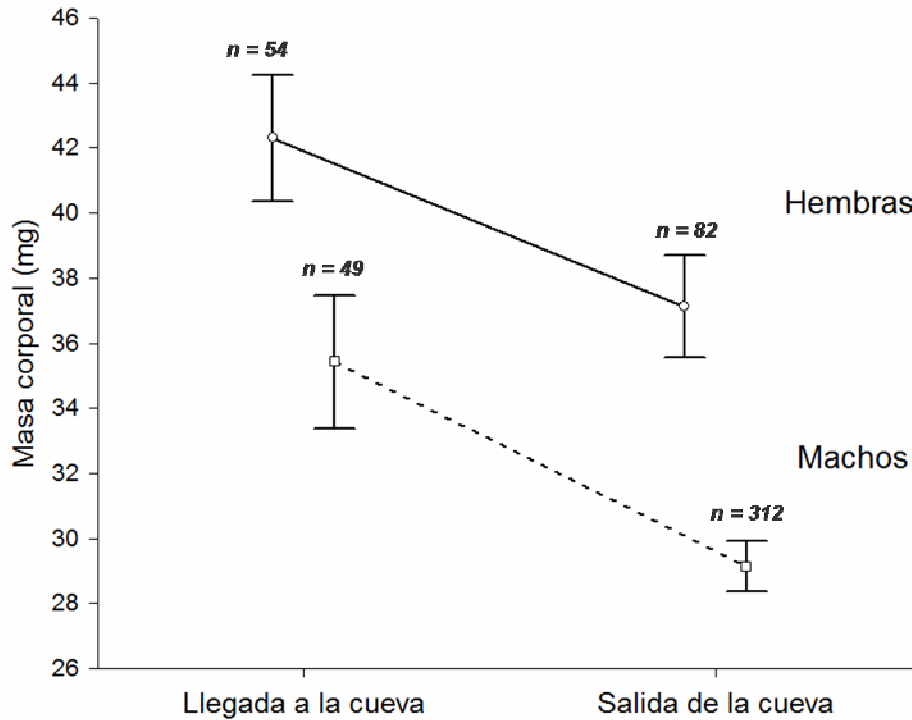


Figura 27: Comparación de la masa corporal de las hembras y los machos de tricópteros a la llegada, en primavera, y a la salida, en otoño, de la Cueva del Agua. Análisis ANCOVA con tamaño del ala como covariable, periodo del año y sexo como factores fijos y masa corporal (peso) como variable dependiente. Los valores representados son las medias \pm 0,95 del intervalo de confianza (barras verticales).

Además, las varianzas de la masa corporal estimadas para machos y hembras a la salida de la Cueva no fueron significativamente menores que las varianzas estimadas a la llegada (Tests de Levene de homogeneidad de varianzas: hembras $F_{1,134} = 3,83$, $P = 0,052$; machos $F_{1,134} = 1,63$, $P = 0,203$; machos y hembras juntos $F_{1,495} = 1,83$, $P = 0,18$). Asimismo, la masa corporal de los machos y hembras migradores fue muy variable, ya que las varianzas fueron dos veces los valores medios de la masa corporal estimada (hembras: media = 40,62, varianza

= 112,20, $n = 82$; machos: media = 28,04, varianza = 40,90, $n = 312$). Finalmente, la relación entre la masa corporal y el día de captura durante el período de salida de la Cueva no resultó significativa ($r = 0,058$, $P = 0,252$, $n = 395$). Estos resultados sugieren que ni las hembras ni los machos presentaron una determinada condición física en el momento del inicio de la migración hacia los ríos (ver **Anexo 3**; Salavert *et al.*, 2008).

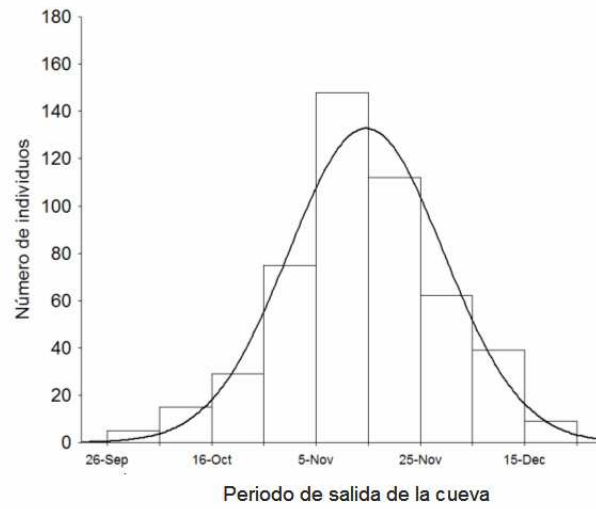
Distribución de individuos en las fechas de la migración

La mayoría de los tricópteros abandonaron la cueva en otoño dentro de un periodo de 20 días desde el inicio de la migración, realizándose la mayor parte de las capturas durante el mes noviembre (6-26 noviembre). La mediana de la fecha de captura fue entre el 13 y el 20 de noviembre, dependiendo del año (**Figura 28**). En cada uno de los años estudiados, los machos y las hembras dejaron la Cueva en fechas similares ($t < 1,85$, *g.l.* > 80, $P = 0,067$).

La distribución de frecuencias de las fechas de salida de la Cueva difirieron significativamente de una distribución normal (**Figura 28a**; test Shapiro-Wilk, $W = 0,986$, $P = 0,0001$). Esto se debió parcialmente a que la distribución fue más aguda de lo esperado (**Figura 28a**, aunque con un término de kurtosis no significativo, k (SE) = 0,193(0,220), $t_{493} = 0,877$, $P = 0,380$), indicando que la salida de los tricópteros de la Cueva estuvo concentrada en un corto período de tiempo. Similares resultados fueron obtenidos cuando se analizaron separadamente la distribución de

frecuencias para ambos sexos (machos, Shapiro-Wilk, $W = 0,987$, $P < 0,005$, k (SE) = 0,168 (0,255), $t_{362} = 0,659$, $P = 0,511$; hembras, Shapiro-Wilk, $W = 0,956$, $P = 0,002$, k (SE) = 0,719 (0,488), $t_{95} = 0,231$, $P = 0,818$). De acuerdo con esta interpretación, la distribución de frecuencias de las capturas durante el periodo de llegada a la Cueva tampoco siguió una distribución normal (**Figura 28b**; Shapiro Wilk, $W = 0,957$, $P < 0,001$). La forma de la curva fue más aplanada que la de una distribución normal [platicúrtica, k (SE) = -0,785 (0,435)], aunque no resultó significativo, $t_{121} = 1,790$, $P = 0,074$, **Figura 28b**). En conjunto, estos resultados sugirieron que la salida de la cueva fue sincrónica pero no dependió de la masa corporal de los individuos.

a)



b)

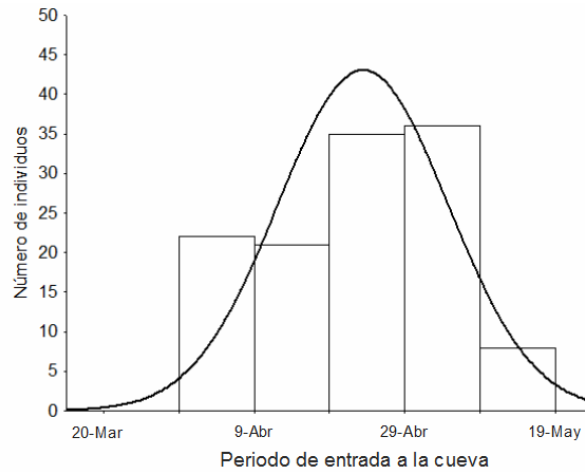


Figura 28: Frecuencia de distribución de los individuos capturados durante el estudio a la salida de (a) y a la llegada a (b) la Cueva del Agua.

Influencia de los factores abióticos en la migración

La media de la temperatura del aire en la Cueva del Agua decreció gradualmente tanto con la distancia desde la entrada de la Cueva como con la profundidad (media diaria de temperatura registrada en los años estudiados: en el exterior = 11°C, Pasillo de las Columnas = 10,9°C y Gran Caverna = 8,99°C; y amplitud térmica diaria registrada en los años estudiados: en el exterior = 7°C, Pasillo de las Columnas = 0,4°C y Gran Caverna = 0,02°C). La variación temporal de la temperatura del aire también tuvo un componente espacial, con una variación menos pronunciada conforme se iba incrementando la distancia a la entrada de la Cueva (**Figura 29**). En la estación más cercana a la entrada de la Cueva (Pasillo de las Columnas), la variación temporal en humedad relativa (RH) estuvo relacionada con los cambios higrotérmicos del exterior de la cavidad, registrándose valores de RH cercanos a la saturación (la humedad media diaria a lo largo del estudio fuera de la cavidad fue del 72%, del 99,99% en el Pasillo de las Columnas y en la Gran Caverna del 100%; la amplitud media de humedad diaria registrada fuera de la cavidad fue del 31,7%, en el Pasillo de las Columnas del 0,7% y en la Gran Caverna del 0%; **Figura 29**). A partir de 7 metros de la entrada (al comienzo del Pasillo de las Columnas) la luz del día no fue detectada y a partir de los 18 metros el aire estuvo saturado de humedad durante la mayor parte del año.

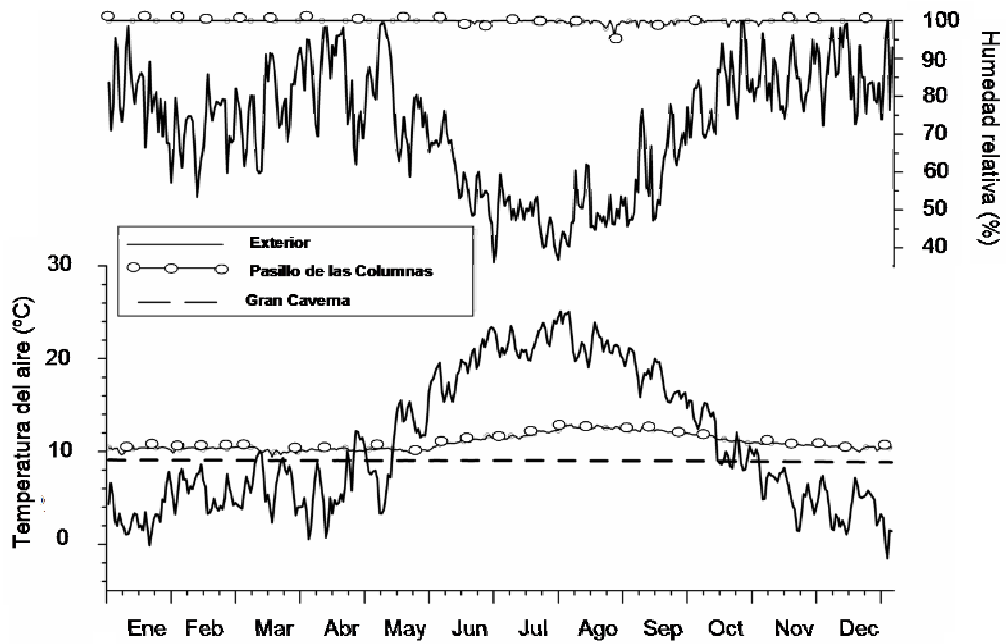


Figura 29: Temperatura media diaria y humedad relativa del aire dentro y fuera de la Cueva, estimada mediante datos de los años 2000, 2002-2004.

En la **Figura 30a** se puede observar una inversión en el gradiente térmico, indicado por valores > 0 . Las inversiones parciales fueron más frecuentes e intensas que las inversiones totales. Sin embargo, ambos tipos de inversión fueron menos frecuentes a finales de la primavera y durante el verano (mayo-septiembre), produciéndose picos de intensidad exclusivamente a finales de otoño, durante el invierno y a principios de primavera (desde octubre a comienzos de mayo, ver **Figura 30**). La distribución de inversiones térmicas a lo largo de un día (**Figura 30b**) indicó que éstas fueron más intensas durante las primeras horas de la mañana (6:00 h, 5,2%) debido a la caída brusca de la temperatura

asociada con el rocío de la mañana. Un segundo pico de mayor intensidad ocurrió al principio de la noche (21:00 h, 4,7%), producido por una caída brusca de la temperatura en el exterior, hecho que ocurrió más frecuentemente en otoño o invierno.

Debido a que las variaciones en las inversiones parciales y totales se produjeron de manera similar en todos los años estudiados, se presentan a continuación sólo los resultados de las inversiones parciales, con el fin de evitar reiteraciones. Los valores horarios medios de las diferencias térmicas entre el interior y el exterior de la cueva incrementaron significativamente desde finales de verano hasta principios del invierno, independientemente del año estudiado ($r = 0,729$ para el año 2002, $r = 0,804$ para el año 2003, y $r = 0,890$ para el año 2004, $P < 0,0001$ en todos los casos, **Figura 31**), debido a que la temperatura del exterior de la Cueva descendió durante el otoño. Durante este periodo, las inversiones térmicas (inversiones parciales, concretamente) comenzaron el 23 de septiembre en 2002 (**Figura 31a**), el 1 de octubre en 2003 (**Figura 31b**) y el 9 de octubre en el 2004 (**Figura 31c**). Estos cambios climatológicos en la Cueva, como las inversiones térmicas, produjeron corrientes de aire que los tricópteros podrían detectar y, consecuentemente, inducir el fin de la diapausa y el comienzo de la migración de la Cueva.

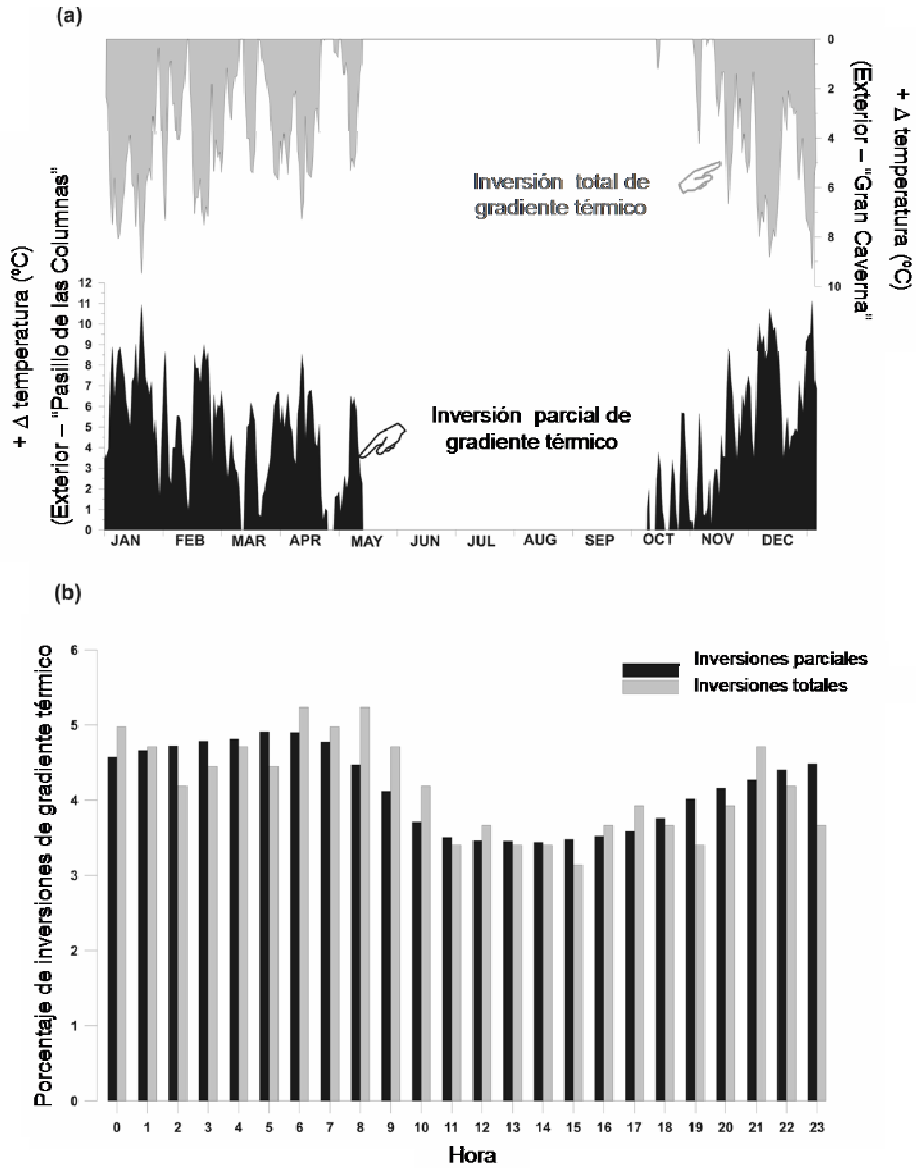


Figura 30: (a) Valores horarios medios (años 2000, 2002-2004) de las diferencias térmicas entre la temperatura del aire del interior [Pasillo de las Columnas (inversiones térmicas parciales) y Gran Caverna (inversiones térmicas totales)] y el exterior de la Cueva (diferencias > 0 indicaron inversión térmica parcial o total). (b) Distribución horaria de ambos tipos de inversiones de gradientes térmicos (mediante una media diaria durante el periodo comprendido entre los años 2000, 2002-2004).

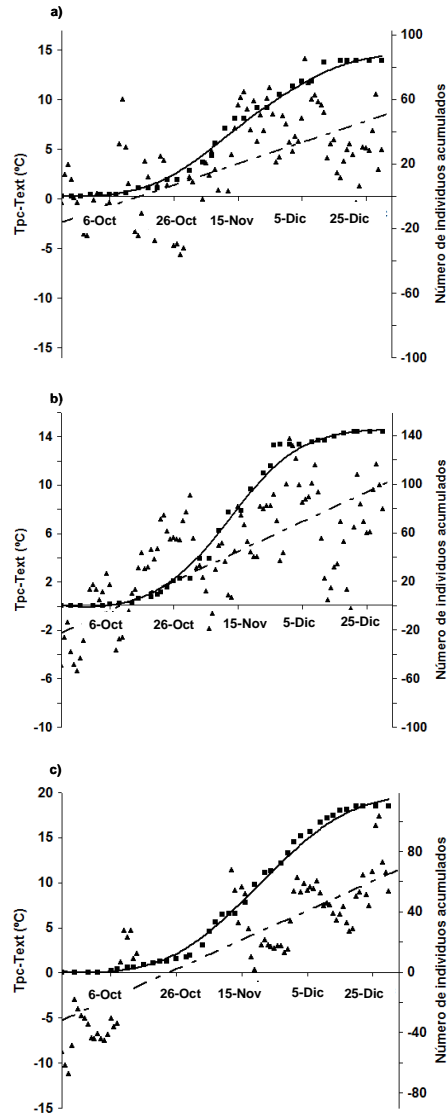


Figura 31: Valores horarios medios de las diferencias térmicas entre la temperatura del aire del interior (del Pasillo de las Columnas, Tpc) y el exterior (Text) (Tpc-Text, triángulos) desde finales de verano hasta principios de invierno, y el número acumulado de individuos (cuadrados) capturados durante el período de salida de la Cueva de los años 2002 (a), 2003 (b) y 2004 (c). La línea punteada se ajusta a la temperatura y la línea continua al número de individuos acumulados.

El número acumulado de individuos capturados cada año de estudio se ajustó significativamente a una ecuación logística (**Figura 31**). Los datos de la primera captura de tricópteros tras el verano fueron el 1 de octubre en 2002, el 7 de octubre en 2003 y el 6 de octubre en 2004. La mitad del total de los individuos fueron capturados aproximadamente entre el 13 y el 20 de noviembre, dependiendo del año ($t_{50} = 15$ de noviembre para el 2002, $t_{50} = 13$ de noviembre para el 2003 y $t_{50} = 19$ de noviembre para el 2004; **Figura 31**). La primera captura de tricópteros ocurrió una semana después de la primera inversión térmica (8 y 6 días en 2002 y 2003, respectivamente). Además, la razón de captura fue muy similar en los 3 años de estudio ($K = 0,09$ para 2002, $K = 0,12$ para 2003 y $K = 0,09$ para 2004). Estos resultados fueron consistentes con la segunda hipótesis, e infirieron que los factores abióticos inducen la migración.

La diapausa estival o estivación es una forma de latencia inducida antes del apogeo del verano. Su función en insectos como gorgojos, crisomélidos, carábidos, tipúlidos y tricópteros es retrasar la fase reproductiva hasta que las condiciones sean más favorables, en otoño o invierno (Masaki, 1980). El principio de la diapausa en tricópteros adultos, que inhibe el desarrollo ovárico durante el verano, está condicionado por el fotoperiodo durante la fase larvaria (Bouvet, 1974; Denis, 1977). Una vez ha comenzado la diapausa, factores como las bajas temperaturas ($< 14^{\circ}\text{C}$), la baja intensidad de luz y un ambiente saturado de humedad (cerca al 100%) de algunas cuevas son importantes para la supervivencia de los tricópteros troglófilos (Bounard, 1971, Bouvet, 1974, 1975; Malicky & Winkler, 1974). La Cueva del Agua satisface

estas condiciones, hecho que no ocurre en otras cavidades de la zona, lo que permite la supervivencia de especies de tricópteros como *M. aspersus*, *S. crossotus*, *S. espanioli*, *S. fissus* (Tinaut, 1995, Salavert *et al.*, 2011b).

Normalmente, el factor inductor del final de la diapausa es un estímulo ambiental, aunque esto sólo ocurre en algunas especies (Tauber & Tauber, 1976, 1981). En contraposición con el final de la diapausa invernal, que es principalmente mantenida por el fotoperiodo, la humedad y el alimento, los factores que explican la suspensión de la diapausa estival tan sólo se conocen en algunas especies (Tauber & Tauber, 1976, Masaki, 1980). En algunas especies de tricópteros epigeos y troglófilos hay evidencias que sugieren que, el final de la diapausa ovárica está asociado a un acortamiento de las horas de luz (Novák & Señal, 1963; Gower, 1967; Svensson, 1972; Malicky & Winkler, 1974). No obstante, el final de la diapausa de los tricópteros residentes en la cavidad de estudio no puede ser explicado por este factor. Como en la mayoría de otros estudios realizados en cuevas (p. ej. Bounard, 1971; Bouvet, 1971, 1974), los efectos del fotoperiodo se pierden pronto en la Cueva del Agua ya que, durante la estivación, la mayoría de los tricópteros vuelan hacia la profundidad de la cueva lejos de la influencia de la luz. Tampoco el descenso de la temperatura podría producir el final de la diapausa ovárica en tricópteros troglófilos, ya que este factor es prácticamente constante dentro de las cuevas, además de que experimentos de laboratorio realizados con estas especies (del género *Micropterna* y *Stenophylax*) mostraron que dos poblaciones mantenidas a

diferentes temperaturas tuvieron una diapausa sincrónica (Bouvet, 1971, 1974).

Unas de las hipótesis propuestas fue que el descenso en reservas corporales podría ser el estímulo que produjera el final de la diapausa en los tricópteros troglófilos. Esta hipótesis es plausible ya que es necesaria gran cantidad de energía para volar grandes distancias hacia los lugares de ovoposición (Dudley, 2001). Ya que *M. aspersus* realiza las cópulas tras la diapausa y las hembras tienen que migrar a los ríos para ovopositar (Botosaneanu, 1974; Salavert *et al.*, 2008, 2011b), una “señal de alarma” indicando la escasez de energía podría ser ventajosa. La masa corporal de las hembras y los machos de *M. aspersus* decreció entre el momento de la llegada y la salida de la cueva. Presumiblemente es un reflejo del coste de energía de la diapausa, combinado con la ausencia de ingestión de alimento. Se ha sugerido que los tricópteros podrían tomar agua con materiales orgánicos (p. ej. aminoácidos, bacterias y protozoos) que percolarían a través de las paredes de las cavidades (Bouvet, 1975). Sin embargo, los datos presentados, así como artículos previos, demuestran que esta ingesta no es suficiente para explicar la energía necesaria para sobrevivir, y que sobreviven principalmente de las reservas del tejido adiposo acumuladas durante el período larvario (Bounard, 1971). De hecho, los adultos de estas especies troglófilas, bajo condiciones de laboratorio y suplementándolos tan sólo con agua, sobrevivieron durante el verano, y las hembras fueron capaces de madurar sus ovarios y poner huevos viables (Bouvet, 1971; datos en esta tesis).

La hipótesis de la existencia de una señal biológica, basada en las reservas corporales, no se ajustó a los resultados obtenidos ya que se encontró una gran variación en la masa corporal de los individuos que dejaron la cueva para la reproducción, que no estuvo asociada con la fecha de salida. Además, la variación en la masa corporal de aquellos individuos que llegaron a la cueva no difirió de la estimada para aquellos que dejaron la cueva, como se predijo para la hipótesis de las “reservas alimenticias”. En cualquier caso, debido a que es posible que los individuos ajusten sus reservas energéticas antes de la estivación, no se puede rechazar completamente la hipótesis de que la condición física sirva como una señal interna para la finalización de la diapausa.

La otra hipótesis testada sugiere que los factores abióticos fueran los responsables del final de la diapausa de los tricópteros troglófilos. Esta hipótesis se basa en la existencia de corrientes de aire dentro de las cuevas, las cuales se deben normalmente a las diferencias de temperatura entre el exterior y el interior de la cueva (ver Christoforou *et al.*, 1996; Fernández-Cortés *et al.*, 2006). El estudio de factores abióticos en la Cueva del Agua reveló que, aunque la temperatura dentro de la cueva fue constante a lo largo del año, el gradiente térmico (diferencias entre la temperatura del interior y el exterior de la cueva) fluctuó dependiendo de las estaciones del año. Las inversiones de este gradiente térmico provocan corrientes de convección en la cueva (Fernández-Cortés *et al.*, 2006) que, de acuerdo con la hipótesis planteada, pudo ser detectada por los tricópteros e inducir el final de la estivación. El uso de esta señal dentro de la cueva como factor inductor de la migración tiene la ventaja

de que las inversiones térmicas son más frecuentes al final del otoño y al principio del invierno (octubre-enero). Además, en todos los años estudiados, el comienzo de las inversiones térmicas más intensas coincidieron con el tiempo de captura de los primeros tricópteros migrantes tras el período de estivación, y la mayoría de las capturas fueron realizadas en un corto período de tiempo. En esta época, es muy probable que el flujo de agua discurra de nuevo por los arroyos temporales y, consecuentemente, es el momento óptimo para la reproducción de estas especies con diapausa estival. El movimiento de masas de aire en la cueva, debido a que la temperatura en el exterior desciende bruscamente en el otoño, indica que la lluvia estacional es inminente. En los ríos mediterráneos, el régimen de descarga se ajusta a los patrones de lluvia, y éstas comienzan de manera abrupta en otoño o principios de invierno (Gasith & Resh, 1999). La entrada y salida de la hibernación en serpientes y ranas se ha explicado también mediante la inversión en el gradiente térmico de la superficie del suelo (Sexton & Marion, 1981; Resetarits, 1986). Como en la circulación convectiva del aire en cuevas, el uso de gradiente térmico en el suelo asegura que las serpientes no despierten de la hibernación hasta que las condiciones en el exterior de la cueva sean beneficiosas y predecibles (Sexton & Hunt, 1980).

Hasta el momento, las corrientes de aire estacionales producidas por las inversiones de gradiente térmico nunca habían sido medidas o usadas para explicar el final de la diapausa y salida de la cueva en animales troglófilos que habitan cuevas profundas (ver los estudios de Berková &

Zukal, 2006 en murciélagos, y Tercaf, 2000 en polillas, p. ej.). Sí es conocido que algunos insectos y arañas son capaces de detectar la dirección y frecuencia de las corrientes de aire bajo condiciones tanto naturales como de laboratorio (Barth *et al.*, 1995; Jacobs, 1995; Paydar, *et al.*, 1999). Los tricópteros tienen grandes antenas, y áreas abultadas en el tegumento de la cabeza y el tórax con densas agregaciones de setas (verrugas setales), que probablemente funcionen como órganos sensoriales (Wiggins, 2004). Y concretamente, en los tricópteros pertenecientes al “grupo *Stenophylax*”, Moretti & Dottorini (1965) encontraron abundantes órganos sensoriales en las alas que les permitirían guiarse en el entrono subterráneo. Las corrientes de aire podrían ser detectadas por las sensilas mecanoreceptoras de estos órganos y así informarles sobre la ruta a seguir para alcanzar el exterior de la cueva en ausencia de luz.

No todas las cuevas tienen las mismas propiedades ambientales en relación a la frecuencia y características de las inversiones térmicas (ver Christoforou *et al.*, 2004). Así, debido a las ventajas relacionadas con el uso de corrientes de aire, el hecho de que las poblaciones de tricópteros troglófilos no se encuentren estivando en algunas cavidades subterráneas (Bounard, 1971; Bouvet, 1975, 1977) sugiere incluso que las condiciones abióticas de dichas cuevas no produzcan circulaciones convectivas de aire o que los fenómenos de inversión térmica no ocurran en el momento adecuado (es decir, al final del otoño).

