



**Universidade dos Açores**

**Departamento de Ciências Agrárias**

**CAMBIOS ANTRÓPICOS Y VARIACIÓN  
ESPACIO-TEMPORAL EN COMUNIDADES  
DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS  
DE LAGUNAS OCEÁNICAS: EL CASO DEL  
ARCHIPIÉLAGO DE LAS AZORES**

**Lucas Lamelas López**

**Angra do Heroísmo, Junio 2016**







**Universidade dos Açores**

**Departamento de Ciências Agrárias**

**CAMBIOS ANTRÓPICOS Y VARIACIÓN  
ESPACIO-TEMPORAL EN COMUNIDADES  
DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS  
DE LAGUNAS OCEÁNICAS: EL CASO DEL  
ARCHIPIÉLAGO DE LAS AZORES**

**Lucas Lamelas López**

**Disertación presentada en la Universidade dos Açores, para la obtención del grado  
Máster en Gestión y Conservación de la Naturaleza.**

*Dissertação apresentada na Universidade dos Açores, para a obtenção do grau de  
Mestre em Gestão e Conservação da Natureza.*

**Orientadores:** Dra. Margarita Florencio Díaz<sup>1,2</sup>

Dr. Paulo Alexandre Vieira Borges<sup>1</sup>

<sup>1</sup> CE3C, Centre for Ecology, Evolution and Environmental Changes/Azorean Biodiversity Group and Universidade dos Açores-Departamento de Ciências e Engenharia do Ambiente. Portugal.

<sup>2</sup> Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás. Brasil.

Angra do Heroísmo, Junio 2016.



# Índice

i) Resumen/Resumo .....	1
ii) Presentación del proyecto .....	5
iii) Lista de tablas y figuras .....	9
<b>Capítulo I. Introducción, marco teórico y objetivos .....</b>	<b>15</b>
1.1. Introducción y marco teórico .....	17
1.2. Hipótesis y objetivos.....	34
<b>Capítulo II. Caracterización de la isla.....</b>	<b>37</b>
2.1. Caracterización geográfica.....	39
2.2. Caracterización climática .....	39
2.3. Caracterización de los usos del suelo .....	46
2.4. Caracterización hidrológica.....	48
2.5. Caracterización geológica y geomorfológica .....	50
2.6. Caracterización socio-económica .....	53
<b>Capítulo III. Metodología .....</b>	<b>55</b>
3.1. Aspectos introductorios .....	57
3.2. Área de estudio .....	57
3.3. Período de estudio .....	59
3.4. Caracterización de las lagunas .....	60
3.4.1. Caracterización físico-química .....	60
3.4.2. Caracterización morfométrica y geográfica .....	61
3.4.3. Caracterización climática .....	61
3.5. Caracterización de la comunidad de macroinvertebrados.....	62
3.5.1. Justificación de la técnica de muestreo .....	62
3.5.2. Método de muestreo.....	62
3.5.3. Otras consideraciones.....	65
3.6. Análisis de datos .....	66
3.6.1. Análisis de la variación temporal.....	66
3.6.2. Análisis de la variación espacial.....	69

<b>Capítulo IV. Resultados</b> .....	<b>73</b>
4.1. Caracterización y análisis de la variación temporal .....	74
4.1.1. Caracterización de la variación temporal .....	74
4.1.1.1. Caracterización general.....	74
4.1.1.2. Caracterización morfométrica y geográfica .....	78
4.1.1.3. Caracterización climática .....	80
4.1.1.4. Caracterización temporal de las variables ambientales .....	84
4.1.1.5. Caracterización temporal de la comunidad .....	92
4.1.2. Análisis de la variación temporal.....	102
4.1.2.1. Análisis de la alfa-diversidad .....	102
4.1.2.2. Diferencias de las comunidades entre meses y lagunas .....	104
4.1.2.3. Análisis de la beta-diversidad.....	108
4.1.2.4. Variables ambientales que determinan el patrón temporal de la beta-diversidad .....	111
4.2. Caracterización y análisis de la variación espacial.....	112
4.2.1. Caracterización de la variación espacial .....	112
4.2.1.1. Caracterización general.....	112
4.2.1.2. Caracterización morfométrica y geográfica .....	115
4.2.1.3. Caracterización ambiental de las lagunas .....	116
4.2.1.4. Caracterización espacial de la comunidad .....	123
4.2.2. Análisis de la variación espacial.....	130
4.2.2.1. Diferencias ambientales entre lagunas y tanques .....	130
4.2.2.2. Diferencias en las comunidades entre lagunas y tanques .....	133
4.2.2.3. Relación entre las variables ambientales y las comunidades ...	134
 <b>Capítulo V. Discusión</b> .....	 <b>137</b>
5.1. Discusión de la variación temporal.....	139
5.2. Discusión de la variación espacial.....	151
 <b>Capítulo VI. Conclusiones y consideraciones finales</b> .....	 <b>157</b>
6.1. Conclusiones .....	159
6.2. Consideraciones finales .....	162
6.2.1. Importancia de las lagunas .....	162
6.2.2. Medidas y recomendaciones.....	165
 <b>Capítulo VII. Referencias bibliográficas</b> .....	 <b>169</b>

<b>Capítulo VIII. Apéndices - Publicaciones científicas .....</b>	<b>185</b>
8.1. Artículos científicos.....	187
8.1.1. Threatened pond endemicity on an oceanic island: the presence of an exotic fish .....	187
8.1.2. Larval development and growth ratios of Odonata of Azores.....	199
8.2. Comunicaciones en Congresos.....	222
8.2.1. Distribución y fenología de larvas y adultos de odonatos en las lagunas de la isla Terceira, Azores .....	222



## **i) Resumen / Resumo**

### ***Resumen en español***

Las lagunas, principalmente las lagunas temporales, han sido ignoradas durante mucho tiempo en la comunidad científica europea, lo que ha favorecido la degradación de estos sistemas, produciendo en muchos casos su destrucción. Sin embargo, las lagunas temporales son sistemas muy ricos en biodiversidad, lo que contrasta con su gran inestabilidad e imprevisibilidad en el periodo de la inundación, siendo estos sistemas particularmente vulnerables a las perturbaciones humanas. No obstante, la comunidad científica ha realizado un esfuerzo en las últimas décadas dirigido a su conservación, principalmente entendiendo el funcionamiento de estos medios, su biodiversidad y sus principales amenazas, para establecer líneas estratégicas apropiadas para su conservación. Entre estas amenazas, son destacables la degradación de los hábitats, asociada a las actividades agropecuarias, y la introducción de especies exóticas. Las islas Azores, donde gran parte del territorio ha sido alterado por el ser humano, y donde más de la mitad de las especies de artrópodos son considerados especies exóticas introducidas, se convierten en un escenario ideal para estudiar todos estos procesos. Sin embargo, a pesar de que la agricultura es considerada una amenaza para la biodiversidad, la existencia de tanques de agua para el ganado permitiría que estos actuaran como reservorios de fauna durante los meses estivales, favorecer procesos de dispersión e incluso que contuvieran especies que no existen en los medios naturales. Por otro lado, estos medios artificiales pueden favorecer la entrada de especies exóticas invasoras, perjudicando a la comunidad de macroinvertebrados. Detectar las características que favorecen que los cuerpos de agua artificiales actúen como reservorios de biodiversidad acuática, o que la perjudiquen, es esencial para tomar medidas de gestión y conservación. El presente proyecto consta de dos partes: 1) un muestreo temporal, en el que se muestrearon cinco lagunas (3 temporales y 2 permanentes) de forma mensual, durante diez meses (de noviembre de 2013 a agosto de 2014), lo cual equivale a un ciclo de inundación-deseccación completo considerando las lagunas temporales; y 2) un muestreo espacial, en el que se muestrearon doce lagunas y ocho tanques artificiales distribuidos por toda la isla, en el mes de mayo de 2014. Se ha obtenido información detallada sobre la caracterización físico-química de las lagunas de la isla Terceira en un gradiente-espacio temporal, así como de las comunidades de

macroinvertebrados que las habitan, incluyendo datos sobre distribución, fenología y otros aspectos ecológicos. En la primera parte sobre la variación temporal, se han analizado aspectos tales como las diferencias entre lagunas temporales y permanentes en cuanto a las variables ambientales y a las comunidades que las habitan, patrones de alfa- y beta-diversidad, la contribución del reemplazamiento de especies y del anidamiento a los patrones de beta-diversidad observados, y un análisis de la variación temporal de la comunidad y su relación con las variables ambientales. Además, el proyecto está enfocado principalmente en los procesos asociados a las especies endémicas por su vulnerabilidad, y a las especies exóticas por el riesgo asociado para las comunidades nativas de estas lagunas. En la segunda parte sobre la variación espacial, se han analizado principalmente las diferencias entre tanques y lagunas, a nivel de las variables ambientales, y a nivel de la comunidad de macroinvertebrados. Además, se han analizado las características ambientales que separan los cuerpos de agua en general, mediante análisis multivariante, detectando un grupo de lagunas con entrada de nutrientes que se separan del resto. Estas últimas lagunas están asociadas a actividades agrícolas y presentan comunidades de macroinvertebrados diferenciadas del resto. Por otro lado, los tanques se diferenciaron en sus comunidades debido a las diferencias de pH entre estos y las lagunas naturales. Por tanto, la solución que se propone para mantener estos reservorios de biodiversidad en los tanques artificiales, reside en i) mantener las condiciones ambientales óptimas, y similares a las lagunas naturales (a excepción del pH y la conductividad eléctrica del agua, que se deben a la naturaleza y estructura de los tanques); y ii) mantener un alto grado de conservación de las lagunas naturales, que salvaguarde la protección frente a la llegada de especies exóticas potencialmente invasoras, ya que los tanques albergan una mayor proporción de las mismas. Por último, cabe destacar que el presente proyecto representa el primer estudio espacio-temporal sobre la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, y su relación con las características ambientales de las lagunas que habitan, en el archipiélago de las Azores, y el primero en abordar los patrones de beta-diversidad de las comunidades de las lagunas de la isla Terceira, abordando la mayoría de las lagunas de esta isla en su totalidad. Además, los resultados del proyecto han permitido publicar dos artículos científicos en revistas internacionales, así como un póster en un congreso. También se han obtenido cinco nuevos registros de especies para la isla Terceira.

## ***Resumo em português***

As lagoas, frequentemente com tipologia temporária, foram ignoradas durante muito tempo na Europa, o que tem favorecido a degradação destes sistemas, produzindo, em muitos casos, a sua destruição. Contudo, as lagoas temporárias são sistemas de elevada biodiversidade, o que é contrastante com a sua grande instabilidade e imprevisibilidade no período da inundação, sendo assim vulneráveis às perturbações humanas. Não entanto, a comunidade científica tem feito um esforço nas últimas décadas dirigidos à sua conservação, principalmente estudando o funcionamento destes meios, a sua biodiversidade e suas principais ameaças para assim poder estabelecer as linhas estratégicas apropriadas para a sua conservação. Entre estas ameaças destacam-se a degradação de habitats, associado com as atividades agropecuárias, e a introdução de espécies exóticas. As ilhas dos Açores, onde grande parte do território foi alterado pelo ser humano, e onde mais de metade das espécies de artrópodes são consideradas espécies exóticas introduzidas, constituem assim um cenário ideal para estudar todos este processos.

No entanto, apesar da agricultura ser considerada uma ameaça para a biodiversidade, a existência de tanques de água para o gado poderá potencialmente ser positiva. De facto, estes tanques podem actuar como reservatórios de fauna durante os meses estivais, favorecendo assim processos de dispersão e incluso, conter espécies que não existem nos meios naturais. Por outro lado, estes meios artificiais podem servir também de trampolim para as espécies exóticas, favorecendo espécies invasoras e assim afetando negativamente a comunidade de macroinvertebrados nativos. Investigar as características que favorecem que os meios de água artificiais possam agir como reservatórios de biodiversidade aquática é assim essencial para tomar medidas de gestão e conservação.

A presente tese consta de duas partes: 1) uma amostragem temporal, em que foram amostradas cinco lagoas (3 temporárias e 2 permanentes) de forma mensal, durante dez meses (de novembro de 2013 a agosto de 2014), o qual equivale a um ciclo de inundação-dessecação completo considerando as lagoas temporárias; e 2) uma amostragem espacial, na que se amostraram doze lagoas e oito tanques artificiais distribuídos por toda a ilha, no mês de maio de 2014.

Foi obtida informação detalhada sobre a caracterização físico-química das lagoas da ilha Terceira em um gradiente espaço-temporal, assim como das comunidades de macroinvertebrados que as habitam, incluindo dados sobre distribuição, fenologia e outros aspetos ecológicos. Na primeira parte sobre a variação temporal, foram analisados aspetos tais como as diferenças entre lagoas temporárias e permanentes relativamente às variáveis ambientais e às comunidades que as habitam, padrões de alfa- e beta-diversidade, a contribuição relativa do "turnover" de espécies e do "nestedness" aos padrões da beta-diversidade observados, e uma análise da variação temporal da comunidade, e a sua relação com as variáveis ambientais. Ademais, a tese está focada principalmente nos processos associados às espécies endémicas pela sua vulnerabilidade, e às espécies exóticas pelo risco associado para as comunidades nativas destas lagoas. Na segunda parte sobre a variação espacial, foram analisadas principalmente as diferenças entre tanques e lagoas, a nível das variáveis ambientais, e a nível da comunidade de macroinvertebrados. Foram igualmente analisadas as características ambientais que separam os meios de água em geral utilizando-se análises multivariadas, detetando um grupo de lagoas com entrada de nutrientes que se separam das restantes. Estas últimas lagoas estão associadas a atividades agrícolas e apresentam comunidades de macroinvertebrados diferenciadas das restantes. Por outro lado, os tanques se diferenciaram nas suas comunidades devido às diferenças de pH entre estes e as lagoas naturais. Consequentemente, a solução proposta para manter estes reservatórios de biodiversidade nos tanques artificiais, consiste em i) manter as condições ambientais ótimas, e similares às lagoas naturais (a exceção do pH e a condutividade elétrica da água, devidas a natureza e estrutura dos tanques); e ii) manter um alto grau de conservação das lagoas naturais, que salvguarde a sua proteção perante a chegada de espécies exóticas potencialmente invasoras, já que os tanques albergam uma maior proporção das mesmas. Por último, cabe destacar que o presente projeto representa o primeiro estudo espaço-temporal sobre a comunidade de macroinvertebrados aquáticos, e a sua relação com as características ambientais das lagoas que as habitam, no arquipélago dos Açores; e o primeiro em abordar os padrões da beta-diversidade das comunidades das lagoas da ilha Terceira, abordando a maioria das lagoas existentes nesta ilha. Ademais, os resultados do projeto permitiram publicar dois artigos científicos em revistas internacionais, assim como um póster em um congresso. Também foram obtidos cinco novos registros de espécies para a ilha Terceira.

## **ii) Presentación del proyecto**

El proyecto "Cambios antrópicos y variación espacio-temporal en comunidades de macroinvertebrados acuáticos de lagunas oceánicas: El caso del archipiélago de las Azores" se compone de ocho capítulos, que se enumeran y presentan a continuación.

El **Capítulo I. Introducción, marco teórico y objetivos**, contiene un primer subcapítulo dedicado a una introducción y marco teórico (1.1) que trata de aspectos tales como la biogeografía de islas, características de las lagunas temporales, características de la comunidad de macroinvertebrados, principales grupos de macroinvertebrados que habitan en las lagunas, beta-diversidad, principales amenazas para los medios acuáticos (agricultura y especies exóticas) y el estado de la fauna dulceacuícola azoriana. El segundo subcapítulo contiene las hipótesis científicas, objetivos generales y objetivos específicos del proyecto (1.2).

El **Capítulo II. Caracterización de la isla**, consiste en una caracterización general de la isla Terceira, y contiene información sobre la caracterización geográfica (2.1), clima (2.2), usos del suelo (2.3), hidrología (2.4), geología y geomorfología (2.5) y socioeconomía (2.6).

El **Capítulo III. Metodología**, consta de seis subcapítulos. El primero trata de aspectos introductorios que ayudan a esclarecer diversos apartados de la metodología (3.1). El segundo contiene información sobre el área de estudio (3.2). El tercero detalla las fases de las que se compone el periodo de estudio (3.3). El cuarto subcapítulo contiene la metodología relativa a la caracterización de las lagunas (3.4). El quinto subcapítulo contiene la metodología relativa a la caracterización de las comunidades de macroinvertebrados (3.5). Por último, un sexto subcapítulo destinado al análisis de datos (3.6).

El **Capítulo IV. Resultados**, contiene dos subcapítulos. El primero expone los resultados de la parte de caracterización y análisis de la variación temporal (4.1). Se incluyen resultados sobre la caracterización morfométrica, geográfica y climática, así

como una caracterización de la variación temporal de las variables ambientales y de las comunidades de macroinvertebrados que habitan las lagunas. Además, se incluyen los resultados de los análisis de la alfa-diversidad, de las diferencias de las comunidades entre meses y lagunas, de la beta-diversidad, así como de las variables ambientales que determinan el patrón temporal de beta-diversidad. El segundo subcapítulo contiene los resultados de la parte de caracterización y análisis de la variación espacial (4.2). Se incorporan resultados sobre la caracterización morfométrica y geográfica, así como de la caracterización espacial de las variables ambientales y de las comunidades de macroinvertebrados. También se incluyen los resultados de los análisis de las diferencias ambientales y en las comunidades, entre lagunas y tanques.

El **Capítulo V. Discusión**, se compone de dos subcapítulos. El primero (5.1) destinado a la discusión de los resultados del estudio sobre la variación temporal, y el segundo (5.2) se corresponde a la discusión de los resultados del estudio sobre la variación espacial.

El **Capítulo VI. Conclusiones y consideraciones finales**, incorpora dos subcapítulos. El primero (6.1) contiene las principales conclusiones del proyecto. El segundo (6.2) contiene otras consideraciones que resaltan la importancia de las lagunas, centrándose principalmente en los valores ecológicos, socio-culturales y económicos. Además, se exponen algunas medidas y recomendaciones que podrían ser de utilidad desde el punto de vista de la conservación, o para ser tomadas en cuenta en futuros proyectos.

El **Capítulo VII. Referencias bibliográficas**, integra las referencias bibliográficas, citadas en el texto, utilizadas para elaborar el proyecto.

El **Capítulo VII. Apéndices - Publicaciones científicas**, contiene las publicaciones derivadas del trabajo realizado en el presente proyecto, dos artículos en revistas científicas internacionales y un póster. Los artículos se adjuntan en el apartado reservado a tal efecto. El primero (apéndice 1) "Threatened pond endemism on an oceanic island: the presence of an exotic fish" ha sido publicado en la revista *Limnetica*,

y el segundo (apéndice 2) "Larval development and growth ratios of Odonata of the Azores islands" ha sido aceptado para publicación en la revista Limnology. También, se ha presentado un póster titulado "Distribución y fenología de larvas y adultos de odonatos en las lagunas de la isla Terceira, Azores", en el congreso SIO2015 sobre odonatología en Córdoba (España). Cabe destacar, que pese a que no se incluya en la presente Tesis, otro póster científico, titulado "Spatio-temporal variation in macroinvertebrate assemblages on an oceanic island: the singular ponds of the Azorean island of Terceira", ha sido aceptado para su presentación en el congreso "Island Biology 2016" que será celebrado en Julio de 2016 en Azores,

## **Agradecimientos**

Este proyecto no habría sido posible tal y como se presenta, de no ser por el esfuerzo y el interés de un conjunto de personas y entidades, incluyendo orientadores/as, profesores/as, investigadores/as, técnicos/as de campo y otros/as colaboradores/as. Y es a ellos/as a quien debo gratitud y reconocimiento.

Homenajeo en primer lugar la encomiable labor de Marga, por haber sido una excelente orientadora. Agradezco a Paulo Borges su interés en mi proyecto y su participación en mi integración en el grupo de investigación. A Adolfo Cordero por sus consejos y su apoyo desde el inicio.

Agradezco especialmente a todos los/las compañeros/as que me han prestado su colaboración en el trabajo de campo, gracias Casco, Sergio, Herlander, Ana, Rui, Ruben, Will, Alejo, Alex, Lucia, Paco, Jose, Gerson, David, Maria, Marija, Noelí y Raquel.

Por supuesto, al resto de investigadores/as y/o colaboradores/as, que forman parte de este proyecto directa o indirectamente, y aportaron sus conocimientos, trabajo, experiencia y tiempo, gracias a Rui Elias, Vitor Gonçalves, Laura Serrano, Marco Rosa y Pardal.

Gracias a la Fundación Barrié por haber confiado en mis capacidades, y haber financiado mi programa de posgrado en el extranjero.

Y por último, gracias a todos los/las integrantes del "Grupo de Biodiversidade dos Azores", por permitirme formar parte de este equipo.

### iii) Lista de tablas y figuras

#### Lista de tablas

<b>Tabla 3.1.</b> Información de las lagunas muestradas.....	58
<b>Tabla 4.1.</b> Valores mensuales de profundidad (cm) obtenidos durante el periodo de muestreo (noviembre 2013-agosto 2014).....	78
<b>Tabla 4.2.</b> Distancia lineal (m) entre las lagunas .....	79
<b>Tabla 4.3.</b> Características morfométricas de las lagunas .....	80
<b>Tabla 4.4.</b> Caracterización climática a escala local, durante los meses de muestreo .....	81
<b>Tabla 4.5.</b> Variables físico-químicas de las lagunas durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).....	85
<b>Tabla 4.6.</b> Composición taxonómica y abundancia (N) de la comunidad.....	93
<b>Tabla 4.7.</b> Valores de abundancia de los individuos capturados de cada status y porcentaje respecto al total de individuos de cada status.....	96
<b>Tabla 4.8.</b> Fenología de las especies capturadas durante el estudio temporal (noviembre 2013 – agosto 2014) .....	98
<b>Tabla 4.9.</b> Valor de significancia ( <i>P</i> ) y porcentaje de varianza explicada (% var. exp.) resultantes de un análisis PERMANOVA realizado sobre la abundancia y composición de macroinvertebrados, usando como factores la laguna y el mes de estudio. También se analizó el efecto de la interacción de los dos factores entre sí (Mes × Laguna).....	105
<b>Tabla 4.10.</b> Comparaciones pareadas derivadas del PERMANOVA indicando diferencias estadísticamente significativas entre los pares de meses para cada laguna.....	106
<b>Tabla 4.11.</b> Comparaciones pareadas derivadas del PERMANOVA indicando diferencias estadísticamente significativas entre pares de lagunas dentro de cada mes .....	107
<b>Tabla 4.12.</b> Regresión múltiple de los componentes derivados de la partición de la beta-diversidad, betaSIM y betaSNE, con la media de las distancias euclídeas calculadas para cada una de las variables ambientales .....	111
<b>Tabla 4.13.</b> Características morfométricas y geográficas de las lagunas muestreadas durante el estudio sobre la variación espacial.....	116
<b>Tabla 4.14.</b> Variables físico-químicas de las lagunas muestreadas durante el estudio sobre la variación espacial.....	117
<b>Tabla 4.15.</b> Composición taxonómica y abundancia (N) de la comunidad.....	123

<b>Tabla 4.16.</b> Resultados del SIMPER para lagunas, tanques y lagunas-y-tanques, en relación a las variables ambientales .....	132
<b>Tabla 4.17.</b> Resultados del SIMPER para lagunas, tanques y lagunas-y-tanques, en relación a la comunidad de macroinvertebrados.....	134
<b>Tabla 4.18.</b> Resultados del análisis "Variation Inflation Factor" (VIF) para comprobar si existe colinearidad en las variables ambientales.....	135
<b>Tabla 4.19.</b> Valores de significancia obtenidos a partir del "Modelo Linear basado en distancias" (distLM). .....	136