Se desconoce cómo los tricópteros encuentran y eligen las cuevas en las que estivan, pero se supone que depende de las condiciones climáticas del interior. Debido a que los individuos que elijan lugares erróneos no se reproducirían, los rasgos que facilitarían encontrar lugares óptimos para la estivación (es decir, cuevas con corrientes de circulación convectiva de aire que ocurran en el momento óptimo de la migración) se fijarían rápidamente en la población. En la cueva de estudio, los picos de mayor intensidad en las inversiones térmicas se registraron desde otoño a principios de primavera y, dentro de este periodo, al comienzo y al final de cada día (**Figura 31**, Fernández-Cortés *et al.*, 2006). Consecuentemente, la emanación de aire procedente de la cueva podría ser usada por los adultos de tricópteros que buscan lugares de estivación, o para detectar cuevas apropiadas para la diapausa. De acuerdo con esta posibilidad, se realizaron observaciones directas a la entrada de la Cueva del Agua durante la noche, cuando los tricópteros llegan, y se observó que nunca entraron volando en la cueva directamente. Más bien, se posan cerca de la entrada de la cueva, se paran y avanzan lentamente hacia el interior. Una vez dentro de la cueva, los individuos normalmente caminan unos pocos metros, se mantienen cerca de la entrada durante un día y posteriormente la mayoría vuelan hacia el interior (observación personal).

En resumen, se presentan evidencias de la importancia de un factor ambiental en las cuevas que podría determinar características esenciales de las estrategias vitales de los organismos que afectan a la finalización de la diapausa y al inicio de la migración hacia los lugares de

ovoposición. Dichas corrientes de aire en las cuevas podrían ser relevantes para otros taxones de especies troglófilas que pudieran detectarlos.

6. CONCLUSIONES

1. *Mesophylax aspersus* presentan un ciclo univoltino con emergencia primaveral. Los cambios de las condiciones físico-químicas del arroyo estudiado, a lo largo del desarrollo larvario, podrían indicar a las larvas la duración de la fase acuática ya que la pupación se realiza antes del inicio del periodo de sequía. Las larvas son principalmente colectoras de detritus, alimentándose principalmente de materia orgánica particulada fina en descomposición, un recurso muy abundante en el arroyo.
2. No se detectaron signos de competencia entre los taxones de macroinvertebrados que comparten el mismo recurso alimenticio que *M. aspersus*. La baja densidad en que se encontraron la mayoría de los taxones y la elevada disponibilidad de detritus en el medio serían las causas de la distribución regular de los mismos. La presión por depredación en el arroyo debe ser muy baja debido a la ausencia de peces y la densidad de posibles insectos depredadores.

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

3. A partir del estudio de isótopos estables se deduce que los adultos de *M. aspersus* que emergen de diferentes tramos fluviales próximos a la Cueva del Agua migran a ella para la estivación. La dirección de vuelo tras la emergencia no siguió el ciclo de colonización de Müller en todos los casos. La congregación de adultos en una misma cavidad, provenientes de diferentes localidades, va a permitir el emparejamiento de individuos de distintas poblaciones y el mantenimiento de la variabilidad genética de la población.
4. De las seis especies de tricópteros troglófilos capturadas en las cuevas de Andalucía, *M. aspersus* fue la más frecuente localizándose en prácticamente todas las cavidades. El periodo de permanencia de los tricópteros en las cuevas puede abarcar desde marzo a diciembre, dependiendo de la especie, un periodo que es más amplio en el sur peninsular que en localidades situadas a menor latitud geográfica y, en consecuencia, relacionado con la extensión del periodo de sequía de los arroyos temporales en los que habitan.
5. La actuación de la selección natural sobre el tamaño corporal de las hembras durante el período de estivación puede explicar el dimorfismo sexual en tamaño de *M. aspersus*. Además, la selección por fecundidad asociada a un tamaño corporal grande en hembras, pero no la selección sexual que favoreciera a machos de pequeño tamaño, podría contribuir también a la evolución del dimorfismo sexual en tamaño en esta especie de tricóptero.

6. Se han encontrado evidencias de la importancia de un factor ambiental (las corrientes de aire consecuencia de las inversiones térmicas entre el interior y exterior de las cuevas) que afectaría a características esenciales de las estrategias vitales de los tricópteros troglófilos, como son la finalización de la diapausa y el inicio de la migración hacia los lugares de ovoposición. Del tiempo óptimo en que dichos eventos se produzcan depende el éxito de los individuos de estas especies en la colonización de los arroyos temporales mediterráneos.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Alba-Tercedor, J. (1996) Macroinvertebrados acuáticos y la calidad del agua de los ríos. *IV Simposio del Agua en Andalucía (SIAGA)*, pp. 203-213. Almería, España.
- Alba-Tercedor, J., Jáimez-Cuéllar, P., Álvarez, M., Avilés, J., Bonada, N., Casas, J., Mellado, A., Ortega, M., Pardo, I., Prat, N., Rieradevall, M., Robles, S., Sáinz-Cantero, C.E., Sánchez-Ortega, A., Suárez, M.L., Toro, M., Vidal-Abarca, M.R., Vivas, S. & Zamora-Muñoz, C. (2002) Caracterización del estado ecológico de ríos mediterráneos ibéricos mediante el índice IBMWP (antes BMWP). *Limnetica* (2004), **21**, 175-185.
- Alcock, J. (1998) *Animal Behaviour: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Alexander, K.D. & Stewart, K.W. (1996) Description and theoretical considerations of mate finding and other adult behaviors in a Colorado population of *Claassenia sabulosa* (Plecoptera: Perlidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **89**, 290-296.
- Alexander, R.M. (1999) *Energy for Animal Life*. Oxford University Press, New York.
-
- Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

- Anderson, N.H. & Sedell, J.R. (1979) Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review of Entomology*, **24**, 351-377.
- Allen, C.E., Zwaan, B.J. & Brakefield, P.M. (2011) Evolution of sexual dimorphism in the Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **56**, 445-464.
- Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Barranco, P., Mayoral, J.C., Ruiz-Portero, C., Amate, J., García-Pardo, J., Piquer, M., Ortega, D., Salavert, V., Ruiz Avilés, F., Lara, M.D. & Tinaut, A. (2004) Fauna endokárstica andaluza. *Investigaciones En Sistemas Karsticos Españoles* (ed. por B. Andreo and J.J. Durán), pp. 473-504. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Barranco, P., Tinaut, A. & Baena, M. (2008) Entomofauna cavernícola de Andalucía. *El Karst De Andalucía* (ed. por J.M. Calaforra and J.A. Berrocal), pp. 44-55. Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Sevilla.
- Barth, F.G., Humphrey, J.A.C., Wastl, U., Halbritter, J. & Brittinger, W. (1995) Dynamics of arthropod filiform hairs. 3. Flow patterns related to air movement detection in a spider (*Cupiennius salei* Keys). *Royal Society Philosophical Transactions Biological Sciences*, **347**, 397-412.
- Bärlocher, F., Mackay, R.J. & Wiggins, G.B. (1978) Detritus processing in a temporary vernal pool in southern Ontario. *Archiv fuer Hydrobiologie*, **81**, 269-295.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P. & Moreteau, J.C. (2000) The spatial heterogeneity of a river bottom: A key factor determining macroinvertebrates communities. *Hydrobiologia*, **422/423**, 163-171.
- Bellés, X. (1987) *Fauna Cavernícola i Intersticial de la Península Iberica i les Illes Balears*. Moll, Palma de Mallorca.

- Benstead, J.P. & Pringle, C.M. (2004) Deforestation alters the resource base and biomass of endemic stream insects in eastern Madagascar. *Freshwater Biology*, **49**, 490-501.
- Berková, H. & Zúkal, J. (2006) Flight activity of bats at the entrance of a natural cave. *Acta Chiropterologica*, **8**, 187-195.
- Bilton, D.T., Freeland, J.R. & Okamura, B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 159-181.
- Blackmore, M.S. & Lord, C.C. (2000) The relationship between size and fecundity in *Aedes albopictus*. *Journal of Vector Ecology*, **25**, 212-217.
- Blanckenhorn, W.U. (2000) The evolution of body size: What keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology*, **75**, 385-407.
- Blanckenhorn, W.U., Meier, R. & Teder, T. (2007) Rensch's Rule in insects: patterns among and within species. *Sex, Size & Gender Rules. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism* (ed. by D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn and T. Székely), pp. 60-70. Oxford University Press, Oxford.
- Blondel, J. (2003) Guild or functional groups: Does it matter? *Oikos*, **100**, 223-231.
- Bonada, N., Zamora-Muñoz, C., Rieradevall, M. & Prat, N. (2004a) Trichoptera (Insecta) collected in Mediterranean river basins of the Iberian Peninsula: taxonomic remarks and notes on ecology. *Graellsia*, **60**, 41-69.
- Bonada, N., Zamora-Muñoz, C., Rieradevall, M. & Prat, N. (2004b) Ecological profiles of caddisfly larvae in Mediterranean streams: implications for bioassessment methods. *Environmental Pollution*, **132**, 509-521.
- Bonada, N., Zamora-Muñoz, C., Rieradevall, M. & Prat, N. (2005) Ecological and historical filters constraining spatial caddisfly

- distribution in Mediterranean rivers. *Freshwater Biology*, **50**, 781-797.
- Bonada, N., Rieradevall, M., Prat, N. & Resh, V.H. (2006) Benthic macroinvertebrate assemblages and macrohabitat connectivity in Mediterranean-climate streams of northern California. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 32-43.
- Bonada, N., Rieradevall, M. & Prat, N. (2007) Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, **589**, 91-106.
- Bonada, N., Zamora-Muñoz, C., El Alami, M., Múrria, C. & Prat, N. (2008) New records of trichoptera in reference mediterranean-climate rivers of the iberian peninsula and north of africa: taxonomical, faunistical and ecological aspects. *Graellsia*, **64**, 189-208.
- Botosaneanu, L. (1974) Notes descriptives, faunistiques, écologiques, sur quelques trichoptères du "trio subtroglophile" (Insecta: Trichoptera). *Travaux de l'Institut de Speologie "Emile Racovitza"*, **13**, 61-75.
- Bournaud, M. & Bouvet, Y. (1969) Récottes des Trichoptères dans les grottes de Chartreuse et dans la grotte du Crochet (Jura meridional). *Bulletin Mensuel de la Société Linneenne de Lyon*, **5**, 139-147.
- Bournaud, M. & Gautheron-Duranthon, F. (1969) Essai d'étude d'une population de Trichoptère cavernicoles dans la grotte du Crochet (Ain) apar la méthode des captures-recaptures. *Bulletin de la Societé Zoologique de France*, **94**, 471-483.
- Bournaud, M. (1971) Observations biologiques sur les Trichoptères cavernicoles. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **7**, 196-211.
- Bouvet, Y. & Ginet, R. (1969) Données biologiques et biogeographiques sur le "groupe de *Stenophylax*" cavernicoles en France (Insectes

- Trichoptères). *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **10**, 334-349.
- Bouvet, Y. (1971) La diapause des trichoptères cavernicoles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **96**, 375-383.
- Bouvet, Y. (1972) La migration des Trichoptères cavernicoles. Mise en évidence par piégeage lumineux. *International Journal of Speleology*, **4**, 67-75.
- Bouvet, Y. (1974) Ecologie et reproduction chez les Trichoptères cavernicoles du groupe *Stenophylax* (Limnephilidae, Stenophylacini). *Proceedings of the 1st International Symposium on Trichoptera* (ed. by H. Malicky), pp. 105-109. Dr. W. Junk, The Hague.
- Bouvet, Y. (1975) Les Trichoptères du groupe de *Stenophylax*: conditions de vie et réactions aux variations des facteurs du milieu. *Annual Spéléologie*, **30**, 207-229.
- Bouvet, Y. (1977) *Conditions De Vie Des Trichoptères Subtroglaphiles (Insectes, Limnephilidae); Leurs Reactions Aux Variations Des Facteurs Du Milieu*. Ph.D. thesis. Université Claude Bernard, Lyon.
- Bouvet, Y. (1994) Trichoptera. *Encyclopedia Bioespeleologica* (ed. by C. Juberthie and V. Decu), pp. 327-331. Société de Biospéologie, Moulis.
- Briers, R.A., Gee, J.H.R., Cariss, H.M. & Geoghegan, R. (2004) Inter-population dispersal by adult stoneflies detected by stable isotope enrichment. *Freshwater Biology*, **49**, 425-431.
- Bunn, S.E. & Hughes, J.M. (1997) Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 338-343.
- Christoforou, C.S., Salmon, L.G. & Cass, G.R. (1996) Air exchange within the Buddhist cave temples at Yungang, China. *Atmospheric Environment*, **30**, 3995-4006.

- Crompton, B., Thomason, J.C. & McLachlan, A. (2003) Mating in a viscous universe: The race is to the agile, not to the swift. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, **270**, 1991-1995.
- Culver, D. (1982) *Cave Life: Evolution and Ecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London & England.
- Cummins, K.W. (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **18**, 183-206.
- Dahl, J. (1998) The impact of vertebrate and invertebrate predators on a stream benthic community. *Oecologia*, **117**, 217-226.
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species. A Facsimile of the First Edition, 1964*. Harvard University Press, Cambridge.
- Denis, C. (1974) Données sur la chronologie de la maturation ovarienne et sur la diapause de *Micropterna sequax* McLachlan (Trichoptera, Limnephilidae). *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, **49**, 125-129.
- Denis, C. (1977) Larval and imaginal diapauses in Limnephilidae. *Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera* (ed. by M.I. Crichton), pp. 109-115. Dr. W. Junk, The Hague.
- Décamps, H. & Magne, J. (1966) Contribution a l'étude de *Micropterna fissa* McL. et des trichoptères cavernicoles (*Stenophylax*, *Micropterna*, *Mesophylax*). *Annales de Limnologie*, **2**, 527-535.
- Dobat, K. (1973) Observations on marked and unmarked Trichoptera in the Barehohle in Lonetal (Swabian Jura). *International Journal of Speleology*, **5**, 63-85.
- Dudgeon, D. (2000) Indiscriminate feeding by a predatory stonefly (Plecoptera: Perlidae) in a tropical Asian stream. *Aquatic Insects*, **22**, 39-47.
- Dudley, R. (2001) The biomechanics and functional diversity of flight. *Insect Movement: Mechanisms and Consequences* (ed. by I.P.

- Woiwod, D.R. Reynolds and C.D. Thomas), pp. 19-41. CABI Publishing, Wallingford.
- Elliot, J.M. (1979) Some methods for the statistical analyses of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association Scientific Publication*, N° 25.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Endler, J.A. (1986) *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton.
- Fernández-Cortés, A. (2005) *Caracterización Microclimática de Cavidades y Análisis De La Influencia Antrópica De Su Uso Turístico*. Tesis doctoral. Universidad de Almería, Almería, España.
- Fernández-Cortés, A., Calaforra, J.M. & Sánchez-Martos, F. (2006) Spatiotemporal analysis of air conditions as a tool for the environmental management of a show cave (Cueva del Agua, Spain). *Atmospheric Environment*, **40**, 7378-7394.
- Filbá, L. (1974) Contribución al conocimiento de los Tricópteros cavernícolas de Cataluña. *IV Simposium Regional De Bioespeleología* (ed. by Grupo Espeleológico Pedraforca), pp. 21-35. Escuela Catalana de Espeleología, Barcelona.
- Filbá, L. (1974) Nuevas estaciones ibéricas de Tricópteros cavernícolas. *II Congreso Nacional de Espeología* (ed. by Bioespeleología), pp. 1-5. Comité Regional Castellano Centro de Espeleología, Santander.
- Filbá, L. (1977) Nuevas estaciones ibéricas de Tricópteros cavernícolas. *VI Simposium de Bioespeleología*, pp. 131-134., Terrasa.
- Fisher, R.A. (1930) *The Genetic Theory of Natural Selection*. Dover Publ. Inc, New York.

- Foellmer, M.W. & Moya-Laraño, J. (2007) Sexual size dimorphism in spiders: patterns and processes. *Sex, Size and Gender Rules. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism* (ed. by D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn and T. Székely), pp. 71-81. Oxford University Press, Oxford.
- Forero, M.G. (2008) Isótopos estables como integradores de la vida. *Etología*, **21**, 1-29.
- Gallardo-Mayenco, A. (1994) Freshwater macroinvertebrate distribution in two basins with different salinity gradients (Guadalete and Guadaira river basins, south-western Spain). *International Journal of Salt Lake Research*, **3**, 75-91.
- Garcia-Berthou, E. (2001) On the misuse of residuals in ecology: Testing regression residuals vs. the analysis of covariance. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 708-711.
- Gasith, A. & Resh, V.H. (1999) Streams in Mediterranean climate regions: abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 51-81.
- Ghiselin, M.T. (1974) *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley, California.
- Giller, P.S. & Malmqvist, B. (1998) *The Biology of Streams and Rivers*. Oxford University Press, Oxford, New York & Toronto.
- Gíslason, G.M. (1993) The life cycle of *Limnephilus griseus* (L.) (Trichoptera, Limnephilidae) in temporary rock pools in northern England. *Proceeding of the 7th International Symposium on Trichoptera*, (ed. by C. Otto), pp. 171-176. Backhuys Publishers, The Netherlands.
- Godfray, H.C.J. & Parker, G.A. (1991) Clutch size, fecundity and parent-offspring conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, **332**, 67-79.

- Goldsworthy, G. & Joyce, M. (2001) Physiology and endocrine control of flight. *Insect Movement: Mechanisms and Consequences* (ed. by I.P. Woiwod, D.R. Reynolds and C.D. Thomas), pp. 65-86. CABI Publishing, Wallingford.
- González-Ríos, M.J. & Marín, J.C. (1994) *La Cueva Del Agua*. Diputación Provincial de Granada, Granada.
- González, M.A., Terra, L.S.W., García de Jalón, D. & Cobo, F. (1992) *Lista faunística y bibliográfica de los tricópteros (Trichoptera) de la península ibérica e islas baleares*. Asociación española de Limnología, Madrid. Publicación nº 11. 200 pp.
- Good, J.M., Ross, C.L. & Markow, T.A. (2006) Multiple paternity in wild-caught *Drosophila mojavensis*. *Molecular Ecology*, **15**, 2253-2260.
- Gower, A.M. (1967) A study of *Limnephilus lunatus* Curtis (Trichoptera: Limnephilidae) with reference to its life cycle in watercress beds. *Transactions of the Entomological Society of London*, **119**, 283-302.
- Graf, W., Murphy, J., Dahl, J., Zamora-Muñoz, C. & López Rodríguez, M.J. (2008) *Distribution and Ecological Preferences of European Freshwater Organisms. Volumen I. Trichoptera*. Pensoft, Bulgaria.
- Graves, G.R., Romanek, C.S. & Navarro, A.R. (2002) Stable isotope signature of philopatry and dispersal in a migratory songbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 8096-8100.
- Greig, H.S. & Wissinger, S.A. (2010) Reinforcing abiotic and biotic time constraints facilitate the broad distribution of a generalist with fixed traits. *Ecology*, **91**, 836-846.
- Gullan, P.J. & Cranston, P.S. (2005) *The Insects: An Outline of Entomology*. Blackwell Publishing Ltd., USA, UK & Australia.

- Hart, E.A. & Lovvorn, J.R. (2002) Interpreting stable isotopes from macroinvertebrate foodwebs in saline wetlands. *Limnology and Oceanography*, **47**, 580-584.
- Hawking, J.H., Smith, L.M. & Le Busque, K. (2006) Identification and Ecology of Australian Freshwater Invertebrates. www.mdfr.org.au/bugguide.
- Hedrick, A.V. & Temeles, E.J. (1989) The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**, 136-138.
- Hobson, K.A. (2005) Using stable isotopes to trace long-distance dispersal in birds and other taxa. *Diversity and Distributions*, **11**, 157-164.
- Hoffsten, P.-O. (2004) Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology*, **49**, 810-817.
- Holzenthal, R.W., Blahnik, R.J., Prather, A.L. & Kjer, K.M. (2007) Orden Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa*, **1668**, 639-698.
- Honek, A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, **66**, 483-492.
- Hughes, J.M., Bunn, S.E., Hurwood, D.A. & Cleary, C. (1998) Dispersal and recruitment of *Tasiagma ciliate* (Trichoptera: Tasiimiidae) in rainforest streams, southeastern Australia. *Freshwater Biology*, **39**, 117-127.
- Humphries, M.M., Speakman, J.R. & Thomas, D.W. (2005) Temperature, hibernation energetics and the cave and continental distributions of little brown *Myotis*. *Functional and Evolutionary Ecology of Bats* (ed. by A. Zubaid, G.F. McCracken and T.H. Kunz), pp. 23-27. Oxford University Press, Oxford.
- Hunter, F.F. & Maier, A.K. (1994) Feeding behaviour of predatory larvae of *Atherix lantha* Webb (Diptera: Athericidae). *Canadian Journal of Zoology*, **72**, 1695-1699.

- Jacobs, G.A. (1995) Detection and analysis of air currents by crickets. *Bioscience*, **45**, 776-785.
- Jacquemart, S. (1962) Redescription de *Mesophylax aspersus* Rambur (Trichoptera, Limnephilidae). *Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **38**, 1-26.
- Jannot, J.E. (2009) Life history plasticity and fitness in a caddisfly in response to proximate cues of pond-drying. *Oecologia (Berlin)*, **161**, 267-277.
- Jarman, W.M., Hobson, K.A., Sydesman, W.J., Bacon, C.E. & McLaren, E.B. (1996) Influence of trophic position and feeding location on contaminant levels in the Gulf of the Farallones food web revealed by stable isotope analysis. *Environmental Science and Technology*, **30**, 654-660.
- Jennions, M.D. & Petrie, M. (2001) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Review*, **75**, 21-64.
- Kelly, L.C., Bilton, D. & Rundle, S.D. (2001) Population structure and dispersal in the Canary Island caddisfly *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae). *Heredity*, **86**, 370-377.
- Kelly, L.C., Rundle, S.D. & Bilton, D.T. (2002) Genetic population structure and dispersal in Atlantic Island caddisflies. *Freshwater Biology*, **47**, 1642-1650.
- Lancaster, J. (2008) Movement and dispersion of insects in stream channels: What role does flow play? *Aquatic Insects* (ed. by J. Lancaster and R.A. Briers), pp. 137-158. Proceedings of the Royal Entomological Society's 24th Symposium, Edinburgh.
- Lencioni, V. (2004) Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *Journal of Limnology*, **63**, 45-55.
- Macan, T. (1973) *A Key to the Adults of British Trichoptera*. Freshwater Biological Association Scientific Publication, 28.

- Mackay, R.J. & Wiggins, G.B. (1979) Ecological diversity in Trichoptera. *Annual Review of Entomology*, **24**, 185-208.
- Macneale, K.H., Peckarsky, B.L. & Likens, G.E. (2004) Contradictory results from different methods for measuring direction of insect flight. *Freshwater Biology*, **49**, 1260-1268.
- Malicky, H. & Winkler, G. (1974) Untersuchungen über die Höhlenimmigration von *Micropterna nycterobia* (Trichoptera, Limnephilidae). *Oecologia*, **15**, 375-382.
- Malicky, H. (1974) Acht neue mediterrane Köcherfliegen (Trichoptera). *Entomologische Zeitschrift*, **84**, 229-238.
- Malicky, H. (1981) The phenology of dispersal of several caddisfly (Trichoptera) species in the Island of Crete. *Proceedings of the 3th International Symposium of Trichoptera* (ed. by G.P. Moretti), pp. 157-163. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Malicky, H. (1987) Anflugdistanz und fallenfangbarkeit von köcherfliegen (Trichoptera) bei lichtfallen. *Jahresberichte der Biologischen Station Lunz*, **10**, 140-157.
- Malicky, H. (1987b) Ecological and eidonomic trends in mediterranean Stenophylacini. *Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera* (ed. by M. Bournaud and H. Tachet), pp. 149-150. Dr. W. Junk, Dordrecht, The Netherlands.
- Malicky, H. (2004) *Atlas of European Trichoptera/Atlas Der Europäischen Köcherfliegen/Atlas Des Trichoptères D' Europe*. Springer, Dordrecht.
- Martín-Vivaldi, M. & Cabrero, J. (2002) Selección sexual. *Evolución, La base de la biología* (ed. by M. Soler), pp. 235-259. Proyecto Sur de Ediciones, S.L., Granada.
- Masaki, S. (1980) Summer diapause. *Annual Review of Entomology*, **25**, 1-25.

- McLachlan, A.J. & Cantrell, M.A. (1980) Survival strategies in tropical rain pools. *Oecologia*, **47**, 344-351.
- McLachlan, A. & Ladle, R. (2001) Life in the puddle: behavioural and life-cycle adaptations in the Diptera of tropical rain pools. *Biological Reviews (Cambridge)*, **76**, 377-388.
- McLachlan, A., Ladle, R. & Crompton, B. (2003) Predator-prey interactions on the wing: Aerobatics and body size among dance flies and midges. *Animal Behaviour*, **66**, 911-915.
- Mendez, P. & Resh, V.H. (2008) Life history of *Neophylax rickeri* (Trichoptera: Uenoidae) in two Northern California Stream. *Entomological Society of America*, **101**, 573-584.
- Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (2006) Trophic relationships of macroinvertebrates. *Methods in Stream Ecology* (ed. by F.R. Hauer and G.A. Lamberti), pp. 585-601. Academic Press, New York.
- Molina, J. (2004) *Manual práctico del Parque Natural de la Sierra Norte de Sevilla*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Møller, A.P., Hobson, K.A., Mousseau, T.A. & Peklo, A.M. (2006) Chernobyl as a population sink for barn swallows: Tracking dispersal using stable-isotope profiles. *Ecological Applications*, **16**, 1696-1705.
- Moreno, J. (2002) Evolución de las estrategias vitales. *Evolución, La base de la biología* (ed. by M. Soler), pp. 159-176. Proyecto Sur de Ediciones, S.L., Granada.
- Moretti, G.P. & Dottorini, C. (1965) Organi sensoriali delle ali dei Tricotteri cavernicoli. *Bollettino Zoologico*, **32**, 959-966.
- Moretti, G.P., Gianotti, F.S., Dottorini, C. & Viviani, G.C. (1966) La distribuzione e l'avvicendamento stagionale dei Tricotteri nella Grotta di Monte Cucco 17U/PG. *Bollettino Zoologico*, **33**, 215-216.

- Moretti, G.P., Gianotti, F.S., Dottorini, C., Calisti, A. & Melis, M. (1968) Composizione e avvicendamento di una popolazione tricotterologica primaverile-estiva in una caverna della Toscana. (Grotta o "Tomba" Lattaia, Siena). *Atti Società italiana Scienze naturali Museo civico Storia naturale Milano*, **107**, 168-174.
- Moretti, G.P. & Taticchi, M. (1969) Popolazioni tricotterologiche del Lago Trasimeno: larve e pupe (1968-1969) (Umbria, Perugia). *Rivista di Idrobiologia*, **8**, 1-16.
- Moretti, G.P., Cianficconi, F. & Pirisinu, Q. (1972) Annotazioni biologiche sui tricotteri cavernicoli di un sistema ipogeo de la Toscana in rapporto all'idrografia esterna. *Rivista di Idrobiologia*, **11**, 17-50.
- Moretti, G.P. & Cianficconi, F. (1982) Aggiornamento sulla Tricotterofauna cavernicola italiana. *Lavori della società italiana di Biogeografia*, **7**, 207-237.
- Moya-Laraño, J., Halaj, J. & Wise, D.H. (2002) Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution*, **56**, 420-425.
- Moya-Laraño, J., El-Sayyid, M.E.T. & Fox, C.W. (2007) Smaller beetles are better scramble competitors at cooler temperatures. *Biology Letters*, **3**, 475-478.
- Munné, A., Solá, C. & Prat, N. (1998) QBR: Un índice rápido para la evaluación de la calidad de los ecosistemas de ribera. *Tecnología del Agua*, **175**, 20-27.
- Müller, K. (1954) Investigations on the organic drift in North Swedish streams. *Report Institute of Freshwater Research Drottningholm*, **35**, 133-148.
- Müller-Peddinghaus, M.E.H. (2011) *Flight-Morphology of Central European Caddisflies (Insecta: Trichoptera) in Relation to Their Ecological Preferences*. Ph.D. thesis. Universität Duisburg-Essen, Duisburg & Essen.

- Múrria, C., Zamora-Muñoz, C., Bonada, N., Ribera, C. & Prat, N. (2010) Genetic and morphological approaches to the problematic presence of three *Hydropsyche* species of the *pellucidula* group (Trichoptera: Hydropsychidae) in the westernmost Mediterranean Basin. *Aquatic Insects*, **32**, 85-98.
- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E. & Cain, M.L. (2003) Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos*, **103**, 261-273.
- Nijhout, H.F. (1994) *Insect Hormones*. Princeton University Press, Princeton.
- Nilsson, A. (1996) *The Aquatic Insect of North Europe - A Taxonomic Handbook*. Apollo Books, Stenstrup.
- Novák, K. & Sehnal, F. (1963) The development cycle of some species of the genus *Limnephilus* (Trichoptera). *Casopis Ceskoslovenske Spolecnosti Entomologicke*, **60**, 68-80.
- Nylin, S. & Gotthard, K. (1998) Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, **43**, 63-83.
- Pajunen, V.I. (1983) Prey selection by larvae of *Potamonectes griseostriatus* (Degeer) (Coleoptera, Dytiscidae). *Annual Zoology Fennici*, **20**, 31-35.
- Pallise, J. (1974) La fauna cavernícola de los montes de Prades (Tarragona). *Actas del IIIº congreso Nacional de Espeología*, pp. 12-16. Comité Regional Castellano Centro de Espeleología, Madrid.
- Pardo, I., Álvarez, M., Casas, J., Moreno, J.L., Vivas, S., Bonada, N., Alba-Tercedor, J., Jáimez-Cuéllar, P., Moyà, G., Prat, N., Robles, S., Suárez, M.L., Toro, M. & Vidal-Abarca, M.R. (2002) El hábitat de los ríos mediterráneos. Diseño de un índice de diversidad de hábitat. *Limnetica* (2004), **21**, 115-133.

- Parker, G.A., Baker, R.R. & Smith, V.G.F. (1972) The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, **36**, 529-553.
- Paydar, S., Doan, C.A. & Jacobs, G.A. (1999) Neural mapping of direction and frequency in the cricket cercal sensory system. *Journal of Neuroscience*, **19**, 1771-1781.
- Peckarsky, B.L. (1996) Predator-prey interactions. *Methods in Stream Ecology* (ed. by F.R. Hauer and G.A. Lamberti), pp. 431-451. Academic Press, California.
- Pérez- Fernández, T. & Pérez-Ruiz, A. (2007) Estudio Bioespeleológico en la Cueva Secreta del Sagreo, La Iruela (Jaén). *Monografías bioespeleológicas*, **1**, 1-13.
- Pérez-Crespo, V.A. & Alva-Valdivia, L.M. (2010) Isótopos estables: una alternativa en los estudios de los mamíferos fósiles. *Elementos*, **80**, 31-34.
- Petersen, I., Winterbottom, J.H., Orton, S., Friberg, N., Hildrew, A.G., Spiers, D.C. & Gurney, W.S.C. (1999) Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U.K. *Freshwater Biology*, **42**, 401-416.
- Pozo, J., Elozegi, A., Díez, J. & Molinero, J. (2009) Dinámica y relevancia de la materia orgánica. *Conceptos y Técnicas En Ecología Fluvial* (ed. by A. Elozegi and S. Sabater), Fundación BBVA, Bilbao.
- Preziosi, R.F., Fairbairn, D.J., Roff, D.A. & Brennan, J.M. (1996) Body size and fecundity in the waterstrider *Aquarius remigis*: a test of Darwin's fecundity advantage hypothesis. *Oecologia (Berlin)*, **108**, 424-431.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Rank, N.E., Yturralde, K. & Dahlhoff, E.P. (2006) Role of contests in the scramble competition mating system of Leaf Beetle. *Journal of Insect Behavior*, **19**, 699-710.
- Reiss, M.J. (1989) *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Resetarits, W.J. (1986) Ecology of cave use by the frog, *Rana palustris*. *American Midland Naturalist*, **116**, 252-266.
- Resh, V.H. & Rosenberg, D.M. (1984) *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger, New York.
- Reynolds, D.R. & Harvey, P.H. (1994) Sexual selection and the evolution of sex differences. *The Differences Between Sexes* (ed. by R.V.Short and E.Balaban), pp. 53-69. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rivero, A. & West, S. (2002) The physiological costs of being small in a parasitic wasp. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 407-420.
- Robles, S., Toro, M., Nuño, C., Avilés, J., Alba-Tercedor, J., Alvarez, M., Bonada, N., Casas, J., Jáimez-Cuéllar, P., Mellado, A., Munné, A., Pardo, I., Prat, N., Suárez, M.L., Vidal-Abarca, M.R., Vivas, S., Moyá, G. & Ramón, G. (2002) Descripción de las cuencas mediterráneas seleccionadas en el proyecto GUADALMED. *Limnetica* (2004), **21**, 35-61.
- Root, R.B. (1967) The niche exploitation pattern of the bluegray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **37**, 317-350.
- Rowe, L. & Ludwig, D. (1991) Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. *Ecology*, **72**, 413-427.
- Ruiz-García, A. (2000) Comunidades de tricópteros (Trichoptera) de agua corriente en la provincia de Cádiz. *Limnetica*, **19**, 83-90.
- Ruiz-García, A. & Ferreras-Romero, M. (2007) The larva and life history of *Stenophylax crossotus* McLachlan, 1884 (Trichoptera:

Limnephilidae) in an intermittent stream from the southwest of the Iberian Peninsula. *Aquatic Insects*, **29**, 9-16.

Rutherford, J.E. (1995) Patterns of dispersion of aquatic insects colonizing artificial substrates in a southern Ontario stream. *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 458-468.

Sáinz-Bariáin, M. & Zamora-Muñoz, C. (2012) The larva and life history of *Stenophylax nycterobius* (McLachlan, 1875) (Trichoptera: Limnephilidae) in high mountain streams (Sierra Nevada, Spain) and key to the Iberian larvae of the genus. *Zootaxa*, **3483**, 71–81.

Salavert, V., Zamora-Muñoz, C., Ruiz-Rodríguez, M., Fernández-Cortés, A. & Soler, J.J. (2008) Climatic conditions, diapause and migration in a troglophile caddisfly. *Freshwater Biology*, **53**, 1606-1617.

Salavert, V., Zamora-Muñoz, C., Ruiz-Rodríguez, M. & Soler, J.J. (2011a) Female-biased size dimorphism in *Mesophylax aspersus*, a caddisfly of temporary waters. Effect of fecundity, long-term survival and sexual selection. *Ecological Entomology*, **36**, 389-395.

Salavert, V., Zamora-Muñoz, C. & Tinaut, A. (2011b) Distribución de Tricópteros troglófilos (Trichoptera, Limnephilidae) en cuevas andaluzas (Andalucía, España). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **35**, 325-344.

Saunders, D.S. (2002) *Insect Clocks*. Elsevier Science, Amsterdam.

Schmera, D., Eros, T. & Greenwood, M.T. (2007) Spatial organization of a shredder guild of caddisflies (Trichoptera) in a riffle - searching for the effect of competition. *Limnologia*, **37**, 129-136.

Schmid, F. (1957) Les genres *Stenophylax* Kol., *Micropterna* St. et *Mesophylax* McL. (Limnoph.). *Trabajos del Museo de Zoología*, **2**, 1-58.

- Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2005) Restituion of mass-size residuals: Validating body condition indices. *Ecology*, **86**, 155-163.
- Sexton, O.J. & Hunt, S.R. (1980) Temperature relationships and movements of snakes (*Elaphe obsoleta*, *Coluber constrictor*) in a cave hibernaculum. *Herpetologica*, **36**, 10-26.
- Shuster, S.M. & Wade, M.J. (2003) *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- Smith, R.W. & Pearson, R.G. (1987) The macroinvertebrate communities of temporary pools in an intermittent stream in tropical Queensland. *Hydrobiologia*, **150**, 45-61.
- Smock, L.A. (2006) Macroinvertebrate disersal. *Methods in Stream Ecology* (ed. by F.R.Hauer and G.A.Lamberti), pp. 465-487. Academic Press, San Diego.
- Southwood, T.R.E. (1966) *Ecological methods with particular references to insect populations*. Methuen and Co. Ltd., London.
- Statzner, B., Bis, B., Doledec, S. & Usseglio-Polatera, P. (2001) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, **1**, 73-85.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Svensson, B.W. (1972) Flight periods, ovarian maturation, and mating in Trichoptera at a South Swedish stream. *Oikos*, **23**, 370-383.
- Svensson, B.W. (1974) Population movements of adult Trichoptera at a south Swedish stream. *Oikos*, **25**, 157-175.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. & Usseglio-Polatera, P. (2000) *Invertébrés D'Eau Douce*. CNRS Éditions, Paris.

- Tauber, C.A. & Tauber, M.J. (1981) Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**, 281-308.
- Tauber, M.J. & Tauber, C.A. (1976) Insect seasonality: Diapause maintenance, termination, and postdiapause development. *Annual Review of Entomology*, **21**, 81-107.
- Tercafs, R. (2000) A study of the parameters triggering the exit of the troglone species *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera Noctuidae) at the end of the winter ecophase. *Memoires de Biospeologie*, **27**, 131-139.
- Thornhill, R. & Alcock, J. (1983) *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts & London, England.
- Tierno de Figueroa, J.M. (2003) Mate guarding and displacement attempts in stoneflies (Insecta, Plecoptera). *Biologia (Bratislava)*, **58**, 925-928.
- Tinaut, A. (1994) Los habitantes de las tinieblas. *La Cueva Del Agua* (ed. by M.J. González-Ríos and J.C. Marín), pp. 69-77. Diputación Provincial de Granada, Granada.
- Tinaut, A. (1995) Estudio de la artrópodo-fauna de la Cueva del Agua de Iznalloz (Granada). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **19**, 157-174.
- Tinaut, A. (1998) Artrópodos terrestres de las cavidades andaluzas. *Zoologica Baetica*, **9**, 3-28.
- Tinaut, A., Salavert, V., Lara, M.D. & Ruiz Avilés, F. (2008) Caracterización espeleobiológica. *Proyecto Sima Del Hierro 2005* (ed. by Sociedad Espeleológica Geos), pp. 39-43. Consejería De Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (1994) Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.

- Townsend, C.R., Dolédec, S. & Scarsbrook, M.R. (1997a) Quantifying disturbance in streams: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrate species traits and species richness. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 531-544.
- Townsend, C.R., Dolédec, S. & Scarsbrook, M.R. (1997b) Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. *Freshwater Biology*, **37**, 367-387.
- Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (2004) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **1994**, 265-275.
- Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. by R.Campbell), pp. 136-179. Aldine Publishing Company, London, Heinemann.
- Vieira-Lanero, R. (2000) *Las larvas de los Tricópteros de Galicia (Insecta: Trichoptera)*. Tesis doctoral, Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Vivas, S., Casas, J., Pardo, I., Robles, S., Bonada, N., Mellado, N., Prat, N., Alba-Tercedor, J., Álvarez, M., Bayo, M., Jáimez-Cuéllar, P., Suárez, M.L., Toro, M., Vidal-Abarca, M.R., Zamora-Muñoz, C. & Moyà, G. (2002) Aproximación multivariante en la exploración de la tolerancia ambiental de las familias de macroinvertebrados de los ríos mediterráneos del proyecto GUADALMED. *Limnetica* (2004), **21**, 149-173.
- Wallace, B. & Anderson, N.H. (1984) Habitat, life history, and behavioral adaptations of aquatic insect. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America* (ed. by R.W. Merritt and K.W. Cummins), pp. 41-74. Kendall / Hunt Publishing Company, Dubuque.
- Wallace, I.D., Wallace, B. & Philipson, G.N. (2003) *Keys to the Case-Bearing Caddis Larvae of Britain and Ireland*. Freshwater Biological Association Scientific Publication 61, Liverpool.

- Waringer, J. (1989) The abundance and temporal distribution of caddisflies (Insecta: Trichoptera) caught by light traps on the Austrian Danube from 1986 to 1987. *Freshwater Biology*, **21**, 387-399.
- Waringer, J.A. (1993) The larva of *Halesus rubricollis* (Pictet, 1834) (Trichoptera: Limnephilidae) from an Austrian mountain brook. *Aquatic Insects*, **15**.
- Wiegmann, D.D. & Nguyen, T. (2006) Mating system and demographic constraints on the opportunity for sexual selection. *Theoretical Population Biology*, **69**, 34-47.
- Wheeler, D. (1996) The role of nourishment in oogenesis. *Annual Review of Entomology*, **41**, 407-431.
- Wiberg-Larsen, P. & Karsholt, O. (1999) The traffic of adult Trichoptera above the city of Copenhagen (Denmark). *Entomologiske Meddelelser*, **67**, 123-136.
- Wiens, J.A. (1993) Fat times, lean times and competition among predators. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 348-349.
- Wiggins, G.B. (1973) A contribution to the biology of Caddisflies (Trichoptera) in temporary pools. *Royal Ontario Museum Life Sciences Contributions*, **88**, 1-28.
- Wiggins, G.B., Mackay, R.J. & Smith, I.M. (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie - Supplement*, **58**, 97-206.
- Wiggins, G.B. (1996) *Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera)*. University of Toronto Press, Toronto.
- Wiggins, G.B. (2004) *Caddisflies. The Underwater Architects*. University of Toronto Press Incorporated, Toronto; Buffalo; London.
- Wilcock, H.R., Hildrew, A.G. & Nichols, R.A. (2001) Genetic differentiation of a European caddisfly: past and present gene

flow among fragmented larval habitats. *Molecular Ecology*, **10**, 1821-1834.

Williams, D.D. & Coad, B.W. (1979) The ecology of temporary streams. 3. Temporary stream fishes in southern Ontario, Canada. *International Revue of Hydrobiology*, **64**, 501-515.

Williams, D.D. (1987) *The Ecology of Temporary Waters*. Croom Helm., London.

Williams, D.D. & Feltmate, B.W. (1992) *Aquatic Insects*. Cab International, Wallingford, U.K.

Williams, D.D. (1996) Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**, 634-650.

Williams, D.D. (1997) Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation*, **7**, 105-117.

Williams, D.D. (2006) *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, New York.

Winterbourn, M.J. & Crowe, A.L.M. (2001) Flight activity of insects along a mountain stream: Is directional flight adaptive? *Freshwater Biology*, **46**, 1479-1489.

Wissinger, S.A., Eldermire, C. & Whissel, J.C. (2004) The role of larval cases in reducing aggression and cannibalism among caddisflies in temporary wetlands. *Wetlands*, **24**, 777-783.

Zamora-Muñoz, C. (1992) *Macroinvertebrados acuáticos, caracterización y calidad de las aguas de los cauces de la Cuenca Alta del Río Genil*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada.

Zamora-Muñoz, C., Alba-Tercedor, J. & García de Jalón, D. (1995) The larvae of the genus *Hydropsyche* (Hydropsychidae; Trichoptera) and keys for the identification of species of the Iberian Peninsula.

Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft,
68, 189-210.

Zamora-Muñoz, C., Sáinz-Cantero, C.E., Sánchez-Ortega, A. & Alba-Tercedor, J. (1995) Are biological indices BMWP' and ASPT' and their significance regarding water quality seasonally dependent? Factors explaining their variations. *Water Research*, **29**, 285-290.

8. APÉNDICES

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

Apéndice 1: Resultados de los parámetros medidos “in situ” para cada día de muestreo en cada tramo y año de estudio.

Tramo	Fecha	T ^a (°C)	pH	O ₂ (mg/l)	O ₂ (%)	Conductividad (μS/cm)	Profundidad máxima (m)	Anchura máxima (m)
Cabecera	25/02/03	10,1	7,0	5,0	45	1090	0,17	1,64
Cabecera	04/03/03	11,5	7,0	5,2	55	1182	0,23	1,67
Cabecera	21/03/03	11,9	7,1	8,1	88	1112	0,19	1,33
Cabecera	05/04/03	8,6	7,6	8,0	80	1100	0,15	0,61
Cabecera	02/02/04	13,0	7,6	6,1	62	1560	0,06	1,51
Cabecera	05/03/04	13,1	7,6	6,1	63	1572	0,22	1,73
Cabecera	04/04/04	12,8	8,2	5,5	58	596	0,17	1,68
Cabecera	14/04/04	11,6	9,3	7,1	71	585	0,05	0,53
Desembocadura	25/02/03	11,1	8,0	8,3	88	1710	0,21	4,85
Desembocadura	04/03/03	13,5	6,6	10,1	107	1615	0,26	4,87
Desembocadura	21/03/03	12,5	8,0	11,8	124	1528	0,24	4,43
Desembocadura	05/04/03	13,5	8,2	11,2	117	846	0,19	2,51
Desembocadura	02/02/04	9,5	8,4	9,3	98	890	0,23	4,71
Desembocadura	05/03/04	10,5	9,0	10,3	104	913	0,25	4,49
Desembocadura	04/04/04	13,5	9,2	11,2	117	846	0,20	3,93
Desembocadura	14/04/04	11,9	9,3	11,3	116	842	0,15	2,35

Apéndice 2: Resultados de los parámetros físico-químicos obtenidos tras el análisis de las muestras tomadas en tres momentos del período de estudio, durante el desarrollo larvario de *M. aspersus* (4/03/2003 y 2/02/2004) y tras la emergencia de estos insectos (16/06/2003), en (a) cabecera y (b) desembocadura.

(a)

Fecha	Sólidos en suspensión (mg/l)	Calcio (mg/l)	Magnesio (mg/l)	Dureza (mg/l)	Sulfatos (mg/l)	Nitratos (mg/l)	Nitritos (mg/l)	Amonio (mg/l)	Fosfatos (mg/l)	Alcalinidad (mg/l de Ca (HCO ₃))
4/03/2003	10,4	464,0	8,6	1194	41,71	0,018	0	0	0,001	87,8
16/06/2003	124,6	184,0	24,3	559,47	20,51	0,1	0,056	0,071	0,02	430,92
2/02/2004	78,2	184,8	4,37	479,44	14,46	0,007	0,012	0,028	0,021	68,34

(b)

Fecha	Sólidos en suspensión (mg/l)	Calcio (mg/l)	Magnesio (mg/l)	Dureza (mg/l)	Sulfatos (mg/l)	Nitratos (mg/l)	Nitritos (mg/l)	Amonio (mg/l)	Fosfatos (mg/l)	Alcalinidad (mg/l de Ca (HCO ₃))
4/03/2003	58	318,4	169,6	1493,12	228,17	0,998	0,063	0	0,014	87,16
16/06/2003	99,4	136	38,88	499,62	79,48	0,077	0,08	0,058	0,013	430,92
2/02/2004	19,8	214,4	49,09	737,41	64,1	0,075	0,111	0,028	0,029	55,73

Apéndice 3: Resultados del porcentaje total de ocupación del digestivo y de los distintos ítems ingeridos en larvas de *M. aspersus* (en %).

Tramo	Fecha	% Ocupación del contenido digestivo	Detritus (MOPG)	Detritus (MOPF)	Diatomeas	Otras algas	Restos animales
Cabecera	25/02/03	65	20	70	5	5	
Cabecera	25/02/03	70		100			
Cabecera	04/03/03	100	15	85			
Cabecera	04/03/03	100		60	40		
Cabecera	04/03/03	80		60	20	20	
Cabecera	04/03/03	100	10	75	10	5	
Cabecera	04/03/03	100	5	95			
Cabecera	21/03/03	100	15	84			
Cabecera	21/03/03	100	15	84			
Cabecera	21/03/03	70		100			
Cabecera	05/04/03	90	5	55	20	20	
Cabecera	05/04/03	80		70	20	10	
Cabecera	02/02/04	50	10	80	10		
Cabecera	02/02/04	100	10	70	15	5	
Cabecera	05/03/04	80	5	95			
Cabecera	05/03/04	90		100			
Cabecera	05/03/04	100	15	80	5		

Tramo	Fecha	% Ocupación del contenido digestivo	Detritus (MOPG)	Detritus (MOPF)	Diatomeas	Otras algas	Restos animales
Cabecera	05/03/04	60		100			
Cabecera	04/04/04	80	10	65	20	5	
Cabecera	04/04/04	100		100			
Cabecera	14/04/04	100	10	80	5	5	
Cabecera	14/04/04	100	20	75	5		
Desembocadura	25/02/03	70	5	95			
Desembocadura	25/02/03	100	5	95			
Desembocadura	25/02/03	100		100			
Desembocadura	25/02/03	60		100			
Desembocadura	25/02/03	100		99			
Desembocadura	04/03/03	100	25	65	10		
Desembocadura	04/03/03	100		94	5		
Desembocadura	04/03/03	100	20	70	10		
Desembocadura	21/03/03	100		80	20		
Desembocadura	21/03/03	90	30	70			
Desembocadura	21/03/03	100	30	60	10		
Desembocadura	04/04/03	80		100			
Desembocadura	04/04/03	90		100			
Desembocadura	02/02/04	90	10	90			
Desembocadura	02/02/04	90	20	65	15		
Desembocadura	02/02/04	100		100			

Tramo	Fecha	% Ocupación del contenido digestivo	Detritus (MOPG)	Detritus (MOPF)	Diatomeas	Otras algas	Restos animales
Desembocadura	05/03/04	90	40	59			1
Desembocadura	05/03/04	90	25	75			
Desembocadura	04/04/04	100		100			
Desembocadura	04/04/04	70		89	10		1
Desembocadura	14/04/04	100	20	80			
Desembocadura	14/04/04	90	30	70			

Apéndice 4: Número de individuos capturados (media \pm S.D.) en la cabecera durante ambos tramos y años de estudio El nombre completo para las abreviaturas de las familias capturadas aparece detallado en la **Tabla 2?????**. MAR-1, MAR-2, ABR-1 y ABR-2 indican las dos fechas de muestreo del mes de marzo y abril respectivamente, coincidiendo con los primeros días y los últimos de este mes.

a)

Cabecera				
2003				
	25/02/03	04/03/03	21/03/03	05/04/03
ACARIN	0	0	0,07 \pm 0,26	0,07 \pm 0,26
DRYOPI	0	0,07 \pm 0,26	0	0
DYTISC	0,07 \pm 0,26	0,07 \pm 0,26	2,33 \pm 5,01	0,80 \pm 1,74
ELMIDA	0	0,27 \pm 0,46	0	0,07 \pm 0,26
GYRINI	0	0	0	0
HALIPL	0	0,20 \pm 0,41	0	0,13 \pm 0,35
HYDRAE	0	0	0	0
HYDROP2	0	0	0	0
OSTRAC	0,07 \pm 0,26	0	0,20 \pm 0,77	1,67 \pm 4,72
MUSDAE	0	0	0	0
ATHESP	0	0	0	0
CERATO	0	1,20 \pm 2,86	0,13 \pm 0,35	2,67 \pm 4,58
CHIDAE	2,40 \pm 6,01	0,87 \pm 2,83	3,33 \pm 7,42	44,87 \pm 72,90

Cabecera				
2003				
	25/02/03	04/03/03	21/03/03	05/04/03
DIXDAE	0	0,07 ± 0,26	0	0
EMPDAE	0	0,07 ± 0,26	0	0,07 ± 0,26
EPHDAE	0	0	0	0
LIMONI	0	0,13 ± 0,35	0	0,27 ± 0,80
PSYCHO1	0	0,07 ± 0,26	0	0,07 ± 0,26
SCIOMY	0	0,07 ± 0,26	0	0
SIMULI1	1,27 ± 2,25	1,00 ± 1,81	0,80 ± 2,57	0,67 ± 1,05
STRDAE	0,07 ± 0,26	0,27 ± 0,80	0,27 ± 0,80	0,20 ± 0,56
SYRDAE	0	0,13 ± 0,35	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26
TABDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0,20 ± 0,56	0,13 ± 0,52
TIPDAE	0,13 ± 0,35	0,07 ± 0,26	0,33 ± 0,62	0,33 ± 0,62
ACELLASP	0,40 ± 0,83	1,27 ± 3,22	1,40 ± 3,27	19,40 ± 51,30
CAEDAE	0	0,93 ± 3,10	6,40 ± 23,96	21,53 ± 49,59
EPHEME1	0	0	0	0
EPHEME2	0	0,27 ± 0,80	0	0
LEPDAE	0	0	0,07 ± 0,26	3,80 ± 10,28
NEPASP	0,20 ± 0,56	0,07 ± 0,26	1,00 ± 2,36	0,67 ± 1,05
NOTONESP	0	0	0	0
SIADAE	0	0	0	0
HYBDAE	0	0	0	0,07 ± 0,26

Cabecera				
2003				
	25/02/03	04/03/03	21/03/03	05/04/03
LYMNAE	0,13 ± 0,52	0,07 ± 0,26	0,13 ± 0,35	1,67 ± 2,44
NERDAE	0	0	0	0
PHYSID	0,13 ± 0,35	0	0	0
PLADAE	0	0,07 ± 0,26	0	0
CALDAE	0	0	0	0,13 ± 0,52
COENAG	0	0	0	0,13 ± 0,35
CORDUL1	0	0	0	0,07 ± 0,26
GOMDAE	0	0	0	0,07 ± 0,26
OLIGOC	1,40 ± 4,12	2,27 ± 5,60	13,80 ± 37,40	14,33 ± 47,27
CAPDAE	0	0	0	0
LEUCTR	0	0	0	0
NEMDAE	20,60 ± 33,47	4,00 ± 10,96	26,87 ± 22,99	8,87 ± 11,54
PELDAE	0	0	0	0,07 ± 0,26
HYDRIN	0	1,27 ± 2,19	0,20 ± 0,77	1,47 ± 3,00
HYDRSP	0	0	0	0,07 ± 0,26
ATHISP	0	0	0,13 ± 0,35	0,33 ± 0,62
LIMNEP	0,73 ± 0,46	0,73 ± 0,80	1,73 ± 1,28	0,67 ± 0,62
POLYC	0	0	0	0,07 ± 0,26

b)

Cabecera				
2004				
	02/02/04	05/03/04	04/04/04	14/04/04
ACARIN	0	0	0	0
DRYOPI	0,13 ± 0,35	0	0	0
DYTISC	0,27 ± 0,59	0,33 ± 0,72	1,13 ± 3,07	0,33 ± 0,82
ELMIDA	0	0	0	0
GYRINI	0,07 ± 0,26	0	0	0
HALIPL	3,73 ± 4,83	0,53 ± 1,06	0,07 ± 0,26	0,40 ± 0,83
HYDRAE	0,07 ± 0,26	0	0,07 ± 0,26	0
HYDROP2	0,33 ± 0,82	0	0	0,47 ± 1,81
OSTRAC	4,07 ± 4,64	0	0	0,13 ± 0,35
MUSDAE	0	0	0	0
ATHESP	0	0	0,07 ± 0,26	0
CERATO	11,40 ± 12,02	0,53 ± 0,74	0,67 ± 0,72	13,60 ± 17,02
CHIDAE	8,33 ± 18,00	14,00 ± 32,50	27,73 ± 48,88	1,27 ± 1,75
DIXDAE	0	0	0,07 ± 0,26	0
EMPDAE	0	0	0,07 ± 0,26	0
EPHDAE	0	0	0	0
LIMONI	0,20 ± 0,77	0,13 ± 0,35	0,07 ± 0,26	0
PSYCHO1	0,07 ± 0,26	0	0,07 ± 0,26	0
SCIOMY	0,07 ± 0,26	0	0	0
SIMULI1	0,13 ± 0,35	2,07 ± 6,10	2,47 ± 7,94	0,53 ± 1,30

Cabecera				
2004				
	02/02/04	05/03/04	04/04/04	14/04/04
STRDAE	0,13 ± 0,52	0	0,33 ± 1,29	0,13 ± 0,35
SYRDAE	0	0	0	0
TABDAE	0,27 ± 0,46	0	0	0
TIPDAE	0,07 ± 0,26	0	0,13 ± 0,35	0
ACELLASP	0,60 ± 0,99	5,93 ± 10,85	6,40 ± 9,61	0,27 ± 0,46
CAEDAE	0	8,00 ± 21,52	13,33 ± 28,85	0,07 ± 0,26
EPHEME1	0	0	0,13 ± 0,52	0
EPHEME2	0	0	0,07 ± 0,26	0
LEPDAE	0	0,53 ± 1,81	1,47 ± 4,22	0
NEPASP	0,40 ± 0,51	0,53 ± 1,13	0,33 ± 0,72	0,53 ± 1,06
NOTONESP	0	0	0	0
SIADAE	0	0,07 ± 0,26	0	0
HYBDAE	0	0	0,40 ± 1,30	0
LYMNAE	0,13 ± 0,52	0,40 ± 0,74	0,13 ± 0,35	0,13 ± 0,35
NERDAE	0	0	0	0
PHYSID	0	0	0,07 ± 0,26	0
PLADAE	0	0	0	0
CALDAE	0,20 ± 0,77	0,33 ± 0,82	0,33 ± 1,05	0,07 ± 0,26
COENAG	0,07 ± 0,26	0	0,07 ± 0,26	0
CORDUL1	0	0	0	0

Cabecera				
2004				
	02/02/04	05/03/04	04/04/04	14/04/04
GOMDAE	0	0	0	0
OLIGOC	18,13 ± 38,62	10,87 ± 35,81	6,87 ± 8,52	8,40 ± 14,15
CAPDAE	0	0	0	0
LEUCTR	0	0,07 ± 0,26	0	0
NEMDAE	22,07 ± 21,88	14,27 ± 12,03	8,73 ± 12,49	10,40 ± 11,78
PELDAE	0	0	0	0
HYDRIN	0,80 ± 0,68	0,33 ± 0,62	0,47 ± 0,74	0,80 ± 0,94
HYDRSP	0	0	0	0
ATHISP	0	0	0	0
LIMNEP	1,47 ± 1,13	1,00 ± 0,76	0,33 ± 0,49	0,73 ± 0,46
POLYC	0	0	0	0

(c)

Desembocadura				
2003				
	25/02/03	04/03/03	21/03/03	05/04/03
ACARIN	0	0	0	0
DRYOPI	0	0	0	0
DYTISC	1,00 ± 1,25	0,67 ± 0,98	0,55 ± 1,21	2 ± 2,73