## Lista de figuras

<b>Figura 1.1.</b> Número de especies en función de la distancia a la fuente (a), y del tamaño de la isla (b).....	18
<b>Figura 1.2.</b> Número de especies en función de la distancia a la fuente y del tamaño de la isla.....	20
<b>Figura 1.3.</b> Ejemplos hipotéticos que envuelven cuatro islas (A, B, C y D) y tres locales dentro de cada una (Sites) .....	27
<b>Figura 2.1.</b> Clasificación climática de Köppen-Geiger en los archipiélagos de Azores, Madeira y Canarias. ....	41
<b>Figura 2.2.</b> Variación de la temperatura a lo largo del año en la isla Terceira.....	42
<b>Figura 2.3.</b> Mapa de temperaturas en la isla Terceira.....	42
<b>Figura 2.4.</b> Variación anual de la precipitación (media mensual) en la isla Terceira .....	43
<b>Figura 2.5.</b> Mapa de temperaturas en la isla Terceira.....	44
<b>Figura 2.6.</b> Variación anual de la humedad relativa del aire (media mensual) en la isla Terceira.....	45
<b>Figura 2.7.</b> Mapa de humedad relativa del aire en la isla Terceira.....	45
<b>Figura 2.8.</b> Carta con los usos del suelo de la isla Terceira. ....	47
<b>Figura 2.9.</b> Carta con las áreas protegidas de Terceira, incluidas en la Red Regional de Áreas Protegidas.....	48
<b>Figura 2.10.</b> Carta hidrológica de la isla Terceira.....	50
<b>Figura 2.11.</b> Carta vulcanológica de la isla Terceira. ....	52
<b>Figura 2.12.</b> Carta altimétrica de la isla Terceira. ....	52
<b>Figura 2.13.</b> Carta de la organización administrativa de la isla Terceira. ....	54
<b>Figura 3.1.</b> Localización geográfica de la isla Terceira, Azores. ....	57

<b>Figura 3.2.</b> Localización de las lagunas de estudio, en la isla Terceira. ....	58
<b>Figura 3.3.</b> Fotografías ilustrativas de la metodología empleada. (1) Medición de parámetros físico-químicos (oxímetro), (2) Muestreo de comunidades mediante manga de 1mm de poro de red.....	64
<b>Figura 3.4.</b> Curva de completitud del muestreo calculada en base al número de individuos (abundancia).....	66
<b>Figura 4.1.</b> Fotografías de las lagunas de estudio. 1: “Lagoa do Negro” (NEG); 2: “Lagoinha da Serreta” (SERR); 3: “1ª Lagoinha do Vale Fundo” (VF1); 4: “2ª Lagoinha do Vale Fundo” (VF3); 5: “3ª Lagoinha do Vale Fundo” (VF5). Lagunas permanentes: 1 y 2; Lagunas temporales: 3, 4 y 5. ....	75
<b>Figura 4.2.</b> Laguna VF1 (“1ª Lagoinha do Vale Fundo”) en 1: Enero y 2: Febrero .....	76
<b>Figura 4.3.</b> Mapa de la situación geográfica de las lagunas muestreadas en el estudio sobre la variación temporal .....	78
<b>Figura 4.4.</b> Variación temporal de la precipitación local en las lagunas, durante el periodo de muestreo (noviembre 2013 – agosto 2014) .....	82
<b>Figura 4.5.</b> Variación temporal de la temperatura del aire (°C) en las lagunas, durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014) .....	82
<b>Figura 4.6.</b> Relación entre la altitud, la temperatura y precipitación medias .....	83
<b>Figura 4.7.</b> Variación temporal de la temperatura media y la precipitación en la isla Terceira, durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).....	84
<b>Figura 4.8.</b> Variación temporal de la profundidad durante el periodo de estudio (noviembre2013 – agosto2014).....	86
<b>Figura 4.9.</b> Variación temporal de la profundidad durante el periodo de estudio (noviembre2013 – agosto2014).....	87
<b>Figura 4.10.</b> Variación temporal del pH durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).....	88
<b>Figura 4.11.</b> Variación temporal de la conductividad eléctrica del agua durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014) .....	89
<b>Figura 4.12.</b> Variación temporal de la temperatura del agua durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).....	90
<b>Figura 4.13.</b> Variación temporal del oxígeno disuelto durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).....	90
<b>Figura 4.14.</b> Variación temporal del fósforo total durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).....	91
<b>Figura 4.15.</b> Variación temporal de la clorofila <i>a</i> durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).....	92

<b>Figura 4.16.</b> Abundancia relativa de los órdenes incluidos en la clase Insecta. La proporción que falta hasta el 100% corresponde a la abundancia relativa del resto de taxones capturados.....	95
<b>Figura 4.17.</b> Proporción de individuos que pertenecen a cada status, en cada laguna. Derecha, figura sin presencia del pez exótico <i>G. holbrooki</i> .....	97
<b>Figura 4.18.</b> Variación temporal de <i>Agabus bipustulatus</i> , desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014 .....	99
<b>Figura 4.19.</b> Fotografías de larva (a) y adulto (b) de <i>Agabus bipustulatus</i> .....	99
<b>Figura 4.20.</b> Variación temporal de <i>Hydroporus guernei</i> , desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014.....	100
<b>Figura 4.21.</b> Variación temporal de <i>Corixa affinis</i> , desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014.....	100
<b>Figura 4.22.</b> Fotografías de larva (a) y adulto (b) de <i>Corixa affinis</i> .....	100
<b>Figura 4.23.</b> Variación temporal del orden Odonata, <i>Sympetrum fonscolombii</i> , <i>Ischnura hastata</i> y <i>Anax imperator</i> , desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014.....	101
<b>Figura 4.24.</b> Fotografías de larvas de Odonata, (a) <i>Ischnura hastata</i> , (b) <i>Anax imperator</i> y (c) <i>Sympetrum fonscolombii</i> .....	101
<b>Figura 4.25.</b> Valores de riqueza observada (S) y estimada (Chao1) en las diferentes lagunas de estudio.....	102
<b>Figura 4.26.</b> Curva de acumulación de especies ("Richness") basada en el número de individuos ("Number of individuals"), por laguna.....	103
<b>Figura 4.27.</b> Riqueza de especies ("Richness") estimada usando curvas de rarefacción basadas en el número de muestreos ("Number of samples") realizados por laguna .....	104
<b>Figura 4.28.</b> Componentes de la beta-diversidad (contribución del reemplazamiento de especies, betaSIM, y contribución del anidamiento, betaSNE) por mes .....	108
<b>Figura 4.29.</b> Componentes de la beta-diversidad (contribución del reemplazamiento de especies a la beta-diversidad, betaSIM, y contribución del anidamiento a la beta-diversidad, betaSNE) comparando la composición de especies entre mangueos dentro de cada laguna y de cada mes .....	110
<b>Figura 4.30.</b> "Lagoa do Pinheiro" (PNH), como ejemplo de una laguna natural.....	113
<b>Figura 4.31.</b> "Lagoa do Ginjal" (GIN), como ejemplo de una laguna perturbada.....	113
<b>Figura 4.32.</b> Fotografía de un tanque agropecuario.....	114
<b>Figura 4.33.</b> Mapa de la situación geográfica de las lagunas muestreadas .....	115
<b>Figura 4.34.</b> Valores de profundidad máxima, obtenidos para lagunas y tanques.....	117
<b>Figura 4.35.</b> Valores de oxígeno disuelto en el agua ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.....	118

<b>Figura 4.36.</b> Valores de temperatura del agua, obtenidos para lagunas y tanques .....	119
<b>Figura 4.37.</b> Valores de pH agua, obtenidos para lagunas y tanques.....	119
<b>Figura 4.38.</b> Valores de conductividad eléctrica del agua ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.....	120
<b>Figura 4.39.</b> Valores de concentración de fósforo total en el agua ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques .....	120
<b>Figura 4.40.</b> Valores de concentración de clorofila <i>a</i> en el agua ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.....	121
<b>Figura 4.41.</b> Valores de concentración de nitrógeno total en el agua ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques .....	122
<b>Figura 4.42.</b> Valores de concentración de fósforo inorgánico en el agua ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.....	122
<b>Figura 4.43.</b> Abundancia relativa de cada uno de los órdenes registrados. Porcentaje de abundancia perteneciente a un orden respecto del total de individuos colectados.....	124
<b>Figura 4.44.</b> Abundancia relativa de cada uno de los órdenes registrados, en lagunas y en tanques. Porcentaje de abundancia perteneciente a un orden respecto del total de individuos colectados.....	125
<b>Figura 4.45.</b> Riqueza específica (por órdenes) registrada en lagunas y tanques.....	126
<b>Figura 4.46.</b> Abundancia relativa por manguero, por órdenes, registrada en lagunas y tanques.....	126
<b>Figura 4.47.</b> Abundancia relativa del estatus de colonización de los individuos colectados, en lagunas y tanques .....	127
<b>Figura 4.48.</b> Riqueza de especies pertenecientes al estatus de introducidas, nativas o endémicas .....	127
<b>Figura 4.49.</b> Mapas de distribución de Odonata en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos en el mes de mayo de 2014.....	128
<b>Figura 4.50.</b> Mapas de distribución de Coleoptera en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos derivados del trabajo de campo del presente estudio .....	129
<b>Figura 4.51.</b> Mapas de distribución de Heteroptera en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos derivados del trabajo de campo del presente estudio .....	129
<b>Figura 4.52.</b> Mapas de distribución de Trichoptera (izquierda), Bassomatophora (centro) y Ephemeroptera (derecha), en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos derivados del trabajo de campo del presente estudio .....	130
<b>Figura 4.53.</b> "Non-metric multidimensional scaling" (NMDS) calculado usando las distancias euclídeas de las variables ambientales .....	131
<b>Figura 4.54.</b> Resultados del PCA de las variables ambientales.....	131

**Figura 4.55.** "Non-metric multidimensional scaling" (NMDS) de la abundancia media por manguero de la comunidad de macroinvertebrados ..... 133

**Figura 4.56.** Resultados del análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA). Fue analizada la relación de la comunidad de macroinvertebrados con las variables ambientales ..... 136

## **CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN, MARCO TEÓRICO Y OBJETIVOS**



## 1.1. Introducción y marco teórico.

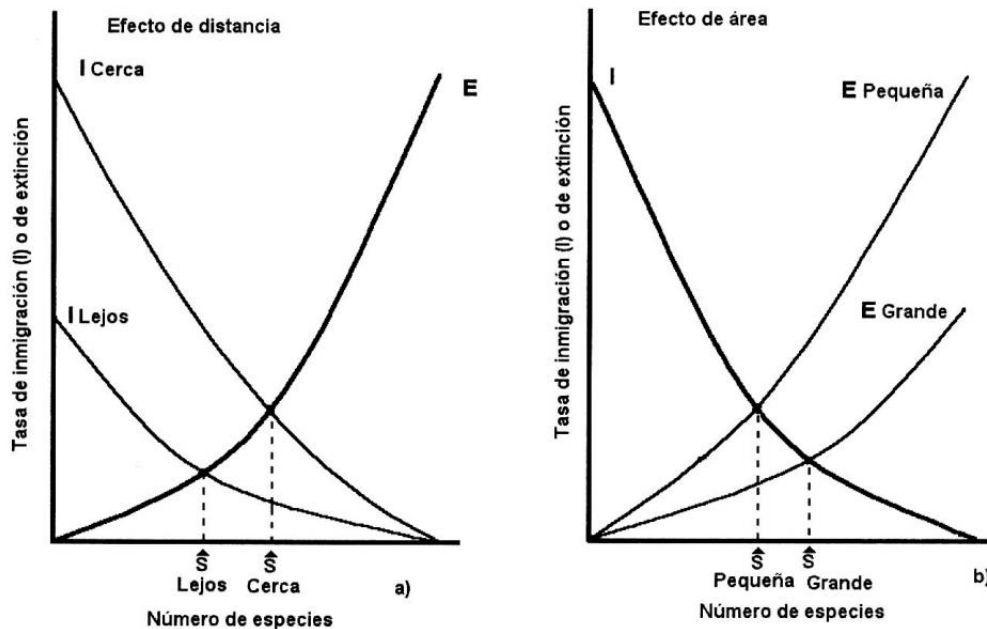
### *Introducción a la biogeografía de islas*

Las islas oceánicas, frecuentemente agrupadas en archipiélagos, surgieron directamente del fondo del océano debido a erupciones volcánicas, y a diferencia de las islas continentales, nunca estuvieron unidas a ningún continente (Ricklefs, 1998; Begon *et al.*, 2004; Rodríguez-Martínez, 2010). En general, el reducido número de especies en islas oceánicas se debe principalmente a que sólo una pequeña fracción de las especies presentes en el continente posee la capacidad necesaria para colonizar la isla, por lo que muchos grupos taxonómicos no se encuentran representados en las islas más remotas, frente a la facilidad para la dispersión, movilidad y flujo de especies que se da en los sistemas continentales (Ricklefs, 1998; Begon *et al.*, 2004; Rodríguez-Martínez, 2010).

Según la “Teoría del equilibrio dinámico” propuesta por MacArthur & Wilson en los años 60 (MacArthur & Wilson, 1963), el número de especies presentes en una isla es el resultado de un equilibrio dinámico entre procesos de inmigración y extinción recurrentes. Cuando las tasas de inmigración y de extinción se igualan, el número de especies alcanza un estado estacionario, aunque la composición del colectivo de especies se renueve continuamente (Ricklefs, 1998; Begon *et al.*, 2004; Rodríguez-Martínez, 2010). De forma resumida, esta Teoría propone lo siguiente: i) El número de especies presentes en una isla se vuelve más o menos constante con el tiempo, ii) esa constancia será resulta de un continuo *turnover* de especies (sustitución de especies: unas se extinguen y otras inmigran), iii) islas grandes contienen más especies de lo que islas menores, debido a la mayor tasa de extinción existente en las islas pequeñas y iv) el número de especies disminuye con el grado de aislamiento de la isla (cuanto más lejos está la isla del área-fuente) (Rodríguez-Martínez, 2010; Townsend *et al.*, 2010). El tamaño de las islas también influye en la tasa de inmigración, donde una isla mayor tendrá mayor inmigración que una isla pequeña como resultado de la mayor superficie de intercepción de individuos colonizadores (“target effect”; Lomolino *et al.*, 2010). El número de especies existentes en las islas normalmente decrece de acuerdo a la disminución del área de la isla, es decir, las islas grandes suelen tener más especies que las islas de menor superficie, lo cual se conoce como el “efecto área”. La explicación más sencilla para esta relación especies-área es que las islas grandes contienen una

mayor diversidad de hábitats, a todas las escalas, reflejo de una mayor heterogeneidad del medio físico, lo cual permite abrigar un mayor número de especies (Ricklefs & Lovette, 1999; Rodríguez-Martínez, 2010).

Por otra parte, la abundancia de la población de una determinada especie es proporcional al área de la isla y la probabilidad de extinción aumenta con la disminución del tamaño de la población, debido tanto a la mayor frecuencia de aparición de problemas de tipo genético (p.ej., pérdida de la diversidad genética) como a la mayor susceptibilidad frente a eventuales fluctuaciones demográficas o perturbaciones ambientales aleatorias. Como las islas grandes pueden albergar mayores poblaciones, las tasas de extinción serán menores y el resultado será la persistencia de un mayor número de especies (Whittaker & Fernández Palacios, 2007). Además del área de la isla, la distancia al continente influye en el número de especies, ya que este constituye una fuente de colonizadores o inmigrantes, siendo mayor la riqueza específica en islas próximas a la fuente. Esto se conoce como “efecto distancia”, aunque los ratios de extinción también podrían decrecer con la proximidad de la isla, debido a "efecto de rescate" (Brown & Kodrik-Brown, 1977).



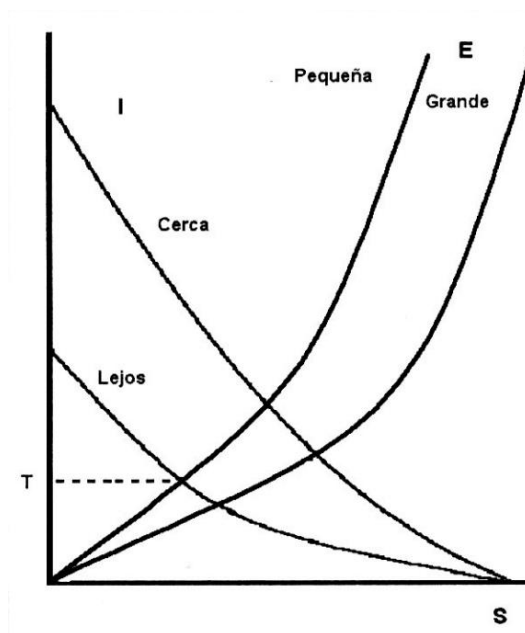
**Figura 1.1.** Número de especies en función de la distancia a la fuente (a), y del tamaño de la isla (b).  $\hat{S}$  número de especies, I inmigración, E extinción. (extraído de Pozo & Bousquets, 2002; fuente original MacArthur & Wilson, 1963)

La colonización de la isla es un proceso altamente improbable, en el que sólo unas pocas especies estarán en condiciones de conseguir, principalmente por dos razones: La primera es que únicamente un pequeño porcentaje de las especies presentes en el continente (o isla) próximo, con una elevada capacidad de dispersión a larga distancia, logra llegar a la isla con un cierto número de individuos (grupo fundador); y la segunda, sólo una pequeña fracción de esas especies que alcanzan la isla, logran formar una o más poblaciones de tamaño suficiente para que aseguren su supervivencia a largo plazo. Es lógico que una isla cercana al continente, y por tanto sujeta a una elevada tasa de inmigración, continúe recibiendo inmigrantes de las especies que ya están presentes en la isla en forma de lo que conoce como inmigración suplementaria. El factor distancia, también afecta a la tasa de extinción, que puede verse comparativamente disminuida en las islas más próximas al área-fuente, como consecuencia de la mayor facilidad para reponer la pérdida de individuos (Brown & Kodrik-Brown, 1977; Townsend *et al.*, 2010).

Una crítica importante a la “Teoría del equilibrio dinámico” es que la inmigración y extinción no representan necesariamente los procesos dominantes que determinan la presencia de especies en las islas (especialmente en las islas oceánicas remotas) (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Rodríguez-Martínez, 2010). Si solo atendemos a procesos ecológicos las comunidades serán entendidas de forma incompleta, ya que es preciso considerar los procesos evolutivos; en islas oceánicas remotas, debido a su gran aislamiento, la tasa de especiación (en la cual las nuevas especies evolucionan) puede ser comparable o más rápida de lo que la tasa de colonización (Whittaker, 1998; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Whittaker *et al.*, 2008). En este contexto, la inmigración y la extinción de especies serían dependientes no sólo de la distancia al continente y del tamaño de la isla, sino también de las respectivas capacidades de dispersión y requerimientos de recursos de la especie considerada. La especiación, tendería a ser mayor allí donde la inmigración y la extinción sean menores, es decir, aumentaría con la distancia al continente (aislamiento) y el tamaño de la isla, pero disminuiría con la capacidad de dispersión de la especie y con el nivel de requerimiento de recursos. Por tanto, este modelo admite cuatro situaciones extremas (ver Figura 1.2):

- i) Islas grandes y cercanas, caracterizadas por elevadas tasas de inmigración y bajas tasas de extinción, que las dota de ricas biotas y similares a las continentales, con baja

endemidad y renovación de especies; ii) Islas pequeñas y cercanas (islas continentales pequeñas), con escasa biota de marcada afinidad continental, en la que la especiación es baja o inexistente y existe una alta renovación de especies.; iii) Islas pequeñas y lejanas (islas oceánicas pequeñas). Pobre en biota, baja renovación y escasa endemidad; iv) Islas grandes y lejanas, en las cuales la especiación es el proceso preponderante, posibilitando una biota diversa, fundamentalmente endémica y con baja tasa de renovación (Whitakker *et al.*, 2008; Rodríguez-Martínez, 2010).



**Figura 1.2.** Número de especies en función de la distancia a la fuente y del tamaño de la isla. S número de especies, I inmigración, E extinción, T tasa de inmigración o/y extinción. (extraído de Pozo & Bousquets, 2002; fuente original MacArthur & Wilson, 1963).

Además de las mencionadas, las poblaciones de los sistemas insulares poseen otras características propias, más acentuadas en las islas oceánicas remotas: 1) raramente contienen mamíferos terrestres, anfibios o peces de agua dulce; 2) los predadores están frecuentemente ausentes, porque i) no consiguen alcanzar las islas, ii) generalmente necesitan áreas de campeo mayores y por tanto es más difícil que tengan una población viable, o iii) debido a que solamente se consiguen establecer si sus presas están presentes previamente (la misma explicación se aplica a parásitos y mutualistas); 3) debido a la ausencia de ciertas especies, las que están presentes evolucionan de modo a explorar recursos que, en el continente, no les serían accesibles; 4) la ausencia de predadores permite que algunas especies pierdan ciertas capacidades y/o mecanismos de

defensa, como por ejemplo, aves sin capacidad de vuelo; 5) la falta de competidores permite radiaciones adaptativas; 6) la escasez de recursos favorece particularmente a los organismos ectotérmicos: en muchas islas los principales carnívoros y herbívoros son reptiles; 7) el gigantismo de algunas especies (dragón de Komodo, tortugas de las Galápagos) y el enanismo de otras (hipopótamos pigmeos, rinoceronte de Java) son fenómenos frecuentes en las islas; 8) finalmente, las especies insulares son especialmente vulnerables ante las especies introducidas, debido principalmente a sus menores capacidades competitivas (Whittaker, 1998; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Whittaker *et al.*, 2008; Rodríguez-Martínez, 2010). Pese a referir el texto a islas “verdaderas”, también existen “islas virtuales”, es decir, zonas aisladas, separadas de otras semejantes por hábitats diferentes, que no permiten la supervivencia de las especies que se encuentran en dichas “islas” (Rodríguez-Martínez, 2010; Townsend *et al.*, 2010). Dentro del contexto del presente proyecto, las lagunas, que presentan comunidades de especies acuáticas, son un ejemplo de “islas virtuales”, y pueden regirse por las mencionadas características de los sistemas insulares.

En concreto en las islas Azores, los sistemas acuáticos lénticos están formados por lagos y lagunas, siendo estas últimas más frecuentes debido a las particulares características geomorfológicas y climáticas del archipiélago. Las lagunas son en general de pequeño tamaño y poca profundidad, y en este contexto destaca la existencia de las lagunas temporales, como medios altamente fluctuantes dentro de un archipiélago oceánico aislado.

#### *Características de las lagunas temporales*

Las lagunas temporales son sistemas acuáticos, de pequeño a mediano tamaño, caracterizados por tener periodos recurrentes de inundación y desecación, impredecibles en su forma y duración, lo que los convierte en medios altamente fluctuantes (Oertli *et al.*, 2007; Díaz-Paniagua *et al.*, 2010; Florencio *et al.*, 2011; Céréghino *et al.*, 2012). En comparación con los lagos, cuya superficie generalmente es mayor de 1 km<sup>2</sup> y su profundidad máxima los 10 m, las lagunas temporales poseen un reducido tamaño, con una superficie que varía entre 1 m<sup>2</sup> y las pocas hectáreas y una profundidad máxima inferior a 8 m (Oertli *et al.*, 2007). Las lagunas temporales son a menudo altamente impredecibles, alternando periodos de inundación y desecación de longitud variable de

un año a otro, en función de la cantidad de lluvia (Fernández-Aláez & Fernández-Aláez, 2010).

La duración del periodo de inundación desde la formación hasta la desecación de las lagunas se conoce como hidroperiodo, y puede variar según la estacionalidad de la abundancia y distribución de las precipitaciones y de la evaporación. En función de la longitud del hidroperiodo, las lagunas pueden considerarse permanentes o temporales. Sin embargo, dentro de las lagunas temporales existe un amplísimo gradiente de hidroperiodo que abarca desde las lagunas más efímeras hasta las más semipermanentes, las cuales sólo se secan en años de sequías extremas (Florencio, 2010). De este modo, a lo largo de un ciclo hidrológico anual completo, se puede observar un contraste entre periodos húmedos (otoño y primavera) cuando se produce la inundación de la laguna, y los periodos de intensa evaporación (verano) que producen un balance hídrico negativo (Collinson *et al.*, 1995; Nicolet *et al.*, 2004), disminuyendo el nivel del agua o incluso secando por completo la laguna (Miracle *et al.*, 2006; Quintana *et al.*, 2006). Sin embargo, uno de los atributos más importantes de las lagunas temporales es que pueden ser relativamente estables y persistir durante siglos en la misma región.

A pesar de las duras condiciones de estos medios acuáticos, propiciadas por su elevada variabilidad estacional, también ofrecen una variedad de oportunidades que han sido aprovechadas por muchas especies diferentes. Por ejemplo, el secado regular conduce a una remineralización de los nutrientes, promoviendo así la productividad, mientras que su poca profundidad permite calentar el agua rápidamente en primavera, estimulando el crecimiento de las especies que tienen altos coeficientes térmicos (Collinson *et al.*, 1995; Nicolet *et al.*, 2004). Una de las principales características de estas lagunas, es la ausencia de predadores comunes en aguas permanentes, principalmente peces, lo cual permite que alberguen una estructura de la comunidad diferente a los hábitats permanentes (Wellborn *et al.*, 1996; Díaz-Paniagua *et al.*, 2010).