Desembocadura				
2003				
	25/02/03	04/03/03	21/03/03	05/04/03
ELMIDA	0	0	0	0
GYRINI	0	0	0	0
HALIPL	0,07 ± 0,26	0,27 ± 0,59	0	0
HYDRAE	0	0	0	0
HYDROP2	0	0	0	0
OSTRAC	0,33 ± 1,05	0,07 ± 0,26	0	0
MUSDAE	0	0	0	0
ATHESP	0	0	0	0
CERATO	0,07 ± 0,26	0,20 ± 0,56	0,27 ± 0,47	0,13 ± 0,35
CHIDAE	30,93 ± 45,23	9,53 ± 9,54	36,18 ± 47,55	42,80 ± 114,25
DIXDAE	0	0	0	0
EMPDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0	0
EPHDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0	0
LIMONI	1,20 ± 1,70	0,13 ± 0,35	0,55 ± 1,04	0,07 ± 0,26
PSYCHO1	0,13 ± 0,35	0,07 ± 0,26	0	0
SCIOMY	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0	0
SIMULI1	1,87 ± 2,23	1,33 ± 2,82	1,00 ± 2,00	4,07 ± 6,22
STRDAE	0,13 ± 0,35	0,13 ± 0,35	0,36 ± 0,50	0,07 ± 0,26
SYRDAE	0,07 ± 0,26	0	0	0
TABDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0	0

Desembocadura				
2003				
	25/02/03	04/03/03	21/03/03	05/04/03
TIPDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0,09 ± 0,30	0
ACELLASP	15,53 ± 16,04	3,60 ± 6,19	11,18 ± 13,59	11,07 ± 9,62
CAEDAE	0,93 ± 1,44	2,87 ± 5,96	19,64 ± 19,76	7,67 ± 25,40
EPHEME1	0	0,33 ± 0,82	0,27 ± 0,65	0
EPHEME2	0	0	0	0
LEPDAE	0,27 ± 0,59	0,27 ± 0,59	0,09 ± 0,30	0,40 ± 1,30
NEPASP	0	0	0	0
NOTONESP	0	0	0	0
SIADAE	0	0,07 ± 0,26	0,09 ± 0,30	0
HYBDAE	0	0	0	0
LYMNAE	0	0,13 ± 0,35	0,09 ± 0,30	0
NERDAE	0	0	0	0
PHYSID	0,20 ± 0,41	0,40 ± 0,83	0,09 ± 0,30	0,07 ± 0,26
PLADAE	0	0,13 ± 0,35	0	0
CALDAE	0	0,07 ± 0,26	0,09 ± 0,30	0,13 ± 0,35
COENAG	0,07 ± 0,26	0,13 ± 0,35	0,09 ± 0,30	0,00
CORDUL1	0	0	0	0,00
GOMDAE	0	0	0	0,00
OLIGOC	0,47 ± 0,92	0,27 ± 0,80	0,73 ± 1,19	1,80 ± 2,78
CAPDAE	0,20 ± 0,56	0,27 ± 0,80	0	0

Desembocadura				
2003				
	25/02/03	04/03/03	21/03/03	05/04/03
LEUCTR	0	0	0	0
NEMDAE	1,40 ± 2,67	0,60 ± 1,59	2,55 ± 3,08	1,87 ± 4,94
PELDAE	0	0	0	0
HYDRIN	0	0,53 ± 0,52	0	0,33 ± 0,49
HYDRSP	0	0	0	0
ATHISP	0	0	0,18 ± 0,40	0,13 ± 0,35
LIMNEP	0,73 ± 0,80	0,87 ± 0,74	0,82 ± 0,75	0,67 ± 0,49
POLYC	0	0	0	0

(d)

Desembocadura				
2004				
	02/02/04	05/03/04	04/04/04	14/04/04
ACARIN	0	0	0	0
DRYOPI	0	0	0	0
DYTISC	5,80 ± 5,72	0,80 ± 1,42	2,53 ± 1,77	2,07 ± 2,25
ELMIDA	0	0	0	0
GYRINI	0	0	0	0
HALIPL	0,93 ± 2,34	0	0,07 ± 0,26	0,40 ± 0,83

Desembocadura				
2004				
	02/02/04	05/03/04	04/04/04	14/04/04
HYDRAE	0,07 ± 0,26	0	0	0
HYDROP2	0,73 ± 1,28	0	0	0,47 ± 1,06
OSTRAC	0,07 ± 0,26	0	0	0
MUSDAE	0	0	0,07 ± 0,26	0
ATHESP	0	0	0	0
CERATO	0,67 ± 1,59	0,13 ± 0,52	0,07 ± 0,26	1,73 ± 3,08
CHIDAE	58,87 ± 55,15	15,00 ± 21,15	24,20 ± 19,87	2,93 ± 4,50
DIXDAE	0	0,07 ± 0,26	0	0
EMPDAE	0,13 ± 0,35	0,13 ± 0,52	0,13 ± 0,35	0
EPHDAE	0,13 ± 0,35	0	0	0
LIMONI	1,40 ± 1,30	0,07 ± 0,26	0,27 ± 0,46	0,40 ± 0,51
PSYCHO1	0,07 ± 0,26	0	0	0
SCIOMY	0	0	0	0
SIMULI1	6,93 ± 11,11	2,67 ± 6,43	25,20 ± 61,54	15,67 ± 60,68
STRDAE	0,80 ± 1,70	0,20 ± 0,41	0,27 ± 0,59	0,33 ± 0,49
SYRDAE	0	0	0	0
TABDAE	0,07 ± 0,26	0	0	0
TIPDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0	0,20 ± 0,77
ACELLASP	4,73 ± 4,83	10,33 ± 13,07	15,53 ± 14,35	3,07 ± 8,47
CAEDAE	10,27 ± 27,81	1,00 ± 2,70	1,53 ± 2,50	1,13 ± 2,17

Desembocadura				
2004				
	02/02/04	05/03/04	04/04/04	14/04/04
EPHEME1	0	0,27 ± 1,03	0	0
EPHEME2	0	0	0	0
LEPDAE	0,20 ± 0,56	0,47 ± 1,81	0,33 ± 0,62	0,13 ± 0,35
NEPASP	0	0	0	0
NOTONESP	0	0	0,07 ± 0,26	0
SIADAE	0	0	0	0
HYBDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0	0
LYMNAE	0	0	0	0,27 ± 0,80
NERDAE	0	0	0	0
PHYSID	0,33 ± 0,62	0,13 ± 0,35	0,33 ± 0,72	0
PLADAE	0,07 ± 0,26	0	0	0,07 ± 0,26
CALDAE	0,07 ± 0,26	0,07 ± 0,26	0,60 ± 1,18	0,33 ± 1,05
COENAG	0,13 ± 0,52	0	0	0
CORDUL1	0	0	0	0
GOMDAE	0	0	0	0
OLIGOC	0,87 ± 1,60	0,47 ± 0,92	1,07 ± 2,58	6,53 ± 23,13
CAPDAE	0	0	0	0
LEUCTR	0	0	0	0
NEMDAE	1,67 ± 4,19	0,53 ± 1,06	2,27 ± 5,15	2,93 ± 7,37
PELDAE	0	0	0	0

Desembocadura				
2004				
	02/02/04	05/03/04	04/04/04	14/04/04
HYDRIN	0,07 ± 0,26	0	0,27 ± 0,46	0
HYDRSP	0	0	0	0,13 ± 0,35
ATHISP	0,07 ± 0,26	0	0	0
LIMNEP	1,67 ± 1,18	0,73 ± 0,96	0,80 ± 0,56	0,40 ± 0,51
POLYC	0	0	0	0

9. ANEXOS

ANEXO 1: Salavert,V., Zamora-Munoz,C. & Tinaut,A. (2011a). Distribución de Tricópteros troglófilos (Trichoptera, Limnephilidae) en cuevas andaluzas (Andalucía, España). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **35**, 325-344.

ANEXO 2: Salavert,V., Zamora-Muñoz,C., Ruiz-Rodríguez,M. & Soler,J.J. (2011b) Female-biased size dimorphism in *Mesophylax aspersus*, a caddisfly of temporary waters. Effect of fecundity, long-term survival and sexual selection. *Ecological Entomology*, **36**, 389-395.

ANEXO 3: Salavert,V., Zamora-Muñoz,C., Ruiz-Rodríguez,M., Fernández-Cortés,A. & Soler,J.J. (2008) Climatic conditions, diapause and migration in a troglophile caddisfly. *Freshwater Biology*, **53**, 1606-1617.

Salavert, V. (2012) *Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales*. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

Distribución de tricópteros troglófilos (Trichoptera, Limnephilidae) en cuevas andaluzas (Andalucía, España)

VIRGINIA SALAVERT*, CARMEN ZAMORA-MUÑOZ* Y ALBERTO TINAUT*

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Avda. Fuente-nueva, s/n. 18071 Granada.

* e-mail: salavert@ugr.es; czamora@ugr.es; hormiga@ugr.es

Recibido: 24-06-2011. Aceptado: 06-09-2011

ISSN: 0210-8984

RESUMEN

Tras el estudio realizado en 49 cuevas de la Comunidad Andaluza, citamos un total de seis especies de tricópteros troglófilos: *Mesophylax aspersus*, *Stenophylax crossotus*, *S. espanioli*, *S. fissus*, *S. nycterobius* y *S. vibex*. La especie más frecuente resultó ser *M. aspersus*, seguida con diferencia por *S. crossotus* (encontrada en siete de las cuevas prospectadas). *Stenophylax espanioli*, *S. fissus*, *S. nycterobius* y *S. vibex* tuvieron una distribución mucho más reducida. Estas dos últimas especies se citan por primera vez en el territorio andaluz, siendo las menos frecuentes en las cuevas de Andalucía estudiadas.

Palabras clave: Bioespeleología, Andalucía, Tricópteros, *Mesophylax aspersus*, *Stenophylax crossotus*, *Stenophylax espanioli*, *Stenophylax fissus*, *Stenophylax nycterobius*, *Stenophylax vibex*.

ABSTRACT

Distribution of subtroglophile caddisflies (Trichoptera, Limnephilidae) within Andalusian caves (Andalusia, Spain)

Six troglophile caddisfly species are recorded in the survey performed in 49 Andalusian caves: *Mesophylax aspersus*, *Stenophylax crossotus*, *S. espanioli*, *S. fissus*, *S. nycterobius* and *S. vibex*. The most frequent species is *M. aspersus*, followed distantly by *S. crossotus* (found in seven of the caves studied). *S. espanioli*, *S. fissus*, *S. nycterobius* and *S. vibex* have a narrower distribution. *S. nycterobius* and *S. vibex* are recorded by the first time in Andalusia, being the least frequent species in the prospected caves.

Key words: Biospeleology, Andalusia, caddisfly, *Mesophylax aspersus*, *Stenophylax crossotus*, *Stenophylax espanioli*, *Stenophylax fissus*, *Stenophylax nycterobius*, *Stenophylax vibex*.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de la bioespeleología en la Península Ibérica e Islas Baleares ha seguido, a grandes rasgos, una evolución progresiva desde principios del siglo XX, especialmente a partir de la fundación de la revista “Bioespeleológica” en 1907, lo que significó el nacimiento de la bioespeleología moderna. La gran actividad desarrollada a comienzos de la segunda mitad del siglo XX, especialmente en el Museo de Zoología de Barcelona (FILBÁ, 1974a, 1974b, 1977; JUBERTHIE *et al.*, 1984) en torno a la figura de Francisco Español (ESPAÑOL & ESCOLÁ, 1970), aglutinó a un grupo de especialistas en diferentes campos de la entomología que prospectaron numerosas cavidades, especialmente en el norte de la Península Ibérica. Sin embargo, en algunas regiones como el sur peninsular, las prospecciones bioespeleológicas fueron muy esporádicas y en general llevadas a cabo por entomólogos de otras regiones (BELLÉS, 1987). No es hasta finales del siglo XX y principios del actual, cuando comienzan a realizarse estudios metódicos en cavidades de sistemas kársticos andaluces o de grupos taxonómicos concretos (TINAUT, 1995; ARBEA & BAENA, 2003; BARRANCO *et al.*, 2004; BARRANCO, 2005; BARRANCO *et al.*, 2008). Estos trabajos han puesto de manifiesto el gran interés biogeográfico y faunístico de las cavidades andaluzas con el hallazgo, no sólo de numerosas especies nuevas para la ciencia, sino también de nuevos géneros e incluso una subfamilia nueva de coleópteros (MAURIÈS, 1990; JUBERTHIE & DECU, 1994; TINAUT, 1998; MATEU & BELLÉS, 2003; BARRANCO *et al.*, 2004, 2008). Sin embargo, quedan aún muchos aspectos por abordar, no sólo en el sur peninsular, sino en todo el resto del país.

Las cavidades subterráneas presentan unas características muy típicas que marcan las estrategias individuales y poblacionales de la fauna que habita en ellas (BELLÉS, 1987). Entre ellas, la más destacada es la ausencia de luz (BOURNAUD, 1971), aunque también son determinantes la temperatura y la humedad constantes, encontrándose ésta última siempre cercana a la saturación (CULVER, 1982; SÁNCHEZ *et al.*, 1995; CALAFORRA *et al.*, 2003). Inmersas en estas variables abióticas, viven numerosas especies relacionadas en mayor o menor grado con este hábitat cavernícola (BELLÉS, 1987). Un grupo de ellas, denominadas troglófilas, se encuentran fuera de las cavidades durante largos períodos, aunque dependen de las cuevas para completar su ciclo vital (BELLÉS, 1987; BOUVET, 1994; TINAUT, 1994; DETHIER & HUBART, 2005).

Un ejemplo de fauna troglófila son algunas especies de tricópteros del “grupo *Stenophylax*” (SCHMID, 1957), que se encuentran en cuevas durante el período estival. Estos son los únicos tricópteros que habitan,

durante la fase larvaria, en cursos de agua temporales y, tras la emergencia en primavera, migran a cuevas cercanas, donde permanecen hasta el otoño, momento en que vuelve a correr el agua por los arroyos (BOURNAUD, 1971; BOUVET, 1971, 1994; BOTOSANEANU, 1974; DENIS, 1974, 1977). Es en las cuevas, también, donde llevan a cabo la cópula, días antes del inicio de la migración hacia los ríos (BOTOSANEANU, 1974; BOUVET, 1975; SALAVERT *et al.*, 2008; SALAVERT *et al.*, 2011).

El tiempo de permanencia dentro de las cavidades varía en función de cada especie y de la latitud geográfica de forma que, al aumentar la latitud, disminuye el periodo de estancia en la cueva (MALICKY, 1981). Estudios realizados en centro Europa (concretamente en el sur de Alemania) acotan este periodo de mayo a octubre (DOBAT, 1973), en el noreste de la Península Ibérica (Cataluña) se adelanta hasta marzo (FILBÁ, 1974a) y en el sur, en las cuevas andaluzas, podemos encontrar tricópteros cavernícolas desde marzo hasta el mes de diciembre (SALAVERT *et al.*, 2008).

Dentro del “grupo *Stenophylax*” se han citado hasta el momento 14 especies en la región ibero-balear (GONZÁLEZ *et al.*, 1992; GONZÁLEZ, 2007). De éstas, las encontradas en cavidades subterráneas son: *Mesophylax aspersus* (Rambur, 1842), *Stenophylax crossotus* McLachlan, 1884, *S. espanioli* Schmid, 1957, *S. fissus* (McLachlan, 1875), *S. malatestus* (Schmid, 1957), *S. mitis* McLachlan, 1875, *S. nycterobius* (McLachlan, 1875), *S. permistus* McLachlan, 1895, *S. sequax* (McLachlan, 1875), *S. testaceus* (Gmelin, 1789) y *S. vibex* (Curtis, 1834) (por ej., FILBÁ, 1974a, 1974b, 1977; PALLISE, 1974; BELLÉS, 1987). En Andalucía, la información disponible sobre la existencia o distribución de estas especies resulta escasa y muy dispersa. La búsqueda de este tipo de datos es especialmente compleja pues muchas de las citas proceden de la actividad propia de los clubes de espeleología, los cuales suelen, con frecuencia, publicar en sus propios boletines los listados de la fauna encontrada durante sus prospecciones. Así, con el fin de establecer un inventario de las especies distribuidas en Andalucía, hemos realizado una recopilación de todo tipo de publicaciones relacionadas con la espeleología, distinguiendo, al exponer los resultados, entre el material colectado por nosotros y el recogido por los espeleólogos y enviado a la Universidad de Granada para su estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS

El muestreo de estos insectos consistió en la búsqueda activa por las paredes y techos de las cavidades y su posterior captura, a mano o con pinzas (SALAVERT *et al.*, 2008; TINAUT *et al.*, 2008). Además, en ocasio-

nes, se utilizaron trampas de luz UV que se colocaron cerca de la entrada de las cavidades, en primavera y en otoño, es decir, durante los períodos de llegada y salida de los tricópteros. Las trampas de caída, método más utilizado en los trabajos bioespeleológicos para conocer la entomofauna, no fueron utilizadas ya que la presencia de estas especies en las trampas de caída es ocasional, al igual que ocurre con otros grupos faunísticos (RUIZ-PORTERO *et al.*, 2002; obs. pers.). Los ejemplares fueron capturados por los autores del artículo o por diferentes grupos espeleológicos (Apéndice 1). Tras la captura, fueron conservados en alcohol al 70%. La identificación de los mismos fue realizada por Salavert, V. y Zamora-Muñoz, C. El material se encuentra depositado en la colección del Departamento de Zoología de la Universidad de Granada.

Los tricópteros cavernícolas no resultan un grupo faunístico especialmente llamativo, en contraposición a la fauna troglobia, con morfología adaptada al medio cavernícola, que sí que es de especial interés para muchos científicos (ESPAÑOL & ESCOLÁ, 1976; ARBEA & BAENA, 2003; GARCÍA-RUIZ, 2007), de ahí que sean escasas las publicaciones referidas exclusivamente a este grupo de insectos. La recopilación bibliográfica consistió en la búsqueda exhaustiva de artículos en los que se abordaba el estudio faunístico de cualquier cavidad andaluza. En esta recopilación hemos tenido en cuenta aquellos trabajos en los que se publican listados completos de fauna encontrada en una cavidad, y además que los muestreos hubieran sido desarrollados de manera sistemática durante un largo período. En los casos en los que el estudio de una cavidad reuniera estos dos requisitos y, sin embargo, no apareciera citada ninguna especie de tricóptero, este dato ha sido considerado como dato de ausencia para dicha cueva.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se han analizado los datos de un total de 49 cuevas dentro del territorio andaluz en las que se realizaron estudios bioespeleológicos. Las coordenadas UTM de las cuevas estudiadas se adjuntan en la Tabla I. Asimismo, la localización geográfica de las mismas se representa en el mapa de la Fig. 1. En el Apéndice 1 se detallan las cavidades en las que se registró la presencia de las diferentes especies de tricópteros, así como la fecha de captura o, en su caso, la duración del período en el que se realizaron las visitas periódicas. En estas cuevas, se han encontrado únicamente seis especies de tricópteros troglófilos: *M. aspersus*, *S. crossotus*, *S. espanioli*, *S. fissus*, *S. nycterobius* y *S. vibex*. Este número resulta escaso si lo comparamos con las

11 especies cavernícolas citadas en todo el territorio ibero-balear (FILBÁ, 1974a, 1974b, 1977; PALLISE, 1974; BELLÉS, 1987).

Tabla I. Localización geográfica de las cuevas estudiadas: nombre de la cavidad, localidad, provincia y coordenadas UTM.

Table I. Geographic localization of the caves studied: name of the cavity, locality and UTM coordinate.

Código	Cueva (Localidad)	Provincia	X	Y	HUSO
1	Cueva de la Sima (Constantina)	Sevilla	269451	4195193	30
2	Fuenfría (Constantina)	Sevilla	270426	4198099	30
3	Martinete (San Nicolás del Puerto)	Sevilla	256551	4208740	30
4	Sima del Hierro (San Nicolás del Puerto)	Sevilla	270015	4203511	30
5	Sima del Callejón (San Nicolás del Puerto)	Sevilla	270102	4203537	30
6	Cueva de la Guardia Civil (San Nicolás del Puerto)	Sevilla	271374	4204222	30
7	Sima de las Piedras Bonitas (San Nicolás del Puerto)	Sevilla	270248	4203657	30
8	Los Coscojales (Alanís)	Sevilla	266428	4210690	30
9	Santiago Mayor (Cazalla de la Sierra)	Sevilla	244253	4213697	30
10	Santiago Media (Cazalla de la Sierra)	Sevilla	244209	4213719	30
11	Santiago Menor (Cazalla de la Sierra)	Sevilla	244161	4213807	30
12	Los Covachos (Almadén de la Plata)	Sevilla	228917	4197347	30
13	Sima Risco de San Felipe (Almadén de la Plata)	Sevilla	235915	4196375	30
14	Cueva de Mariola (Almadén de la Plata)	Sevilla	235898	4196313	30
15	Sistema Cabito-Republicano (Villaluenga del Rosario)	Cádiz	290550	4062370	30
16	Cueva de los Murciélagos (Zuheros)	Córdoba	385505	4155805	30
17	Sima de Jaula (Priego)	Córdoba	389969	4143051	30

Código	Cueva (Localidad)	Provincia	X	Y	HUSO
18	Cueva Morrón Grande (Rute)	Córdoba	381276	4133669	30
19	Sima de la Llaná (Priego)	Córdoba	389188	4139157	30
20	Sima de Fuente Alhama (Luque)	Córdoba	402755	4142291	30
21	Cueva de Nerja (Nerja)	Málaga	424600	4068900	30
22	Sima GESM (Tolox)	Málaga	320863	4062284	30
23	Cueva del Agua (Iznalloz)	Granada	454445	4132050	30
24	Cueva Peñón de la Mata (Cogollos Vega)	Granada	451838	4127214	30
25	Sima del Yuyo (Íllora)	Granada	417903	4127853	30
26	Sima Virgen Estrecha (Íllora)	Granada	418304	4129642	30
27	Sima de los Escorpiones (Íllora)	Granada	418197	4129692	30
28	Sima de la abuela Paquita (Íllora)	Granada	422374	4130964	30
29	Sima del Mojón II (Alhama de Granada)	Granada	396725	4101794	30
30	Sima ZA-1-ADMV (Zafarraya)	Granada	395504	4098792	30
31	Sima del Campamento (Hornos del Segura)	Jaén	519253	4226561	30
32	Sistema de la Murcieluquina (Hornos del Segura)	Jaén	525360	4229945	30
33	Sima La Fuente (Iznatoraf)	Jaén	513559	4217677	30
34	Sima ERE S-04 (Segura de la Sierra)	Jaén	544770	4240171	30
35	Sima ERE S-02 (Segura de la Sierra)	Jaén	544753	4239915	30
36	Cueva GEV-2 (Santo Tomé)	Jaén	500698	4209249	30
37	Cueva Secreta del Sagreo (La Irueña)	Jaén	505127	4200138	30
38	Peal de Becerro II (Peal de Becerro)	Jaén	508897	4183736	30
39	Peal de Becerro IV (Peal de Becerro)	Jaén	509361	4183740	30

Código	Cueva (Localidad)	Provincia	X	Y	HUSO
40	Cueva Quemada, SE-20 (Santiago de la Espada)	Jaén	513616	4216877	30
41	Sima Canané I (Siles)	Jaén	534676	4246148	30
42	Sima Canané II (Siles)	Jaén	534757	4246085	30
43	Cueva de Jabalcuz (Bellavista)	Jaén	425619	4177433	30
44	Cueva Morciguilla (Villacarrillo)	Jaén	499863	4215990	30
45	Cueva del Nacimiento del Arroyo de San Blas (Siles)	Jaén	540686	4248984	30
46	Cueva de La Corraliza (Sierra de Gádor, Fondón)	Almería	515000	4092521	30
47	Cuevas del Yeso (Sorbas)	Almería	579000	4105000	30
48	Cueva Larga (Sierra de Filabres, Bacaes)	Almería	540875	4124925	30
49	Cueva de Didier (Almería)	Almería	544000	4077000	30

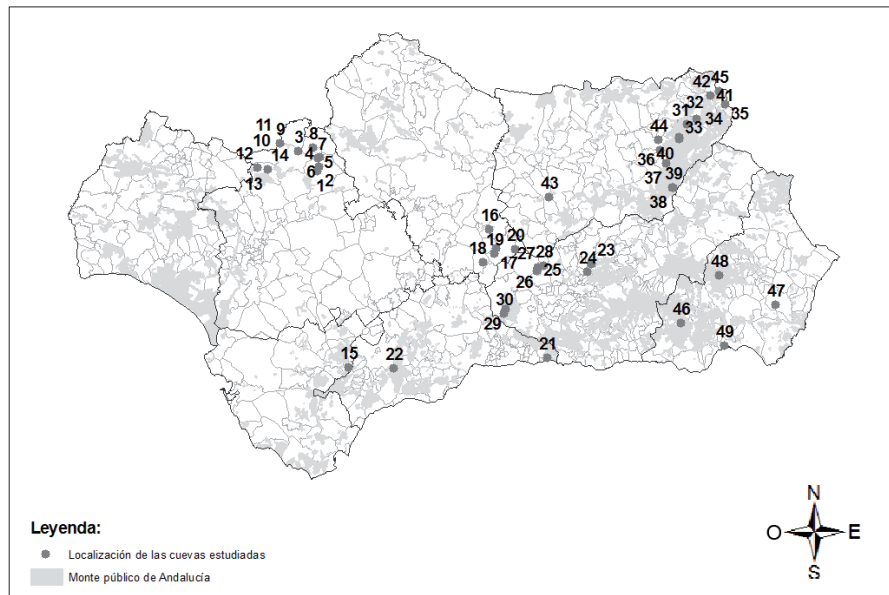


Figura 1. Situación de las cuevas estudiadas en la comunidad de Andalucía. La equivalencia entre el código representado y las denominaciones de las cuevas aparecen en la Tabla I.

Figure 1. Locations of the studied caves. See Table I for equivalence between cavity and codes.

A continuación comentamos la distribución y el periodo de permanencia en las cavidades de cada una de las especies objeto de este trabajo.

Mesophylax aspersus (Fig. 2) habita sobre todo cursos de agua temporales de zonas áridas o semiáridas de la región mediterránea (BOUVET & GINET, 1969; BOTOSANEANU, 1974; BOUVET, 1975; MALICKY, 2004; BONADA *et al.*, 2004, 2008). Su área de distribución es de tipo Euro-asiático, alcanzando Pakistán, y con un rango latitudinal que abarca el Reino Unido por el norte y la Península del Sinaí como el punto más meridional (BOTOSANEANU, 1974). Esta amplia distribución podría estar relacionada con la gran capacidad de dispersión del adulto (KELLY *et al.*, 2001, 2002). Un ejemplo de esta capacidad de dispersión es la existencia ocasional de adultos de esta especie en el sur de Inglaterra, aunque su larva no ha sido nunca encontrada en los cursos de agua de las Islas Británicas (WALLACE *et al.*, 2003). Es considerada la especie de tricóptero troglófilo más frecuente en la Península Ibérica (BELLÉS, 1987). Esto mismo se puede deducir de nuestros resultados, ya que se encuentra en casi todas las cavidades estudiadas (Apéndice 1). En la provincia de Sevilla, *M. aspersus* se ha capturado en casi todas las cuevas estudiadas, salvo en la Sima del Callejón, la Cueva de la Guardia Civil, la Sima de las Piedras Bonitas y la Cueva de Mariola (TINAUT *et al.*, 2008). En Cádiz, ha sido capturada en la única cueva estudiada, el Sistema Cabito-Republicano. En Córdoba, se ha encontrado en la Cueva del Morrón Grande, la Cueva de los Murciélagos y la Sima de Fuente Alhama, mientras que en Málaga no se ha capturado en ninguna de las dos cavidades prospectadas. Asimismo, en Granada, de las 8 cavidades estudiadas tan sólo se han observado individuos en la Cueva del Agua, la Cueva del Yuyo, la Sima de la Abuela Paquita, la Sierra del Mojón y la Sima ZA-1-ADMV. En Jaén, tiene una amplia distribución pues aparece en numerosas cavidades de la provincia, salvo en Peal de Becerro IV, Cueva de Jabalcuz, Sima ERE S-05 y Cueva del Yacimiento del Arroyo de San Blas. En Almería, las únicas cavidades en las que se ha encontrado *M. aspersus* son la Cueva de La Corraliza, Cueva Larga y la Cueva de Didier. Hasta el presente trabajo *M. aspersus* tan sólo había sido citada en cavidades de Andalucía en las provincias de Granada, tanto en la Fuente de la Pedreguera como en la Cueva del Agua (TINAUT, 1995, 1998; SALAVERT *et al.*, 2008; SALAVERT *et al.*, 2011), y en Sevilla (TINAUT *et al.*, 2008), lo que revela el escaso conocimiento que se tiene de este tipo de fauna. En el sur peninsular, el periodo de estancia de esta especie en las cuevas se extiende desde marzo a diciembre, como se ha observado en los muestreos sistemáticos realizados en algunas localidades (BARRANCO *et al.*, 2004; TINAUT, 1995; SALAVERT *et al.*, 2008; TINAUT *et al.*, 2008). En ocasiones, esta especie se ha capturado en el mes de febrero, como en

las cavidades de Santiago Mayor (TINAUT *et al.*, 2008), Sima de Canané II o Cueva Larga (BARRRANCO *et al.*, 2004). Esta presencia temprana de adultos en las cuevas podría deberse a una también temprana emergencia y migración de los tricópteros, en respuesta a un aumento anómalo de las temperaturas, lo que usualmente es indicador del inicio del período de sequía en los ríos (MORETTI *et al.*, 1972; BOUVET, 1974).



Figura 2. *Mesophylax aspersus*, tricóptero troglófilo abundante en las cuevas de Andalucía. (Foto: Toni Pérez-Fernández).

Figura 2. *Mesophylax aspersus*, common troglophile caddisfly inhabiting caves of Andalucía. (Photo: Toni Pérez-Fernández).

Stenophylax crossotus (Fig. 3) se distribuye por Europa occidental y el margen mediterráneo de África (BOURNAUD & BOUVET, 1969; BOUVET, 1977, 1994; GONZÁLEZ *et al.*, 1992; MALICKY, 2004; BONADA *et al.*, 2008). En la Península Ibérica, esta especie había sido citada en cuevas únicamente por FILBÁ (1974a, 1974b, 1977) y BELLÉS (1987), pero nunca en cuevas andaluzas. Con una distribución mucho más restringida que *M. aspersus*, *S. crossotus* aparece en siete de las 49 cuevas prospectadas. En la Cueva del Martinete y los Coscojales, en la provincia de Sevilla, coexiste con *M. aspersus*. También lo hace en el Sistema Cabito-Republicano, en la provincia de Cádiz. Esta coexistencia se da también en la Sima GESM en Tolox, aunque en este caso además comparte hábitat con *S. nycterobius*. En

la Cueva del Agua de Iznalloz, coexiste con tres especies más de tricópteros troglófilos: *M. aspersus*, *S. espanioli* y *S. fissus*. En la Sima de los Escorpiones en el término municipal de Íllora y en la Cueva Peñón de la Mata, ha sido la única especie capturada. En Córdoba, Almería y Jaén, no se ha encontrado en ninguna cavidad. El periodo de estancia en las cavidades andaluzas, de acuerdo con nuestras observaciones, es de marzo a noviembre, más reducido que en la anterior especie, aunque más amplio que en las cavidades de Francia, en donde aparece de mayo a julio (BOUVET & GINET, 1969). Este dato concuerda con lo citado en la literatura con respecto a la influencia de la latitud en el periodo de permanencia en cuevas, es decir, al aumentar la latitud disminuye el periodo de estancia de los tricópteros en la cueva (MALICKY, 1981).



Figura 3. *Stenophylax crossotus*, segunda especie de tricóptero más abundante en las cuevas de Andalucía. (Foto: Manuel G. Ríos).

Figura 3. *Stenophylax crossotus*, second caddisfly species more abundant inhabiting caves of Andalucía. (Photo: Manuel G. Ríos).

Stenophylax espanioli se distribuye por la Península Ibérica, Pirineos y el margen mediterráneo africano (BOUVET, 1974; GONZÁLEZ *et al.*, 1992; BONADA *et al.*, 2004; MALICKY, 2004). En cuanto a su existencia en cuevas de la Península Ibérica, había sido citada en varias cavidades de Aragón, Cataluña y Comunidad Valenciana (BELLÉS, 1987, PALLISE, 1974; FILBÁ, 1974a, 1974b, 1977) y en sólo una cavidad de Andalucía, en la provincia de Granada (TINAUT, 1995, 1998). Sin embargo, con los muestreos realizados durante los últimos años, se ha ampliado su área de distribución a otras provincias, localizándose también en Córdoba y

Jaén. En Granada, en la Cueva del Agua de Iznalloz, convive con las dos especies anteriormente citadas. En Córdoba, ha sido encontrada en la Sima de la Jaula y en la Sima de la Llaná. Finalmente, en Jaén, aparece en la Cueva de Jabalcuz, siendo la única especie de tricópteros que habita en esta cavidad. Según estas observaciones, su período de estancia en las cuevas abarca de abril a octubre.

Stenophylax fissus (o *Micropterna fissa*, según las fuentes bibliográficas) es una especie de Europa occidental, considerada en la región Mediterránea de amplia distribución (DÉCAMPS & MAGNE, 1966; BOUVET & GINET, 1969; MALICKY, 1981; BOUVET, 1994; GONZÁLEZ, *et al.*, 1992; MALICKY, 2004). Esta especie ha sido citada en cuevas de julio a octubre (BOURNAUD & BOUVET, 1969; MALICKY, 1981). Como caso excepcional, Bouvet la capturó en cuevas de Francia ya en el mes de febrero (BOUVET & GINET, 1969). Para la Península Ibérica y Baleares, esta especie se conoce de Andalucía, Aragón, Asturias, Cantabria, Cataluña, Comunidad Valenciana, Baleares, Galicia, Navarra y el País Vasco (BOTOSANEANU, 1959; FILBÁ, 1974a, 1974b, 1977; PALLISE, 1974; BELLÉS, 1987; TINAUT, 1998), donde se han encontrado individuos desde los meses de marzo a octubre. Anteriormente, en Andalucía sólo se había citado de la Cueva del Agua de Iznalloz (TINAUT, 1995, 1998), en el mes de octubre. En el presente estudio, esta especie ha sido capturada también en la Cueva del Agua, en el mes de abril, y se añade una nueva localidad andaluza: la Sima de la Virgen Estrecha, donde se encontró en el mes de septiembre. Con estos nuevos datos, se amplía el periodo de estancia en las cavidades andaluzas de abril a octubre, concordante con el resto de la Península.

Finalmente, las especies menos abundantes en las cavidades andaluzas son *S. nycterobius* y *S. vibex*. *Stenophylax nycterobius* (o *Micropterna nycterobia*, según las fuentes bibliográficas) presenta una amplia distribución por el continente europeo y norte de África (BOTOSANEANU, 1959; DÉCAMPS & MAGNE, 1966; BOURNAUD & BOUVET, 1969; BOUVET 1971, 1972, 1974, 1975, 1977, 1994; DOBAT, 1973; GONZÁLEZ *et al.*, 1992; MALICKY, 2004, BONADA *et al.*, 2008). En las cuevas europeas, la podemos encontrar durante un período máximo de mayo a noviembre (BOURNAUD & BOUVET, 1969; BOUVET & GINET, 1969; BOURNAUD, 1971; DOBAT, 1973). En la cuevas de la Península Ibérica había sido citada en Asturias, Pirineos, País Vasco, Castilla-León, Aragón, Cataluña y la Comunidad Valenciana (BOTOSANEANU, 1959; FILBÁ, 1974a, 1974b, 1977; PALLISE, 1974; BELLÉS, 1987), por lo que es la primera vez que esta especie se encuentra en una cavidad de Andalucía, concretamente en la Sima GISM de Málaga, donde fue observada en el mes de julio, junto con *S. crossotus*.

S. vibex se ha encontrado tan sólo en la cueva Sima ERE S-05. Es una especie ampliamente distribuida por Europa central y occidental y el norte de África (DOBAT, 1973; GONZÁLEZ, *et al.*, 1992; MALICKY, 2004) aunque en la Península Ibérica había sido citada únicamente en Aragón, País Vasco y Cataluña (BELLÉS, 1987; GONZÁLEZ, *et al.*, 1992). En Centroeuropa aparece en las cuevas de mayo a octubre (DOBAT, 1973). En la cueva Sima ERE S-05 se ha encontrado en el mes de julio.

La ausencia de datos sobre tricópteros troglófilos en algunas de las cavidades prospectadas podría deberse a varias razones que discutimos a continuación. La primera causa a considerar es que las cavidades no reúnan las condiciones ambientales necesarias para la diapausa de estos insectos (DOBAT, 1973; SALAVERT *et al.*, 2008). Por ejemplo, en la provincia de Sevilla, no se encuentran tricópteros troglófilos en las cuevas de la Guardia Civil y de Mariola, ni en las simas de las Piedras Bonitas, del Callejón y Risco de San Felipe. Salvo ésta última, se trata de cavidades de pequeño desarrollo con una longitud máxima de unos siete metros, parcialmente abiertas al exterior y generalmente bastante secas (TINAUT *et al.*, 2008). Esto podría impedir que se presentaran los requerimientos mínimos necesarios para el comienzo de la diapausa en este grupo de tricópteros, que necesitan de un ambiente oscuro, húmedo y con temperatura constante (BOTOSANEANU, 1974; BOUVET, 1974, 1977), por lo que no serían seleccionadas por los tricópteros a la hora de su migración hacia las cuevas (SALAVERT *et al.*, 2008).

Otra posibilidad que explicara la ausencia de tricópteros en algunas de las cavidades estudiadas podría ser que en el entorno de las cavidades no existan arroyos cercanos en los que completar su ciclo vital. Sin embargo, en el caso de las cuevas estudiadas esta posibilidad sería descartada ya que sí existen cauces de agua en las proximidades, de ahí que debería estudiarse la fauna acuática de la zona para conocer las razones de la ausencia de estas especies en las cavidades. Por ejemplo, las cuevas situadas en la Sierra Norte de Sevilla se encuentran en un entorno caracterizado por abundantes ríos y arroyos (MOLINA, 2004). Además, no sería un inconveniente importante ya que las especies del “grupo *Stenophylax*” son capaces de recorrer largas distancias durante el periodo de vuelo, como se comentó anteriormente en el caso de *M. aspersus*.

También hay que considerar la posibilidad de que los muestreos de prospección de fauna realizados hayan sido insuficientes. Sin embargo, esta causa no debe afectar a nuestro trabajo ya que sólo se tuvieron en cuenta los trabajos en los que la fauna de las cavidades había sido estudiada de manera exhaustiva y periódica (ver Material y Métodos). Además, por diversos trabajos realizados anteriormente, se considera que con dos o tres

días de muestreo manual, se pueden poner en evidencia las especies más características de cada cavidad (TINAUT *et al.*, 2008).

La última causa podría ser la fecha del muestreo, en el caso de que las prospecciones a las cavidades no se hayan realizado en muestreos prolongados. En la zona mediterránea, los tricópteros del “grupo *Stenophylax*” suelen habitar las cuevas en un período que comprende de marzo a diciembre (BELLÉS, 1987; SALAVERT *et al.*, 2008). Entonces, con un muestreo realizado de forma puntual, fuera de este período, no se podría determinar si esa cavidad alberga tricópteros troglófilos. Serían necesarias nuevas exploraciones durante el período de diapausa, y preferentemente en los momentos de la migración de los tricópteros (primavera y otoño) para proporcionar un dato fiable de la presencia-ausencia de estos insectos en una determinada cavidad. Por ello en este trabajo, para descartar la presencia de tricópteros en una cueva, se tuvieron en cuenta únicamente los estudios realizados durante un periodo largo de tiempo.

Por tanto, consideramos que los datos aportados en este trabajo reflejan razonablemente bien la distribución de este grupo de insectos troglófilos en las cavidades andaluzas. Salvo *S. testaceus*, que había sido citada previamente en la provincia de Granada (GONZÁLEZ *et al.*, 1992), las demás especies del “grupo *Stenophylax*” que no fueron capturadas en las cuevas andaluzas tampoco han sido capturadas en los ríos de este mismo territorio (GONZÁLEZ *et al.*, 1992; RUIZ-GARCÍA, 2000; RUIZ-GARCÍA & FERRERAS-ROMERO, 2007; BONADA *et al.*, 2004, 2008). Además, podemos deducir que la distribución geográfica de cada una de las especies no responde a ningún patrón más o menos evidente. Únicamente *M. aspersus* aparece uniformemente distribuido en la gran mayoría de las cavidades, mientras que el resto de las especies aparecen de forma más o menos esporádica, siendo, por los datos que tenemos, las cavidades de las provincias de Almería las menos diversas ya que en ellas sólo ha aparecido *M. aspersus*.

La presencia de cuatro de las cinco especies conocidas para Andalucía, sólo en la Cueva del Agua es bastante llamativa. Probablemente se deba a que esta cueva ha sido muestreada de forma sistemática durante un largo periodo (aproximadamente 10 años; SALAVERT *et al.*, 2008, 2011) junto a la diversidad de hábitats apropiados para el desarrollo de las larvas de estas especies en las proximidades de la cavidad, situada en el macizo de Sierra Arana, entre llanuras cultivables y la Sierra de Huétor, donde abundan los arroyos temporales y permanentes.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer el aporte de material a varios grupos espeleológicos andaluces, como el G.E.V. y el G.E.G., y especialmente a los espeleólogos e investigadores que nos lo hicieron llegar, Manuel Baena, Toni Pérez-Fernández y Manuel González Ríos, así como las fotografías de tricópteros que ilustran el artículo a estos dos últimos. Hay que agradecer a la Diputación Provincial de Granada por la financiación aportada para el desarrollo de la investigación “Estudio sobre los tricópteros de la Cueva del Agua”. También agradecer al Ministerio de Ciencia y Tecnología/FEDER por la financiación en el proyecto: “Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros de cursos de agua temporales (referencia: BOS2002-03604) y a la Junta de Andalucía/FEDER (grupo PAI RNM-102).

BIBLIOGRAFÍA

- ARBEA, J.I. & M. BAENA, 2003. Colémbolos cavernícolas de Andalucía (Insecta: Collembola). *Zoologica Baetica*, 13-14: 71-84.
- BARRANCO, P., 2005. Bioespeleología Bética. *Endins*, 28: 81-88.
- BARRANCO, P., J.C. MAYORAL, C. RUIZ-PORTERO, J. AMATE, J. GARCÍA-PARDO, M. PIQUER, D. ORTEGA, V. SALAVERT, F. RUIZ AVILÉS, M. D. LARA, & A. TINAUT, 2004. Fauna endokárstica andaluza. In ANDREO, B. & J. J. DURÁN (Eds.): *Investigaciones en sistemas karsticos españoles*: 473-504. Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.
- BARRANCO, P., A. TINAUT, & M. BAENA, 2008. Entomofauna cavernícola de Andalucía. In CALAFORRA, J.M. & J.A. BERROCAL (Eds): *El Karst de Andalucía*, 44-55. Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía. Sevilla.
- BELLÉS, X., 1987. *Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibérica i les Illes Balears*. Consejo Superior de Investigaciones científicas. Palma de Mallorca. 207 pp.
- BONADA, N., C. ZAMORA-MUÑOZ, M. RIERADEVALL, & N. PRAT, 2004. Trichoptera (Insecta) collected in Mediterranean river basins of the Iberian Peninsula: Taxonomic remarks and notes on ecology. *Graellsia*, 60(1): 41-69.
- BONADA, N., C. ZAMORA-MUÑOZ, M. EL ALAMI, C. MÚRRIA & N. PRAT, 2008. New records of Trichoptera in reference Mediterranean-climate rivers of the Iberian Peninsula and north of Africa: taxonomical, faunistical and ecological aspects. *Graellsia*, 64: 189-208.
- BOTOSANEANU, L., 1959. Reserches sur les Trichoptères cavernicoles, principalement sur ceux des collections “Biospeologica”. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 97: 32-50.
- BOTOSANEANU, L., 1974. Notes descriptives, faunistiques, écologiques, sur quelques trichoptères du “trio subtroglophile” (Insecta: Trichoptera). *Travaux de l'Institut de Speologie “Emile Racovitza”*, 13: 61-75.
- BOURNAUD, M., 1971. Observations biologiques sur les Trichopteres cavernicoles. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 7: 196-211.
- Boln. Asoc. esp. Ent.*, 35 (3-4): 325-344, 2011

- BOURNAUD, M. & Y. BOUVET, 1969. Récottes des Trichoptères dans les grottes de Charreusse et dans la grotte du Crochet (Jura meridional). *Bulletin Mensuel de la Société Linneenne de Lyon*, 5: 139-147.
- BOUVET, Y., 1971. La diapause des trichoptères cavernicoles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 96: 375-383.
- BOUVET, Y., 1972. La migration des Trichoptères cavernicoles. Mise en évidence par piégeage lumineux. *International Journal of Speleology*, 4: 67-75.
- BOUVET, Y., 1974. Ecologie et reproduction chez les Trichoptères cavernicoles du groupe Stenophylax (Limnephilidae, Stenophylacini). In MALICKY, H. (Ed.): *Proc. of the 1st International Symposium on Trichoptera*: 105-109. Dr. W. Junk, The Hague.
- BOUVET, Y., 1975. Les Trichoptères du groupe de Stenophylax: conditions de vie et réactions aux variations des facteurs du milieu. *Annual Spéléologie*, 30: 207-229.
- BOUVET, Y., 1977. *Conditions de vie des Trichoptères subtroglaphiles (Insectes, Limnephilidae); leurs reactions aux variations des facteurs du milieu*. Ph. D. thesis. Université Claude Bernard, Lyon. 82 pp.
- BOUVET, Y., 1994. Trichoptera. In JUBERTHIE, C. & V. DECU (Eds), *Encyclopedia Bioespeologica*: 327-331. *Société de Biospéologie*, Moulis.
- BOUVET, Y. & R. GINET, 1969. Données biologiques et biogéographiques sur le "groupe de Stenophylax" cavernicoles en France (Insectes: Trichopteres). *Bulletin Mensuel de la Société Linneenne de Lyon*, 10: 334-349.
- CALAFORRA, J.M., A. FERNÁNDEZ-CORTÉS, F. SÁNCHEZ-MARTOS, J. GISBERT & A. PULIDO-BOSCH, 2003. Environmental control for determining human impact and permanent visitor capacity in a potential show cave before tourist use. *Environmental Conservation*, 30: 160-167.
- CULVER, D., 1982. *Cave life: evolution and ecology*. Harvard University Press. Cambridge. 189 pp.
- DÉCAMPS, H. & J. MAGNE, 1966. Contribution a l'étude de *Micropterna fissa* McL. et des trichoptères cavernicoles (*Stenophylax*, *Micropterna*, *Mesophylax*). *Annales de Limnologie*, 2: 527-535.
- DENIS, C., 1974. Données sur la chronologie de la maturation ovarienne et sur la diapause de *Micropterna sequax* McLachlan (Trichoptera, Limnephilidae). *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, 49: 125-129.
- DENIS, C., 1977. Larval and imaginal diapauses in Limnephilidae. In CRICHTON, M.I. (Ed.): *Proceeding of the 2nd International Symposium on Trichoptera*: 109-115. Dr. W. Junk, The Hague.
- DETHIER, M. & J.M. HUBART, 2005. "Troglobitude": adaptations to subterranean life. *Notes Fauniques de Gembloux*, 57: 29-48.
- DOBAT, K., 1973. Observations on marked and unmarked Trichoptera in the Barehohle in Lonetal (Swabian Jura). *International Journal of Speleology*, 5: 63-85.
- ESPAÑOL, F. & O. ESCOLÁ, 1970. Bibliografía espeleológica española, 1960-1968 (Bioespeleología). *Speleon*, 17: 107-111.
- ESPAÑOL, F. & O. ESCOLÁ, 1976. Coleópteros cavernícolas del distrito andaluz: Curculiónidos, Estafilínidos y Carábidos. *Actas IV Congreso Nacional de Espeleología*: 147-149. Comité Regional Sur de Espeleología. Málaga.
- FILBÁ, L., 1974a. Contribución al conocimiento de los tricópteros cavernícolas de Cataluña. *IV Simposium Regional de Bioespeleología*: 21-35. Escuela Catalana de Espeleología. Barcelona.

- FILBÁ, L., 1974b. Nuevas estaciones ibéricas de tricópteros cavernícolas. II *Congreso Nacional de Espeleología*: 1-5. Santander.
- FILBÁ, L., 1977. Nuevas estaciones ibéricas de tricópteros cavernícolas. VI *Simposium de Bioespeleología*: 131-134. Terrasa.
- GARCÍA-RUIZ, A., 2007. Contribución al conocimiento de los quilópodos cavernícolas de la provincia de Jaén (I): Cueva del Jabalí y de la Morciguilla. *Monografías bioespeleológicas*, 2: 8-12.
- GONZÁLEZ, M.A., 2007. *El Reino Animal en la Península Ibérica y las Islas Baleares. Orden Trichoptera*. www.fauna-iberica.mncn.csic.es/faunaib/arthropoda/insecta/trichoptera/limnephilidae.php. Fecha de acceso: 27/03/2011.
- GONZÁLEZ, M.A., L.S.W. TERRA, D. GARCÍA DE JALÓN, & F. COBO, 1992. *Lista faunística y bibliográfica de los tricópteros (Trichoptera) de la Península Ibérica e Islas Baleares*, Madrid, 200 pp.
- JUBERTHIE, C. & V. DECU, 1994. *Encyclopaedia Biospeologica*. Société de Biospéologie, Bucarest. 834 pp.
- JUBERTHIE, C., B. DELAY, L. JUBERTHIE-JUPEAU, J. DURAND, O. ESCOLÀ, X. BELLÉS, & M. BLAS, 1984. Le complexe *Speonomus delarouzei*: un modèle d'approches associées pour l'étude de la spéciation. *Memoires de Biospeologie*, 11: 141-164.
- KELLY, L.C., D. BILTON, & S.D. RUNDLE, 2001. Population structure and dispersal in the Canary Island caddisfly *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae). *Heredity*, 86: 370-377.
- KELLY, L.C., S.D. RUNDLE, & D.T. BILTON, 2002. Genetic population structure and dispersal in Atlantic Island caddisflies. *Freshwater Biology*, 47: 1642-1650.
- MALICKY, H., 1981. The phenology of dispersal of several caddisfly (Trichoptera) species in the Island of Crete. In Moretti, G.P. (Ed.): *Proc. of the 3th International Symposium of Trichoptera*: 157-163. Dr. W. Junk, The Hague.
- MALICKY, H., 2004. *Trichoptera. Fauna Europaea* ver. 1.0. <http://www.faunaeur.org>. Fecha de acceso: 27/03/2011.
- MATEU, J. & X. BELLÉS, 2003. Position systématique et remarques biogéographiques sur *Dalyat mirabilis* Mateu, 2002 (Coleoptera: Adephaga: Promecognathidae), cavernicole du Sud-Est Ibérique. *Annales de la Societe Entomologique de France (Nouvelle Série)*, 39: 291-303.
- MAURIÈS, J.P., 1990. Révision des Origmatogonini. Taxons nouveaux de France et d'Espagne (Diplopoda, Craspedosomida, Chamaesomidae). *Bulletin Société Histoire Naturelle*, Toulouse, 126: 47-60.
- MOLINA, J., 2004. *Manual Práctico del Parque Natural de la Sierra Norte de Sevilla*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla, 57 pp.
- MORETTI, G.P., F. CIANFICCONI, & Q. PIRISINU, 1972. Annotazioni biologiche sui tricotteri cavernicoli di un sistema ipogeo de la Toscana in rapporto all'idrografia esterna. *Rivista di Idrobiologia*, 11: 17-50.
- PALLISE, J., 1974. La fauna cavernícola de los montes de Prades (Tarragona). *Actas IIIº Congreso Nacional de Espeleología*: 12-16. Comité Regional Castellano Centro de Espeleología, Madrid.
- PÉREZ-FERNÁNDEZ, T. & A. PÉREZ-RUIZ, 2007. Estudio Bioespeleológico en la Cueva Secreta del Sagreo, La Iruela (Jaén). *Monografías bioespeleológicas*, 1: 1-13.
- RUIZ-GARCÍA, 2000. Comunidades de tricópteros (Trichoptera) de agua corriente en la provincia de Cádiz. *Limnética*, 19: 83-90.

- RUIZ-GARCÍA & FERRERAS-ROMERO, 2007. The larva and life history of *Stenophylax crossotus* McLachlan, 1884 (Trichoptera: Limnephilidae) in an intermittent stream from the southwest of the Iberian Peninsula. *Aquatic Insects*, 29 (1), 9-16.
- RUIZ-PORTERO, C., P. BARRANCO, A. FERNÁNDEZ-CORTÉS, A. TINAUT, & J.M. CALAFORRA, 2002. Aproximación al conocimiento de la entomofauna de la Cueva de Yeso (Sorbas, Almería). *Boletín SEDECK*, 3: 16-25.
- SALAVERT, V., C. ZAMORA-MUÑOZ, M. RUIZ-RODRÍGUEZ, A. FERNÁNDEZ-CORTÉS & J.J. SOLER, 2008. Climatic conditions, diapause and migration in a troglomorphic caddisfly. *Freshwater Biology*, 53: 1606-1617.
- SALAVERT, V., C. ZAMORA-MUÑOZ, M. RUIZ-RODRÍGUEZ & J.J. SOLER, 2011. Female-biased size dimorphism in a diapause caddisfly, *Mesophylax aspersus*. Effect of fecundity and natural and sexual selection. *Ecological Entomology*, 36: 389-395.
- SÁNCHEZ, F., J.M. CALAFORRA, & P.A. AGUILERA, 1995. Estudios Ambientales en la Cueva del Agua, Iznalloz (Granada): 1.- Control hidroquímico y control ambiental. *Espeleotemas*, 5: 63-70.
- SCHMID, F., 1957. Les genres *Stenophylax* Kol., *Micropterna* St. et *Mesophylax* Mc.L. (Trichopt. Limnoph.). *Trabajos del Museo de Zoología*, 2(2): 3-49.
- TINAUT, A., 1994. Los habitantes de las tinieblas. In Diputación Provincial de Granada (Ed.): *La Cueva del Agua*: 69-77. Diputación Provincial de Granada. Granada.
- TINAUT, A., 1995. Estudio de la arthropodofauna de la Cueva del Agua de Iznalloz (Granada). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 19: 157-174.
- TINAUT, A., 1998. Artrópodos terrestres de las cavidades andaluzas. *Zoologica Baetica*, 9: 3-28.
- TINAUT, A., V. SALAVERT, & M.D. LARA, 2007. Caracterización espeleobiológica. In Sociedad Espeleológica GEOS (Ed): *Proyecto Sima del Hierro 2005*: 39-43. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- TINAUT, A., V. SALAVERT & M.D. LARA, 2008. Estudio de la fauna cavernícola del Parque Natural de la Sierra Norte de Sevilla. In Dirección General de Sostenibilidad de Espacios Naturales (Ed.): *La Investigación Científica en el Parque Natural de la Sierra Norte de Sevilla*: 115-133. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- WALLACE, I. D., B. WALLACE, & G. N. PHILIPSON, 2003. *Keys to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland*. Freshwater Biological Association Scientific Publication 61. Liverpool. 259 pp.

APÉNDICE 1

Distribución de tricópteros troglófilos en las cuevas andaluzas estudiadas. Se indica, siguiendo este orden, el código y nombre de la cueva, la localidad, provincia, fechas de captura en la cavidad, referencia bibliográfica de la que se ha extraído la información o la persona o asociación que realizó la recolección, en el caso de datos inéditos (G.E.V.: Grupo Espeleológico Villacarrillo; G.E.G.: Grupo Espeleológico Granadino, G.E.S.P.: Grupo de Exploraciones Subterráneas de Priego).

Mesophylax aspersus

1. Cueva de la Sima (Constantina, Sevilla), 19/10/2003 y 26/06/2004, TINAUT *et al.* (2008).
2. Fuenfría (Constantina, Sevilla), 18/08/2003, TINAUT *et al.* (2008).
3. Martinete (San Nicolás del Puerto, Sevilla), 26/06/2004, TINAUT *et al.* (2008).
4. Sima del Hierro (San Nicolás del Puerto, Sevilla), 18/10/2003, TINAUT *et al.* (2007, 2008).
8. Los Coscojales (Alanís, Sevilla), 26/06/2004, TINAUT *et al.* (2008).
9. Santiago Mayor (Cazalla de la Sierra, Sevilla), 27/07/2002 y 22/02/2004, TINAUT *et al.* (2008).
10. Santiago Media (Cazalla de la Sierra, Sevilla), 19/08/2003, 7/10/2003 y 14/11/2003, TINAUT *et al.* (2008).
11. Santiago Menor (Cazalla de la Sierra, Sevilla), 17/10/2003, TINAUT *et al.* (2008).
12. Los Covachos (Almadén de la Plata, Sevilla), 11/07/2003, TINAUT *et al.* (2008).
15. Sistema Cabito-Republicano (Villaluenga del Rosario, Cádiz), 23/04/2011, G.E.V.
16. Cueva de los Murciélagos (Zuero, Córdoba), 19/04/2008, G.E.V.
18. Cueva Morrón Grande (Rute, Córdoba), 01/12/2002, MAESTRE, M.A.
20. Sima de Fuente Alhama (Luque, Córdoba), 04/11/2007, G.E.S.P.
23. Cueva del Agua (Iznalloz, Granada), Primavera y otoño de 2000 a 2005, TINAUT (1995, 1998), BARRANCO *et al.* (2004), SALAVERT *et al.* (2008).
25. Sima del Yuyo (Íllora, Granada), 10/11/2003, G.E.G.
28. Sima de la abuela Paquita (Íllora), 10/11/2003, G.E.G.
29. Sima del Mojón II (Alhama de Granada, Granada), 20/10/2007, G.E.G.
30. Sima ZA-1-ADMV (Zafarraya, Granada), 05/01/2008, G.E.G.
31. Sima del Campamento (Hornos del Segura, Jaén), 17/11/2002, G.E.V.
32. Sistema de la Murcielaguina (Hornos del Segura, Jaén), 27/11/2005 y 5/11/2006, G.E.V.
33. Sima La Fuente (Iznatoraf, Jaén), 30/10/2005, G.E.V.
34. Sima ERE S-04 (Segura de la Sierra, Jaén), 11/07/2010, G.E.G.
35. Cueva GEV-2 (Santo Tomé, Jaén), 14/02/2010, G.E.V.
37. Cueva Secreta del Sagreo (La Iruela, Jaén), 6/11/2005, 2/12/2007 y 18/03/2006, PÉREZ-FERNÁNDEZ & PÉREZ-RUIZ (2007).