Con todo, las lagunas temporales han sido ignoradas por la comunidad científica por considerarse versiones más pequeñas de lagos mayores. Sin embargo, en los últimos años estos medios se han convertido en un campo importante para los estudios ecológicos, debido a sus amplios gradientes ambientales (Florencio *et al.*, 2009; Williams, 2009; Céréghino *et al.*, 2012). A pesar del hecho de que las aguas

permanentes albergan muchas especies acuáticas, las lagunas temporales normalmente contienen especies singulares o grandes poblaciones de especies escasas o ausentes en medios permanentes, lo cual evidencia su importancia ecológica y su papel en la conservación de la biodiversidad (Florencio *et al.*, 2009; Florencio *et al.*, 2013a).

#### *Características de la comunidad de macroinvertebrados*

La adaptación de las especies a los medios acuáticos temporales consiste en una serie de mecanismos y estrategias de supervivencia con las que se enfrentan a la fase seca y a la imprevisibilidad de la inundación y desecación (Williams, 1997; Díaz-Paniagua *et al.*, 2010; Florencio *et al.*, 2013a). La principal estrategia de supervivencia consiste en la sincronización de sus ciclos de vida con la duración del periodo anual de inundación (Florencio, 2010) durante el cual existen variaciones estacionales y anuales en las comunidades de macroinvertebrados. Estas variaciones están asociadas con los cambios estacionales en las condiciones ambientales durante la fase húmeda y se dan a través de una combinación de eventos de colonización de especies y de extinción en un hábitat recién formado (Florencio *et al.*, 2009; Florencio *et al.*, 2013a): 1) En la primera fase, el comienzo de la temporada de lluvias provoca la inundación de la mayoría de las lagunas temporales, y es aquí cuando las especies deben colonizar con éxito la laguna; 2) La fase intermedia o acuática es una fase más estable y larga, durante la cual se establece la comunidad de macroinvertebrados, se produce su segregación en el hábitat y comienzan a desarrollarse según sus ciclos de vida; 3) La última fase se inicia en los meses estivales con la desecación de las primeras lagunas de la zona y su longitud es mayor cuanto mayor es el gradiente del hidroperiodo de las lagunas. La desecación va reduciendo gradualmente el número de hábitats acuáticos disponibles, obligando a las especies a utilizar una serie de estrategias para sobrevivir al periodo seco, incluyendo fases terrestres, fases de resistencia, migraciones temporales a aguas permanentes o dispersión activa a otros hábitats, bien sean naturales o medios artificiales (Williams, 1997; Florencio *et al.*, 2009; Díaz-Paniagua *et al.*, 2010; Florencio *et al.*, 2013b).

Esta adaptación de los ciclos de vida a la temporalidad está influida tanto por factores internos (como la fisiología, el comportamiento y morfología), que tienden a restringir las características del ciclo de vida dentro de ciertos rangos genéticamente predeterminados y los factores del ambiente (como la pérdida de agua, la temperatura,

la alimentación y la competencia) (Williams, 1997). Muchas especies de macroinvertebrados presentan ciclos de vida anfibios, en los que generalmente alternan fases de vida acuática en forma larvaria, con fases adultas terrestres (p.ej., orden Odonata) (Florencio, 2010; Fernández-Martínez, 2011; Maravalhas & Soares, 2013; Dijkstra & Lewington, 2014).

Como mencionamos, para sobrevivir a la época seca han sido descritas diferentes adaptaciones, como por ejemplo mecanismos fisiológicos y etológicos (Williams, 2006; Florencio *et al.*, 2009; Díaz-Paniagua *et al.*, 2010). Con todo, existen dos estrategias básicas para afrontar la desecación: La dispersión hacia aguas más permanentes y la formación de estructuras de resistencia de huevos, larvas o adultos (Florencio *et al.*, 2009; Díaz-Paniagua *et al.*, 2010; Florencio, 2010). La dispersión también permite la recolonización de estos medios con el comienzo del periodo de inundación (Bilton *et al.*, 2001; Williams, 2006) o la explotación de los recursos de las lagunas temporales (Sartori, 2013) ya que la mayoría son depredadores y su reclutamiento (finales de primavera) coincide con un mayor tamaño y densidad de la presa. Por ejemplo, adultos de los órdenes Hemiptera y Coleoptera, después de haber hibernado en algún cuerpo de agua permanente, se dispersan en la primavera en busca de lagunas recién formadas. Aquí realizan la puesta y las larvas crecen rápidamente bajo condiciones de abundante alimento y baja competencia. Los adultos de esta nueva generación maduran poco antes de la fase seca para volar a nuevos hábitats de hibernación en una segunda dispersión en verano (Williams, 1997). Para mantener el coste energético que supone la dispersión han llegado a un equilibrio evolutivo entre reproducción y dispersión (Bilton *et al.*, 2001) mediante la adopción de adaptaciones fisiológicas. Por ejemplo, en algunos grupos de organismos, tras la dispersión se produce la autólisis de los músculos de vuelo con la que se obtiene energía adicional para la reproducción (Bilton *et al.*, 2001; Sartori, 2013).

Pese a estas adaptaciones (tolerancia fisiológica, modificación del ciclo de vida y migración activa y pasiva), la dispersión activa hacia cuerpos de agua más permanentes es la estrategia principal para afrontar la desecación (Florencio *et al.*, 2011). Se ha observado experimentalmente que en los medios acuáticos temporales, cerca del 70% de las especies de macroinvertebrados que constituían las comunidades alcanzaron las masas de agua mediante dispersión activa y no como fauna residente (Williams, 1997).

Dado que las lagunas temporales se caracterizan por una alta variabilidad en sus características ambientales tanto a nivel estacional como a nivel interanual (Williams, 2006). Paralelamente a esta variabilidad ambiental, las comunidades de macroinvertebrados sufren también variaciones interanuales y estacionales (Florencio, 2010).

Como mencionamos, la estacionalidad anual de las lagunas temporales presenta varias fases que se suceden durante todo el proceso de inundación-deseccación. A lo largo de estas etapas no sólo cambian las características de las propias lagunas (p.ej., profundidad, superficie, etc.) si no también el número de hábitats disponibles para las especies de macroinvertebrados acuáticos (Florencio, 2010). A lo largo de dicha estacionalidad se produce una alteración de los “filtros” que determinan la estructura de las comunidades, que se constituirían por la conectividad espacial de las lagunas, y la propia capacidad de dispersión de las especies, principalmente durante la formación de las comunidades acuáticas después de la inundación; la tolerancia ambiental de las distintas especies también es determinante para la estructura de las comunidades acuáticas; y por último, las interacciones bióticas inter e intra-específicas determinarían la estructura de las comunidades una vez que ya están establecidas.

La gran variabilidad de estos medios implica que las especies acuáticas estrictas no puedan sobrevivir en ellos (Díaz-Paniagua *et al.*, 2010). Además, como ya mencionamos, debido a aparición de una época seca las lagunas temporales no tienen predadores comunes en aguas permanentes, como es el caso de los peces, a menos que se llenen con agua proveniente de cuerpos de agua permanentes. En ausencia de peces, la depredación de invertebrados acuáticos y las interacciones competitivas se vuelven más relevantes en la estructura trófica de la comunidad acuática (Wellborn *et al.*, 1996). A veces, en determinadas regiones una sola especie domina a la comunidad de macroinvertebrados, lo cual provoca que las interacciones competitivas intraespecíficas cobren más fuerza (Quintana *et al.*, 2006). Con todo, la respuesta de las comunidades a la competición y depredación es muy compleja, dependiendo además de otras causas, como la estructura de la vegetación acuática (macrófitos) y una intrincada red de interrelaciones con otros componentes del ecosistema (Quintana *et al.*, 2006; Miracle *et al.*, 2006; Florencio *et al.*, 2013b).

Así, intervienen múltiples factores en la composición y regulación de las poblaciones y comunidades, intervienen procesos regionales, tales como dispersión (colonización, inmigración o invasión), variaciones naturales (efectos de la inundación-deseccación) o la actividad humana (fragmentación, degradación y destrucción del hábitat) y procesos locales, como competición intra- e inter-específica, interacciones predador-presa, parasitismo y condiciones abióticas (Sartori, 2013). Todo ello condiciona la estructura y las dinámicas de la población de macroinvertebrados.

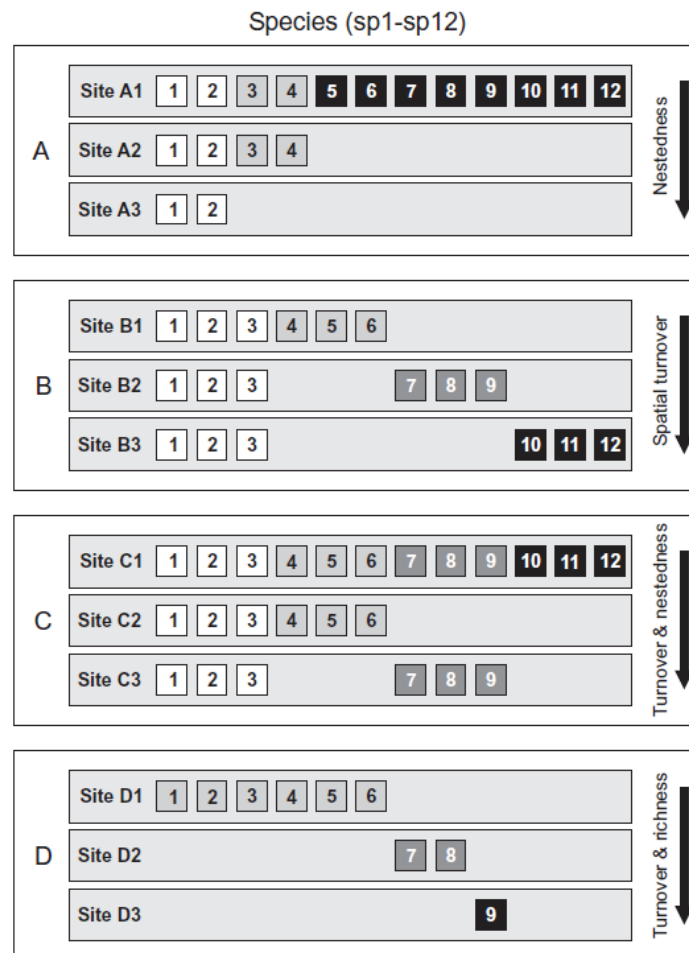
Los sistemas de lagunas temporales suelen presentar una fuerte interconexión, tanto a través de la dispersión de sus organismos, como por la conexión física que se establece entre las comunidades cuando las lagunas se conectan durante el periodo de lluvias (Florencio, 2010). Ambos procesos favorecen la organización de la fauna de macroinvertebrados en metacomunidades (un conjunto de comunidades locales vinculadas por la dispersión de múltiples especies que interactúan potencialmente), que contienen dispersores activos y pasivos y cuya aparición depende de las condiciones ambientales y de las interacciones bióticas. Esto convierte a estos medios en un sistema ideal para evaluar hipótesis y teorías ecológicas o evolutivas de carácter general (Florencio, 2010). Sin embargo, debido a la temporalidad de estos ambientes estudiar este fenómeno puede tornarse relativamente complicado (Florencio, 2010; Florencio *et al.*, 2013b).

En general, las lagunas temporales son hábitats especialmente importantes para la conservación de ciertos taxones singulares o especializados de macroinvertebrados acuáticos, los cuales pueden tener dificultades para sobrevivir o completar sus ciclos de vida en otros tipos de medios acuáticos (Collinson *et al.*, 1995; Bilton *et al.*, 2001; Florencio *et al.*, 2011). La conectividad o la posibilidad de intercambio de individuos entre lagunas junto con la heterogeneidad de los medios acuáticos (amplio gradiente de hidroperiodo) son dos factores que favorecen la conservación de una alta diversidad de macroinvertebrados acuáticos (Florencio, 2010).

#### *Sobre la beta-diversidad.*

Además de la diversidad de especies existente en los medios lénticos, es importante estudiar la variación en la composición de especies entre lagunas. Este cambio en la composición de las comunidades entre locales se conoce como beta-diversidad. La beta-

diversidad puede ser el resultado del reemplazamiento de especies entre locales ("turnover") y la pérdida de especies de local para local que se denomina anidamiento ("nestedness") en casos particulares (Baselga & Orme, 2012). El concepto de "variación en la composición de especies entre locales" o la pregunta "cómo de diferentes son dos comunidades de especies", han sido argumentados en varios trabajos (Baselga 2007, 2010, 2012). Existen dos formas en que la que la composición de las comunidades pueden ser diferentes: 1) La primera es el reemplazamiento de especies, que consiste en la sustitución de especies que existen en un local, por especies diferentes en otro local. 2) La segunda es la pérdida de especies (o ganancia), la cual implica la eliminación (o adición) de especies en solamente un local, lo que lleva a las comunidades más pobres en especies a ser un subconjunto de una comunidad más rica; este proceso se denomina anidamiento.



**Figura 1.3.** Ejemplos hipotéticos que envuelven cuatro islas (A, B, C y D) y tres locales dentro de cada una (Sites). La biota de los locales A1-A3 está completamente anidada, por que las

biotas más pobres son subconjuntos de las biotas más ricas. Los locales B1-B3 tienen la misma riqueza (6 especies) con 3 especies en común a los 3 sitios, y 3 especies exclusivas de cada local, lo cual representa un patrón de reemplazamiento espacial. Los locales C1-C3 presentan ambos patrones, dado que C2 y C3 son subconjuntos de C1 (anidamiento), pero algunas especies son reemplazadas entre C2 y C3, lo cual no implica subconjuntos. Por último, los locales D1-D3 presentan reemplazamiento espacial y obviamente no están anidados, pero presentan diferencias en la riqueza de especies (figura extraída de Baselga, 2010).

Sin embargo, el uso de esta partición de la beta-diversidad es controvertida, y hay varios trabajos que abordan el tema mediante otras metodologías igualmente válidas, que sobre todo matizan diferencias en el concepto del anidamiento y su relación con la pérdida de especies (Podani & Schmera, 2011; Almeida-Neto *et al.*, 2012; Carvalho *et al.*, 2012).

#### *Principales grupos de macroinvertebrados en las lagunas*

Entre la biota de los ecosistemas lénticos, los principales grupos de macroinvertebrados están formados por moluscos, crustáceos (anfípodos, isópodos y decápodos), turbelarios, oligoquetos, hirundíneos, insectos, etc. Sin embargo, los insectos, y especialmente sus larvas y ninfas, constituyen el núcleo fundamental de los macroinvertebrados, entre los cuales se encuentran coleópteros, hemípteros, efemerópteros, plecópteros, odonatos, dípteros y tricópteros (González & Cobo-Gradin, 2006; Camacho-Reyes & Camacho-Rozas, 2010).

Algunos grupos pasan todo, o casi todo, su ciclo de vida en el agua. Algunos ejemplos incluyen hemípteros, crustáceos, moluscos e hirundíneos, entre otros. Por otro lado, los órdenes de insectos Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Megaloptera, Trichoptera, Lepidoptera y Diptera sólo desarrollan sus primeras etapas de vida en el agua, ya que tienen adultos terrestres. En muy pocos grupos de insectos, como por ejemplo Dryopidae (Coleoptera) o Nematomorpha, sólo los adultos son acuáticos. El tiempo de desarrollo es altamente variable, dependiendo de la especie y de los factores ambientales, como la temperatura del agua y la disponibilidad de alimento. Para algunas especies las etapas de larva y pupa duran solo días o semanas, en tanto que para otras pueden requerir meses y hasta años para su desarrollo y emergencia (Merritt & Cummins, 1978; Roldán-Pérez 1988, Camacho-Reyes & Camacho-Rozas, 2010).

Los insectos acuáticos de Azores integran únicamente los órdenes: Ephemeroptera, Odonata, Hemiptera, Coleoptera, Diptera y Trichoptera. Otros órdenes de insectos acuáticos comunes en los sistemas continentales son inexistentes en Azores (p.ej., Plecóptera). Además, 11 taxones (10 familias y 1 orden) están representados por una única especie (p.ej., Ephemeroptera - *Cloeon dipterum*) (Goncalves *et al.*, 2008; Raposeiro & Costa, 2009).

Como ya fue mencionado, los medios acuáticos y la biodiversidad que los integra son especialmente vulnerables ante dos amenazas: la transformación del paisaje asociada a la agricultura y la introducción de especies exóticas.

#### *Amenazas para los medios acuáticos: el papel de la agricultura*

Los beneficios de la agricultura fueron innumerables para el desarrollo de las sociedades humanas. Actualmente, la agricultura moderna sustenta a cerca de 6.000 millones de personas. Sin embargo, existe un crecimiento en la demanda mundial de alimentos para los próximos años, lo cual supone enormes desafíos para la sostenibilidad, tanto de la producción alimentaria, como para los ecosistemas terrestres y acuáticos (Tilman 1997; Carpentier *et al.*, 1998; Vitousek *et al.*, 2002).

Las actividades agrícolas asociadas a los cambios en el uso del suelo, contaminación o alteración de los regímenes hidrológicos, tienen implicaciones significativas para las especies de flora y fauna silvestres (McLaughlin, 1995; Hepp *et al.*, 2010; Ferriol-Gabarda, 2013). En este contexto, los ecosistemas acuáticos, y particularmente las lagunas temporales, son especialmente vulnerables (Florencio, 2010).

Han sido ampliamente documentados cambios en la calidad del agua y en las comunidades acuáticas debido a actividades agrícolas (Allan, 2004; Virbickas *et al.*, 2011). Ciertos grupos de macroinvertebrados son sensibles a cambios en las características físico-químicas del agua y a alteraciones antrópicas específicas, lo que puede originar cambios en la composición de las comunidades acuáticas (Virbickas *et al.*, 2011). Por ejemplo, podría reducirse la presencia de taxones o especies con baja tolerancia a las modificaciones en la calidad del agua, e incrementarse el número de especies tolerantes a estas condiciones, lo que podría provocar extinciones locales de taxones o especies nativos (Hepp *et al.*, 2010).

En el caso específico de Azores, existen una serie de condicionantes biofísicos y presiones antrópicas que tienen implicaciones significativas en los sistemas acuáticos continentales (Porteiro *et al.*, 2005). Azores constituye una región insular, aislada y distante del continente, en la que se acentúan los condicionantes biofísicos, asociados a la limitación de los recursos naturales disponibles y a la fragmentación del territorio. Las características de los ecosistemas acuáticos de Azores, en concreto de las lagunas, contribuyen aún más a su vulnerabilidad, dado que son generalmente de pequeña dimensión y profundidades reducidas, y esto se manifiesta en la elevada sensibilidad frente a cualquier tipo de presión, principalmente de origen antrópica. Uno de los principales problemas ambientales en las lagunas de Azores es la eutrofización derivada de las actividades agropecuarias. Según Porteiro *et al.*, (2005), los principales factores que contribuyen a la degradación de las lagunas son: i) aumento generalizado de las áreas destinadas a pastos; ii) intensificación de la actividad agropecuaria e incremento de la carga animal; iii) deforestación acentuada de las cuencas hidrográficas para la implantación de pastos permanentes; iv) apertura de vías de comunicación que favorecen la desestabilización de las vertientes; v) erosión de suelos; vi) sobreutilización de agro-químicos; vii) captación excesiva de agua para abastecer las explotaciones pecuarias; viii) acceso del ganado a las lagunas, provocando contaminación orgánica; ix) implantación de plantaciones forestales, con la consecuente pérdida de biodiversidad; x) ruptura sistemática de las capas impermeables debido a la actividad de la maquinaria pesada, provocando la alteración del régimen hidrológico y la regresión del nivel de inundación y xi) descarga continua de efluentes agrícolas, con alta concentración de nutrientes.

Por último, cabe destacar que los ecosistemas acuáticos continentales ocupan apenas el 0.8% de la superficie terrestre, sin embargo, son capaces de albergar alrededor de 125,000 especies de animales de agua dulce, lo que permite considerarlos "*hot spots*" de biodiversidad a nivel global. Su gran vulnerabilidad frente a las amenazas ha llevado a que numerosos autores consideren de urgente necesidad la aplicación de medidas de protección, investigación y concienciación pública (Ferriol-Gabarda, 2013).

### *Amenazas para los medios acuáticos: las especies exóticas*

Una de las principales causas de pérdida de biodiversidad a nivel mundial, junto con la destrucción del hábitat asociada a la transformación del paisaje, es la introducción de especies exóticas (Vitousek *et al.*, 1997). La introducción de especies exóticas en las islas oceánicas y sus consecuencias para la biodiversidad nativa han sido ampliamente estudiadas y reconocidas (Opper *et al.*, 2011). Las islas son consideradas "hot spots" de biodiversidad, por lo que la introducción de especies exóticas es probablemente la mayor amenaza para la conservación de la biodiversidad nativa en las islas (Whittaker & Fernández-Palacios 2007), pudiendo desequilibrar el funcionamiento de los ecosistemas mediante el establecimiento de sus poblaciones (Maezono & Miyashita 2003).

Aunque en primera instancia la introducción de especies exóticas contribuya a un aumento de la biodiversidad local (Sax *et al.*, 2002), este proceso incrementa la homogenización de las comunidades locales (Olden & Rooney, 2006). Las islas oceánicas aisladas parecen ser especialmente vulnerables a la introducción de las especies exóticas, debido a las oportunidades de nicho ofrecidas por la existencia de comunidades no saturadas. En consecuencia, las especies exóticas colonizan las islas ocupando frecuentemente rangos ambientales más amplios que sus congéneres continentales (Sax, 2001), provocando homogeneización biótica, siendo este efecto más pronunciado en las islas oceánicas (Blackburn *et al.*, 2008). En el archipiélago de las Azores, la proporción de especies exóticas es particularmente elevado, alcanzado casi el 47% de las especies de artrópodos (excluyendo los taxones que cuyo origen no ha sido identificado) y el 81% en plantas vasculares (Borges *et al.*, 2010).

La pérdida de biodiversidad a causa de la introducción de especies exóticas ha sido extendida a los sistemas acuáticos, provocando cambios en los patrones de biodiversidad y degradación de la calidad del hábitat (Arribas *et al.*, 2014). Los sistemas acuáticos son extremadamente vulnerables a las introducciones biológicas, en particular a la introducción de especies exóticas depredadoras (p.ej., peces) (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Por ejemplo, se han reportado graves consecuencias en el funcionamiento de las comunidades nativas de lagunas mediterráneas por parte de especies acuáticas exóticas depredadoras, como por ejemplo el cangrejo rojo americano

*Procambarus clakii* (Geiger *et al.*, 2005), el galápagos de Florida *Trachemys scripta elegans* (Pérez-Santigosa *et al.*, 2006) o los peces *Gambusia affinis* y *Lepomis gibbosa* (García-Berthou *et al.*, 2007).

En Azores se han introducido varias especies de depredadores exóticos desde la colonización del archipiélago en el siglo XV (Borges *et al.*, 2010). Estudios recientes han demostrado el impacto del pez exótico depredador *Gambusia holbrooki* en poblaciones de coleópteros endémicos de Azores (Florencio & Lamelas-López, 2016; ver Apéndice 1), amenazando con ello la endemidad y biodiversidad de las lagunas.

Pese a que los medios temporales se caracterizan por no albergar poblaciones de predadores comunes en aguas permanentes, como por ejemplo peces, las lagunas temporales no están exentas de los riesgos asociados con las invasiones de predadores exóticos (Florencio & Lamelas-López, 2016; Apéndice 1). Estos predadores pueden eventualmente colonizar las lagunas exóticas durante las épocas de lluvias, debido a la posible conectividad entre lagunas permanentes y temporales (Fahd *et al.*, 2007). Esto evidencia la urgente necesidad acciones de monitorización de las lagunas de Azores, a fin de preservar la biodiversidad acuática nativa.

#### *El estado de la fauna dulceacuícola en Azores*

Actualmente, el número total de taxones (especies y subespecies) terrestres y dulceacuícolas en las Azores está estimado en cerca de 6164, de las cuales los artrópodos son el filo con mayor biodiversidad, contando con cerca de 37% del total de taxones (Borges *et al.*, 2010).

El conocimiento sobre la fauna dulceacuícola de Azores es relativamente incipiente. En 2012 fue publicado un catálogo de los invertebrados acuáticos, siendo este el documento más actualizado hasta la fecha sobre la fauna dulceacuícola azoriana, registrando un total de 241 especies en el archipiélago de las Azores. Las islas con una mayor biodiversidad registrada son São Miguel (189 taxones), Flores (111 taxones) y Terceira (100 taxones). Sin embargo, la implementación de la Directiva de Aguas “Water Frame Directive” (WFD) ha incrementado los estudios de caracterización de los ecosistemas dulceacuícolas de Azores y como resultado el número de nuevos registros ha aumentado casi un 12% en la última década (Raposeiro *et al.*, 2012).