38. Peal de Becerro II (Peal de Becerro, Jaén), 24/11/1995, TINAUT, A.
40. Cueva Quemada, SE-20 (Santiago de la Espada, Jaén), 30/04/2006, G.E.V.
41. Sima Canané I (Siles, Jaén), 11/02/2007, G.E.V.
42. Sima Canané II (Siles, Jaén), 11/02/2007, G.E.V.
44. Cueva Morciguilla (Villacarrillo, Jaén), 27/11/2005 y 23/03/2008, G.E.V.
46. Cueva de La Corraliza (Sra de Gádor, Fondón, Almería), 18/03/2000, 2/04/2000, 13/10/2000, y 19/11/2000, ORTEGA, D., MAYORAL, J.G., BARRANCO, P.
48. Cueva Larga (Sra. de Filabres, Bacares, Almería), 18/03/2000, 2/04/2000, 13/10/2000, y 19/11/2000, ORTEGA, D., MAYORAL, J.G., BARRANCO, P.
49. Cueva de Didier (Almería), 24/05/2002, MAYORAL J.G. & BARRANCO, P.

Stenophylax crossotus

3. Martinete (San Nicolás del Puerto, Sevilla), 26/06/2004, TINAUT *et al.* (2008).
8. Los Coscojales (Alanís, Sevilla), 26/06/2004, TINAUT *et al.*, (2008).
15. Sistema Cabito-Republicano (Villaluenga del Rosario, Cádiz), 23/11/2011, G.E.V.
22. Sima GESM (Tolox, Málaga), 15/07/2006, G.E.V.
23. Cueva del Agua (Iznalloz, Granada), Primavera y otoño de 2000 a 2005, TINAUT (1995, 1998), BARRANCO *et al.*, (2004), SALAVERT *et al.* (2008).
24. Cueva Peñon de la Mata (Cogollos Vega, Granada), 17/10/2009, G.E.G.
27. Sima de los Escorpiones (Íllora, Granada), 10/11/2003, G.E.G.

Stenophylax espanioli

17. Sima de Jaula (Priego, Córdoba), G.E.V.
19. Sima de la Llaná (Priego, Córdoba), 01/10/2006, BAENA, M.
23. Cueva del Agua (Iznalloz, Granada), Primavera y otoño de 2000 a 2005, TINAUT (1995, 1998); BARRANCO *et al.* (2004), SALAVERT *et al.* (2008).
43. Cueva de Jabalcuz (Bellavista, Jaén), 23/06/2003, CASTRO, A.

Stenophylax ~~*fissa*~~ *fissus*

23. Cueva del Agua (Iznalloz, Granada), Primavera y otoño de 2000 a 2005, TINAUT (1995, 1998), BARRANCO *et al.* (2004), SALAVERT *et al.* (2008).

26. Sima Virgen Estrecha (Íllora, Granada), 07/09/2003, G.E.G.

45. Cueva del Yacimiento del Arroyo de San Blas (Siles, Jaén), 05/04/2010, J.M. TIerno DE FIGUEROA y M.J. LÓPEZ RODRÍGUEZ.

Stenophylax ~~*nycterobia*~~ *nycterobius*

22. Sima GESM (Tolox, Málaga), 15/07/2006, G.E.V.

Stenophylax *vibex*

35. Sima ERE S-02 (Segura de la Sierra, Jaén), 11/07/2010, G.E.V.

FE DE ERRATAS VOL. 35(3-4)

En la página 332 donde dice *Mesophylax aspersus* (Fig. 2) habita, debe decir *Mesophylax aspersus* habita

En la página 333 donde dice *Stenophylax crossotus* (Fig. 3), debe decir *Stenophylax crossotus* (Fig. 2 y 3)

En la página 333 donde dice:

Figura 2. *Mesophylax aspersus*, tricóptero troglófilo abundante en las cuevas de Andalucía.

(Foto: Toni Pérez-Fernández).

Figura 2. *Mesophylax aspersus*, common troglophile caddisfly inhabiting caves of Andalucía.

(Photo: Toni Pérez-Fernández).

Debe decir:

Figura 2. *Stenophylax crossotus*, especie de tricóptero troglófilo distribuida en la región mediterránea occidental.

(Foto: Toni Pérez-Fernández).

Figura 2. *Stenophylax crossotus*, troglophile caddisfly distributed in the western Mediterranean region.

(Photo: Toni Pérez-Fernández).

Female-biased size dimorphism in a diapausing caddisfly, *Mesophylax aspersus*: effect of fecundity and natural and sexual selection

VIRGINIA SALAVERT,¹ CARMEN ZAMORA-MUÑOZ,¹ MAGDALENA RUIZ-RODRÍGUEZ¹ and JUAN J. SOLER² ¹Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, Granada, Spain and ²Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, Estación Experimental de Zonas Áridas, Almería, Spain

Abstract. 1. The effect of mating success, female fecundity and survival probability associated with intra-sex variation in body size was studied in *Mesophylax aspersus*, a caddisfly species with female-biased sexual size dimorphism, which inhabits temporary streams and aestivates in caves. Adults of this species do not feed and females have to mature eggs during aestivation.

2. Thus, females of larger size should have a fitness advantage because they can harbour more energy reserves that could influence fecundity and probability of survival until reproduction. In contrast, males of smaller size might have competitive advantages over others in mating success.

3. These hypotheses were tested by comparing the sex ratio and body size of individuals captured before and after the aestivation period. The associations between body size and female fecundity, and between mating success and body size of males, were explored under laboratory conditions.

4. During the aestivation period, the sex ratio changed from 1 : 1 to male biased (4 : 1), and a directional selection on body size was detected for females but not for males. Moreover, larger clutches were laid by females of larger size. Finally, differences in mating success between small and large males were not detected. These results suggest that natural selection (i.e. the differential mortality of females associated with body size) together with possible fecundity advantages, are important factors responsible of the sexual size dimorphism of *M. aspersus*.

5. These results highlight the importance of taking into account mechanisms other than those traditionally used to explain sexual dimorphism. Natural selection acting on sources of variation, such as survival, may be as important as fecundity and sexual selection in driving the evolution of sexual size dimorphism.

Key words. Body size, caves, mating behaviour, sex ratio, sexual size dimorphism, temporary streams, Trichoptera.

Introduction

Sexual size dimorphism, defined as the sex differences between body sizes of individuals of the same species, is a common and widespread phenomenon in nature that has traditionally attracted the attention of evolutionary biologists (Darwin,

1871; Andersson, 1994; Fairbairn *et al.*, 2007; Allen *et al.*, 2011). Several adaptive and non-adaptive explanations have been proposed to explain the considerable interspecific variation, not only in the degree of dimorphism, but also in which sex that is of larger size (Darwin, 1871; Hedrick & Temeles, 1989; Fairbairn *et al.*, 2007). Sexual size dimorphism has a strong phylogenetic component, which is likely associated with ecological conditions and life-history strategies (Brooks & McLennan, 1991). As an example, in birds and mammals,

Correspondence: Carmen Zamora-Muñoz, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, Campus Fuentenueva s/n, E-18071, Granada, Spain. E-mail: czamora@ugr.es

males are generally larger than females (Payne, 1984; Székely *et al.*, 2004; Lindenfors *et al.*, 2007), while the reverse occurs in the majority of insects and other ectothermic organisms (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Fairbairn & Preziosi, 1994; Fairbairn, 1997; Fairbairn *et al.*, 2007). Although some quantitative genetic models point out that the sexual size dimorphism could be the result of non-adaptive processes (Lande, 1980; Leutenegger & Cheverud, 1982; Payne, 1984; Cheverud *et al.*, 1985; Brooks & McLennan, 1991), these phylogenetic associations might suggest a relationship with life history characteristics.

A vast amount of work offers adaptive explanations for sexual size dimorphism (e.g. Blanckenhorn, 2005; Fairbairn *et al.*, 2007). Among the several functional hypotheses of the evolution of sexual size dimorphism, the most popular refers to differences in reproductive roles, which is based on advantages related to fecundity (Honek, 1993; Blanckenhorn, 2000; Foellmer & Moya-Laraño, 2007) and sexual selection (i.e. mate choice) (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Lindenfors *et al.*, 2007; Székely *et al.*, 2007). Large body size of females is often related to high fecundity and/or to the greatest fitness value of offspring of larger size. Therefore, body size of females is presumably related to reproductive success of the female as well as her mate (Honek, 1993; Andersson, 1994; Blackmore & Lord, 2000). In addition, the male's body size is probably related to a competitive ability to pair or defend resources in a context of sexual selection (Shuster & Wade, 2003). Small males, for instance, might have advantages associated with higher mobility in a scramble competition to gain access to gravid females, while in direct male–male competition for females or mating territories, large males will have an advantage (Banks & Thompson, 1985; Andersson, 1994; Moya-Laraño *et al.*, 2002).

Species-specific ecological conditions and life-history strategies may also explain the degree of sexual size dimorphism. It is known for instance that selection for fecundity is stronger in species of short lifespan that reproduce only once (Read & Harvey, 1989; Berger *et al.*, 2008). Moreover, natural selection in terms of survival probability could also affect the evolution of sexual size dimorphism if the relationship between body size and probability of survival differ for males and females. Natural selection may constrain the exaggeration of sexually dimorphic traits related to reproduction (i.e. mating success and fecundity), including body size, if it affects survival until reproduction (Allen *et al.*, 2011). Most studies of sexual dimorphism have addressed only one possible mechanism, but more than one may be operating simultaneously (Hedrick & Temeles, 1989). The net selection pressures on body size of females and males (i.e. survival probability, fecundity or mating success) would in any case depend on ecological conditions such as food availability. Therefore, the study of factors determining sexual size dimorphism in species living in particular ecological conditions with different life-history strategies is essential for a general understanding of agents driving the evolution of sexual size dimorphism in nature. Thus, here we explore the role of fecundity as well as natural and sexual selection to explain the sexual size dimorphism of an insect with very particular life-history traits.

Many insects do not feed during the adult stage and emerge with the energy reserves necessary for physiological activities and reproduction (i.e. capital breeders, Stearns, 1992; Wheeler, 1996). Females of some of these insects emerge with immature eggs (e.g. Masaki, 1980; Wiggins *et al.*, 1980) and, consequently, they expend energy reserves (i.e. body mass), not only for surviving until mating and laying the eggs, but also for egg maturation (Wheeler, 1996). Males of these species would need fewer resources than females would need for gamete maturation. In this scenario, natural selection would favour the evolution of female-biased size dimorphism given the higher relative needs of reserves for both survival and egg maturation of females. In this study, we explore possible causes underlying the sexual differences in body size of a caddisfly, *Mesophylax aspersus* Rambur (Trichoptera: Limnephilidae), a female-biased size dimorphic species adapted to temporary waters, with traits very similar to those described above.

Adults of *M. aspersus* emerge in spring and undergo a summer diapause (aestivation) in caves (Bouvet & Ginet, 1969; Botosaneanu, 1974; Salavert *et al.*, 2008). As occurs in other species of diapausing troglophile caddisflies, they do not feed during the adult stage, presumably surviving on the reserves of the adipose tissue accumulated during the larval phase (Bournaud, 1971). Moreover, the ovaries mature during aestivation at the expense of body reserves as well (Bouvet & Ginet, 1969; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1974, 1975). Because egg maturation is a resource-consuming activity that involves a trade-off with survival, the effect of body size (i.e. body reserves) on the probability of survival until reproduction should be particularly apparent in females. Moreover, as in other insects (Honek, 1993; Blackmore & Lord, 2000), the larger size of female *M. aspersus* could also have been selected because of its relation to fecundity. If this were the case, larger females should lay larger clutches.

Finally, another non-exclusive functional hypothesis that could account for sexual size dimorphism in *M. aspersus* may be related to possible advantages of smaller males in a scramble competition for mates (Blanckenhorn, 2000; Crompton *et al.*, 2003; McLachlan *et al.*, 2003; Moya-Laraño *et al.*, 2007). In such cases, a higher rate of mating success for smaller males should be found experimentally either because the smaller males arrive earlier to the focal females, or because of direct female preferences for smaller males (i.e. better flight performance; Ghiselin, 1974; Alcock, 1998; Rank *et al.*, 2006).

To test these hypotheses and predictions, we estimated sexual size dimorphism of *M. aspersus* in traits dependent on body reserves (body mass and body condition) and independent of them (wing length). Furthermore, we quantified the effect of aestivation on differential survival durations of males and females and the association of this parameter with wing length by comparing the sex ratio and wing length of individuals captured before and after the aestivation period. The association between body size and female fecundity, as well as that between mating success and body size of males were explored under laboratory conditions.

Materials and methods

Study site and species

This study was performed in a cave ('Cueva del Agua', 37°20.0'N, 3°30.4'W) located in Sierra Harana mountains (Iznalloz, Granada). The only known natural entrance lies at 1749 m a.s.l. (the maximum altitude within the cave), and the cave is 165 m deep. The caddisfly sampling area extends from the entrance to the first chamber, a length of approximately 135 m. Adults of *M. aspersus* arrive to the cave during the spring (March–May) and, after the aestivation period, they leave the cave, in autumn (October–December), when thermal inversion between outside and inside cave environments occurs (Salavert *et al.*, 2008). Caddisflies can be detected only in the first 135 m of the first cave gallery, a few days after the arrival or before the departure to rivers for egg-laying. During aestivation (June–September), caddisflies spend most of their time in inaccessible deeper locations of the cave. For more information on the cave and of the aestivating Trichoptera population see Salavert *et al.* (2008).

Sampling protocol

Adult caddisflies were searched for actively by visual inspection of the sampling area, on the walls and ceiling of the cave. Individuals were caught by hand nets or directly with forceps. At least two observers (VS, CZ-M or MR-R, and field collaborators) actively looked for caddisflies every second day during the arrival and departure dates of years 2000, 2002, 2003, 2004, and 2005. During the aestivation period the cave was also visited once per week, though caddisflies were never located, probably because they hide in the fissures in inaccessibly deeper locations (Tinaut, 1995; Salavert *et al.*, 2008). A total of 499 individuals, 130 females and 369 males were captured and measured (see Table 1).

Laboratory procedures

After capture, individuals were immediately transported to the laboratory inside isothermal boxes (6–10 °C). They were weighed on a digital balance (accuracy 0.0001 g; SV-120A, Gram Precision, Barcelona, Spain) and, under a stereomicroscope (Olympus CH-2, Barcelona, Spain), lengths of right and left forewings were measured to the nearest 0.01 mm using a digital calliper (Calb112, SESA Tools, Guipúzcoa, Spain). Caddisflies were placed into a small transparent vial while they were weighed and measured to avoid wing damage due to handling, and reduce measurement errors, as shown by the very high repeatability values registered for 35 randomly chosen individuals (measured three times; right wing: repeatability = 99%, one-way ANOVA, $F_{34,70} = 239$, $P < 0.001$; left wing: repeatability = 99%; $F_{34,70} = 283$, $P < 0.001$). Wing length was calculated as the mean values of both forewings.

After the measurements, caddisflies were sexed on the basis of their genitalia (see Malicky, 2004) and individually

Table 1. Number of *Mesophylax aspersus* individuals of different sex captured in spring and autumn at the aestivation location (Cueva del Agua) each study year. Resulting sex ratios for each year and season are also shown. Sex-ratio values are rounded to the nearest whole number.

Year	Season	Females	Males	Sex ratio
2000	Spring	3	4	1
	Autumn	9	65	7
	Total	12	69	6
2002	Spring	11	6	1
	Autumn	9	62	7
	Total	20	68	3
2003	Spring	10	7	1
	Autumn	33	76	2
	Total	43	83	2
2004	Spring	8	9	1
	Autumn	23	73	3
	Total	31	82	3
2005	Spring	9	25	3
	Autumn	15	42	3
	Total	24	67	3
All years	Spring	41	51	1
	Autumn	89	318	4
	Total	130	369	3

marked with a permanent felt-tip pen of different colours depending on their sex. Except for those used for the laboratory experiments described below, all individuals were returned to the cave the day after capture. Only one individual marked in spring was recaptured in autumn, indicating the difficulty of capture, probably due to the large size of the population, and suggesting a high rate of mortality during aestivation. Individuals collected in autumn and used for experimental trials were kept individually in terrariums (15 × 7 × 12 cm) supplied with water and housed in an incubator chamber at 10 °C, 95% of humidity, and total obscurity, simulating the environmental conditions of the cave (see Salavert *et al.*, 2008). After the experimental trials, a Petri dish with a wet substrate was placed in the terrariums to simulate close-to-river conditions and to stimulate the laying of eggs. The number of eggs was counted under a stereomicroscope.

Laboratory trials to detect male–male competition were performed in terrariums of 15 × 7 × 12 cm and consisted of arenas of one virgin female and two to four males; sex ratio very close to that observed in the cave after aestivation (see results below). The experiment finished at the end of the first copulation, which consistently occurred in less than 12 h. A total of 25 replicates were performed with a total of 25 females and 74 males. Aestivated experimental individuals were used only once. During the experiment, terrariums were kept in the chamber and every 2 h an experimental arena was observed for 5 min from outside the incubator (by VS). Based on previous experience and knowledge of the time necessary to detect copulation as well as the duration of copulation, this approach is appropriate for detecting the first individual male to copulate with the experimental female. For each visit, mating status was noted (i.e. whether or not a target male was copulating with the experimental female). Mating was

easily detected: the male, positioned parallel to the female, would bend his abdomen ventrally underneath the female abdomen in a characteristic 'S-form', inserting his aedeagus. Afterwards, the pair would remain in opposite directions. On three occasions, one male died during the experiment and was immediately replaced by another male to maintain the sex ratio. Data from death or replacing males were not used in the analyses.

Data analysis

In insects, body mass, body length, or wing or tarsus lengths are often measured as proxies of body size because all these estimates are strongly correlated. For holometabolous insects, however, while body mass may vary over the adult lifespan, body, wing or tarsus lengths do not change after adult emergence. Wing length of *M. aspersus* was positively correlated with the \log_e -transformed individual body mass in spring, both for males ($r = 0.57$, $n = 51$, $P = 0.00001$) and females ($r = 0.68$, $n = 41$, $P = 0.003$) and, thus, wing length was used as proxy of body size at the end of aestivation. Because some predictions are related to body-energy reserves, \log_e -transformed body mass was also used as a proxy of body size in some analyses. Furthermore, residuals of \log_e -transformed body mass after correcting for wing length were used, as an indicator of individual body condition (Schulte-Hostedde *et al.*, 2005). These variables, as well as between-sex differences (i.e. year \times sex interaction) did not significantly vary among study years (GLM, year as random factor, and sex as a fixed factor; all three independent variables: year effect: $P > 0.05$; sex \times year effect: $P > 0.09$). Therefore, data from different years were combined to increase statistical power. Frequency distributions of \log_e -transformed body mass, wing length, and body condition did not differ from normality (Kolmogorov–Smirnov test for continuous variables, $P > 0.05$).

Sex differences in survival during aestivation was estimated as the difference in sex ratio of caddisflies captured each year before (i.e. spring) and after (autumn) the aestivation period. Generalized linear models (GLZ) with a binomial error and logistic link function were used to explore the effect of year and season (fixed factors) on sex of captured individuals (dependent binomial variable). Sexual size differences were explored using general linear models (GLM), in which season and sex (fixed factors) were the predictor variables explaining body size, mass and condition. Standardized selection differentials (i.e. linear and quadratic) of wing length of males and females were quantified as estimates of selection on body size during the aestivation time. Endler (1986; pp. 171–172) was followed to test whether these estimates significantly differed from zero. Briefly, a positive linear selection differential (i) would suggest directional selection, while positive and negative values of quadratic selection differential (j), respectively, suggest disruptive and stabilizing selection (Endler, 1986).

The relationship between body size of females and clutch size was estimated with 19 females that were captured in autumn and laid eggs in the laboratory. This relation was

Table 2. Comparisons of body mass, wing length, and body condition of males and females of *Mesophylax aspersus* captured before (spring) and after (autumn) aestivation period (i.e. season effect).

	Sex effects		Season effects		Interaction	
	$F_{1,495}$	P	$F_{1,495}$	P	$F_{1,495}$	P
Body mass	117.11	<0.0001	16.46	<0.0001	8.59	0.004
Wing length	62.90	<0.0001	8.87	0.003	4.41	0.036
Body condition	39.81	<0.0001	50.09	<0.0001	3.05	0.081

analysed by means of Pearson's correlation coefficient using information of female's wing length because body mass and condition, but not wing length of caddisflies, change during the aestivation period, and the prediction tested refers to female size when arriving to the aestivating area (the cave). Clutch size was \log_e -transformed.

Association between male body size (i.e. wing length) and probability of mating was explored by comparing wing length of the successful male with the average wing length of males that did not copulate with a target female in a repeated-measures design.

Statistical analyses were performed by using STATISTICA 8.0 software[®].

Results

Sexual size dimorphism, selection on body size and sex ratio

Females of *M. aspersus* had larger body mass, wing length and better body condition than males, both before and after the aestivation period (Table 2 and Fig. 1). Moreover, females that survived the aestivation period were those with larger wing length given that, on average, those captured in autumn showed larger wings than females captured in spring (Fig. 1). This was not the case of males, as shown by the sex–season interaction term in Table 2 and Fig. 1. In addition, a significant standardized linear selection differential was detected for

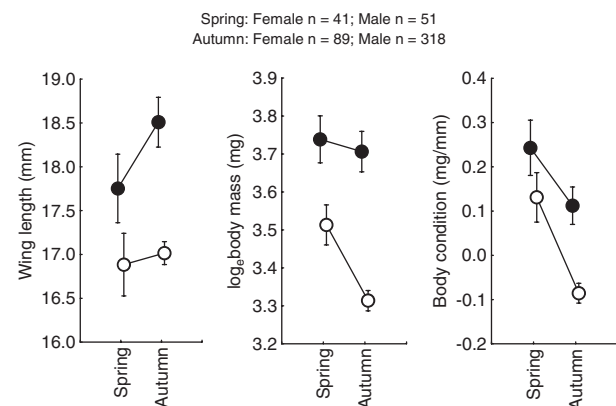


Fig. 1. Means ($\pm 95\%$ CI) of wing length, body mass, and condition of females (filled dots) and males (unfilled dots) of *Mesophylax aspersus* captured at the aestivation location (Cueva del Agua) on arrival (spring) and departure time (autumn).

wing length of females ($i = 0.560$, $t_{128} = 3.04$, $P = 0.0029$, suggesting directional selection) but not for wing length of males ($i = 0.110$, $t_{367} = 0.722$, $P = 0.47$). No evidence of disruptive or stabilizing selection was detected for females ($j = 0.159$, $F_{89,41} = 0.84$, $P = 0.75$) or males ($j = -0.236$, $F_{318,51} = 1.13$, $P = 0.30$) wing length during the aestivation period. Finally, a decrease in body mass and condition of caddisflies over the aestivation period was found, but trends were more pronounced in males than in females (Table 2 and Fig. 1).

Females of *M. aspersus* had a lower probability of survival than males, as shown by the differences in detected sex ratio of captured individuals before and after the aestivation events (Table 1), which changed from unbiased (1 : 1) (spring) to male biased (4 : 1) at the time of mating (autumn). This change in sex ratio was statistically significant (GLZ, binomial distribution and logistic link function; dependent variable: sex of captured individuals, factors: year and season; effect of season, Wald $\chi^2_1 = 21.79$, $P < 0.00001$) even after controlling for the non-significant effect of study year (Wald $\chi^2_4 = 5.85$, $P = 0.21$) and the between-years variation in the effects of season on sex-ratio estimates (interaction term, Wald $\chi^2_1 = 10.83$, $P = 0.029$).

These results taken together indicate that males survived the aestivation period better than did females and that larger females survived better than did smaller ones, resulting in a directional selection process towards larger size for females, but not for males.

Relationship between individual body size, fecundity, and mating success

Before dying, females laid a single clutch that varied in size between 191 and 668 eggs (mean \pm SE = 287.37 \pm 28.49). Wing length of females resulted positively related to clutch size ($r = 0.58$, $n = 19$, $P = 0.001$; Fig. 2), which is consistent with the predicted relationship between female size and fecundity.

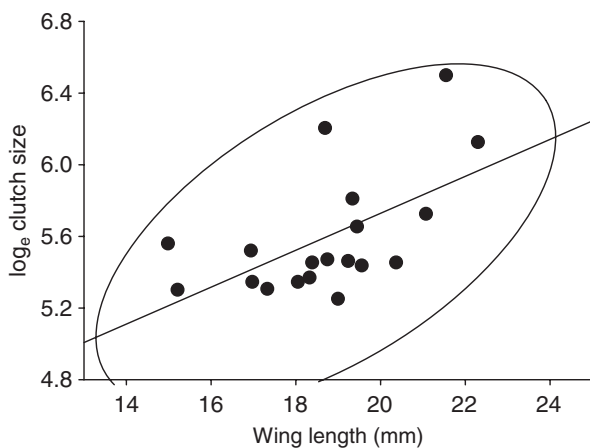


Fig. 2. Correlation between female wing length and clutch size. Regression line and the $\pm 95\%$ confidence ellipse are shown.

Finally, wing length of males that copulated with the females (mean \pm SE = 16.99 \pm 0.21) did not differ from that of other males in the same arena that did not copulate (mean \pm SE = 17.08 \pm 0.28) (repeated measures ANOVA, $F_{1,24} = 0.071$, $P = 0.79$), suggesting that males of small size had no advantage over those of large size when competing for females under the experimental conditions.

Discussion

The main findings on *M. aspersus* sexual dimorphism indicate that larger females survived the aestivation period better than did smaller ones, resulting in a directional selection process for females, but not for males, of larger size. Moreover, body size of females was associated with fecundity but that of males did not predict mating success in experimental arenas. These results suggest a role of fecundity and natural selection driving the evolution of sexual size dimorphism in this species. Special life-history traits of *M. aspersus* that may account for such results (i.e. not feeding during the adult stage and having to survive while developing eggs during aestivation) as well as alternative scenarios are discussed below.

Until emergence, limnephilid caddisfly species that do and do not inhabit temporary streams show very similar lifestyles (e.g. larvae build protective cases of silk, adding different materials and feed mainly on detritus; Wiggins, 2004). Species exploiting temporary habitats should, however, adopt life-history strategies allowing resistance to the dry period. A common strategy consists of emergence with immature eggs and the search for an appropriate aestivating location until the right time for laying them (Svensson, 1972; Wiggins, 1973; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1975; Masaki, 1980; Wiggins *et al.*, 1980). The study species follows this strategy and, because adult caddisflies do not feed (Bournaud, 1971; Bouvet, 1971, 1975; C. Zamora-Muñoz, pers. obs.), their energetic budget for aestivation and reproduction rely on the accumulated energy reserves in the adipose tissue. Egg maturation of *M. aspersus* occurs during the aestivation period (Bouvet & Ginet, 1969; Botosaneanu, 1974; Bouvet, 1974, 1975) and, thus, females need larger amounts of accumulated resources than do males for survival and reproduction. Individuals of large size are known to be able to accumulate more energy reserves and of better quality with respect to smaller individuals (Nijhout, 1994). Therefore, a larger body size will be differentially more advantageous for females than for males, and females of larger size will increase the probability of survival and the storing of a higher number of mature eggs, as has been observed in other insects (e.g. Rivero & West, 2002). Finally, *M. aspersus* adults have to fly from rivers to caves in spring and from caves to rivers in autumn and, therefore, flight performance would constrain the accumulation of reserves if accompanied by an increase in wing length (i.e. body size) (Alexander, 1999). All these peculiarities of *M. aspersus* make the evolution of sexual size dimorphism very likely in this species and in fact provides the background for the prediction of fitness advantages of females, but not of males, of larger size (body size should more closely

reflect survival of females than of males, and clutch size of larger females should exceed that of smaller females).

In accordance with this scenario, individuals captured after the aestivation period had lower body mass and conditions than those captured before this period, which evidence energetic costs associated with aestivation. The decrease in body mass and condition was, however, more pronounced in males, which at a first appears to suggest that, contrary to the prediction, males would consume more resources than females during aestivation. However, an alternative explanation is that females of lower body mass and poorer condition do not survive the aestivation period, while the strength of natural selection acting on body mass and condition is more relaxed in males. There are several pieces of evidence suggesting that the latter is the more likely explanation. First, sex ratio of captured individuals changed from unbiased at the beginning of the aestivation time to be male biased at mating time, which strongly implies a differential mortality rate of females during the aestivation period. The second piece of evidence revealed that, during the aestivation period, female body size (i.e. wing length) is under stronger directional selection than that of males, as shown by the standardized coefficients of linear selection differentials estimated for males and females. This directional selection process acting during the aestivation period provokes an increase in female body size but not male (see Fig. 2).

Sexual size dimorphism biased to females might also be explained by selection for fecundity or by an advantage of small males in scramble competition for mates. In accordance with the first possibility, it was found that females of larger size laid larger clutch sizes, but small males did not have any advantage when mating. In insects, there is ample evidence of selection for fecundity favouring large body size in females (e.g. Honek, 1993; Blackmore & Lord, 2000). Larger females have more space available to store larger numbers of eggs and the necessary nutrients for egg formation (Reiss, 1989; Preziosi *et al.*, 1996). The effect of fecundity on sexual size dimorphism is even more important in species that, as in the order Trichoptera, breed only once (Shuster & Wade, 2003). Support for hypothetical advantages of smaller males for pairing was not found, although it has been reported in several taxa (Andersson, 1994). However, experimental arenas may differ from natural conditions where smaller males could gain mating advantages, and more experiments are needed to draw a robust conclusion. Thus, as in most insect species (Blanckenhorn *et al.*, 2007), these results suggest that female-biased sexual size dimorphism of *M. aspersus* is influenced by fecundity selection, which favours a large body size in females, while the mechanism of sexual selection in males has not been conclusively identified.

In summary, these results highlight the importance of natural selection driving the evolution of sexual size dimorphism, for which the evidence has scarcely been documented (Allen *et al.*, 2011). Natural selection acting on body size of females during the aestivation period may explain sexual size dimorphism of *M. aspersus*. Selection for fecundity associated with large body size of females, but not sexual selection favouring males of small size, might also contribute to the evolution of sexual size dimorphism in this caddisfly.

Acknowledgements

Financial support was provided by the project BOS2002-03604 from Spanish Ministry of Science and Technology and the Area de Cultura of Diputación de Granada. We are very grateful to Manuel G. Ríos for his collaboration in this study, and to José Manuel Poquet, Andrés Porras, Jesús Notario and Carmen and Cristina Soler for their help in the field work. Also to Manuel Tierno de Figueroa, Jordi Moya-Laraño and the participants of the International Workshop on the Evolution of Sexual Dimorphism celebrated at Ascona (Switzerland) for the contribution of ideas about this subject. David Nesbitt corrected the English of the manuscript. Comments and suggestions of two anonymous referees greatly improved previous version of the article.

References

- Alcock, J. (1998) *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Alexander, R.McN. (1999) *Energy for Animal Life*. Oxford University Press, New York, New York.
- Allen, C.E., Zwaan, B.J. & Brakefield, P.M. (2011) Evolution of sexual dimorphism in the Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **56**, 445–464.
- Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Banks, M.J. & Thompson, D.J. (1985) Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, **33**, 1175–1183.
- Berger, D., Walters, R. & Gotthard, K. (2008) What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Functional Ecology*, **22**, 523–529.
- Blackmore, M.S. & Lord, C.C. (2000) The relationship between size and fecundity in *Aedes albopictus*. *Journal of Vector Ecology*, **25**, 212–217.
- Blanckenhorn, W.U. (2000) The evolution of body size: what keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology*, **75**, 385–407.
- Blanckenhorn, W.U. (2005) Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, **111**, 977–1016.
- Blanckenhorn, W.U., Meier, R. & Teder, T. (2007) Rensch's Rule in insects: patterns among and within species. *Sex, Size and Gender Rules. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism* (ed. by D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn and T. Székely), pp. 60–70. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Botosaneanu, L. (1974) Notes descriptives, faunistiques, écologiques, sur quelques trichoptères du 'trio subtroglophile' (Insecta: Trichoptera). *Travaux de l'Institut de Speologie 'Emile Racovitza'*, **13**, 61–75.
- Bournaud, M. (1971) Observations biologiques sur les Trichoptères cavernicoles. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **7**, 196–211.
- Bouvet, Y. (1971) La diapause des trichoptères cavernicoles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **96**, 375–383.
- Bouvet, Y. (1974) Ecologie et reproduction chez les Trichoptères cavernicoles du groupe *Stenophylax* (Limnephilidae, Stenophylacini). *Proceedings of the 1st International Symposium on Trichoptera* (ed. by H. Malicky), pp. 105–109. Dr W. Junk, The Hague, The Netherlands.
- Bouvet, Y. (1975) Les Trichoptères du groupe de *Stenophylax*: conditions de vie et réactions aux variations des facteurs du milieu. *Annual Spéléologie*, **30**, 207–229.

- Bouvet, Y. & Ginet, R. (1969) Données biologiques et biogéographiques sur le 'groupe de *Stenophylax*' cavernicoles en France (Insectes Trichoptères). *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **10**, 334–349.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1991) *Phylogeny, Ecology, and Behaviour: A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. & Leutenegger, W. (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, **39**, 1335–1351.
- Crompton, B., Thomason, J.C. & McLachlan, A. (2003) Mating in a viscous universe: the race is to the agile, not to the swift. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, **270**, 1991–1995.
- Darwin, C. (1871) *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London, U.K.
- Endler, J.A. (1986) *Natural selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Fairbairn, D.J. (1997) Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 659–687.
- Fairbairn, D.J. & Preziosi, R.F. (1994) Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *American Naturalist*, **144**, 101–118.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. & Székely, T. (2007) *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Foellmer, M.W. & Moya-Laraño, J. (2007) Sexual size dimorphism in spiders: patterns and processes. *Sex, Size and Gender Rules. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism* (ed. by D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn and T. Székely), pp. 71–81. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Ghiselin, M.T. (1974) *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley, California.
- Hedrick, A.V. & Temeles, E.J. (1989) The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**, 136–138.
- Honek, A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, **66**, 483–492.
- Lande, R. (1980) Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, **34**, 292–305.
- Leutenegger, W. & Cheverud, J. (1982) Correlates of sexual dimorphism in primates: ecological and size variables. *International Journal of Primatology*, **3**, 387–402.
- Lindfors, P., Gittleman, J.L. & Jones, K.E. (2007) Sexual size dimorphism in mammals. *Sex, Size and Gender Roles* (ed. by D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn and T. Székely), pp. 16–26. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Malicky, H. (2004) *Atlas of European Trichoptera/Atlas Der Europäischen Köcherfliegen/Atlas Des Trichoptères D' Europe*. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Masaki, S. (1980) Summer diapause. *Annual Review of Entomology*, **25**, 1–25.
- McLachlan, A., Ladle, R. & Crompton, B. (2003) Predator–prey interactions on the wing: aerobatics and body size among dance flies and midges. *Animal Behaviour*, **66**, 911–915.
- Moya-Laraño, J., Halaj, J. & Wise, D.H. (2002) Climbing to reach females: romeo should be small. *Evolution*, **56**, 420–425.
- Moya-Laraño, J., El-Sayyid, M.E.T. & Fox, C.W. (2007) Smaller beetles are better scramble competitors at cooler temperatures. *Biology Letters*, **3**, 475–478.
- Nijhout, H.F. (1994) *Insect Hormones*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Payne, R. (1984) Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs*, **33**, 1–52.
- Preziosi, R.F., Fairbairn, D.J., Roff, D.A. & Brennan, J.M. (1996) Body size and fecundity in the waterstrider *Aquarius remigis*: a test of Darwin's fecundity advantage hypothesis. *Oecologia (Berlin)*, **108**, 424–431.
- Rank, N.E., Yturralde, K. & Dahlhoff, E.P. (2006) Role of contests in the scramble competition mating system of Leaf Beetle. *Journal of Insect Behavior*, **19**, 699–710.
- Read, A. & Harvey, P. (1989) Life history differences among the eutherian radiations. *Journal of Zoology (London)*, **219**, 329–353.
- Reiss, M.J. (1989) *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Rivero, A. & West, S. (2002) The physiological costs of being small in a parasitic wasp. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 407–420.
- Salavert, V., Zamora-Muñoz, C., Ruiz-Rodríguez, M., Fernández-Cortés, A. & Soler, J.J. (2008) Climatic conditions, diapause and migration in a troglophile caddisfly. *Freshwater Biology*, **53**, 1606–1617.
- Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2005) Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology*, **86**, 155–163.
- Shuster, S.M. & Wade, M.J. (2003) *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Svensson, B.W. (1972) Flight periods, ovarian maturation, and mating in Trichoptera at a South Swedish stream. *Oikos*, **23**, 370–383.
- Székely, T., Freckleton, R.P. & Reynolds, J.D. (2004) Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 12224–12227.
- Székely, T., Lislevand, T. & Figuerola, J. (2007) Sexual size dimorphism in birds. *Sex, Size and Gender Roles* (ed. by D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn and T. Székely), pp. 27–37. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Tinaut, A. (1995) Estudio de la artropodofauna de la Cueva del Agua de Iznalloz (Granada). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **19**, 157–174.
- Wheeler, D. (1996) The role of nourishment in oogenesis. *Annual Review of Entomology*, **41**, 407–431.
- Wiggins, G.B. (1973) A contribution to the biology of caddisflies (Trichoptera) in temporary pools. *Royal Ontario Museum Life Sciences Contributions*, **88**, 1–28.
- Wiggins, G.B. (2004) *Caddisflies. The Underwater Architects*. University of Toronto Press, Toronto, Canada.
- Wiggins, G.B., Mackay, R.J. & Smith, I.M. (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie – Supplement*, **58**, 97–206.

Accepted 6 March 2011

Climatic conditions, diapause and migration in a troglophile caddisfly

V. SALAVERT*, C. ZAMORA-MUÑOZ*, M. RUIZ-RODRÍGUEZ†, A. FERNÁNDEZ-CORTÉS‡
AND J. J. SOLER†

*Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, Granada, Spain

†Estación Experimental de Zonas Áridas, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Almería, Spain

‡Departamento de Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente, Universidad de Alicante, Alicante, Spain

SUMMARY

1. Factors explaining the end of diapause include environmental conditions such as daily photoperiod, temperature and humidity. However, because all these factors are almost constant inside deep caves, they would hardly affect diapause termination in many animal taxa that use such habitats in which to aestivate or hibernate (such as bats and some insects, snakes or frogs).

2. An innate biological signal, based on body reserves (mass), could determine the end of diapause in cave-dwelling animals. Another possibility is that the diapausing animals may use as a stimulus convective air circulation, produced by a fall in temperature outside the cave to a value below that inside (i.e. temperature inversions). Here, we explored these two non-exclusive hypotheses explaining the end of diapause and the start of migration in the caddis *Mesophylax aspersus*. This species aestivates as an adult in caves, as a physiological adaptation to seasonal drought and stream drying.

3. The variation in body mass of individuals entering and leaving the cave was similar, suggesting no role for the 'reserve level' hypothesis in breaking diapause. However, the onset of a temperature inversion in autumn coincided with the breaking of diapause followed after a few days by the migration of the caddisflies.

4. We conclude that the seasonal air currents, produced by thermal inversions, could be the migration stimulus for caddisflies and many other animals that spend a period of diapause in caves.

Keywords: cave, convective air circulation, *Mesophylax aspersus*, summer diapause, temporary streams

Introduction

Timing the onset of migration, often associated with seasonal reproduction in particular areas, is crucial for many birds, mammals (Sandell *et al.*, 1991; Hoover, 2003) and insects (Dingle, 1996; Hardie, Gibson & Wyatt, 2001). Most of the putative stimuli for migration are related to environmental conditions (e.g. Hill & Gatehouse, 1993), but the possibility of

innate biological signals, such as those based on energy (i.e. fat) reserves, must be considered (Saunders, 2002).

Caves are used as a temporal refuge by some insects (e.g. Bouvet, 1971; Tercafs, 2000) and endothermic (bears, bats) and ectothermic (snakes and frogs) vertebrates (e.g. Sexton & Hunt, 1980; Resetarits, 1986; Humphries, Speakman & Thomas, 2005). Caves are quite constant environments in terms of day length, temperature and humidity (e.g. Culver, 1982) and it seems unlikely that the troglophile fauna uses variations in conditions in the timing of events such as migration. However, a phenomenon known as 'cave breathing', convective currents due mainly to changes

Correspondence: V. Salavert & C. Zamora-Muñoz,
Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias,
Campus Fuentenueva s/n, Universidad de Granada, E-18071,
Granada, Spain. E-mail: salavert@ugr.es; czamora@ugr.es

in atmospheric pressure or to differences between the temperature inside and outside the cave (Christoforou, Salmon & Cass, 1996; Fernández-Cortés, 2005; Fernández-Cortés, Calaforra & Sánchez-Martos, 2006), could inform animals about the environment outside the caves. In this sense, the onset and breaking of dormancy in troglophile frogs and snakes have been related to the reversals in the thermal gradient between soil surfaces inside and outside the cave (Sexton & Hunt, 1980; Resetarits, 1986). Dormancy is a state of reduced metabolism, and two types can be distinguished ecologically: hibernation in winter or aestivation in summer (Saunders, 2002). For other animals inhabiting deep caves, such as bats, other factors as external ambient temperature or barometric pressure have been suggested as important for migration decisions (Berková & Zukal, 2006). In any case, because caves are used by many animals for hibernation and aestivation, and abandoning the cave at an optimal time profoundly affects reproductive success, the study of factors potentially explaining migration decision in troglophile animals would help to understand the biology of these species.

Some caddisfly species, belonging to the '*Stenophylax* group' (Schmid, 1957), are called 'subtroglophile' because their adults are cave-dwelling (Bournaud, 1971; Botosaneanu, 1974). The larvae of these species exploit temporary waters and the adults undergo aestivation, or summer diapause, delaying reproduction until autumn or winter when larval habitats are refilled or rain is imminent (Bouvet, 1971; Botosaneanu, 1974; Denis, 1977; Wiggins, Mackay & Smith, 1980; Williams, 2006). This diapause incurs a minimum energetic expenditure during this period (Bouvet, 1971; Botosaneanu, 1974; Denis, 1974). Mating takes place after aestivation and before migration (e.g. Botosaneanu, 1974; V. Salavert, C. Zamora-Muñoz & M. Ruiz-Rodríguez, unpubl. data), and both sexes leave the caves (Bouvet, 1975; V. Salavert, C. Zamora-Muñoz & M. Ruiz-Rodríguez, unpubl. data).

Although several studies deal with the ecology of this troglophile group (e.g. Bournaud & Bouvet, 1969; Bournaud, 1971; Bouvet, 1975; Malicky, 1987) our knowledge of them is quite limited. Very little is known about how adults locate caves, or which factors induce them to leave this subterranean habitat. The survival of troglophile caddisflies largely depends upon the match between the time at when they break their diapause and leave the cave, and the

onset of rain. The study of factors that determine the migration from the cave to oviposit are therefore particularly interesting in these insects.

Here, we tested two non-exclusive hypotheses to explain the end of the aestivation and the initiation of migration from the cave. The first hypothesis (H1) suggests that energy reserves (indicated by body mass) act as an internal signal that determines the breaking of the summer diapause. Troglophile caddisflies do not feed as adults (Bournaud, 1971; Malicky, 1987), and survive mainly on the fat reserves accumulated by the larva (Bournaud, 1971). Thus, assuming a constant rate of body mass lost during the diapause, the time taken to consume reserves could indicate the optimal time for abandoning the cave. Flight is a very energetically expensive activity that produces great physiological demands on the individual (Dudley, 2001; Goldsworthy & Joyce, 2001). Thus, errors on the time of leaving the cave would be under strong selection. The second hypothesis (H2) suggests that an abiotic factor, such as a thermal inversion (Christoforou *et al.*, 1996; Fernández-Cortés *et al.*, 2006), induces the breaking of diapause and leaving the cave. In particular, troglophile insects could use air currents to infer environmental conditions outside the caves and hence, to 'decide' to migrate.

The first hypothesis (H1), infers an internal biological signal that does not depend on environmental conditions but on body condition. It firstly predicts that, because most individuals would leave the cave upon reaching a similar body condition, the variation of body mass of the individuals captured at departure time (autumn) would be smaller than that estimated for those captured when they arrived at the cave (spring). Moreover, because body condition of diapausing individuals at a target date would largely depend on body condition when they arrive to the cave, as well as on their arrival date, H1 secondly predicts that the migration should not be concentrated in a short period, because it depends on individual body mass and date of entering the cave.

From the second hypothesis (H2) we predict, first, that thermal inversion should coincide with the date when caddisflies end their diapause. Fulfilment of this prediction would suggest that insects might detect and use the convective circulation of air to determine the start of migration. Secondly, if the migration is induced by this environmental change, most individuals would start migration on the same date. In other

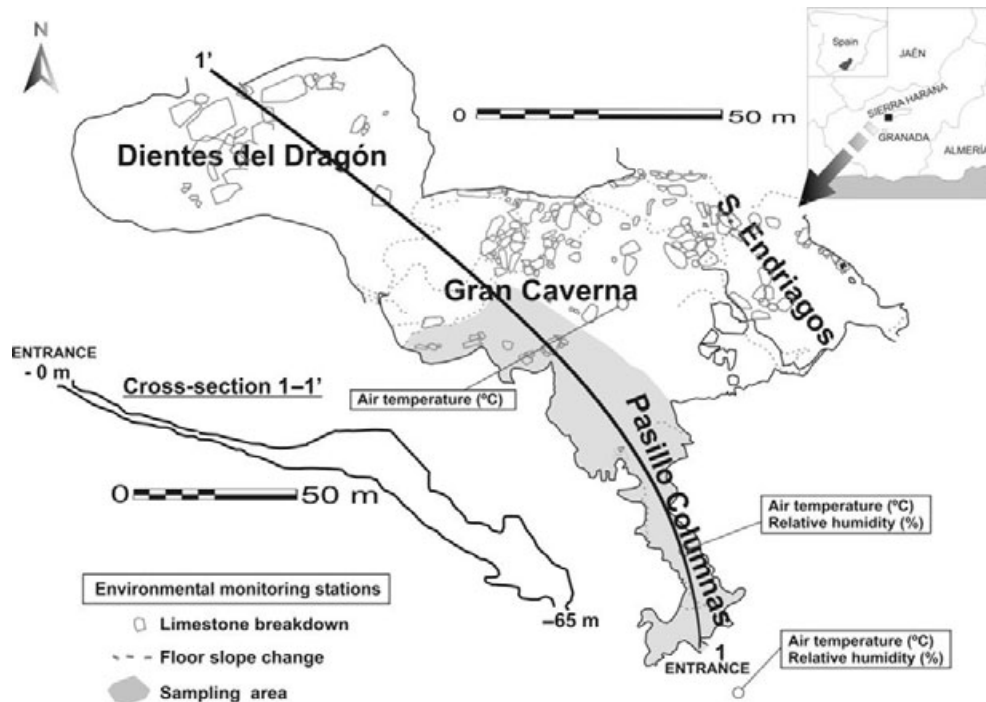


Fig. 1 Partial topography of the Cueva del Agua (based upon: González-Ríos & Marín, 1994) showing: (1) sampling area for troglophile caddisflies (grey area), (2) spatial location of the environmental monitoring stations (cross-section 1-1').

words, a concentrated migration predicts a leptokurtic frequency distribution of captured individuals, with a kurtosis value significantly higher than zero. In contrast, in a non-concentrated migration (as in the second prediction of H1), the frequency distribution of individuals at the departure period will follow a normal distribution or with a kurtosis term significantly smaller than zero.

Methods

Study site

The Cueva del Agua de Iznalloz is located in south-east Spain (Granada) in the occidental area of the Sierra Harana mountains. This cave is a subterranean laboratory for environmental hydro-geological research, intensely monitored since 1995 (González-Ríos & Marín, 1994; Barranco *et al.*, 2004; Fernández-Cortés *et al.*, 2006). The only known natural entrance to the cave lies at 1746 m a.s.l. (the maximum altitude within the cave) and the cave is 165 m deep. The caddisfly sampling area, with a length of approximately 135 m, extended from the entrance through the 'Pasillo de las Columnas' gallery as far as the

chamber of 'Gran Caverna' (Fig. 1). The sampling area for the environmental variables studied, extended from the entrance through the 'Pasillo de las Columnas' gallery and the chamber of 'Gran Caverna', as far as the 'Dientes del Dragón' zone, covering a depth of 65 m (cross-section 1-1', Fig. 1).

Species and sampling methods

The study species was *Mesophylax aspersus* (Rambur 1842). This species is the most abundant in the *Stenophylax* group (Limnephilidae) found in the Cueva del Agua (V. Salavert, C. Zamora-Muñoz and M. Ruiz-Rodríguez, pers. obs.). The sampling procedure consisted of a visual inspection of the sampling area (Fig. 1), searching actively for adults caddisflies on the walls and ceiling of the cave. Individuals were caught by hand nets or directly with forceps. Taking account of the arrival and departure times of the caddis, the sampling period covered the spring (March–May) and autumn (October–December) of 2000, 2002, 2003 and 2004. During these periods, the cave was visited every 2–3 days. We also visited the cave once per week in each summer, though caddisflies were never located (Tinaut, 1995; V. Salavert,

C. Zamora-Muñoz and M. Ruiz-Rodríguez, pers. obs.), probably because they hide in the fissures. After capture, individuals were transported to the laboratory in isothermal boxes (6–10 °C), where they were weighed on a digital balance (accuracy 0.0001 g; SV-120A, Gram Precision, Barcelona, Spain), and the lengths of both right and left forewings were measured to the nearest 0.01 mm using a digital calliper (Calb112; SESA Tools, Guipúzcoa, Spain) under a binocular microscope. Caddisflies were held in a small transparent glass tube while they were weighed and measured, to keep them still. Wing length was calculated as the mean value of right and left forewings. Most of the individuals were returned to the cave, except a few individuals per year that were kept in the laboratory for other scientific purposes.

Study of environmental variables

Replenishment of air within caves results from convective air circulation, such that cool air enters the cave from outside and warm air is expelled (see Christoforou *et al.*, 1996), and occurs in the Cueva del Agua. This circulation is provoked by temperature inversions caused by a fall in outside temperature to a value below that in the cave. Thermal inversions are most common during the winter (November–April), at the beginning and at the end of each day (Fernández-Cortés *et al.*, 2006).

To study climatic conditions both inside and outside the cave, data were collected using solid-state data loggers at three locations: outside the cave entrance and in the Pasillo de las Columnas (Thermos Data mod. TH; Digital Analog Systems, Roma, Italy), and within the Gran Caverna (Thermos Data mod. TE; Digital Analog Systems) (Fig. 1). Hourly measurements of temperature and relative humidity (RH) were made over 4 years (2000, 2002, 2003 and 2004). In 2004, the data-logger in the Pasillo de las Columnas was out of service from 15 October to 12 November. Temperature was measured using a resistive sensor with a range between –25 and 100 °C, with an accuracy of ±0.2 °C (0–70 °C). The resolution of air temperature was 0.1 °C for recordings outside the cave and in the Pasillo de las Columnas and 0.01 °C in the Gran Caverna chamber. RH was measured using a capacitive sensor that operates between 0% and 100% RH, with an accuracy of ±2% between 0% and 75%

RH. The resolution of the RH sensor was 0.1%. The temperature gradient was quantified as the difference in temperature between each of the monitoring stations inside and outside the cave. Two types of inversion of the thermal gradient (i.e. interchange of the air in the cave) can be distinguished: (i) partial inversion (convective circulation is restricted to the air between the exterior of the cave and the Pasillo de las Columnas) and is calculated as the difference in temperature between outside the cave and the Pasillo de las Columnas and (ii) total inversion (the denser and cooler outside air can reach as far as the Gran Caverna, displacing warmer, less denser air toward the exterior) and is calculated as the difference in temperature between outside the cave and the Gran Caverna.

Light at the three locations was measured by a luxometer with a range of 0.1 lux–199.9 Klux (Delta HD8366, Productos de Conservación S.A., Madrid, España).

Statistical analyses

The body condition of individuals arriving at and departing the cave was compared by means of ANCOVA, with wing length as the controlling variable (covariable), body mass as the dependent variable, and period and sex as the fixed factors (García-Berthou, 2001). Any interaction between fixed factors would inform us of whether the change in body condition between arrival and departure depended on the sex.

The Levene test of homogeneity of variances (Quinn & Keough, 2002) was used to compare the variance of individual body mass upon arrival and departure. In addition, the kurtosis term associated with the frequency distribution of observed caddisflies departure dates was used to explore whether migration from the cave was more or less synchronous than that expected from a normal distribution (i.e. the kurtosis term differed from zero).

To determine both the date when the number of captures was maximal and the time when migration had finished, we estimated a logistic curve of the accumulated frequencies of captures on different dates. Briefly, the number of captured caddisflies was fitted to a logistic equation of the form:

$$\text{Number of individuals} = A/[1 + e^{-K(t-t_{50})}]$$

where Number of individuals is the accumulated number of individuals captured during autumn, the departure period from the cave (t); A represents the approximate asymptote of the curve (i.e. time when migration ends); K is the capture rate constant (i.e. slope); e is the base of natural logarithms and t_{50} is the date at the inflection point of the capture curve, which indicates the date when the number of captures reached the maximum. Statistical analyses were performed using STATISTICA software[®] (StatSoft, Inc., 2006).

Results

Body condition upon arrival and departure

As expected, the body mass of females and males at departure from the cave (no. females = 82; males = 312), was significantly lighter than that on arrival (no. females = 54; males = 49) (ANCOVA controlling for wing length, effect of period, $F_{1,420} = 47.59$, $P < 0.0001$; Fig. 2). Although males were on average lighter than females (ANCOVA controlling for wing length, effect of sex, $F_{1,420} = 72.55$, $P < 0.0001$), both sexes lost weight at the same rate (ANCOVA controlling for wing length, interaction between sex and period, $F_{1,420} = 0.44$, $P = 0.51$; Fig. 2).

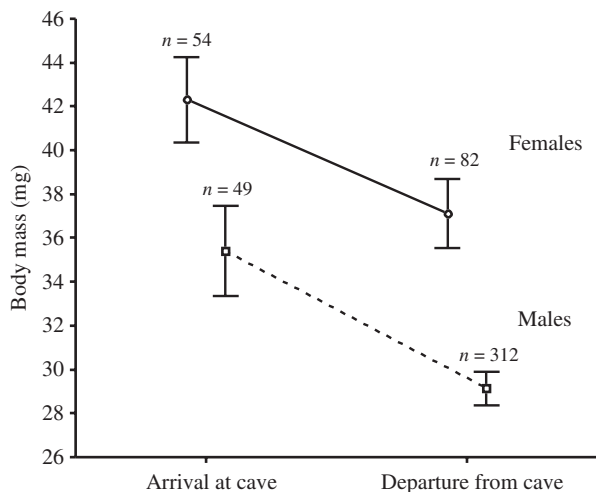


Fig. 2 Comparison of body mass of female and male caddisflies on arrival at (spring) and departure from (autumn) Cueva del Agua. ANCOVA analysis with wing length as the controlling variable (covariable), body mass as the dependent variable and the period and sex as the fixed factors. Represented values are the covariates at their means and their ± 0.95 confidence intervals (denoted by the vertical bars).

Moreover, the variances of body mass estimated for both males and females on departure from the cave were not significantly less than variances estimated on arrival at the cave (Levene Tests of homogeneity of variances, females $F_{1,134} = 3.83$, $P = 0.052$; males $F_{1,359} = 1.63$, $P = 0.203$; both male and female together, $F_{1,495} = 1.83$, $P = 0.18$). Further, the body mass of both migrating males and females was quite variable, since variances were twice the estimated mean body mass values (females, mean = 40.62, variance = 112.20, $n = 82$; males, mean = 28.04, variance = 40.90, $n = 312$). Finally, the relationship between body mass and date of capture during the departure period was not significant ($r = 0.058$, $P = 0.252$, $n = 395$). These results suggest that in neither females nor males does body condition determine the onset of migration back to the river.

Individual distribution of migration dates

Most caddisflies left the cave within a 20-day period during the autumn, most captures occurring during November (6–26 November). The median capture date was between the 13 and 20 November, depending on the year (Fig. 3a). For each of the years studied, males and females left the cave on similar dates ($t < 1.85$, d.f. > 80 , $P > 0.067$).

The frequency distribution of departure dates differed significantly from a normal distribution (Fig. 3a; Shapiro-Wilk, $W = 0.986$, $P < 0.0001$). This was partially because the distribution was sharper than could be fitted to a normal distribution (Fig. 3a; although with a non-significant kurtosis term, k (SE) = 0.193 (0.220), $t_{493} = 0.877$, $P = 0.380$), indicating that the departure of caddisflies from the cave was concentrated over a short period. Similar results were obtained when we analysed separate frequency distributions for both sexes (males, Shapiro-Wilk, $W = 0.987$, $P < 0.005$, k (SE) = 0.168 (0.255), $t_{362} = 0.659$, $P = 0.511$; females, Shapiro-Wilk, $W = 0.956$, $P = 0.002$, k (SE) = 0.719 (0.488), $t_{95} = 0.231$, $P = 0.818$). In agreement with this interpretation, the frequency distribution of captures during the arrival period to the cave did not follow a normal distribution either (Fig. 3b; Shapiro-Wilk, $W = 0.957$, $P < 0.001$). The shape of the curve was flatter than a normal distribution [platycurtic, k (SE) = -0.785 (0.435), although this was not quite significant, $t_{121} = 1.790$, $P = 0.074$; Fig. 3b). Overall, our results suggest that departure

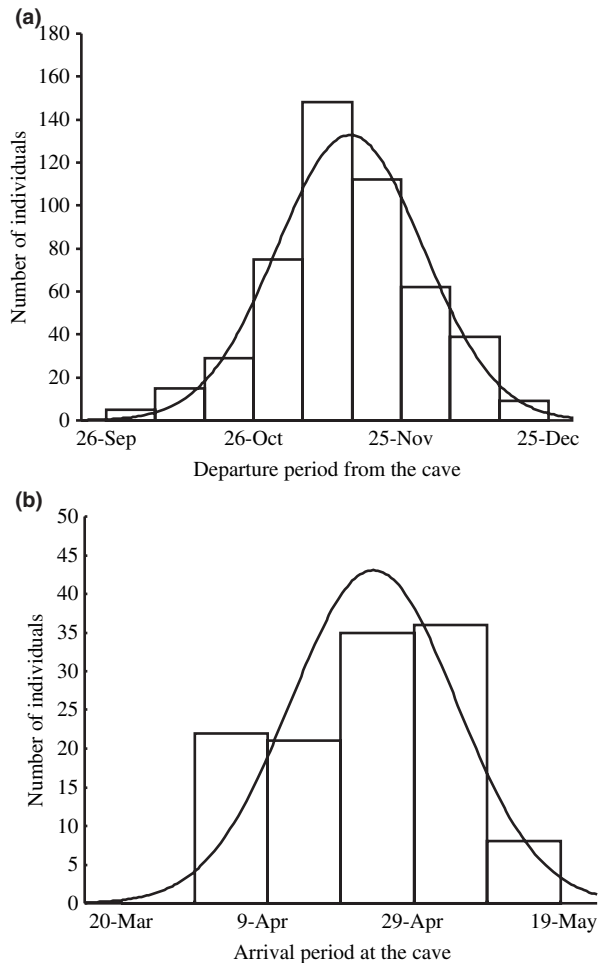


Fig. 3 Frequency distribution of individuals captured during the study upon (a) departure from and (b) arrival at the Cueva del Agua.

from the cave was synchronous but did not depend on individual body mass.