Las islas oceánicas, y particularmente el archipiélago de las Azores, albergan una fauna única, que está altamente afectada por la acción humana, asociada principalmente con la degradación y fragmentación de hábitats e introducción de especies exóticas. Para asegurar la integridad de la biodiversidad nativa de los medios acuáticos es esencial establecer acciones de monitorización a largo plazo, ampliar el conocimiento sobre los medios dulceacuícolas y su biodiversidad e implementar planes de control de especies exóticas invasoras.

## 1.2. Hipótesis y objetivos

La hipótesis principal está basada en que las lagunas temporales de un sistema único en Europa, como son las lagunas oceánicas de la isla Terceira, van a presentar una fauna única, que probablemente va a estar caracterizada por la presencia de especies únicas y singulares, más que por una alta diversidad, dado su gran aislamiento geográfico y distancia al continente, y las particularidades ambientales del clima oceánico en islas volcánicas.

De igual forma, el marco socioeconómico de este estudio lleva asociada la modificación de los usos del suelo e introducción de las especies exóticas por el ser humano durante los últimos seis siglos. Esto permite prever un fuerte impacto en la fauna que habita las lagunas, en concreto en las comunidades de macroinvertebrados dulceacuícolas de la isla Terceira. Sin embargo, posiblemente el alto grado de conservación o abandono de muchos de los tanques artificiales de agua, originalmente dirigidos para el abastecimiento de agua para el ganado, puede constituir una alternativa importante para mantener la diversidad de especies acuáticas, cuando la mayor parte de las lagunas temporales sufren la desecación estival.

Bajo este marco conceptual, se establecen las hipótesis en las que se basa la presente tesis:

1. Existe un método de estudio apropiado para capturar la riqueza de macroinvertebrados de las lagunas estudiadas, y por tanto, para crear inventarios comparables.
2. Existen diferencias en la composición de la comunidad de macroinvertebrados entre lagunas temporales y permanentes, lo que asimismo afecta a las diferencias en el grado de endemidad entre los dos tipos de lagunas.
3. La abundancia y composición de macroinvertebrados pueden variar de acuerdo al mes y a la laguna estudiada, y por tanto, estas diferencias entre meses pueden condicionar las diferencias entre lagunas.
4. La beta-diversidad basada en la composición de las lagunas puede variar entre los meses de estudio, y por tanto, pueden existir contribuciones diferenciadas entre los procesos de reemplazamiento y anidamiento a dicha beta-diversidad.

5. La composición de la comunidad de macroinvertebrados puede estructurarse en base a las variables ambientales que caracterizan las lagunas estudiadas.
6. De hecho, pueden existir diferencias entre las variables ambientales que caracterizan las lagunas naturales y los tanques artificiales.
7. También pueden existir diferencias en la composición de la comunidad de macroinvertebrados entre lagunas naturales y tanques artificiales. El grado y la naturaleza de estas diferencias van a determinar el uso de los tanques artificiales como reservorios de biodiversidad.

Por tanto, el objetivo general de esta tesis consiste en caracterizar la variación espacio-temporal de las variables ambientales y de las comunidades de macroinvertebrados en las lagunas temporales y permanentes de la isla Terceira (Azores), abordando así toda su dinámica ecológica y diversidad, y entendiendo el comportamiento de las comunidades y su relación con el medio físico. Asimismo, se pretende estudiar la influencia de los tanques artificiales en la dinámica de dispersión de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, como mecanismos para enfrentarse a la desecación o a condiciones adversas en las lagunas naturales.

### **Objetivos generales**

1. Obtener información de la dinámica temporal durante un ciclo hidrológico completo, analizando las variables físico-químicas de las lagunas de la isla Terceira, así como las comunidades de macroinvertebrados que las habitan, en un gradiente de hidroperiodo y a escala mensual.
2. Realizar una caracterización espacial sobre las variables ambientales y las comunidades de macroinvertebrados de 12 lagunas y 8 tanques artificiales, y analizar si existen diferencias entre ambos medios. Además, evaluar la posibilidad de que los tanques artificiales puedan servir como reservorios de fauna durante los meses de verano.

## **Objetivos específicos**

1. Evaluar si la metodología usada fue apropiada para la captura de un número de especies representativo de las lagunas muestreadas.
2. Describir las características físico-químicas de las lagunas de la isla Terceira, en un gradiente de hidroperiodo a una doble escala espacio-temporal.
3. Describir las comunidades de macroinvertebrados que habitan la isla Terceira, en cuanto a composición de la comunidad, abundancia, aspectos fenológicos y estado de distribución.
4. Analizar si existen diferencias significativas en la comunidad de macroinvertebrados de la isla Terceira en un gradiente espacial (analizando diferentes lagunas) y temporal (durante un ciclo de inundación completo), así como determinar las variables ambientales que originan las diferencias significativas en la comunidad de macroinvertebrados.
5. Determinar el patrón temporal de la beta-diversidad de la comunidad de macroinvertebrados en un gradiente de hidroperiodo a escala mensual, así como la contribución del reemplazamiento de especies y el anidamiento a dicho patrón de beta-diversidad.
6. Evaluar si existen diferencias en la composición de la comunidad de macroinvertebrados y en las variables ambientales que caracterizan las lagunas de estudio, y detectar si estas diferencias ocurren entre tanques artificiales y lagunas naturales. En caso de diferencias, se determinarán tanto las variables ambientales como las especies que contribuyeron a dichas diferencias. Bajo esta aproximación, evaluar el papel de los tanques artificiales como reservorios para la fauna de macroinvertebrados, principalmente durante el periodo de desecación de las lagunas temporales.

## **CAPÍTULO II. CARACTERIZACIÓN DE LA ISLA**



## 2.1. Caracterización geográfica

El archipiélago de las Azores, está localizado en el Océano Atlántico Norte, entre las coordenadas 36° 55' a 39° 43' N de latitud y 24° 45' a 31°17' W de longitud. Está formado por nueve islas principales y algunos islotes, todos ellos de origen volcánico, que surgen de la unión triple de las placas litosféricas euroasiática, africana y americana.

Las nueve islas están distribuidas en tres grupos a lo largo de una faja que se extiende en la dirección WNW-ESE: el Grupo Occidental, compuesto por las islas de Corvo y Flores; el grupo Central, constituido por Faial, Pico, Graciosa, São Jorge y Terceira y el grupo Oriental, formado por las islas de São Miguel e Santa María.

Las islas más occidentales de las Azores, Flores e Corvo, se encuentran sobre la placa americana y están separadas de las restantes islas por la cordillera Meso-Atlántica o Cresta Medio-Atlántica; las otras siete islas están localizadas en una gran meseta submarina triangular de estructura compleja conocida como la “Microplaca de las Azores”. La mayor distancia entre islas se da entre Corvo y Santa María, con alrededor de 615 km.

Con una superficie total de 2352 km<sup>2</sup>, las Azores presentan una elevada disparidad territorial. La mayor isla es San Miguel, con un área de 746 km<sup>2</sup> (31.7% del total) y la menor es Corvo, con apenas 17 km<sup>2</sup> (0.7% del total). Las restantes islas poseen valores intermedios de superficie (Pico: 448 km<sup>2</sup>; Terceira: 403 km<sup>2</sup>; São Jorge: 246 km<sup>2</sup>; Faial: 174 km<sup>2</sup>; Flores: 142 km<sup>2</sup>; Santa Maria: 97 km<sup>2</sup> y Graciosa: 61 km<sup>2</sup>). La distancia mínima entre las Azores y el continente más próximo es de 1584 km, lo cual evidencia un gran aislamiento geográfico.

El archipiélago de las Azores, junto con los de Madeira y Canarias, constituyen la región biogeográfica de la Macaronesia.

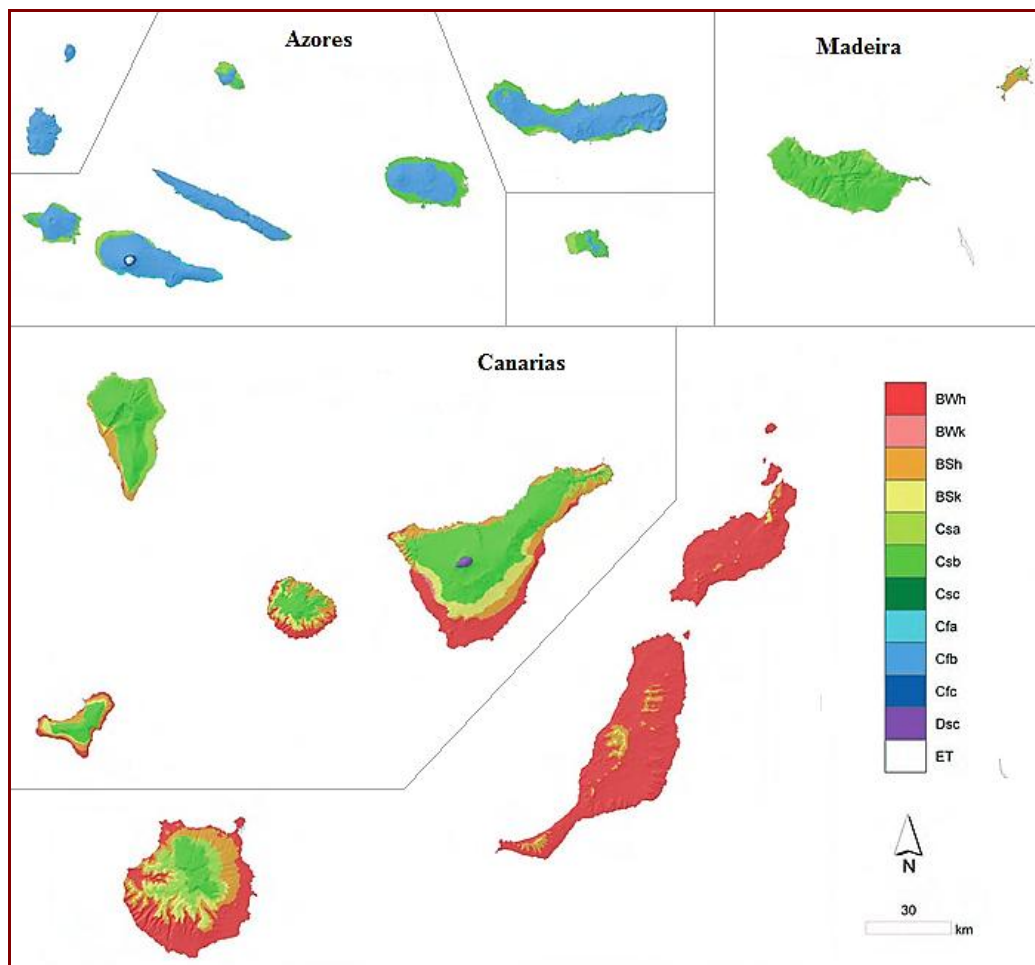
## 2.2. Caracterización climática

El clima de Azores está fuertemente condicionado por su gran aislamiento geográfico, lejos de la influencia de cualquier masa continental. En general, las Azores presentan clima oceánico/marítimo templado húmedo, caracterizado por una baja amplitud

térmica, elevada pluviosidad y humedad relativa y vientos persistentes (Cardoso *et al.*, 2008).

Según la clasificación de Köppen, utilizada por el AEMET (2012), el clima predominante en casi todas las islas es “templado sin estación seca con verano templado”, con excepción de Santa María y de Graciosa, en las que no se observa esta variedad climática en la mayor parte del territorio, si no un clima “templado con estación seca y con verano templado”. Determinadas regiones de las islas de los grupos Central y Oriental presentan clima “templado con verano seco y templado”, por ejemplo, al oeste de Faial, en determinadas regiones de Graciosa y en gran parte de la franja costera de Terceira y San Miguel. Se observa clima “templado con verano seco y cálido” al sur y al este de Terceira, en la costa sur de San Miguel y en la región occidental de Santa María. Además, las Azores presentan otras variedades climáticas resultado de las peculiaridades particulares de cada isla. Por ejemplo, puede encontrarse clima de “tundra” a partir de los 1600 m de altitud en la montaña de Pico (isla de Pico) o clima “templado sin estación seca con verano caluroso” en pequeñas áreas del litoral de las islas de Corvo, Flores y San Jorge (AEMET, 2012).

En comparación con Azores (ver Figura 2.1), los restantes archipiélagos macaronésicos presentan climas predominantemente secos (Tipo B) o templado-secos, con temperaturas medias más elevadas, veranos calurosos y menor régimen de precipitaciones.

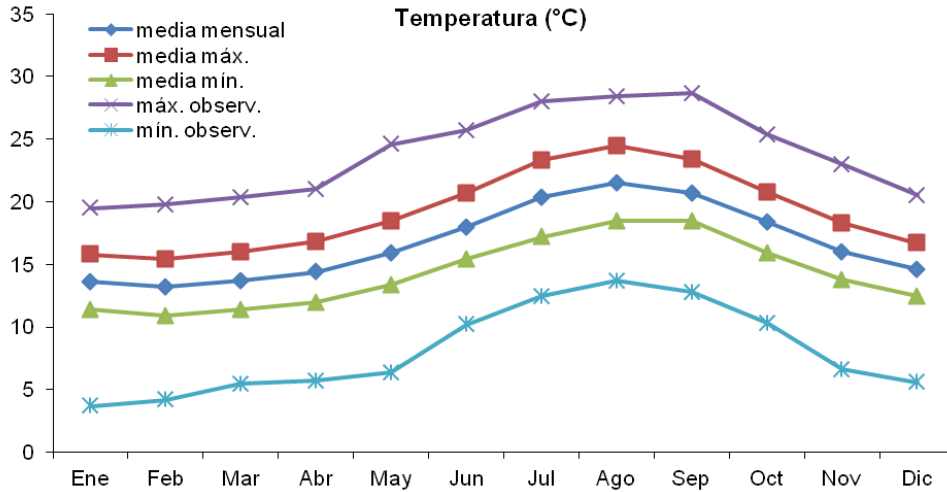


**Figura 2.1.** Clasificación climática de Köppen-Geiger en los archipiélagos de Azores, Madeira y Canarias (adaptado de AEMET, 2012). Bwh: desierto cálido; Bwk: desierto frío; BSh: estepa cálida; BSk: estepa fría; Csa: templado con verano seco y cálido; Csb: templado con verano seco y templado; Csc: templado con verano seco y fresco; Cfa: templado sin estación seca con verano caluroso; Cfb: templado sin estación seca con verano templado; Cfc: templado sin estación seca con verano corto y fresco; Dsc: frío sin estación seca y verano fresco; ET: tundra.

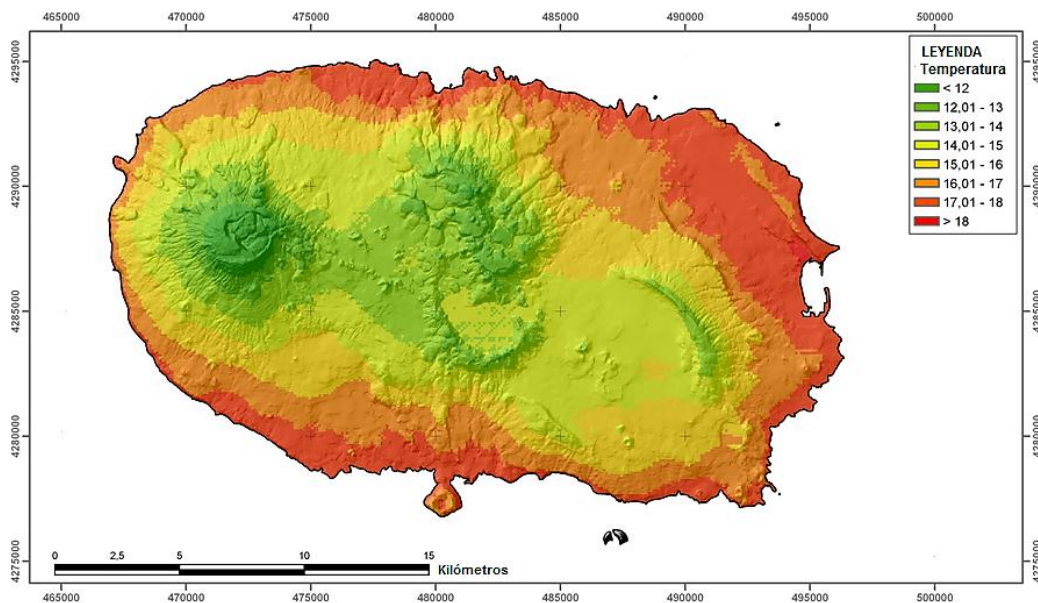
### *Temperatura*

Los valores medios anuales de la temperatura media del aire en las Azores dependen claramente de la altitud. De este modo, los valores medios oscilan de 14 a 18°C en las regiones costeras y de 6 a 12°C en las áreas de mayor altitud, excepto en el punto más alto de la isla de Pico donde la temperatura es inferior a 2°C. Los valores de la temperatura media mensual varían regularmente durante el año, alcanzando los valores máximos en verano, sobre todo en el mes de agosto, y los valores mínimos en invierno, principalmente en los meses de enero y febrero. Los valores medios anuales de la

temperatura media del aire varían entre 16 y 18.5°C. Los valores medios anuales más elevados se sitúan entre los 20 y 23°C, y los mínimos oscilan los 11-14°C (AEMET, 2012).



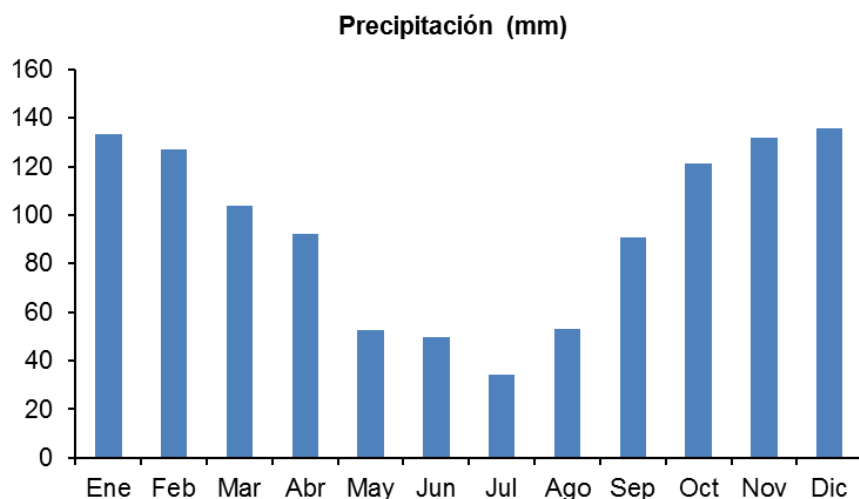
**Figura 2.2.** Variación de la temperatura a lo largo del año en la isla Terceira. Media máx.: media máxima; media mín.: media mínima; máx. observ.: temperatura máxima observada; mín. observ.: temperatura mínima observada (normales climáticas 1961-1990; Datos extraídos del Proyecto CLIMAAT: <http://www.climaat.angra.uac.pt>).



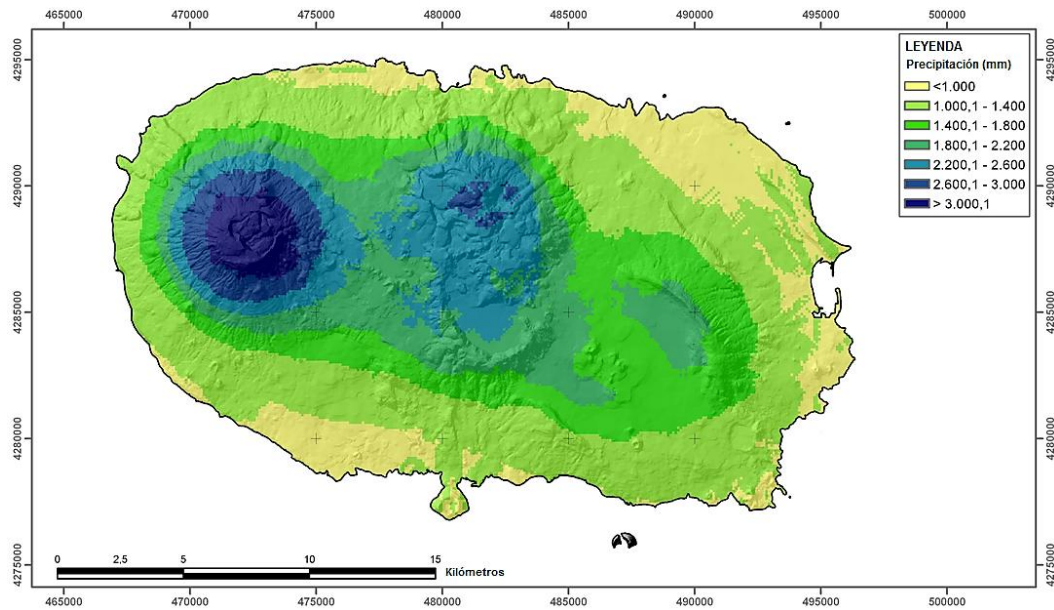
**Figura 2.3.** Mapa de temperaturas en la isla Terceira (adaptado del Proyecto CLIMAAT: <http://www.climaat.angra.uac.pt>).

## ***Precipitación***

La distribución de la precipitación media anual registrada en el archipiélago de las Azores varía espacialmente, de oeste a este, siendo más abundante en las islas del grupo Occidental, sobre todo en la isla de Flores, donde se registran precipitaciones de 1716.1 mm. En las islas del grupo Oriental se registran menores cantidades de precipitación, sobre todo en Santa María (775.2 mm). Además, la precipitación también está influenciada en gran medida por la orografía. Por ejemplo, en algunos lugares de la isla de Pico se han alcanzado valores superiores a los 4000 mm/año ("Lagoa do Caiado" - 469.8 mm). Pese a esta variabilidad espacio-temporal, la precipitación media anual sobre el conjunto de islas es de aproximadamente 1172.8 mm (normales climáticas de 1961-1990). La precipitación en las Azores es más abundante en los meses de noviembre, diciembre y enero, superando, por lo general, los 200 mm mensuales. Los valores más elevados se observan en cotas más altas (p.ej., "Lagoa do Caiado" – Pico: 714.0 mm en diciembre). Durante los meses de junio a agosto se alcanzan los valores medios más bajos de precipitación, inferiores a los 50 mm mensuales (p.ej., "Farol da Serreta" – Terceira: 21.6 mm en julio) (AEMET, 2012).



**Gráfica 2.4.** Variación anual de la precipitación (media mensual) en la isla Terceira (normales climáticas 1961-1990; datos extraídos del Proyecto CLIMAAT: <http://www.climaat.angra.uac.pt>).

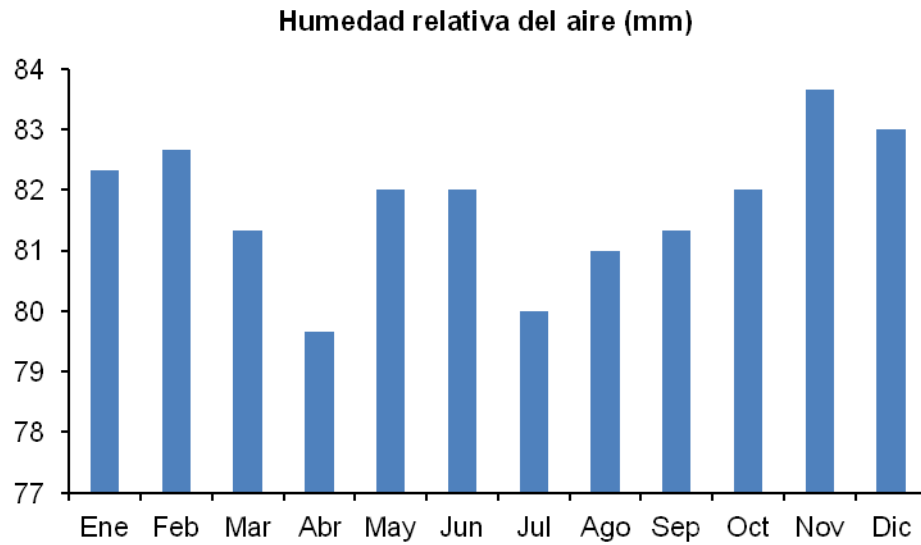


**Figura 2.5.** Mapa de temperaturas en la isla Terceira (adaptado del Proyecto CLIMAAT: <http://www.climaat.angra.uac.pt>).

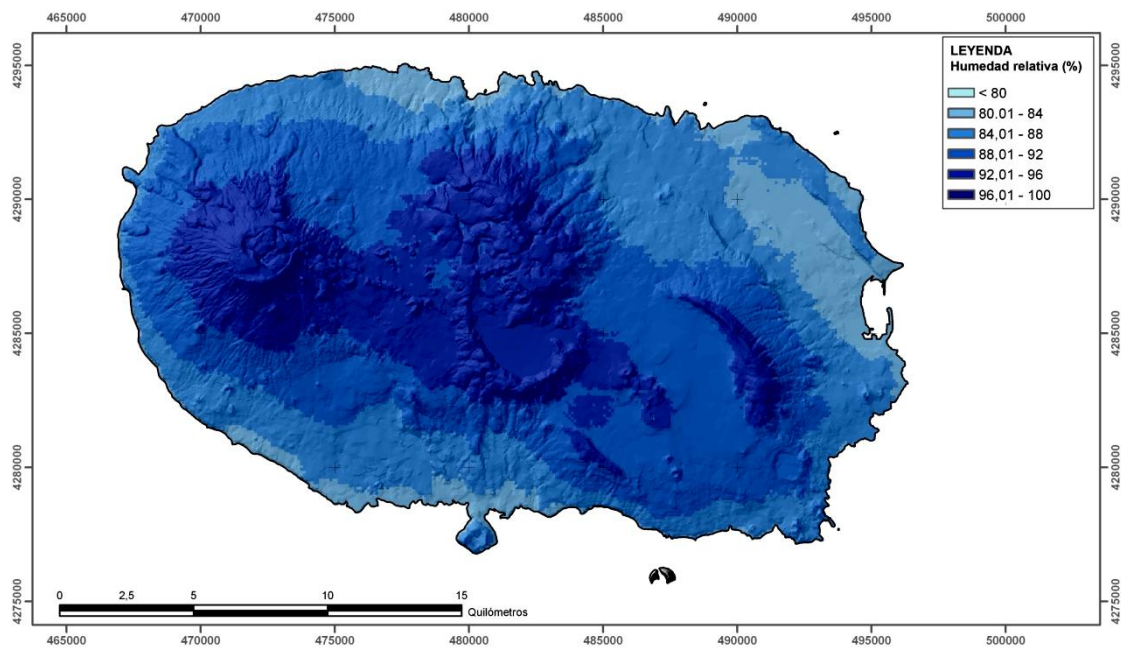
### *Humedad relativa del aire*

Las islas Azores presentan una humedad relativa del aire elevada, con valores medios frecuentemente superiores al 80%. Al igual que ocurre en las anteriores variables climáticas, la humedad relativa del aire es mayor en las zonas más elevadas, sin embargo, contrariamente a lo que ocurre con la temperatura o la precipitación, las diferencias altitudinales son menos evidentes.

En la isla Terceira, los valores medios de humedad relativa del aire son mayores en las zonas de mayor altitud, y en los meses invernales. Los meses con valores medios de humedad relativa del aire menores, son abril y julio (ver Figura 2.6).



**Figura 2.6.** Variación anual de la humedad relativa del aire (media mensual) en la isla Terceira (normales climáticas 1961-1990; datos extraídos del Proyecto CLIMAAT: <http://www.climaat.angra.uac.pt>).



**Figura 2.7.** Mapa de humedad relativa del aire en la isla Terceira (adaptado del Proyecto CLIMAAT: <http://www.climaat.angra.uac.pt>).

### 2.3. Caracterización de los usos del suelo

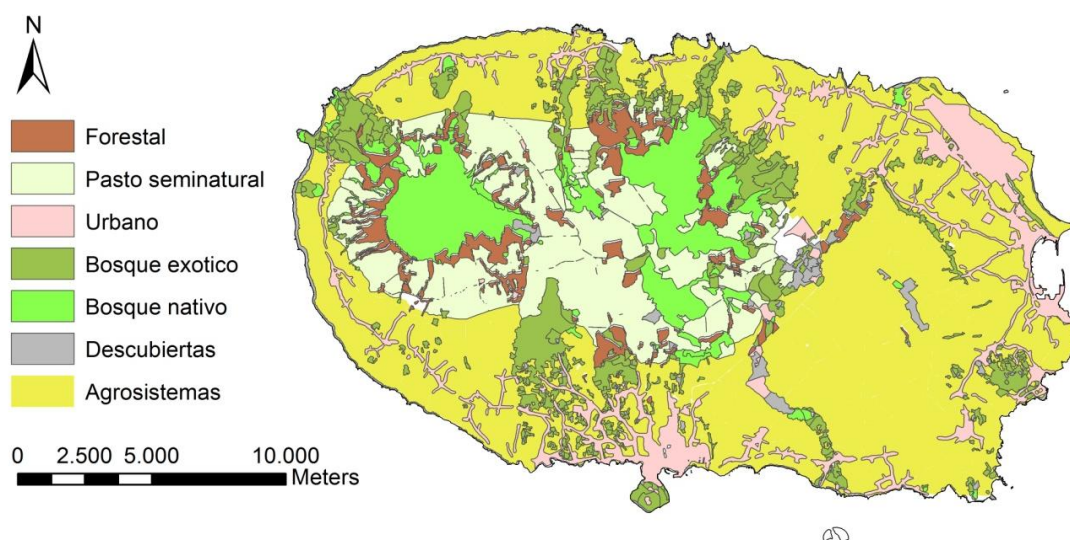
Existen patrones similares en cuanto a la distribución y ordenación del territorio en Azores, asociados a factores socio-económicos y a condicionantes biofísicos como la orografía y condiciones climáticas.

El paisaje de Azores ha sido históricamente modificado por la acción humana, principalmente debido a la transformación de zonas de vegetación nativa para pastos y cultivos, así como la introducción de especies exóticas con fines productivos o recreativos, como por ejemplo *Hydrangea macrophylla*, *Hedychium gardenarium*, *Cryptomeria japonica* o *Pitosporum undulatum*, entre otras. Únicamente las zonas más inaccesibles de algunas islas conservan actualmente relictos de vegetación nativa y endémica, formada por *Juniperus brevifolia*, *Erica azorica*, *Laurus azorica*, *Ilex perado* subesp. *azorica* o *Myrica faya* entre otras.

En Azores, el uso dominante es el agropecuario (pastos), representando cerca del 41% del territorio regional, seguido de los bosques (22%) y espacios agrícolas (14%). Las áreas urbanas representan aproximadamente el 13% y apenas el 5% constituye áreas de vegetación nativa. El restante porcentaje corresponde a áreas descubiertas y lagunas (Correia, 2012).

Las áreas urbanas están restringidas mayoritariamente a las zonas costeras y cotas de baja altitud. Las zonas de uso agro-forestal están formadas mayoritariamente por *Eucalyptus globulus*, *Cryptomeria japonica* y *Pinus pinaster*. Las cotas inferiores a 300 m de altitud constituyen áreas con gran potencial agrícola, por lo que existe una gran diversidad de cultivos, como maíz, hortalizas, viñedos o plantaciones bananeras. En cotas superiores a 300 m las posibilidades de diversificación de cultivos son menores, por lo que prácticamente solo existen pastos agropecuarios o plantaciones forestales (Mendonça, 2012).

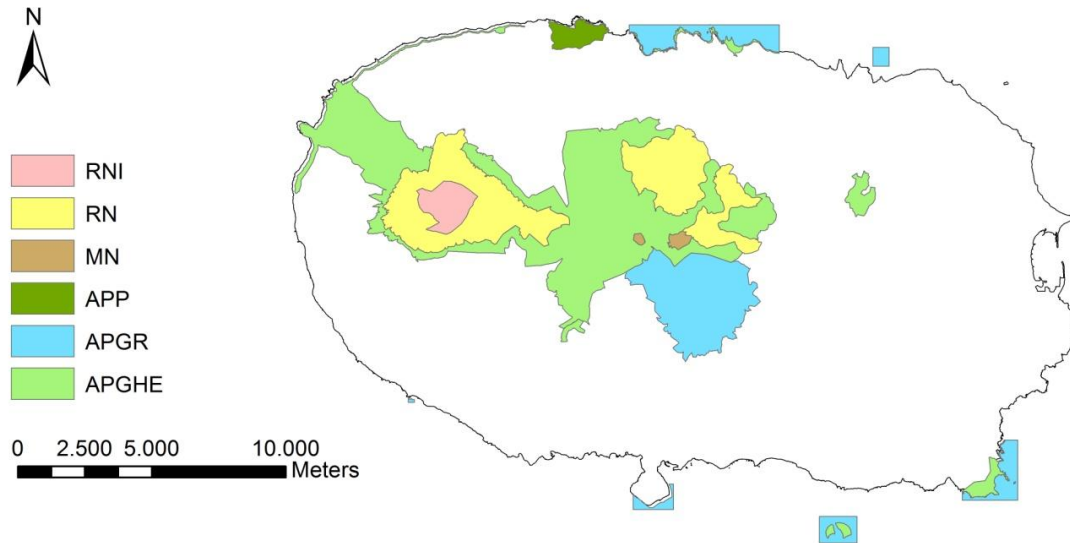
En la isla Terceira, el 60% del territorio está destinado a actividades agrícolas y agropecuarias, cerca del 8.5% constituye áreas urbanas y el 14.5% zonas de uso agro-forestal. Las áreas de vegetación nativa están representadas en apenas un 14% de la superficie total de la isla (Correia, 2012).



**Figura 2.8.** Carta con los usos del suelo de la isla Terceira (*información cartográfica extraída de DROTRH, 2008*).

Según el Decreto Legislativo Regional nº 15/2007/A, Azores integra una red regional de áreas protegidas, formada por dos tipos de áreas protegidas: Parque natural de isla (PNI) y Parque marino (PMA). El primer tipo integra las categorías de Reserva natural (RN), Monumento natural, áreas protegida para la gestión de hábitats o especies, área de paisaje protegida y área protegida de gestión de recursos.

La isla Terceira presenta tres Reservas naturales ("RN da Serra de Santa Bárbara e dos Mistérios Negros", "RN do Biscoito da Ferraria e Pico Alto" y "RN da Terra Brava"); dos monumentos naturales ("Algar do Carvão" e "Furnas do Enxofre"); siete áreas protegidas para la gestión de hábitats o especies ("Ponta das Contendas", "Ilheus das Cabras", "Matela", "Biscoito das Fontinhas", Costa das Quatro Ribeiras", "Planalto Central e Costa Noroeste" y "Pico do Boi"); un área de paisaje protegida ("Vinhas dos Biscoitos") y siete areas protegidas de gestión de recursos ("Caldeira de Guilherme Moniz", "Quatro Ribeiras", "Costa das Contendas", "Ilheus das Cabras", "Cinco Ribeiras", "Baixa da Vila Nova" y "Monte Brasil"), de acuerdo al Decreto Legislativo Regional nº 11/2011/A.



**Figura 2.9.** Carta con las áreas protegidas de Terceira, incluidas en la Red Regional de Áreas Protegidas. RNI: Reserva Natural Integrada, RN: Reserva Natural, MN: Monumento natural, APP: Área de Paisaje Protegido, APGR: Área Protegida de Gestión de Recursos y APGHE: Área Protegida de Gestión de Hábitats o Especies (*información cartográfica extraída de DROTRH, 2008*).

## 2.4. Caracterización hidrológica

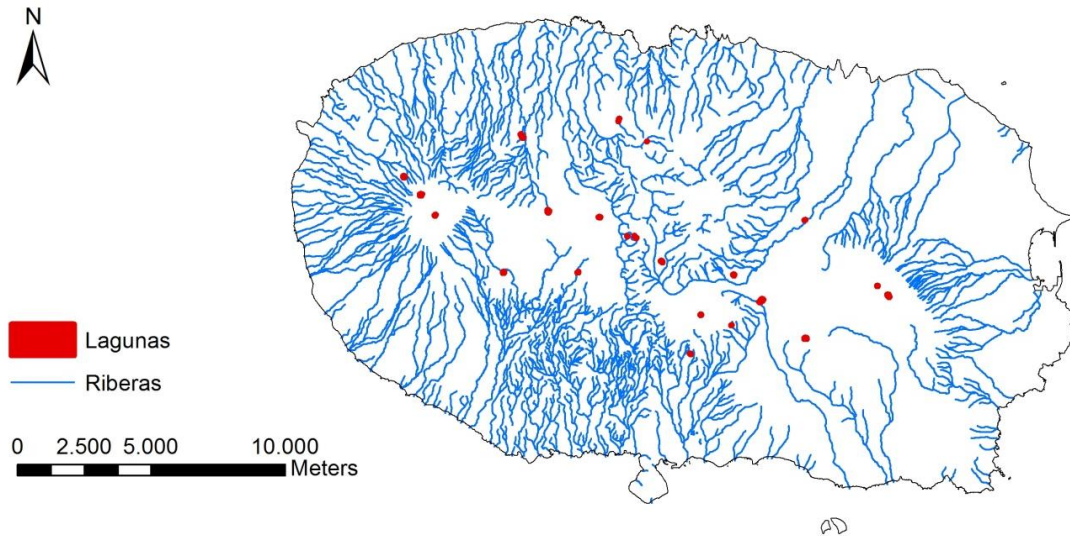
Las Azores son particularmente ricas en masas superficiales de agua interiores, debido a la geomorfología resultante de procesos volcánicos y erosivos (França et al., 2003) así como de factores edafoclimáticos. Las islas más recientes presentan redes hidrográficas más complejas, en relación a las islas más antiguas, donde los procesos erosivos son mas acusados. La capacidad de drenaje está influenciada en gran medida por la orografía y pluviosidad y se verifica que islas con mayor declive, presentan mayores capacidades de drenaje (INAG, 2002), dando lugar a cuencas hidrográficas más estructuradas. Las actividades humanas, asociadas a la apertura de caminos y creación de pastos permanentes, han alterado los sistemas hidrológicos, en concreto, los sistemas de drenaje e infiltración, la micro-topografía, la cobertura vegetal y la configuración de la red hidrológica (SRAM, 2012b)

En relación a la disponibilidad de recursos hídricos, el drenaje o escorrentía anual media varía para las diferentes cuencas hidrográficas. Por ejemplo, para la isla Terceira, el valor de escorrentía anual medio varía entre 0.01 y 1.54 hm<sup>3</sup> (SRAM, 2012b).

Los cursos de agua existentes en el archipiélago están constituidos por riberas, por lo general se caracterizan por tener pequeña dimensión y presentar un régimen temporal y torrencial, con valores de caudal relativamente elevados en los meses invernales y prácticamente nulos en los meses estivales. Sólo existen riberas permanentes en las islas de Santa María, São Miguel, São Jorge, Faial y Flores, las cuales son alimentadas por lagunas o por nacientes de agua de mayor caudal (Raposeiro, 2011).

Por lo general, la mayor parte de las zonas húmedas lénticas están situadas en zonas a cierta altitud, donde se dan las condiciones adecuadas para su formación y mantenimiento, implantadas en pequeñas cuencas hidrográficas endorreicas (Azevedo & Ferreira, 1998; Gonçalves, 2008), con sustratos rocosos impermeables como traquitos (Mendes & Dias, 2001) o materiales pomíticos (Porteiro, 2000).

En Azores existen un total de 88 lagunas inventariadas, distribuidas de forma irregular en el archipiélago. São Miguel y Pico son las islas con un mayor número de lagunas (33 y 28, respectivamente), seguidas de Terceira y Flores (18 y 8). El resto de islas presentan 1 o ninguna laguna (Porteiro *et al.*, 2005). Pese a que existan lagunas de gran tamaño (p.ej., "Lagoa das Sete Cidades" en São Miguel (4.72 km<sup>2</sup>), las lagunas de Azores son por lo general de pequeñas dimensiones y poco profundas (Porteiro, 2000; Porteiro *et al.*, 2005).



**Figura 2.10.** Carta hidrológica de la isla Terceira (*información cartográfica extraída de DROTRH, 2008*).

## 2.5. Caracterización geológica y geomorfológica

Todas las islas de Azores son de origen volcánico reciente (Agostinho, 1960, Borges *et al.*, 2010) y se extienden a lo largo de una faja que se extiende en la dirección WNW-ESE.

Están formadas por la acumulación de materiales eruptivos sobre una elevación del fondo del Atlántico, denominado Planalto Central, el cual está asociado a la triple unión de las placas litosféricas Euroasiática, Africana y Americana.

El planalto volcánico de Azores tiene 20-36 millones de años (ma). La isla más antigua es Santa María, que surgió aproximadamente hace 8.12 ma, seguida de São Miguel (4.01 ma), Terceira (2.50 ma), Graciosa (2.50 ma) y Flores (2.16 ma). Las islas más recientes son Pico (0.25 ma), São Jorge (0.55 ma), Corvo (0.7 ma) y Faial (0.73 ma).

El archipiélago de Azores está caracterizado por una elevada actividad volcánica, estando considerado como un centro eruptivo joven, que ocurre sobre una placa con desplazamiento lento. Sus características tectónicas son responsables de recientes erupciones volcánicas (p.ej., Capelinhos - Faial, 1957) y seísmos tectónicos (São Jorge y Terceira, 1980, o Pico y Faial en 1998).

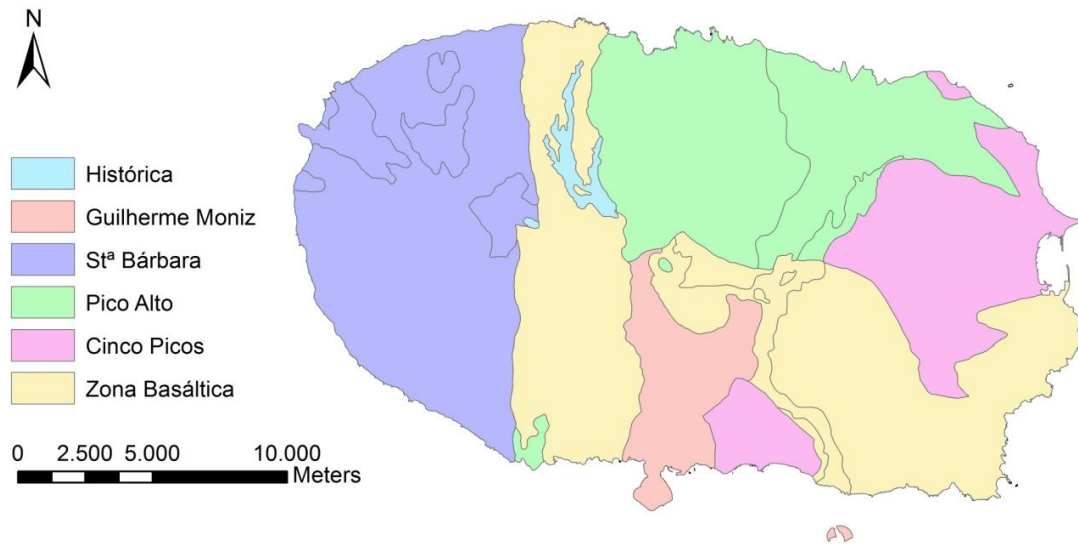
Al igual que ocurre en otras regiones volcánicas insulares, las características morfométricas de las islas de Azores resultan de la convergencia e interacción de un conjunto de procesos constructivos y destructivos, asociados a incrementos y disminuciones de su volumen emergido (Azevedo, 1998). Los estrato-volcanes constituyen la forma volcánica más característica del paisaje azoriano, formando grande parte de las islas de São Miguel, Terceira, Faial, Pico y Corvo. Están constituidos por superposición de flujos lávicos y materiales piroclásticos (Azevedo, 1998).

Las rocas de Azores están constituidas principalmente por basaltos alcalinos (Nunes, 1999), si bien en las islas de Santa María, São Jorge y Pico predominan estas formaciones, en las restantes islas existe una mayor variedad en términos petrográficos (Self & Gunn, 1976).

La geomorfología de Azores, en general, presenta un relevo bastante accidentado, debido a la presencia de montañas con dos vertientes en dirección E-W con numerosos conos volcánicos y valles estrechos y profundos. Sin embargo, la geomorfología de las islas es muy diversificada, dependiendo de los tipos de erupción que propiciaron su conformación (Correia, 2012).

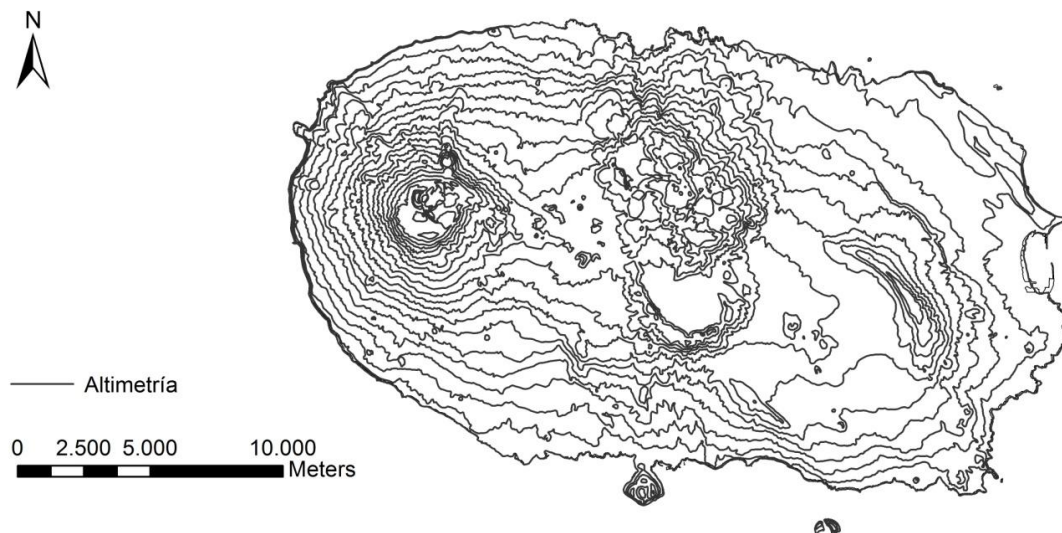
En relación a la altitud las islas presentan cierta disimilitud. Las islas de Graciosa y Santa María son relativamente planas, no superando los 600 m de altitud (402 y 590 m, respectivamente). El resto de islas presentan macizos volcánicos por lo que presentan altitudes mayores. San Miguel, Terceira, Sao Jorge y Faial poseen altitudes que oscilan entre los 1000 y 1100 m (1103, 1023, 1053, 1043 m.s.n.m respectivamente). La isla de Pico, con sus 2351 m de altitud, no sólo es la isla más alta de Azores, sino que constituye el punto más alto de Portugal (Gonçalves, 2008).

La geología de la isla Terceira está dominada por cuatro formaciones volcánicas, situadas en la parte centro-norte de la isla ("Pico Alto"), en la parte oeste ("Santa Bárbara"), en la zona centro-sur ("Guilherme Moniz") y en la parte oriental ("Cinco Picos"). Estos tres últimos son estrato-volcanes. La isla presenta una gran diversidad litológica y estructural, con presencia de basaltos alcalinos, lavas y piroclastos de naturaleza hawaítica, mugearítica, benmoreítica y traquítica. Estos productos piroclásticos cubren aproximadamente el 80% de la superficie de la isla.



**Figura 2.11.** Carta vulcanológica de la isla Terceira (*información cartográfica extraída de DROTRH, 2008*).

La isla Terceira presenta una forma ovalada, de aproximadamente  $30 \times 19$  km ( $402$  km<sup>2</sup>). El punto más alto se encuentra en la sierra de Santa Bárbara (1023 m.s.n.m). Sin embargo, cerca del 72% de la superficie insular comprende cotas inferiores a 400 metros, y el 27% entre 400 y 800 metros (Correia, 2012).