Influence of abiotic factors in the migration

The mean air temperature in the Cueva del Agua decreased gradually with distance from the Cave entrance and depth (mean daily temperature recorded in years studied, at exterior = 11 °C, Pasillo Columnas = 10.9 °C and Gran Caverna = 8.99 °C; and daily thermal amplitude recorded in years studied, at exterior = 7 °C, Pasillo Columnas = 0.4 °C and Gran Caverna = 0.02 °C). Temporal variation of air temperature also had a spatial component, with the variation being less pronounced with increasing distance from

the cave entrance (Fig. 4). At the station closest to the cave entrance (Pasillo de las Columnas), temporal variations in RH were closely linked to hygrothermic changes outside the cave, with values of RH approaching saturation (mean daily humidity over the study outside the cave was 72%, at Pasillo Columnas 99.9% and at Gran Caverna 100%; mean amplitude of daily humidity amplitude recorded outside the cave was 31.7%, at Pasillo Columnas 0.7% and at Gran Caverna 0%; Fig. 4). Beyond 7 m from the entrance (at the start of Pasillo de las Columnas) daylight was not detected and beyond 18 m the air was saturated for the greater part of the year.

An inversion in the thermal gradient is indicated by values >0 in Fig. 5a. Partial thermal inversions were more frequent and intense than total inversions. However, both types of inversions were less frequent during the late spring and summer (May–September) and peak intensities were recorded exclusively during late autumn, winter and early spring (October to beginning of May; see Fig. 5). The distribution of thermal inversions over 1 day (Fig. 5b) indicated that they were more frequent during the early morning (06:00 hours, 5.2%) due to a sharp drop in the outside temperature associated with frosts. A second peak of higher intensity occurred at the beginning of the night (21:00 hours, 4.7%), as outside air temperature fell sharply, which occurred most often in autumn and winter.

Because variations in partial and total thermal inversions gave similar results in every year studied, only results on partial inversion dates are presented for the rest of the analyses, to avoid repetition. Mean hourly values of interior–exterior thermal differences for the cave increased significantly from the late summer to the beginning of winter, independently of study year ($r = 0.729$ for year 2002, $r = 0.804$ for year 2003 and $r = 0.890$ for year 2004, $P < 0.0001$ in all the cases; Fig. 6), as the temperature outside the cave fell during autumn. During this period, thermal inversions (partial inversion, specifically) started on 23 September in 2002 (Fig. 6a), 1 October in 2003 (Fig. 6b) and 9 October in 2004 (Fig. 6c). This climatological change in the cave (i.e. a thermal inversion) produces air currents, which the caddisflies could detect and, consequently, might induce the breaking of diapause and the onset of migration from the cave.

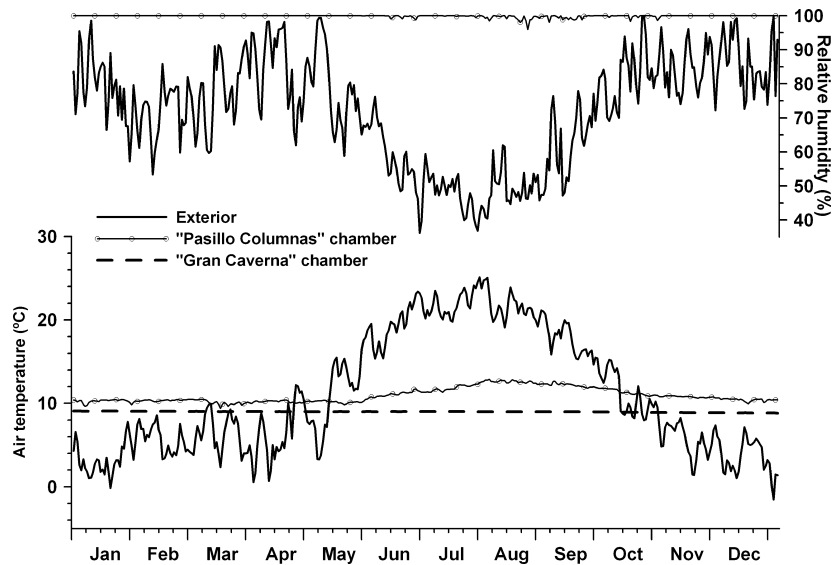


Fig. 4 Mean daily temperature and relative humidity of the air outside and inside the Cueva del Agua, estimated with data from the years 2000, 2002–04.

The accumulated number of caddisflies captured over every year sampled was a significant fit to a logistic equation (Fig. 6). The date of the first capture of caddisflies after the summer was 1 October in 2002, 7 October in 2003 and 6 October in 2004. Approximately half of the total individuals were captured between the 13 and 20 of November, depending on the year ($t_{50} = 15$ of November for 2002, $t_{50} = 13$ of November for 2003 and $t_{50} = 19$ of November for 2004; Fig. 6).

The first capture of a caddis occurred about 1 week after thermal inversion first occurred (8 and 6 days in 2002 and 2003 respectively). Moreover, the capture rate was very similar in the 3 years of the study ($K = 0.09$ for 2002, $K = 0.12$ for 2003 and $K = 0.09$ for 2004). These findings together are consistent with the second hypothesis, and infer that abiotic factors induce migration.

Discussion

Summer diapause or aestivation is a form of dormancy induced before the height of summer. The function of summer diapause in insects such as weevils, chrysomelid beetles, carabid beetles, crane-flies and caddisflies is to delay the reproductive phase until conditions are more favourable, in the autumn or winter (Masaki, 1980). The start of the diapause in adult caddisflies (which inhibits ovarian development during summer) is conditioned by photoperiod during the larval stage (Bouvet, 1974; Denis, 1977).

In troglophile caddisflies, once diapause has begun factors such as low temperature (<14 °C), low light intensity and an ambient saturated humidity (close to 100%) of some caves are important for survival (Bournaud, 1971; Bouvet, 1974, 1975; Malicky & Winkler, 1974). The Cueva del Agua, but not other caves in the area, satisfy these conditions for troglophile caddisflies such as *M. aspersus*, *Stenophylax crossotus* McL. 1884, *Stenophylax espanioli* Schmid, 1957 and *Micropterna fissa* McL. 1875 (Tinaut, 1995; V. Salavert, C. Zamora-Muñoz & M. Ruiz-Rodríguez, unpubl. data).

The general statement that breaking of diapause depends on environmental stimuli is true for some species but not for others (Tauber & Tauber, 1976, 1981). In contrast to the end of an overwintering diapause, which is mainly determined by photoperiod, moisture and food, factors explaining the breaking of summer diapause are not well known except for a few species (Tauber & Tauber, 1976; Masaki, 1980). There is evidence, however, suggesting that the end of the ovarian diapause in some epigeous and troglophile caddisflies, is associated with a short-day photoperiod (Novák & Sehnal, 1963; Gower, 1967; Svensson, 1972; Malicky & Winkler, 1974). Nevertheless, photoperiod is unlikely to explain the end of diapause in our cave-dwelling caddisflies. As in most other studies performed in caves (e.g. Bournaud, 1971; Bouvet, 1971, 1974), the effect of the photoperiod is rapidly lost in the Cueva del Agua because, for aestivation, most caddisflies flew deep into the cave,

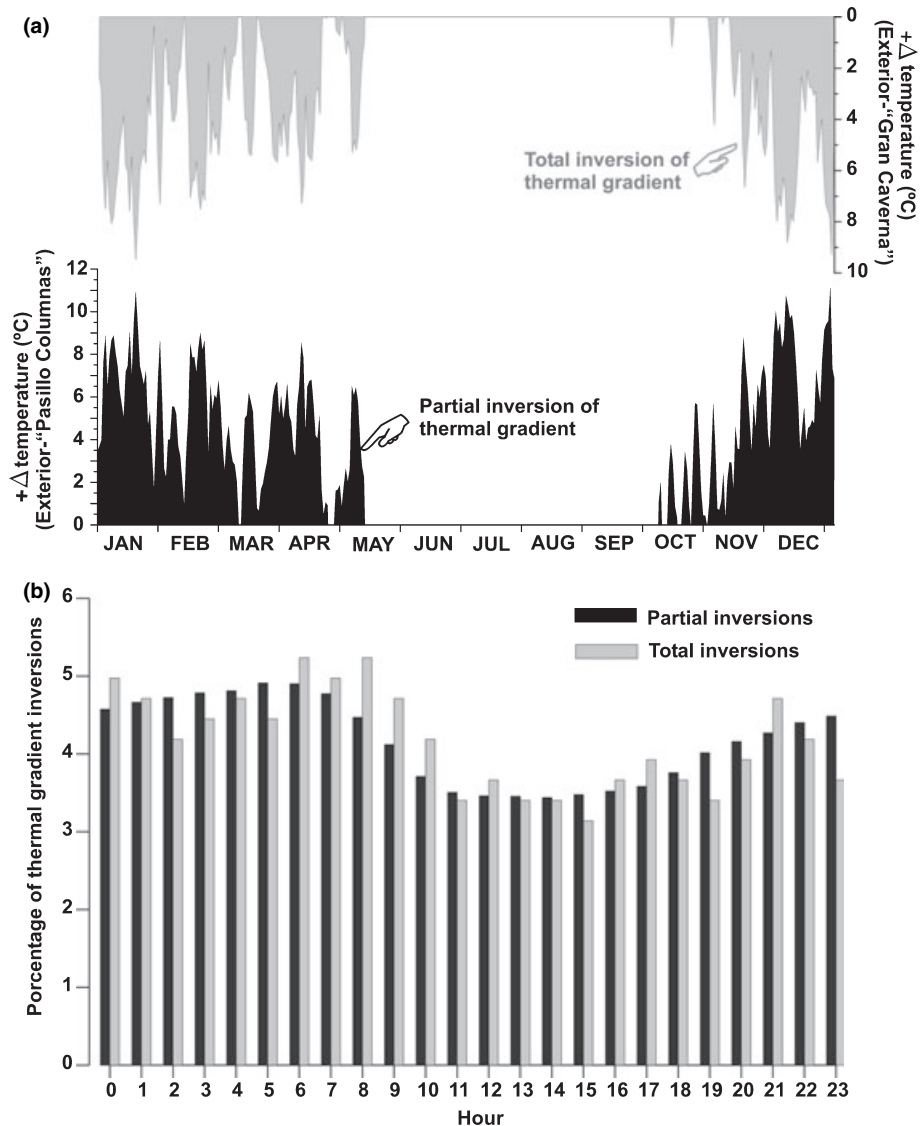


Fig. 5 (a) Mean hourly values (years 2000, 2002–04) of thermal differences between internal [Pasillo de las Columnas (partial thermal inversion) and Gran Caverna (total thermal inversion)] and external air temperature (differences >0 indicate partial or total thermal inversion). (b) Hourly distribution of both types of thermal gradient inversions (throughout an average day of the period 2000 and 2002–04).

far from the influence of daylight. Neither can declining temperature bring the end of ovarian diapause in troglophile caddisflies, because temperature inside the caves is almost constant and laboratory experiments with these species (from genera *Microp-terna* and *Stenophylax*) showed that two populations kept at different temperatures both had a synchronous diapause (Bouvet, 1971, 1974).

We hypothesized that a decline in body reserves could be the stimulus that ends the diapause in troglophile caddisflies. This hypothesis is plausible

because much energy is necessary to fly a long distance to oviposition sites (Dudley, 2001). Since *M. aspersus* mates after diapause and the females have to migrate to water for oviposition (Botosaneanu, 1974; V. Salavert, C. Zamora-Muñoz & M. Ruiz-Rodríguez, unpubl. data), an 'alarm signal' indicating a shortage of energy would be advantageous. The body mass of females and males of *M. aspersus* declined between arrival at and departure from the cave. This presumably reflects the energy costs of diapause, combined with a lack of food intake. It has

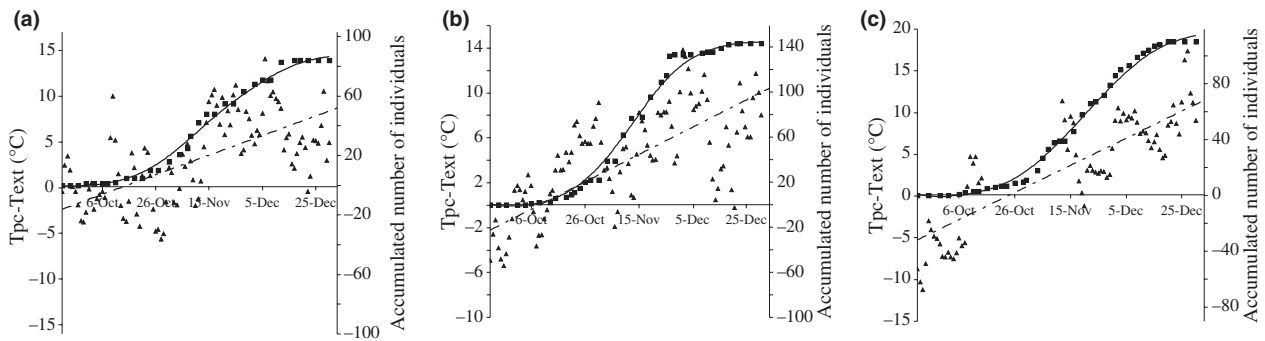


Fig. 6 Mean hourly values of thermal differences between internal (from 'Pasillo de las Columnas') and external air temperatures (Tpc-Text, triangles), from late summer to the beginning of winter, and the accumulated number of individuals (squares) captured over departure period from years 2002 (a), 2003 (b) and 2004 (c). The dotted line is a fit to the temperature, and the solid curve is a fit to the accumulated number of individuals.

been suggested that caddisflies might ingest water with organic material (e.g. amino acids, bacteria and protozoa) that percolates through cave walls (Bouvet, 1975). However, it is clear from our data, as well as from previous articles, that any such feeding cannot account for all the energy used, and that they survive mainly on the reserves of adipose tissue accumulated during larval life (Bournaud, 1971). In fact, under laboratory conditions and supplied only with water, the adults of these troglophile species survived during the summer, and the females were able to mature their ovaries and lay viable eggs (Bouvet, 1975).

The hypothesis of the existence of a biological signal, based on body reserves, did not fit our results because we found a great variation in the body mass of individuals leaving the cave for reproduction, which was not associated with the date of departure (see Results). In addition, variation in the body mass of individuals arriving did not differ from that estimated for those leaving the cave, as predicted from the 'food reserves' hypothesis. In any case, because it is possible that individuals adjust their body reserves before aestivation, we cannot completely refute the hypothesis that physical condition served as an internal signal for the termination of the diapause.

The other hypothesis tested suggests that abiotic factors were responsible for the end of the aestivation period of troglophile caddisflies. This hypothesis was founded on the well-known existence of air currents inside caves, which are mainly caused by differences in temperature inside and outside caves (see Christoforou *et al.*, 1996; Fernández-Cortés *et al.*, 2006). The study of abiotic factors in the Cueva del Agua

revealed that, although temperature inside the cave was almost constant throughout the year, the thermal gradient (differences between internal and external temperature) fluctuated depending on the seasons. Inversions of this thermal gradient provoke convective air circulation in this cave (Fernández-Cortés *et al.*, 2006; this article) that, according to our hypothesis, could be detected by caddisflies and induce the end of aestivation. The use of this cue inside the caves to begin migration in caddisflies has the advantage that thermal inversions are most frequent at the end of autumn and at the beginning of winter (October–January) (Fig. 5). More importantly, in all the years studied, the onset of high intensity thermal inversions coincided with the time of capturing the first migrating caddisflies after the aestivation period, and most of the captures were made within a short time. At that time, the resumption of flow in temporary rivers is most probably and, therefore, it is the optimum time for reproduction of these species with summer diapause. The movement of air masses in the cave, as outside temperature falls in autumn, indicates that seasonal rains are imminent. In Mediterranean-type streams, the discharge regime generally follows that of the rainfall pattern, and high flows commence abruptly in autumn or early winter (Gasith & Resh, 1999). A reversal in the thermal gradient of the soil surface has been used to explain the entry and exit from hibernation of snakes and frogs (Sexton & Marion, 1981; Resetarits, 1986). As in convective air circulation in caves, use of the thermal gradient in the soil ensures that snakes do not emerge from hibernation

until temperature conditions outside caves are beneficial and predictable (Sexton & Hunt, 1980).

To our knowledge, the seasonal airstreams produced by inversions of cave thermal gradients have never been measured or used to explain the end of the diapause and departure time in troglophile animals inhabiting deep caves (see studies of Berková & Zukal, 2006 on bats, and Tercafs, 2000 on moths, e.g.). It has been shown that some insects and spiders are able to detect the direction and frequency of air current under both laboratory and natural conditions (Barth *et al.*, 1995; Jacobs, 1995; Paydar, Doan & Jacobs, 1999). Caddisflies have long antennae, and raised areas of the integument of the head and thorax bear dense aggregations of setae (setose warts), which probably function as sensory organs (Wiggins, 2004). Air currents could be detected by the mechanoreceptor sensilla of caddisflies and could inform them, for instance, about the route out of the cave in the absence of light.

Not all caves have the same environmental properties in relation to the frequency and characteristics of thermal inversion (see Christoforou *et al.*, 1996). Thus, because of the advantages related to the use of air currents, the fact that populations of troglophile caddisflies are not found aestivating in some subterranean cavities (Bournaud, 1971; Bouvet, 1975, 1977; see before) even suggests that the abiotic conditions in such caves do not produce convective air circulation or that the thermal inversion phenomenon does not occur at the right time (i.e. at the end of autumn).

Nothing is known about how caddisflies find and choose the caves in which they aestivate, but it is supposed that it depends on interior climatic conditions. Because individuals choosing the wrong place would not reproduce, traits that facilitate finding optimal places for aestivations (i.e. caves with convective air circulation mainly occurring at the optimal time for migration) would rapidly become fixed in the population. In the cave studied here, peak intensities of thermal inversion are recorded from autumn to early spring and, within this period, at the beginning and at the end of each day (Fig. 5b, and Fernández-Cortés *et al.*, 2006). Consequently, air emanating from the cave could also be used by adults looking for aestivation places, or for detecting appropriate caves for diapause. In accordance with this possibility, we have made direct observations at the entrance of the Cueva del Agua at night, when caddisflies arrive, and

have observed that they never fly into the cave directly. Rather, they land near the cave entrance, pause outside and then crawl inside. Once in the cave, the individuals usually walk a few metres, stay near the entrance for 1 day and subsequently mostly fly deep inside the cave (V. Salavert, C. Zamora-Muñoz & M. Ruiz-Rodríguez, pers. obs.).

In summary, we present evidence for the importance of an environmental factor in caves that could determine essential life history characteristics that include breaking the diapause and the onset of migration towards oviposition areas. Such air currents in caves could also be relevant to other troglophile taxa that can detect them.

Acknowledgments

Financial support was provided by the project BOS2002-03604 from the Spanish Ministry of Science and Technology and the Area de Cultura of Diputación de Granada. Fernández-Cortés benefits from a postdoctoral grant supported by the Spanish Ministry of Education and Science through 'Juan de la Cierva' Program. We are very grateful to Manuel G. Ríos for his support and collaboration in this study, and to José Manuel Poquet, Andrés Porras and Jesús Notario for their help during field work. Comments and suggestions of two anonymous referees greatly improved the quality of this article.

References

- Barranco P., Mayoral J.C., Ruiz-Portero C. *et al.* (2004) Fauna endokárstica andaluza. In: *Investigaciones en Sistemas Kársticos Españoles* (Eds B. Andreo & J.J. Durán), pp. 473–501. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Barth F.G., Humphrey J.A.C., Wastl U., Halbritter J. & Brittinger W. (1995) Dynamics of arthropod filiform hairs. 3. Flow patterns related to air movement detection in a spider (*Cupiennius salei* Keys). *Royal Society Philosophical Transactions Biological Sciences*, **347**, 397–412.
- Berková H. & Zukal J. (2006) Flight activity of bats at the entrance of a natural cave. *Acta Chiropterologica*, **8**, 187–195.
- Botosaneanu L. (1974) Notes descriptives, faunistiques, écologiques, sur quelques trichoptères du "trio subtroglophile" (Insecta: Trichoptera). *Travaux de l'Institut de Speologie "Emile Racovitza"*, **13**, 61–75.

- Bournaud M. (1971) Observations biologiques sur les Trichoptères cavernicoles. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **7**, 196–211.
- Bournaud M. & Bouvet Y. (1969) Récoltes des Trichoptères dans les grottes de Chartreuse et dans la grotte du Crochet (Jura meridional). *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **5**, 139–147.
- Bouvet Y. (1971) La diapause des trichoptères cavernicoles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **96**, 375–383.
- Bouvet Y. (1974) Ecologie et reproduction chez les Trichoptères cavernicoles du groupe *Stenophylax* (Limnephilidae, Stenophylacini). In: *Proceedings of the First International Symposium on Trichoptera* (Ed. H. Malicky), pp. 105–109. Dr W. Junk, The Hague.
- Bouvet Y. (1975) Les Trichoptères du groupe de *Stenophylax*: conditions de vie et réactions aux variations des facteurs du milieu. *Annual Spéléologie*, **30**, 207–229.
- Bouvet Y. (1977) *Conditions de vie des Trichoptères Subtroglophiles (Insectes, Limnephilidae); Leurs Reactions aux Variations des Facteurs du Milieu*. PhD Thesis, Université Claude Bernard, Lyon, 1–82 pp.
- Christoforou C.S., Salmon L.G. & Cass G.R. (1996) Air exchange within the Buddhist cave temples at Yungang, China. *Atmospheric Environment*, **30**, 3995–4006.
- Culver D. (1982) *Cave Life: Evolution and Ecology*, Harvard University Press, Cambridge, MA, London & England, 1–189 pp.
- Denis C. (1974) Données sur la chronologie de la maturation ovarienne et sur la diapause de *Micropterna sequax* Mc Lachlan (Trichoptera, Limnephilidae). *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, **49**, 125–129.
- Denis C. (1977) Larval and imaginal diapauses in Limnephilidae. In: *Proceedings of the Second International Symposium on Trichoptera* (Ed. M.I. Crichton), pp. 109–115. Dr W. Junk, The Hague.
- Dingle H. (1996) *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, Oxford.
- Dudley R. (2001) The biomechanics and functional diversity of flight. In: *Insect Movement: Mechanisms and Consequences* (Eds I.P. Woïwod, D.R. Reynolds & C.D. Thomas), pp. 19–41. CABI Publishing, Wallingford.
- Fernández-Cortés A. (2005) *Caracterización Microclimática de Cavidades y Análisis de la Influencia Antrópica de su uso Turístico*. PhD Thesis, Universidad de Almería, Almería, Spain, 1–424 pp.
- Fernández-Cortés A., Calaforra J.M. & Sánchez-Martos F. (2006) Spatiotemporal analysis of air conditions as a tool for the environmental management of a show cave (Cueva del Agua, Spain). *Atmospheric Environment*, **40**, 7378–7394.
- García-Berthou E. (2001) On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs. the analysis of covariance. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 708–711.
- Gasith A. & Resh V.H. (1999) Streams in Mediterranean climate regions: abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 51–81.
- Goldsworthy G. & Joyce M. (2001) Physiology and endocrine control of flight. In: *Insect Movement: Mechanisms and Consequences* (Eds I.P. Woïwod, D.R. Reynolds & C.D. Thomas), pp. 65–86. CABI Publishing, Wallingford.
- González-Ríos M.J. & Marín J.C. (1994) *La Cueva del Agua*. Diputación Provincial de Granada, Granada, 1–100 pp.
- Gower A.M. (1967) A study of *Limnephilus lunatus* Curtis (Trichoptera: Limnephilidae) with reference to its life cycle in watercress beds. *Transactions of the Entomological Society of London*, **119**, 283–302.
- Hardie J., Gibson G. & Wyatt T.D. (2001) Insect behaviours associated with resource finding. In: *Insect Movement: Mechanisms and Consequences* (Eds I.P. Woïwod, D.R. Reynolds & C.D. Thomas), pp. 87–109. CABI Publishing, Wallingford.
- Hill J.K. & Gatehouse A.G. (1993) Phenotypic plasticity and geographical variation in the pre-reproductive period of *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae) and its implications for migration in this species. *Ecological Entomology*, **18**, 39–46.
- Hoover J.P. (2003) Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. *Ecology*, **84**, 416–430.
- Humphries M.M., Speakman J.R. & Thomas D.W. (2005) Temperature, hibernation energetics and the cave and continental distributions of little brown *Myotis*. In: *Functional and Evolutionary Ecology of Bats* (Eds A. Zubaid, G.F. McCracken & T.H. Kunz), pp. 23–27. Oxford University Press, Oxford.
- Jacobs G.A. (1995) Detection and analysis of air currents by crickets. *BioScience*, **45**, 776–785.
- Malicky H. (1987) Ecological and eidonomic trends in mediterranean Stenophylacini. In: *Proceedings of the Fifth International Symposium on Trichoptera* (Ed. G.P. Moretti), pp. 149–150. Dr W. Junk, Dordrecht.
- Malicky H. & Winkler G. (1974) Untersuchungen über die Höhlenimmigration von *Micropterna nycterobia* (Trichoptera, Limnephilidae). *Oecologia*, **15**, 375–382.
- Masaki S. (1980) Summer diapause. *Annual Review of Entomology*, **25**, 1–25.
- Novák K. & Sehnal F. (1963) The development cycle of some species of the genus *Limnephilus* (Trichoptera). *Casopis Československe Spolecnosti Entomologicke*, **60**, 68–80.

- Paydar S., Doan C.A. & Jacobs G.A. (1999) Neural mapping of direction and frequency in the cricket cercal sensory system. *Journal of Neuroscience*, **19**, 1771–1781.
- Quinn G.P. & Keough M.J. (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–537 pp.
- Resetarits W.J. (1986) Ecology of cave use by the frog, *Rana palustris*. *American Midland Naturalist*, **116**, 252–266.
- Sandell M., Nelson J., Erlinge S. & Agrell J. (1991) Adult philopatry and dispersal in the field vole *Microtus agrestis*. *Oecologia*, **86**, 153–158.
- Saunders D.S. (2002) *Insect Clocks*, 1–560. Elsevier Science, Amsterdam.
- Schmid F. (1957) Les genres *Stenophylax* Kol., *Micropterna* St. et *Mesophylax* McL. (Limnoph.). *Trabajos del Museo de Zoología*, **2**, 1–58.
- Sexton O.J. & Hunt S.R. (1980) Temperature relationships and movements of snakes (*Elaphe obsoleta*, *Coluber constrictor*) in a cave hibernaculum. *Herpetologica*, **36**, 10–26.
- Sexton O.J. & Marion K.R. (1981) Experimental analysis of movements by prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis*, during hibernation. *Oecologia (Berlin)*, **51**, 37–41.
- StatSoft, Inc. (2006) *STATISTICA (Data Analysis Software System)*, version 7.1. Available at: <http://www.statsoft.com> (last accessed on 15 March 2008).
- Svensson B.W. (1972) Flight periods, ovarian maturation, and mating in Trichoptera at a South Swedish stream. *Oikos*, **23**, 370–383.
- Tauber M.J. & Tauber C.A. (1976) Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapause development. *Annual Review of Entomology*, **21**, 81–107.
- Tauber C.A. & Tauber M.J. (1981) Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**, 281–308.
- Tercafs R. (2000) A study of the parameters triggering the exit of the troglone species *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera Noctuidae) at the end of the winter ecophase. *Memoires de Biospeologie*, **27**, 131–139.
- Tinaut A. (1995) Estudio de la artropodofauna de la Cueva del Agua de Iznalloz (Granada). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **19**, 157–174.
- Wiggins G.B. (2004) *Caddisflies. The Underwater Architects*, 1–291. University of Toronto Press Incorporated, Toronto, Buffalo, London.
- Wiggins G.B., Mackay R.J. & Smith I.M. (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie/Supplement*, **58**, 97–206.
- Williams D.D. (2006) *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, New York, 1–337 pp.

(Manuscript accepted 26 February 2008)