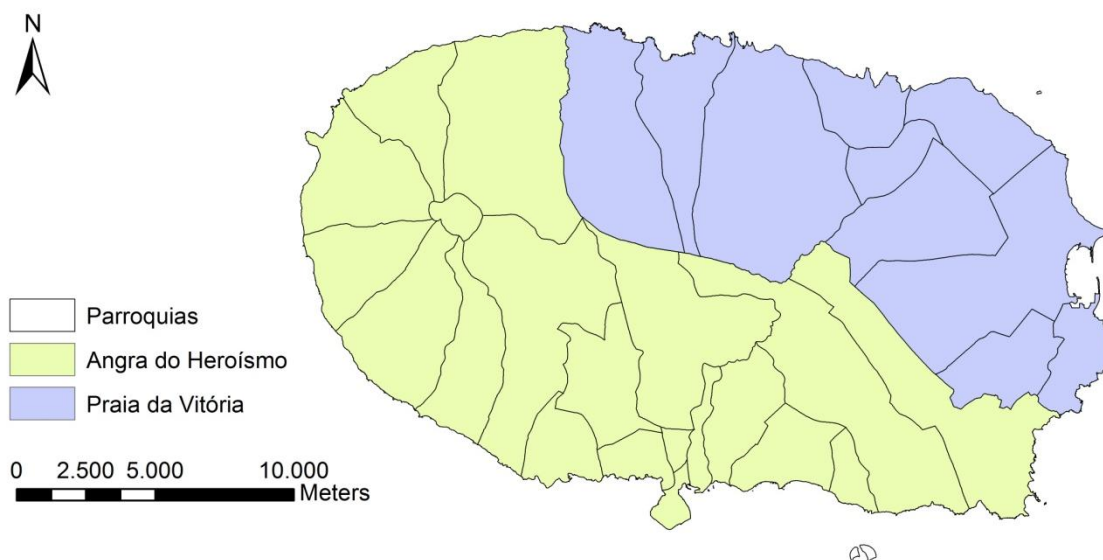


**Figura 2.12** Carta altimétrica de la isla Terceira (*información cartográfica extraída de DROTRH, 2008*).

## 2.6. Caracterización socio-económica

Azores tiene una población residente de aproximadamente 250,000 habitantes, que se distribuyen irregularmente por las islas, siendo la isla más poblada São Miguel, que junto con Terceira, constituyen el 78 % de la población total de Azores (SRAF, 2007).

En términos generales la estructura económica azoriana presenta una configuración típica de una región insular y periférica: dominancia del sector terciario (mayoritariamente sector público) y sector primario (agropecuaria y pesca), sin embargo, este último, presenta dificultades específicas de modernización e industrialización, debido a la fragmentación, exigüidad territorial y reducida dimensión del mercado regional (SRAF, 2007). La economía base del archipiélago está constituida por productos lácteos y exportación de carne (32.5%), transferencias unilaterales (28.1%) otros productos de exportación (principalmente transporte), servicios financieros y otros productos agrícolas (24.4%), turismo (10.4%) y pesca (4.6%) (Haddad, 2012). En relación a la organización administrativa, la isla Terceira integra dos ayuntamientos, Angra do Heroísmo (239 km<sup>2</sup>) y Praia da Vitória (161 km<sup>2</sup>), subdivididos en 19 y 11 parroquias, respectivamente. Las actividades económicas, servicios y equipamientos están concentrados en las ciudades de Angra do Heroísmo y Praia da Vitória. Los restantes núcleos poblacionales se caracterizan por una gran ruralización, ligada al sector agro-pecuario, el cual constituye una parte importante del sector económico, si bien el sector terciario cada vez tiene un mayor peso en la economía de la isla (SRAM, 2012b).



**Figura 2.13.** Carta de la organización administrativa de la isla Terceira (*Información cartográfica extraída de DROTRH, 2008*).

La población residente en la isla es de aproximadamente 55,900 habitantes, lo que corresponde a casi el 23% de la población total de Azores, de los cuales casi dos terceras partes habitan en el ayuntamiento de Angra do Heroísmo. Las densidades poblacionales en Angra y Praia son de aproximadamente 150 hab./km<sup>2</sup> y 125 hab./km<sup>2</sup>, respectivamente. La evolución demográfica revela una ligera tendencia de crecimiento poblacional en los últimos años (SRAF, 2007).

La tasa de variación de población residente en la isla, entre 2001 y 2011 fue de +0.4%, valor muy inferior a São Miguel (+4.6%) o Corvo (+1.2%), que son las únicas islas con variación positiva, de acuerdo con la SREA (2011).

## **CAPÍTULO III. METODOLOGÍA**

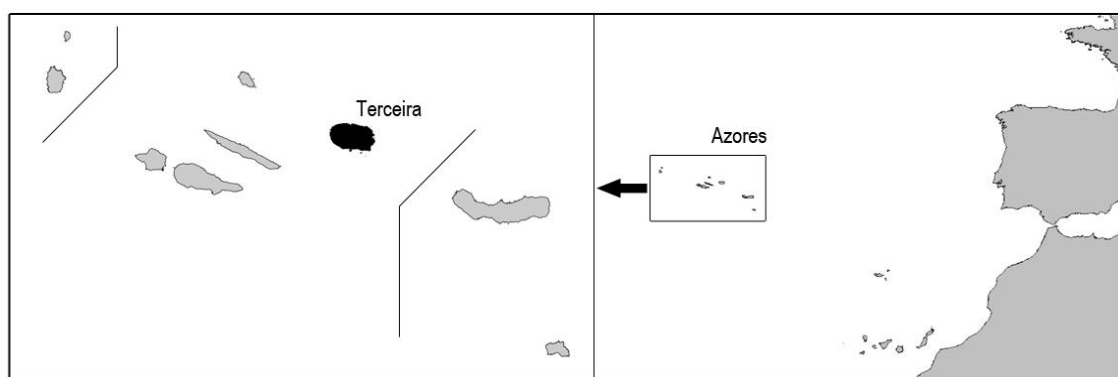


### 3.1. Aspectos introductorios.

En el presente proyecto se realizaron dos etapas de muestreo: 1) Un muestreo temporal, en el que se muestrearon cinco lagunas de forma mensual, durante diez meses (de noviembre de 2013 a agosto de 2014), lo cual equivale a un ciclo de inundación-deseccación completo considerando las lagunas temporales; y 2) un muestreo espacial, en el que se muestrearon doce lagunas y ocho tanques artificiales distribuidos por la isla, en el mes de mayo de 2014.

### 3.2. Área de estudio

El presente proyecto se ha realizado en la isla Terceira (27°10'W–38°40'N), una de las cinco islas pertenecientes al grupo central del archipiélago de las Azores (ver Figura 3.1).



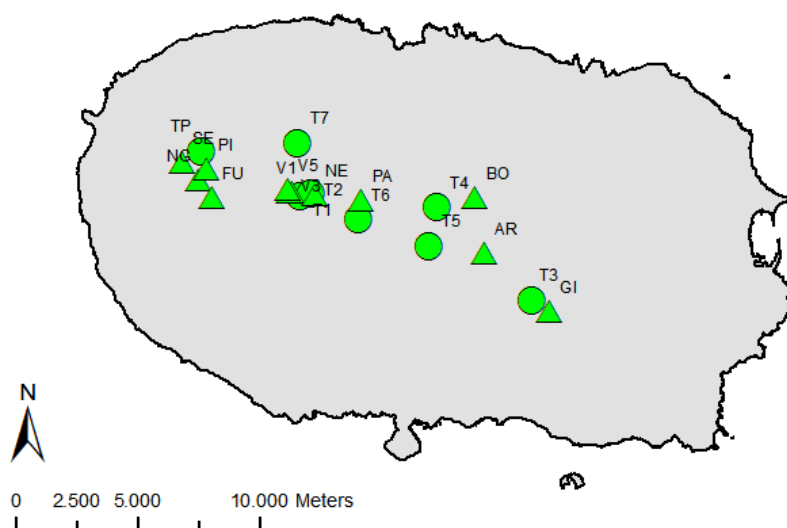
**Figura 3.1.** Localización geográfica de la isla Terceira, Azores.

Para el **estudio temporal**, se han muestreado cinco lagunas situadas en el centro-oeste de la isla Terceira, en la "Reserva Natural de Serra de Santa Barbara e Mistérios Negros": El complejo de lagunas de los "Mistérios Negros" (la "Lagoa do Negro" y las tres "Lagoínhas do Vale Fundo") y la "Lagoínha da Serreta".

Para el **estudio espacial**, se han muestreado doce lagunas y ocho tanques artificiales, distribuidos por toda la isla (ver Tabla 3.1). La mayor parte de las lagunas están incluidas dentro la "Reserva Natural de Santa Bárbara e dos Mistérios Negros", o en la "Reserva Natural da Terra Brava", así como en el "Área Protegida para a Gestão de Hábitats o Especiés do Planalto Central". Estas 12 lagunas constituyen la mayoría de las lagunas existentes en la isla Terceira.

**Tabla 3.1.** Información de las lagunas muestreadas. UTM 26 S; ET lagunas muestreadas durante el estudio temporal, EE lagunas muestreadas durante el estudio espacial.

Código	Nombre	Tipo	ET	EE	Coordenadas UTM	
					X	Y
ARE	Lag. do Pico do Areeiro	laguna natural	X		483574	4285357
BOI	Lagoa do Pico do Boi	laguna perturbada	X		483226	4287632
FUN	Lagoa Funda	laguna natural	X		472391	4287599
GIN	Lagoa do Ginjal	laguna perturbada	X		486263	4282967
NEG	Lagoa do Negro	laguna natural	X	X	476639	4287739
NGR	Lagoa Negra	laguna natural		X	471856	4288362
PAT	Lagoa das Patas	laguna perturbada		X	478548	4287528
PNH	Lagoa do Pinheiro	laguna natural		X	472213	4288811
SER	Lagoinha da Serreta	laguna natural	X	X	471127	4289052
VF1	Lag. do Vale Fundo 1	laguna natural	X	X	475712	4287838
VF3	Lag. do Vale Fundo 2	laguna natural	X	X	475605	4287864
VF5	Lag. do Vale Fundo 3	laguna natural	X	X	475505	4287935
TPI	-	tanque artificial		X	471955	4289511
TA1	-	tanque artificial		X	476038	4287687
TA2	-	tanque artificial		X	476465	4287767
TA3	-	tanque artificial		X	485555	4283394
TA4	-	tanque artificial		X	481634	4287203
TA5	-	tanque artificial		X	481296	4285624
TA6	-	tanque artificial		X	478431	4286751
TA7	-	tanque artificial		X	475915	4289853



**Figura 3.2.** Localización de las lagunas de estudio, en la isla Terceira. Los triángulos representan las lagunas y los círculos los tanques artificiales.

### 3.3. Periodo de estudio

El proyecto se ha dividido en dos fases: fase de exploración y fase de muestreo.

#### *Fase de exploración*

La fase de exploración fue iniciada el 13 de septiembre de 2013 y se consideró finalizada el 25 de octubre de 2013. Consistió en la búsqueda bibliográfica y un examen de las fotografías aéreas de la isla, además de la exploración y reconocimiento sobre el terreno de las lagunas, obteniendo los primeros registros sobre la profundidad, estacionalidad y presencia de algunos taxones, como odonatos, anfibios y peces. En función de las características, localización y accesibilidad, fue realizada la siguiente selección:

Para el **estudio temporal**, fueron seleccionadas el complejo de lagunas de los "Mistérios Negros" (la "Lagoa do Negro" y las tres "Lagoínhas do Vale Fundo") y la "Lagoínha da Serreta". Estas lagunas fueron seleccionadas por su gradiente de hidroperiodo en un área próxima donde todas las lagunas pueden tener una influencia espacial similar. Para el **estudio espacial**, fueron seleccionadas casi todas las lagunas existentes en la isla, como ya fue comentado. Fueron excluidas las lagunas situadas en zonas recreativas (p.ej., "Lagoa da Falca"), lagunas de agua salobre o salada (p.ej.: "Paul da Praia") o aquellas situadas en propiedades privadas con presencia de ganado bravo. Además, se excluyeron las charcas que aparentaban estar formadas esporádicamente debido a manipulación de tierras. La selección de los tanques artificiales se hizo en base a la proximidad a las lagunas, escogiendo los tanques más próximos a cada laguna, ya que podrían actuar como reservorio de la fauna de esa laguna.

#### *Fase de muestreo*

Para el **estudio temporal**, la fase de muestreo comenzó el 01 de noviembre de 2013, con el inicio del periodo de inundación de las lagunas temporales, y finalizó el 31 de agosto de 2014, con el comienzo de la nueva temporada de inundaciones. Para el **estudio espacial**, la fase de muestreo coincidió con el inicio de la desecación (mes de mayo de 2014).

### 3.4. Caracterización de las lagunas.

#### 3.4.1. Caracterización físico-química

En **ambos estudios** se han usado las siguientes variables: profundidad, pH, conductividad eléctrica, oxígeno disuelto y temperatura del agua. Además se tomaron muestras de agua para determinar el fósforo total y la clorofila *a*. Estas variables fueron medidas mensualmente en las cinco lagunas correspondientes al estudio temporal y en una única ocasión en las 12 lagunas y 8 tanques correspondientes al estudio espacial. En el estudio espacial, también fueron tomadas muestras para medir la concentración de nutrientes: fósforo inorgánico y nitrógeno total.

La profundidad máxima fue medida con un poste de graduado en el punto más profundo de la laguna, siendo no medible en las lagunas cuya profundidad superaba los 120 cm, por lo que a partir de este valor son apenas estimaciones. Los tanques presentaban una profundidad fija, e igualmente fueron medidos con un poste graduado.

Se midieron *in situ* en la columna de agua la conductividad eléctrica a 20 °C (*Multi-range Conductivity Meter HANNA HI 98127*), el pH (*pH meter HANNA HI 98311*), la concentración de oxígeno disuelto y la temperatura (°C) (*Oxi 315i WTW*). Se obtuvieron dos réplicas de cada medida para cada masa de agua, y se utilizó un valor promediado dada la homogeneidad en las medidas.

Fueron recogidas dos muestras de 330 mL de agua en la columna de agua para medir la concentración de fósforo total y la concentración de nutrientes (fósforo inorgánico disuelto y nitrógeno total; estos dos últimos sólo para el estudio espacial) en el agua, para posteriormente realizar la digestión ácida en el laboratorio (Golterman, 2004).

Para medir la concentración de clorofila *a* se tomaron 1500 mL de agua en la columna de agua. El filtrado de las muestras fue efectuado antes de 8 horas después de su recolección, utilizándose para ello los filtros de fibra de vidrio Whatman CF/C, con 47 mm de diámetro, a una presión inferior a 0.75 atm (Norma Portuguesa NP 4327, 1996) (Gonçalves, 2008). Para la obtención de la clorofila *a* el volumen de agua filtrado varió entre 250-1400 mL para las lagunas y 70-700 mL para los tanques; posteriormente fue determinada en el laboratorio utilizando métodos espectrofotométricos.

### **3.4.2. Caracterización morfométrica y geográfica**

Consiste en la determinación de las características morfométricas y geográficas de las lagunas, tales como la altitud, superficie, perímetro y geolocalización. Los valores de superficie y perímetro de cada laguna, se han estimado utilizando el programa *Google Earth Pro*, empleando fotografías aéreas de alta resolución. Para la determinación de área máxima y perímetro máximo (Perímetro máx.) se extrajeron los datos a comienzos de marzo (mes disponible en el programa correspondiente al período de inundación), y para el área mínima (Área mín.) y perímetro mínimo (Perímetro mín.) se obtuvieron del mes de agosto (mes disponible en el programa correspondiente al período seco). Los valores para la altitud (m.s.n.m) también fueron extraídos del programa *Google Earth Pro*. Para la determinación de la localización espacial de las lagunas fueron obtenidas las coordenadas geográficas empleando el GPS *Garmin eTrex Vista Cx* y posteriormente fueron confirmadas con el programa *Google Earth Pro*.

### **3.4.3. Caracterización climática**

Sólo se realizó la caracterización climática para el estudio temporal, a fin de observar la variabilidad temporal de las variables climáticas en las lagunas durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

#### ***Variables climáticas locales***

Se obtuvieron los datos de las siguientes variables climáticas locales: Precipitación (mm), humedad relativa (%) mínima y máxima, y temperatura media del aire (°C). Los datos fueron extraídos del Modelo CIELO (Modelação Insular a Escala Local – Azevedo, 1996; <http://www.climaat.angra.uac.pt/cielo>).

#### ***Variables climáticas a escala de isla***

Ya que los datos climáticos locales hacen referencia a las normales climatológicas de un período en concreto, no muestran los datos reales para el periodo de estudio. Por ello, se obtuvieron datos diarios medios para la isla Terceira (variables climáticas a escala de isla), relativos a la temperatura del aire (°C) y precipitación (mm) durante el periodo de estudio (01 noviembre 2013 – 30 agosto 2014). Los datos fueron extraídos de la página web Windgurú (<http://www.windguru.cz/es/historie.php>).

### **3.5. Caracterización de la comunidad de macroinvertebrados**

#### **3.5.1. Justificación de la técnica de muestreo**

La caracterización de las comunidades de macroinvertebrados de los sistemas acuáticos depende en gran medida de la técnica de muestreo utilizada (Turner & Trexler, 1997; Hyvonen & Nummi, 2000; Florencio, 2010). Pese a ello, es frecuente el sacrificio de los individuos muestreados para su posterior identificación y conteo en el laboratorio.

Para muestrear las comunidades de macroinvertebrados en las lagunas se utiliza habitualmente una “manga de muestreo” (ver p.ej., Collinson *et al.*, 1995; Nicolet *et al.*, 2004; Bilton *et al.*, 2006; Florencio, 2010). Sin embargo, su eficiencia en estos medios temporales es controvertida, existiendo estudios a favor (García-Criado & Trigo, 2005) y en contra (O’Connor *et al.*, 2004).

Para la elaboración de esta parte del proyecto se ha seleccionado la manga de muestreo como método de muestreo en base a las siguientes consideraciones: 1) La mayor parte de los individuos son identificados y cuantificados *in situ*, para ser inmediatamente devueltos al medio, lo que supone evitar el sacrificio de gran parte de la fauna capturada, la cual puede ser extraída en grandes cantidades o constituir especies vulnerables y/o protegidas; 2) Debido al reducido tamaño de algunas lagunas, sobre todo las temporales y durante el comienzo de la época seca, el investigador supone una fuente importante de perturbación local; 3) La identificación parcial realizada en el campo reduce el tiempo de procesado de las muestras en el laboratorio. Excepcionalmente fueron sacrificados aquellos individuos que debido a su dificultosa identificación en campo precisaban de un análisis más exhaustivo en el laboratorio (ver Florencio, 2010)

#### **3.5.2. Método de muestreo**

Para ambos tipos de estudios (temporal y espacial), el muestreo fue idéntico, con la única diferencia de que el estudio temporal las lagunas fueron muestreadas mensualmente, y en el estudio espacial fueron muestreadas en una única ocasión, además de muestrear tanques artificiales.

La comunidad de macroinvertebrados fue muestreada en cada medio acuático mediante una manga de 40 × 25 cm, con una malla de 1 mm de tamaño de poro. Los muestreos se realizaron entre las 9:00h y las 15:00h.

En las **lagunas**, se realizaron transectos desde la orilla hacia el interior de la laguna. En cada transecto se realizan varios puntos de muestreo, consistentes en un batido preliminar en el fondo, para levantar a los macroinvertebrados, seguido de dos barridos rápidos de manga de aproximadamente 1.5 m de amplitud a lo largo de la columna de agua. El número de puntos de muestreo (mangueos) fue proporcional al tamaño de la laguna (Heyer *et al.*, 1994) (lagunas mayores presentan una mayor heterogeneidad de ambientes y una menor densidad de individuos, sobre todo, en comparación con las mismas lagunas en periodos secos). Además, también estuvieron condicionados por las características de la laguna y facilidad de acceso y operación a las mismas.

Los **tanques artificiales** son estructuras situadas en zonas agrícolas, de 2 × 2 ó 2 × 3 metros de superficie y 0.9 metros de profundidad, constituidos por materiales artificiales (bloques y cemento). Dado su pequeño tamaño, no se realizaron transectos de profundidad y el número de mangueos por tanque fue lógicamente menor que en las lagunas. El resto de la metodología mencionada para las lagunas fue igualmente aplicada a los tanques.

Durante el **estudio temporal** se obtuvieron un total de 557 muestras. El número de muestras por laguna osciló entre 5-18 mangueos/laguna dependiendo del tamaño de la laguna, como ya fue comentado. Para el **estudio espacial**, se obtuvieron un total de 169 muestras (147 en lagunas y 22 en tanques). El número de muestras en lagunas fue de 8-18 muestras por laguna y de 2-4 muestras por tanque.

En cada unidad muestral, fue registrada la profundidad y la cobertura vegetal presente. La mayor parte de los macroinvertebrados capturados fueron identificados y cuantificados *in situ*, siendo posteriormente liberados. Los individuos cuya especie no fue identificada, o aquellos que su identificación fue dificultosa, fueron preservados en etanol al 70% para su posterior identificación en laboratorio. Siempre que fue posible, los individuos fueron identificados a nivel de especie, discriminando entre larvas y adultos.

Para el presente estudio, sólo fueron considerados los órdenes: Heteróptera, Odonata, Coleoptera, Basommatophora, Ephemeroptera, Trichoptera y la familia Culicidae del orden Diptera, debido a: 1) la adecuación del tamaño del animal respecto al tamaño de poro de la manga (1 mm Ø); 2) a la eficacia e idoneidad de la metodología para la captura de los taxones; y 3) a las dificultades taxonómicas de los grupos excluidos. Además, pese a haber capturado individuos pertenecientes a los órdenes Chilopoda, Isopoda, Collembola, Gastropoda, Oligochaeta e individuos de la familia Chironomidae, estos no fueron incluidos en la comunidad de macroinvertebrados, dado que requerirían un método específico para su muestreo. Esto pone de manifiesto la necesidad de incluir métodos de muestreo adicionales para tener una visión más completa de la comunidad que habita las lagunas. De los vertebrados *Pelophylax perezi* (Anura) y *Gambusia holbrooki* (Cyprinodontiformes), sólo se consideró la presencia de *G. holbrooki* dado su fuerte carácter depredador sobre las comunidades de invertebrados (ver Florencio & Lamelas-López, 2016; Apéndice 1). Los anuros no se consideraron dado que sus larvas son básicamente fitófagas y no tienen un papel depredador sobre la comunidad (Díaz-Paniagua *et al.*, 2005).



**Figura 3.3.** Fotografías ilustrativas de la metodología empleada. (1) Medición de parámetros físico-químicos (oxímetro), (2) Muestreo de comunidades mediante manga de 1mm de poro de red.

### 3.5.3. Otras consideraciones

Para la determinación del estado de colonización, las especies fueron clasificadas en indígenas o introducidas. Las especies introducidas son aquellas cuyo rango de distribución no incluye el archipiélago de las Azores y se cree que han sido introducidas en la región macaronésica posteriormente a los asentamientos humanos en el siglo XV. Esto fue por lo general inferido a partir de registros históricos de introducciones de especies o de la asociación de su distribución actual con la actividad humana (Florencio *et al.*, 2013). Las especies indígenas se clasificaron en nativas no-endémicas, si existen en Azores y en otros archipiélagos macaronésicos cercanos; o endémicas cuando su rango de distribución sólo comprende el archipiélago de las Azores. De forma general, estas atribuciones fueron dadas de acuerdo a Borges *et al.* (2010).

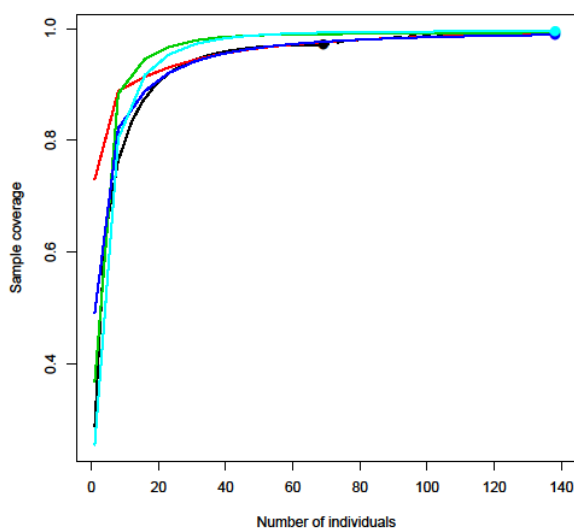
### 3.6. Análisis de los datos

#### 3.6.1. Análisis de la variación temporal

##### *Análisis de la alfa-diversidad*

Inicialmente, fue realizado un análisis de completitud de los inventarios obtenidos, a partir de los datos de abundancia de cada especie por laguna, para poder comparar la riqueza entre lagunas, teniendo en cuenta los posibles errores de esfuerzo de muestreo.

Ya que la comparación de riqueza entre comunidades sólo es posible bajo niveles similares de completitud (Chao & Jost, 2012; Villegas, 2015) y dado que se alcanzó una completitud del 97%, fueron usados los datos brutos pues se consideró que presentaron esfuerzos de muestreo comparables entre las lagunas en los diferentes muestreos (ver Figura 3.4).



**Figura 3.4.** Curva de completitud del muestreo calculada en base al número de individuos (abundancia), y sugiere que el esfuerzo de muestreo alcanzó inventarios próximos al 100% del total de especies estimadas en las cinco lagunas, y que por tanto, se puede confiar que los datos brutos son comparables entre lagunas (Línea negra: NEG; roja: SER; verde: VF1; azul oscuro: VF3, azul claro: VF5).

Posteriormente, fue comparada la riqueza de especies entre lagunas, realizando curvas de extrapolación, basadas en datos de abundancia e incidencia. Adicionalmente fueron comparados los valores de riqueza observados y estimados (Chao 1) en las diferentes

lagunas. El estimador Chao 1 es un estimador no paramétrico desarrollado por Chao (1984) y está basado en la abundancia o incidencia de las especies.

Este apartado fue realizado mediante el protocolo de Chao & Jost (2012) y el programa iNETX (<https://chao.shinyapps.io/iNEXT>).

### ***Análisis de las diferencias de las comunidades entre meses y lagunas***

Para averiguar si existieron diferencias significativas entre las comunidades de macroinvertebrados de las diferentes lagunas y entre los meses estudiados, así como si estas diferencias fueron dependientes del mes de estudio, se realizó un análisis de similitud de las comunidades de macroinvertebrados. Para ello, primero fue construida una matriz de abundancias por manguero y por laguna, donde cada fila corresponde a cada manguero dentro de cada laguna ("samples") y cada columna a cada especie ("variables"). Usando esta matriz, se calculó el índice de similaridad de Bray-Curtis dado que se trata de datos de abundancia, creando una matriz triangular de similaridad que fue sometida a un Análisis Permutacional Multivariado de la Varianza (PERMANOVA; Anderson, 2001), usando dos factores, la laguna y el mes de estudio. Este procedimiento no-paramétrico permitió analizar las diferencias de los factores mes, laguna así como la interacción entre ellos (mes  $\times$  laguna), basándose en la distancia de similaridad. El PERMANOVA fue realizado en el software PRIMER v.6 (Anderson *et al.*, 2008), usando un diseño que incorporaba como factores fijos la laguna y el mes, y empleando 9999 permutaciones para testar su significación. Posteriormente, y dado que se obtuvieron interacciones significativas entre estos factores, fueron realizadas comparaciones pareadas en el mismo proceso del PERMANOVA, donde se detectaron cuales fueron las diferencias por mes entre lagunas y por laguna entre meses.

### ***Análisis de la beta-diversidad***

Dado que existieron diferencias significativas entre los componentes mes y laguna, se pretende cuantificar estas diferencias, analizando los factores que contribuyen a variabilidad de la biodiversidad entre las comunidades de las lagunas. Para ello, analizamos la beta-diversidad usando el método de partición de la beta-diversidad de Baselga (2010, 2012), basado en la asunción de que la beta diversidad es la variación en

la composición de especies entre locales, y puede ser el resultado del reemplazamiento de especies entre sitios ("turnover") y de la pérdida de especies de local para local (anidamiento) (Baselga & Orme, 2012). El reemplazamiento de especies consiste en la substitución de especies en un lugar por diferentes especies en otro lugar. La segunda es la pérdida de especies (o ganancia), la cual implica la eliminación (o adición) de especies en solamente un lugar, lo que lleva a las comunidades más pobres en especies a ser un subconjunto de una comunidad más rica; este patrón se denomina anidamiento (Baselga 2007, 2010, 2012). En este sentido Baselga (2010) propone un método de partición de la beta-diversidad en dos componentes aditivos, teniendo en cuenta la disimilaridad derivada del reemplazamiento y la disimilaridad derivada del anidamiento. El análisis de la beta-diversidad corresponde a los valores de la betaSIM (índice de disimilaridad de Simpson), de la betaSNE (índice de disimilaridad derivado del anidamiento) y de la betaSOR (índice de disimilaridad de Sorensen), donde este último se trata de una suma de los anteriores ( $\text{betaSOR} = \text{betaSIM} + \text{betaSNE}$ ).

Para el análisis de la beta diversidad fue construida una matriz triangular de similaridad usando el índice de Sorensen sobre los datos de incidencia de especies por laguna. En este sentido, considerando todas las lagunas dentro de cada mes de muestreo y comparamos un valor de cada partición de la beta-diversidad para cada mes. Siguiendo el proceso descrito en Baselga (2010), calculamos las disimilaridades entre lagunas por mes.

Para determinar la partición de la beta-diversidad de la comunidad de macroinvertebrados entre múltiples-sitios, usamos el comando "beta.sample" (paquete "Betapart"; Baselga & Orme, 2012), el cual fue implementado en el software "R", obteniendo betaSIM (contribución del reemplazamiento a la beta-diversidad) y betaSNE (contribución del anidamiento a la beta-diversidad). Para calcular una beta-diversidad entre múltiples-sitios que sea comparable entre meses, es necesario que las matrices tengan siempre el mismo tamaño. Esto en este caso no se cumplió, pues las lagunas se fueron desecando en los meses de verano. Por tanto, para obtener datos de la partición de la beta-diversidad que fueran comparables entre meses usamos el mínimo número de lagunas muestreadas en un mes (tres), y se realizó un re-muestreo de todas las lagunas muestreadas cada mes repitiendo ese proceso 1000 veces.

Además, siguiendo el mismo procedimiento, calculamos el valor de beta-diversidad dentro de cada laguna y cada mes usando una matriz de abundancias por manguero para cada laguna. Es decir, consideramos la matriz no promediada que incluye el total número de manguesos de cada laguna. De esta forma, obtuvimos una gráfica de variación mensual de la partición de la beta-diversidad de macroinvertebrados para cada laguna que permitió comparar los patrones observados entre lagunas considerando diferencias a nivel de microhabitats (entre manguesos). En este caso, como para cada mes se obtuvo un distinto número de manguesos por laguna, para obtener datos comparables usamos el número mínimo de manguesos por mes y laguna (cinco), remuestreando 1000 veces el total de manguesos por mes para cada laguna.

### ***Análisis de las variables ambientales que determinan el patrón temporal de beta-diversidad***

Analizamos las variables ambientales que influyen en las diferencias mensuales de la beta diversidad debidas al reemplazamiento de especies y al anidamiento.

En primer lugar, fue calculada la media de las distancias euclídeas para cada una de las variables ambientales y para cada mes, creando una matriz donde los casos son los meses. Posteriormente con el programa Statistica v.8, fueron realizadas dos Regresiones Lineales Múltiple, usando como variables respuestas los valores medios de la betaSIM, y los valores medios de la betaSNE para cada mes, y usando como variables predictoras la media de las distancias euclídeas de las variables ambientales de cada mes. La Regresión Linear Múltiple deriva de un Modelo Lineal Generalizado con distribución normal (Gaussian). El programa siguió un proceso de "forward stepwise" para la selección de las variables significativas.

### **3.6.2. Análisis de la variación espacial**

#### ***Diferencias ambientales entre tanques y lagunas***

Fue creada una matriz que incluye los valores de las variables ambientales para cada medio. Las variables ambientales incluidas fueron: concentración de fósforo total, de fósforo inorgánico disuelto, de nitrógeno total, conductividad eléctrica, concentración

de oxígeno disuelto, pH y concentración de clorofila *a*. Las siguientes variables brutas fueron transformadas mediante  $\text{Log } X+1$ , para aproximar normalidad: oxígeno disuelto, conductividad eléctrica, fósforo total, nitrógeno total, fósforo inorgánico y clorofila. Sólo no se transformó el pH.

Para analizar las diferencias ambientales entre tanques y lagunas fueron realizados los siguientes análisis, con el software PRIMER v.6.

Usando la matriz ambiental que acaba de ser descrita con las variables transformadas, fue realizado un "Non-metric multidimensional scaling" o NMDS, calculando las distancias de similitud entre los cuerpos de agua mediante distancias euclídeas. Así se puede visualizar la similitud de estos cuerpos de agua en el NMDS en base a las diferencias en las distancias euclídeas de las variables ambientales. Además, realizamos un análisis ANOSIM, para saber si existen diferencias significativas entre ambos tipos de cuerpos de agua, tanques artificiales y lagunas. Para ello, fue usada la misma matriz de distancias euclídeas de los datos ambientales, y posteriormente se realizó el test ANOSIM, empleando como factor tipo de medio (laguna o tanque) y 9999 permutaciones para calcular la significación.

Además, realizamos un "Análisis de Componentes Principales" o PCA, a partir de la matriz de datos ambientales con las variables transformadas. Para este proceso, las variables también fueron previamente estandarizadas usando el Primer v.6. Fueron retenidos 5 componentes principales. En este caso, el objetivo es visualizar las variables que diferencian los cuerpos de agua, y cómo se agrupan los tanques y las lagunas de acuerdo con esta variación ambiental.

Por último, fue realizado un "Análisis de Porcentaje de Similitudes" o SIMPER, que se trata de un análisis exploratorio que observa qué variables ambientales contribuyen a las diferencias detectadas en cuanto a las variables ambientales. Este análisis fue realizado a partir de la matriz de similitud creada inicialmente con las variables transformadas, empleando el factor tipo de medio (laguna o tanque) y la medida de similitud seleccionada fueron las distancias euclídeas.

### *Diferencias de las comunidades de macroinvertebrados entre tanques y lagunas*

Fue creada una matriz que incluye los valores de la abundancia media por muestreo en cada medio, suprimiendo de la matriz aquellos medios en los que no fue capturado ningún individuo (abundancia media por muestreo = 0 para todas las especies posibles), ya que no es posible considerar este dato para análisis que incluyan índice de Bray-Curtis, entre otros, que fue el índice usado de similaridad. Para analizar las diferencias en las comunidades entre tanques y lagunas fueron realizados los siguientes análisis, con el software PRIMER v.6.

En primer lugar, fue realizado un NMDS a partir de una matriz de similaridad que emplea el índice de Bray-Curtis para visualizar las distancias de similaridad de los medios en base a las comunidades que los habitan. Para ello, se agruparon estos medios en lagunas y tanques artificiales. Seguidamente, para testar si existen diferencias significativas entre las comunidades de macroinvertebrados que habitan estos dos tipos de cuerpos de agua, se usó el análisis ANOSIM. Para ello, fue usada la misma matriz de similaridad calculada con el índice de Bray-Curtis para calcular la distancia de similaridad entre todos los cuerpos de agua, y posteriormente fue realizado el ANOSIM empleando como factor la categoría del medio (laguna o tanque) y 9999 permutaciones para testar la significación.

A continuación, fue realizado un análisis SIMPER, para detectar las principales especies que contribuyen a las principales diferencias, dentro del grupo de las lagunas, dentro del grupo de los tanques, y de forma más interesante, aquellas especies que marcan las diferencias entre las comunidades de las lagunas y de los tanques. Fue realizado a partir de la matriz triangular de similaridad creada inicialmente, empleando el factor categoría (laguna o tanque) y la medida de similaridad seleccionada fue el índice de Bray-Curtis.

Para analizar si existieron variables ambientales que determinaron diferencias entre las comunidades de los cuerpos de agua estudiados, se realizó un "Análisis de Redundancia basado en distancias" o RDA. Para poder analizar estas correlaciones entre los datos biológicos y las variables ambientales, es preciso que no exista colinearidad entre las variables ambientales. Para ello, se ejecutó el análisis RDA y se calculó si las variables ambientales presentaron colinearidad en el modelo desarrollado. Para eso usamos un análisis llamado "Variation Inflation Factor", (VIF), empleando el software estadístico

"R". Modelos que incluyen variables colineales pueden proporcionar resultados erróneos y omitir información sobre la significancia de los mismos (Zuur *et al.*, 2010), como ocurre con el RDA (Zuur *et al.*, 2010). El VIF y, así mismo, el RDA, se realizó a partir de una matriz de abundancias medias por manguero y una matriz de variables ambientales (la misma que la del apartado anterior con las variables transformadas para seguir normalidad). Además se calculó el índice de Bray-Curtis sobre esta matriz de abundancias medias por manguero, para obtener una matriz triangular de similaridad que fue usada tanto en el RDA como en el VIF. El uso de la distancia de Bray-Curtis en el RDA en lugar del habitual uso de distancias euclídeas para correlacionar los datos biológicos con los ambientales, se denomina "distance-based RDA" (dbRDA). Tras ejecutar el comando "Diagnosis" en el procedimiento del VIF, se obtiene información de aquellas variables que presentan colinearidad, y por tanto, que no pueden ser incluidas en el análisis. Dado que los resultados obtenidos del VIF fueron inferiores a 10, se considera que no existe colinearidad para nuestro análisis dbRDA, y por tanto, usamos todas las variables para dicho análisis. Así fue realizado un "Análisis de Redundancia basado en distancias" o dbRDA, usando como distancias de similaridad el índice de Bray-Curtis. De esta forma analizamos la relación de la comunidad de macroinvertebrados con las variables ambientales transformadas ( $\text{LogX}+1$ ) de los diferentes cuerpos de agua, actuando estas últimas como variables predictoras ("Predictor variables"). Para ver que variables ambientales influyeron significativamente en las diferencias de las comunidades de macroinvertebrados fue usado un "Modelo Linear basado en distancias" o distLM. Para ello, fueron empleadas la matriz triangular de distancias de Bray-Curtis, de los datos biológicos, y las variables predictoras usadas para hacer el dbRDA. El procedimiento de selección ("Selection Procedure") de las variables ambientales que significativamente fueron correlacionadas con los datos biológicos fue "Step-wise" y el criterio de selección ("Selection Criterion") seleccionado fue  $R^2$ , que además nos da una idea de la variabilidad explicada de los datos biológicos en el modelo seleccionado con las variables significativas. Fueron seleccionadas 9999 permutaciones para calcular dicha significación. Además, agrupamos los cuerpos de agua en tanques y lagunas en el dbRDA para analizar, de forma visual, si además de las diferencias entre tanques y lagunas, podrían existir otras fuentes de variación en los datos biológicos que se pudieran atribuir a las variables ambientales estudiadas.

## **CAPÍTULO IV. RESULTADOS**

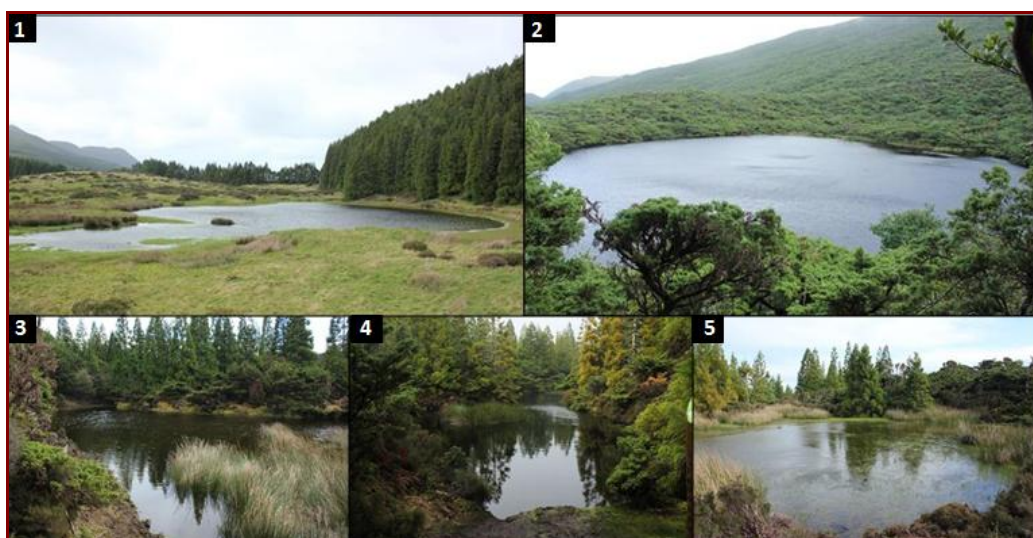


## 4.1. Resultados - Caracterización y análisis de la variación temporal

### 4.1.1. Caracterización de la variación temporal

#### 4.1.1.1 Caracterización general

Las lagunas muestreadas se sitúan en la "Reserva Natural Serra de Santa Bárbara". Atendiendo al hidroperiodo, se han clasificado las lagunas muestreadas en lagunas temporales y lagunas permanentes. A continuación se detallan los principales resultados de la caracterización general de las lagunas.



**Figura 4.1.** Fotografías de las lagunas de estudio. **1:** “Lagoa do Negro” (NEG); **2:** “Lagoínha da Serreta” (SERR); **3:** “1ª Lagoínha do Vale Fundo” (VF1); **4:** “2ª Lagoínha do Vale Fundo” (VF3); **5:** “3ª Lagoínha do Vale Fundo” (VF5). Lagunas permanentes: 1 y 2; Lagunas temporales: 3, 4 y 5. (© Lucas Lamelas).

#### ***Lagunas Temporales:***

Las lagunas temporales muestreadas son las tres lagunas denominadas “Lagoínhas do Vale Fundo”: VF1: “1º Lagoínha do Vale Fundo”; VF3: “2º Lagoínha do Vale Fundo”; VF5: “3º Lagoínha do Vale Fundo”. Estas lagunas se caracterizan por tener reducidas dimensiones y poca profundidad, además de tener periodos recurrentes de inundación y desecación. La superficie de estas lagunas osciló entre los 320 y 680 m<sup>2</sup> (VF1: 687 m<sup>2</sup>; VF3: 323 m<sup>2</sup>; VF5: 353 m<sup>2</sup>). Durante el periodo de inundación, la mayor de estas lagunas apenas llega a alcanzar los 1200 m<sup>2</sup> de superficie. La profundidad de las

lagunas varía a lo largo del año, llegando a secarse por completo en años con temperaturas estivales más acusadas. En el presente estudio, se registraron desecaciones en dos de las tres lagunas (VF1 y VF5) en los meses de junio y julio, respectivamente. Las mayores profundidades ocurrieron en el mes de diciembre de 2013 (ver Tabla 4.1) Probablemente, en años con niveles de precipitaciones medias, estas lagunas comienzan a secarse a finales de la primavera, y la fase de inundación comienza a mediados de octubre. La vegetación acuática predominante en estas lagunas está representada mayoritariamente por las juncáceas *Juncus effusus* y *Juncus bulbosus*, y los briófitos *Spaghnum* spp. y *Polytrichum commune*. También son comunes *Eleocharis multicaulis* e *Hydrocotyle vulgaris*. Ya que estas lagunas se encuentran dentro de una masa forestal de bosque nativo, los márgenes están dominados mayoritariamente por estratos arbóreos y arbustivos de *Erica azorica* y *Juniperus brevifolia*.



**Figura 4.2.** Laguna VF1 (“1ª Lagoinha do Vale Fundo”) en 1: Enero y 2: Febrero. Se observa un elevado contraste en los niveles del agua entre enero y febrero. Esto fue debido a que en febrero se produjo una escasez de precipitaciones, y ello se reflejó en los bajos niveles del agua de la laguna. Esta situación pone de manifiesto la dependencia de las lagunas temporales de los regímenes de precipitaciones (© Lucas Lamelas).

### ***Lagunas Permanentes:***

Son lagunas permanentes las denominadas “Lagoa do Negro” (NEG) y la “Lagoínha da Serreta” (SER). Estas lagunas son de mediano tamaño y poca profundidad (menos de 2.5 metros) y pese a que están altamente condicionadas por los regímenes de precipitaciones, no llegan a secarse en los meses estivales. Estas lagunas presentaron una superficie media aproximada de 3320 m<sup>2</sup> y 2540 m<sup>2</sup> respectivamente. En el periodo de inundación, la NEG puede alcanzar alrededor de 4800 m<sup>2</sup> de área, mientras que la SER puede llegar a los 3670 m<sup>2</sup>, aproximadamente. Por otro lado, durante el periodo de desecación, se estima que la superficie de las lagunas puede quedar limitada a una cuarta parte de su tamaño máximo, aproximadamente. En relación a la profundidad, durante el periodo de estudio se registraron los valores más bajos en el mes de septiembre (NEG: 60 cm y SER 80 cm). Los mayores valores de profundidad fueron registrados durante los meses de diciembre, enero y marzo. Probablemente en años con niveles de precipitaciones medias, estas lagunas comiencen a disminuir significativamente su nivel de agua a comienzos del verano, pudiendo prolongarse hasta septiembre, y la fase de inundación comienza a mediados de octubre. Estas lagunas, a diferencia de las temporales, sí presentan especies de predadores comunes en aguas permanentes. Por ejemplo, NEG alberga una elevada densidad del cyprinodontiforme *Gambusia hoolbroki*. En SER se ha detectado la presencia peces, probablemente *Micropterus salmoides*, mediante observación directa durante la fase exploratoria, sin embargo, no se han capturado individuos durante el periodo de muestreo. Estas lagunas pueden constituir un reservorio importante para la fauna que habita las lagunas temporales durante el verano, sobre todo NEG, dado su proximidad con las “Lagoínhas do Vale Fundo” (VF1, VF3 y VF5).

La vegetación acuática predominante en las lagunas permanentes está representada por *Juncus effusus*, *Juncus bulbosus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum palustre*, *Eleocharis multicaulis* y *Litorea uniflora*. En NEG también existe, en menor densidad, *Potamogeton polygonifolius* y *Callitriche stagnalis*. En NEG no hay indicios de la existencia de la especie endémica *Isoetes azorica*, pese a que estuvo presente en el pasado asociada a los límites inferiores de la laguna, a diferencia de SER en donde *I. azorica* es relativamente abundante a cierta profundidad. La

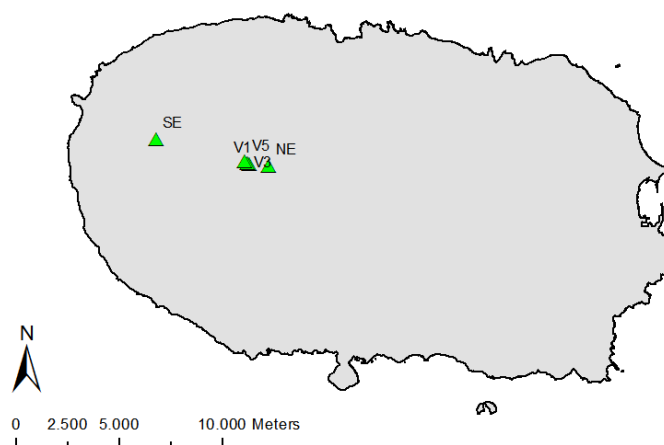
vegetación adyacente es diferente en ambas lagunas. NEG está en un ambiente antropizado, en cuyas proximidades se encuentra una plantación de la especie introducida *Cryptomeria japonica*. Además, también presenta en las inmediaciones zonas de vegetación herbácea-arbustiva, asociadas a especies de los géneros *Calluna*, *Luzula*, *Potentilla*, *Juncus* y *Holcus*. También abundan los briofitos *Sphagnum* y *Polytrichum*. SER está situada en el interior del bosque nativo característico, constituido mayoritariamente por *Juniperus brevifolia*, *Ilex perado*, *Laurus azorica* y una gran diversidad de pteridófitos y briófitos nativos.

**Tabla 4.1.** Valores mensuales de profundidad (cm) obtenidos durante el periodo de muestreo (noviembre 2013 – agosto 2014). Los valores indicados con > suponen una estima de la profundidad aproximada, pero marcan las diferencias relativas observadas entre los diferentes meses.

	Nov13	Dic13	Ene14	Feb14	Mar14	Abr14	May14	Jun14	Jul14	Ago14
<b>NEG</b>	>120	>170	>150	>120	>150	>130	>110	>110	>100	>130
<b>VF1</b>	40	130	130	50	130	100	90	0	0	0
<b>VF3</b>	160	170	170	140	140	130	120	100	80	110
<b>VF5</b>	90	100	100	70	90	80	60	40	0	0
<b>SER</b>	>190	>230	>230	>210	>230	>210	>180	>140	>120	>170

#### 4.1.1.2 Caracterización morfométrica y geográfica.

El siguiente mapa muestra la localización de las lagunas muestreadas durante el estudio temporal.



**Figura 4.3.** Mapa de la situación geográfica de las lagunas muestreadas en el estudio sobre la variación temporal.

Las lagunas están agrupadas en dos rangos altitudinales. NEG y las 3 lagunas temporales (VF1, VF3 y VF5) se sitúan a una altitud que oscila entre los 550 m.s.n.m. y los 590 m.s.n.m. Por otro lado, SER está situada a una mayor altitud (767 m.s.n.m.). Las lagunas más próximas entre sí son las “Lagoinhas do Vale Fundo”, encontrándose entre 225 y 115 m de separación entre ellas. NEG se encuentra a aproximadamente 1 km de distancia de este complejo. La laguna más aislada es SER, con una distancia superior a 4,5 km de la laguna más próxima (VF5).

**Tabla 4.2.** Distancia lineal (m) entre las lagunas. *Para tomar estas medidas se utilizaron herramientas geo-espaciales, en el programa Google Earth Pro.*

	NEG	VF1	VF3	VF5	SERR
NEG		934	1042	1150	5655
VF1	934		109	225	4730
VF3	1042	109		118	4622
VF5	1150	225	118		4509
SERR	5655	4730	4622	4509	

Respecto al área, la laguna con mayor superficie es NEG, con cerca de 5000 m<sup>2</sup> de superficie máxima en el periodo de inundación<sup>1</sup>. Durante el periodo seco (agosto), las lagunas permanentes (NEG y SER) disminuyeron su superficie hasta aproximadamente una quinta parte de su área en invierno. En relación a las lagunas temporales, la de mayor tamaño fue VF1, con un área máxima próxima a los 1200 m<sup>2</sup> en el periodo de máxima precipitación. Sin embargo, VF1, junto a VF5 se secaron por completo a comienzos de la época seca (junio-julio), excepto VF3, que pasó de 510 m<sup>2</sup> a 30 m<sup>2</sup>, debido a la fuerte fluctuación del nivel de sus aguas.

<sup>1</sup> Mendes & Dias (2010) registraron una superficie máxima de aproximadamente 6000 m<sup>2</sup>.

**Tabla 4.3.** Características morfométricas de las lagunas (perímetro y área - Prof. máx.: profundidad máxima; Área máx.: área máxima, Área mín.: área mínima; Perímetro máx. perímetro máximo; Perímetro mín.: perímetro mínimo) y geográficas (altitud). *Los valores presentados en la tabla se estimaron usando el programa Google Earth Pro. Para la determinación de Área máx. y Perímetro máx. se obtuvieron los valores a comienzos de marzo, y para Área mín. y Perímetro mín. se obtuvieron del mes de agosto.*

<b>Laguna</b>	<b>Prof. máx. (cm)</b>	<b>Altitud (m.s.n.m)</b>	<b>Área máx. (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Área mín. (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Perímetro máx. (m)</b>	<b>Perímetro mín. (m)</b>
NEG	170	553	4794	1104	337	148
VF1	130	577	1136	0	154	0
VF3	160	578	510	30	118	49
VF5	100	583	565	0	110	0
SERR	230	767	3669	854	233	119

#### **4.1.1.3. Caracterización climática**

Los factores climáticos constituyen uno de los principales factores ambientales que explican la gran extensión y cantidad de zonas húmedas presentes en el archipiélago de las Azores.

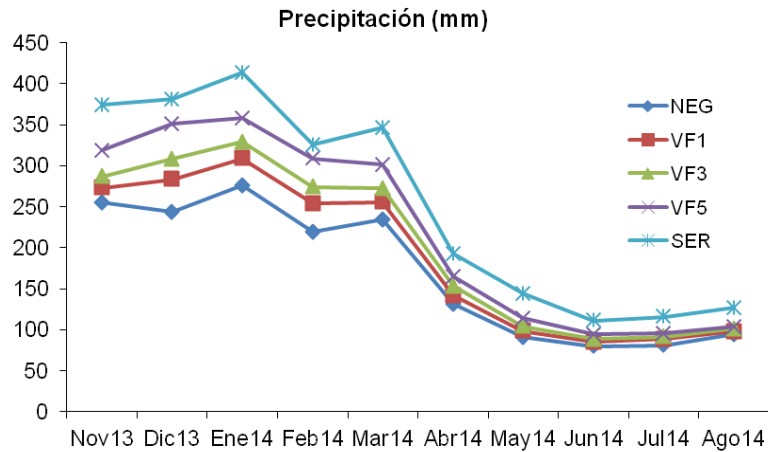
##### ***Caracterización climática local***

La caracterización climática se ha realizado a escala local, para cada laguna. Los valores de precipitación y temperatura varían mensual y estacionalmente, mientras que la humedad relativa del aire se mantiene prácticamente constante durante todo el periodo de estudio. En general, las condiciones climáticas locales están caracterizadas por una elevada humedad relativa del aire, superior al 90%. Parte de esta humedad puede ser transferida a las lagunas en forma de precipitación horizontal (niebla). El volumen de agua recibido por este tipo de precipitación, en zonas de elevada altitud, podría ser mayor que el proporcionado por las lluvias. De este modo, no se puede obviar el efecto de la niebla para las comunidades húmedas.

**Tabla 4.4.** Caracterización climática a escala local, durante los meses de muestreo. Se presentan valores relativos a la precipitación, humedad relativa mínima y máxima (RH min y max, respectivamente) y temperatura media del aire (Temp. media). *Valores extraídos del Modelo CIELO (Clima Insular a Escala Local – Azevedo, 1996)*

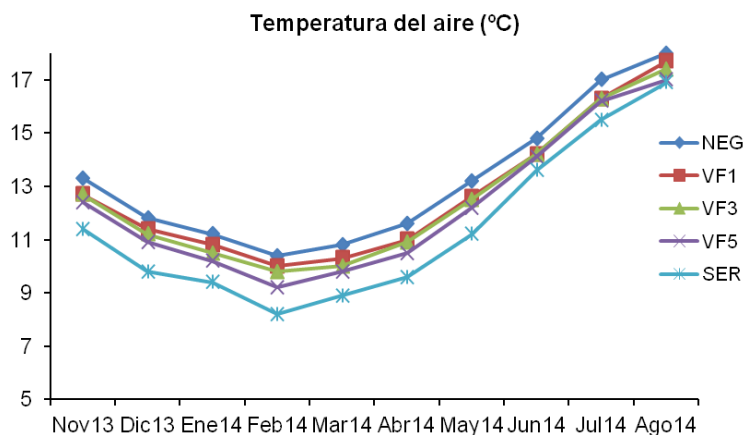
	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago
<b>NEG</b>										
<b>Precipitación (mm)</b>	254,7	243,4	275,5	219,4	234,2	131,0	91,2	80,0	81,2	94,3
<b>RH mín (%)</b>	94,0	92,0	93,0	93,0	93,0	93,0	93,0	94,0	92,0	95,0
<b>RH máx (%)</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	99,0	99,0	99,0
<b>Temp. media (°C)</b>	13,3	11,8	11,2	10,4	10,8	11,6	13,2	14,8	17,0	18,0
<b>VF1</b>										
<b>Precipitación (mm)</b>	273,1	283,3	308,9	254,2	255,7	142,1	98,4	85,0	88,3	98,1
<b>RH mín (%)</b>	95,0	93,0	94,0	94,0	95,0	95,0	94,0	96,0	95,0	95,0
<b>RH máx (%)</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	99,0	99,0
<b>Temp. media (°C)</b>	12,7	11,4	10,8	10,0	10,3	11,0	12,6	14,2	16,3	17,7
<b>VF3</b>										
<b>Precipitación (mm)</b>	286,6	308,1	329,0	274,2	272,6	153,0	104,2	88,8	91,5	101,0
<b>RH mín (%)</b>	95,0	93,0	94,0	94,0	95,0	95,0	95,0	95,0	95,0	96,0
<b>RH máx (%)</b>	100,0	99,0	99,0	100,0	99,0	99,0	100,0	100,0	100,0	100,0
<b>Temp. media (°C)</b>	12,7	11,2	10,5	9,8	10,0	10,9	12,5	14,2	16,3	17,4
<b>VF5</b>										
<b>Precipitación (mm)</b>	318,8	351,0	358,0	308,7	301,3	164,9	114,2	94,2	95,4	103,6
<b>RH mín (%)</b>	95,0	94,0	94,0	94,0	95,0	96,0	94,0	96,0	94,0	98,0
<b>RH máx (%)</b>	99,0	99,0	99,0	99,0	99,0	99,0	99,0	99,0	99,0	100,0
<b>Temp. media (°C)</b>	12,4	10,9	10,2	9,2	9,8	10,5	12,2	14,1	16,2	17,0
<b>SERR</b>										
<b>Precipitación (mm)</b>	374,1	380,9	413,5	325,6	346,2	192,7	144,1	111,1	115,6	126,7
<b>RH mín (%)</b>	98,0	98,0	97,0	98,0	98,0	98,0	98,0	98,0	98,0	97,0
<b>RH máx (%)</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
<b>Temp. media (°C)</b>	11,4	9,8	9,4	8,2	8,9	9,6	11,2	13,6	15,5	16,9

De igual forma que ocurre en las demás islas del archipiélago, la distribución de la precipitación a lo largo del año no es homogénea. Atendiendo a la Figura 4.4 se observa que la precipitación disminuye a lo largo del periodo de estudio, siendo más abundante en invierno y comienzo de la primera (época de inundación) y más escasa a finales de primavera (inicio de la época de desecación). Las lagunas constituyen pequeñas extensiones de agua libre resultantes de la acumulación de agua de lluvia. Por ello, las precipitaciones (verticales y horizontales) son un factor que influye directamente en el tamaño, profundidad y características físico-químicas de las lagunas.



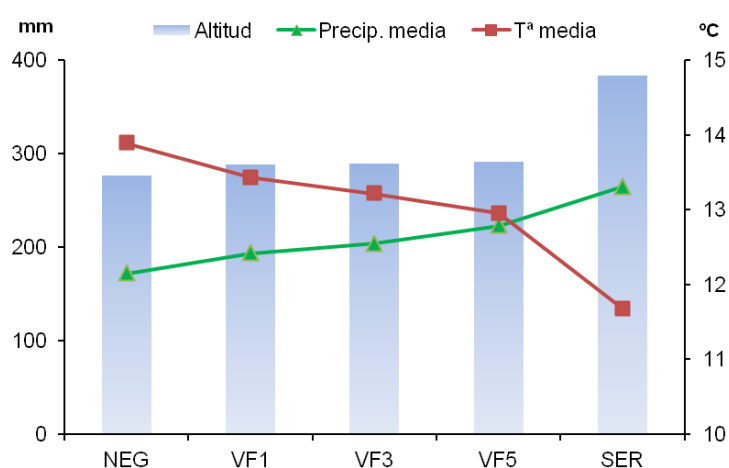
**Figura 4.4.** Variación temporal de la precipitación local en las lagunas, durante el periodo de muestreo (noviembre 2013 – agosto 2014). *Datos extraídos del historial de datos climáticos diarios para la isla Terceira (<http://www.windguru.cz/es/historie.php>).*

Todas las lagunas presentan un patrón de temperaturas similar, siendo los valores de temperatura más bajas en los meses de invierno, incrementándose hasta los meses estivales. El mes de noviembre acompaña al descenso de las temperaturas que se inició a principios del otoño, disminuyendo hasta alcanzar las temperaturas mínimas a mediados de invierno (enero-febrero), de aproximadamente 8-11 °C. En el mes de marzo, con el comienzo de la primavera, las temperaturas vuelven a aumentar hasta alcanzar nuevamente el máximo en el mes de agosto (17-18 °C)



**Figura 4.5.** Variación temporal de la temperatura del aire (°C) en las lagunas, durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014). *Datos extraídos del historial de datos climáticos diarios para la isla Terceira (<http://www.windguru.cz/es/historie.php>).*

Relacionando la altitud con los valores medios de precipitación y temperatura (Figura 4.6), se observa que las lagunas situadas a mayor altitud presentan valores medios de precipitación superiores a las lagunas situadas a menor altitud. Esto esté posiblemente asociado con la existencia de precipitaciones horizontales (niebla) en las lagunas de altitud. Ocurre lo contrario con la temperatura media, donde los valores se incrementan a medida que disminuye la altitud. NEG es la laguna situada a menor altitud (557 m.s.n.m.), y presenta los valores más bajos de precipitación y los mayores de temperatura. SER es la laguna situada a mayor altitud (767 m.s.n.m) y presenta los valores más elevados de precipitación y los menores de temperatura. El resto de lagunas (VF1, VF3 y VF5) tienen valores medios similares de precipitación y temperatura, dado que están situadas aproximadamente a la misma altitud.

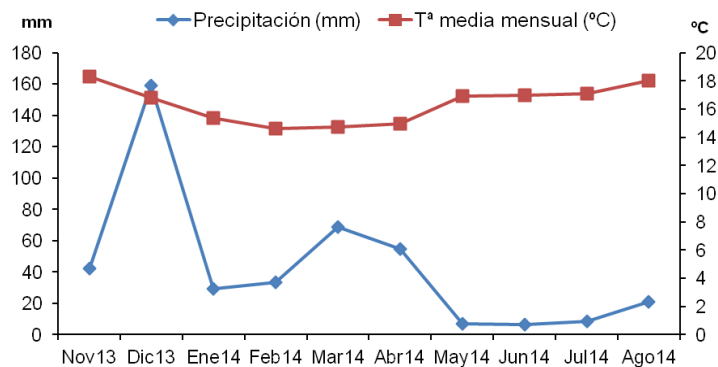


**Figura 4.6.** Relación entre la altitud, la temperatura y precipitación medias. *El valor de altitud mostrado en la tabla no tiene componente cuantitativa; sólo refleja, cualitativamente, las lagunas con mayor y menor altitud.*

### ***Caracterización climática global***

Atendiendo a los datos climáticos, a nivel de isla, para el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014) observamos que tanto las precipitaciones como la temperatura siguen el patrón local. Se observa un año más cálido, con temperaturas ligeramente más elevadas y precipitaciones más bajas. Observando la Figura 4.7, destaca un pico de precipitaciones en diciembre, seguido de un descenso acusado en el mes de febrero. La

temperatura media mensual es inferior en los meses de invierno y superior en los meses de verano, sin embargo, las diferencias no son muy acusadas.



**Figura 4.7.** Variación temporal de la temperatura media y la precipitación en la isla Terceira, durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

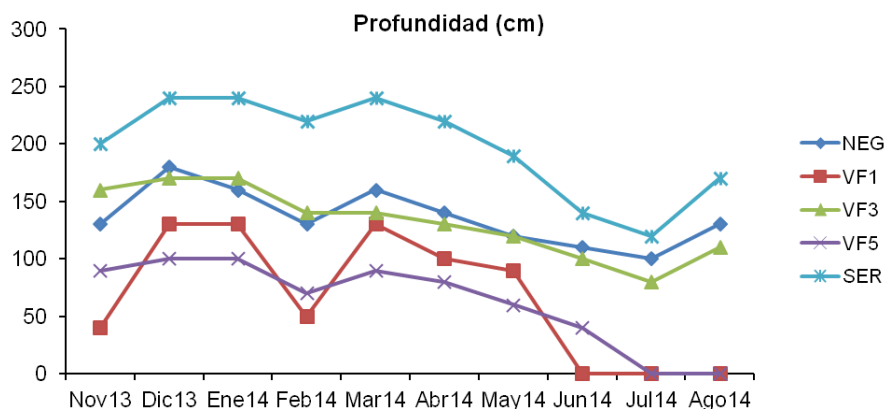
#### 4.1.1.4. Caracterización temporal de las variables ambientales

La siguiente tabla muestra los valores de las variables ambientales por mes y para cada laguna, durante el periodo de estudio.

**Tabla 4.5.** Variables físico-químicas de las lagunas durante el periodo de estudio (noviembre 2013-agosto 2014). Profundidad máxima (Prof. máx.), concentración de oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad (Cond.), temperatura del agua (Temp.), concentración de fósforo total (P total) y de clorofila a (Cl a).

	Nov13	Dic13	Ene14	Feb14	Mar14	Abr14	May14	Jun14	Ju14	Ago14
<b>NEG</b>										
<b>Prof. máx. (cm)</b>	120	>170	>150	>120	>150	>130	>110	>100	90	>130
<b>OD (mg L<sup>-1</sup>)</b>	4,23	5,60	6,23	-	-	7,60	7,00	5,90	7,03	7,15
<b>pH</b>	6,55	6,00	5,90	6,05	6,25	6,30	7,03	6,90	6,50	6,30
<b>Cond. (μS cm<sup>-1</sup>)</b>	44,75	18,00	44,25	63,00	36,00	40,50	37,75	43,00	46,00	30,50
<b>Temp. (°C)</b>	16,98	9,89	9,97	11,80	15,23	14,59	19,11	22,53	29,72	28,37
<b>P total (μg L<sup>-1</sup>)</b>	66,90	23,11	15,57	18,00	23,84	27,49	99,03	85,14	14,84	11,19
<b>Cl. a (μg L<sup>-1</sup>)</b>	13,90	5,35	4,36	3,47	1,94	2,80	5,49	13,14	7,69	15,24
<b>VF1</b>										
<b>Prof. máx. (cm)</b>	40	130	130	50	130	100	90	seca	seca	seca
<b>OD (mg L<sup>-1</sup>)</b>	5,08	4,83	6,25	-	-	6,68	8,25	seca	seca	seca
<b>pH</b>	5,08	5,00	5,03	4,90	5,08	5,20	5,10	seca	seca	seca
<b>Cond. (μS cm<sup>-1</sup>)</b>	55,25	31,00	56,00	108,00	37,25	45,75	36,75	seca	seca	seca
<b>Temp. (°C)</b>	13,66	11,13	10,43	11,40	13,80	14,97	17,82	seca	seca	seca
<b>P total (μg L<sup>-1</sup>)</b>	36,00	21,16	19,70	17,27	27,49	18,73	36,41	seca	seca	seca
<b>Cl. a (μg L<sup>-1</sup>)</b>	18,74	5,49	2,27	0,82	1,37	1,24	4,36	seca	seca	seca
<b>VF3</b>										
<b>Prof. máx. (cm)</b>	>150	>160	>160	>130	>130	>120	110	90	70	100
<b>OD (mg L<sup>-1</sup>)</b>	4,00	4,98	6,20	-	-	7,05	6,85	6,20	6,35	5,20
<b>pH</b>	4,85	4,70	4,53	4,45	4,70	4,83	4,90	5,20	5,45	5,55
<b>Cond. (μS cm<sup>-1</sup>)</b>	49,25	27,00	51,25	74,75	48,00	43,75	41,00	37,00	38,00	26,50
<b>Temp. (°C)</b>	14,46	11,21	9,39	11,71	13,20	13,14	17,69	24,20	27,30	23,95
<b>P total (μg L<sup>-1</sup>)</b>	10,22	5,11	10,95	4,87	11,68	13,38	25,49	12,89	13,87	10,46
<b>Cl. a (μg L<sup>-1</sup>)</b>	1,37	0,82	0,69	0,48	0,69	0,74	0,74	2,46	4,36	2,22
<b>VF5</b>										
<b>Prof. máx. (cm)</b>	90	100	100	70	90	80	60	40	seca	seca
<b>OD (mg L<sup>-1</sup>)</b>	5,08	5,53	6,23	-	-	7,78	7,93	9,50	seca	seca
<b>pH</b>	4,23	4,45	4,15	4,10	4,40	4,55	4,33	4,45	seca	seca
<b>Cond. (μS cm<sup>-1</sup>)</b>	40,75	26,50	55,75	83,25	39,75	37,00	68,50	79,00	seca	seca
<b>Temp. (°C)</b>	14,83	9,31	11,46	10,1	12,6	15,22	15,98	22,08	seca	seca
<b>P total (μg L<sup>-1</sup>)</b>	19,70	12,41	9,24	9,73	27,25	25,54	26,94	23,60	seca	seca
<b>Cl. a (μg L<sup>-1</sup>)</b>	-	0,69	1,10	2,62	12,94	13,53	22,12	14,8	seca	seca
<b>SER</b>										
<b>Prof. máx. (cm)</b>	>190	>230	>230	>210	>230	>210	>180	>130	>120	>160
<b>OD (mg L<sup>-1</sup>)</b>	4,58	5,08	5,83	-	-	7,05	7,58	6,80	6,95	6,90
<b>pH</b>	5,68	5,10	5,23	5,13	5,15	5,15	5,50	5,73	5,60	5,70
<b>Cond. (μS cm<sup>-1</sup>)</b>	45,38	29,50	40,50	59,50	54,50	56,00	47,75	45,75	43,00	36,25
<b>Temp. (°C)</b>	13,02	10,24	7,06	12,81	11,48	11,57	19,28	18,22	23,16	23,18
<b>P total (μg L<sup>-1</sup>)</b>	10,46	5,60	20,92	14,60	19,22	13,14	29,13	1,46	5,60	5,35
<b>Cl. a (μg L<sup>-1</sup>)</b>	1,24	2,85	1,73	2,18	3,78	1,48	1,7	2,40	2,83	2,22

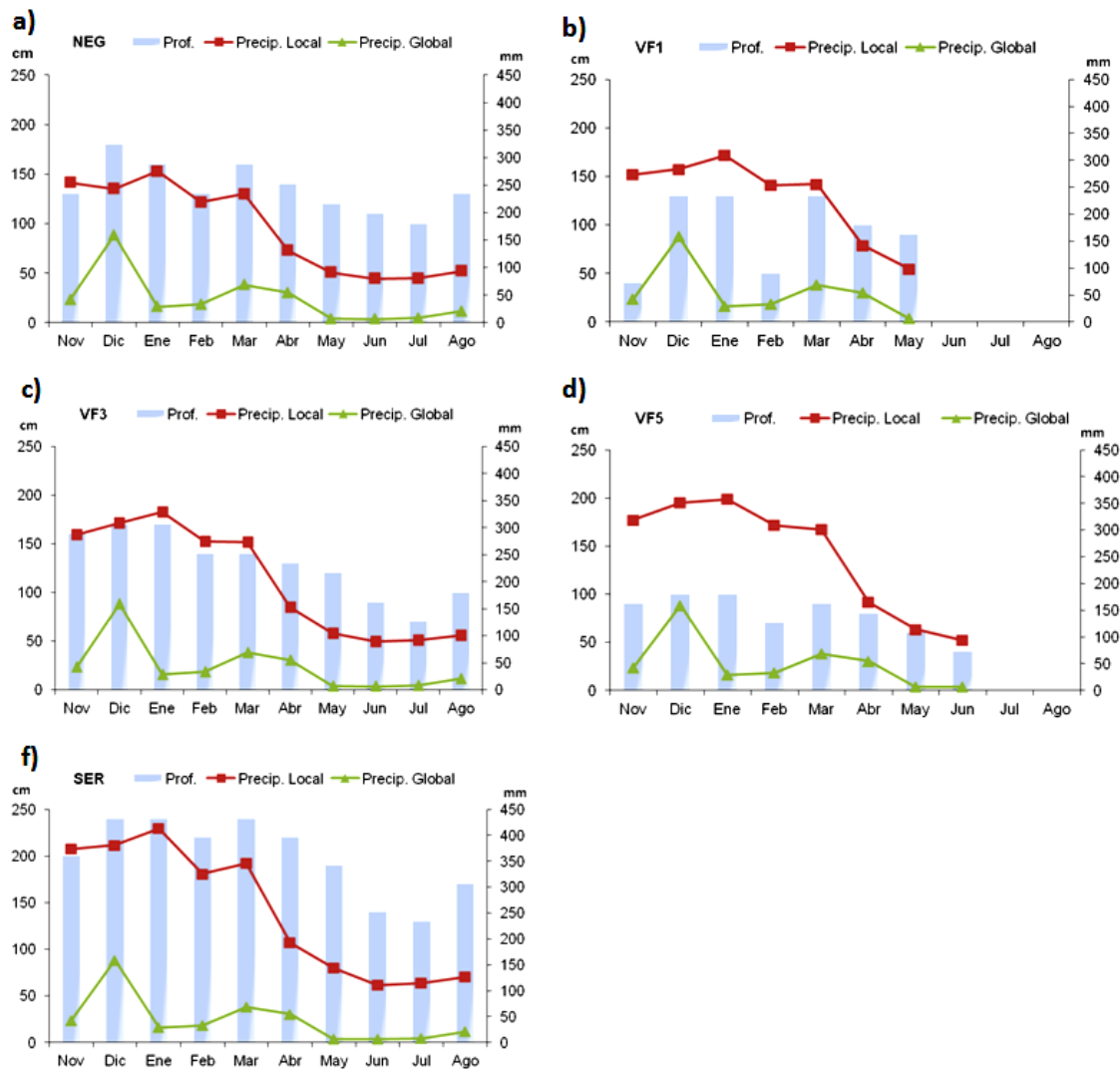
### a) Profundidad máxima



**Figura 4.8.** Variación temporal de la profundidad durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

La profundidad de las lagunas varía a lo largo del período de estudio y está condicionada por el régimen de precipitaciones. Como ya fue mencionado en el apartado de caracterización general, las lagunas permanentes son más profundas que las lagunas temporales (Prof. media por laguna: SER: 198 cm > NEG: 136 cm > VF3: 132 cm > VF1: 67 cm > VF5: 63 cm). Como se observa en la Figura 4.8, las lagunas VF1 y VF5 se secan en junio y julio, respectivamente.

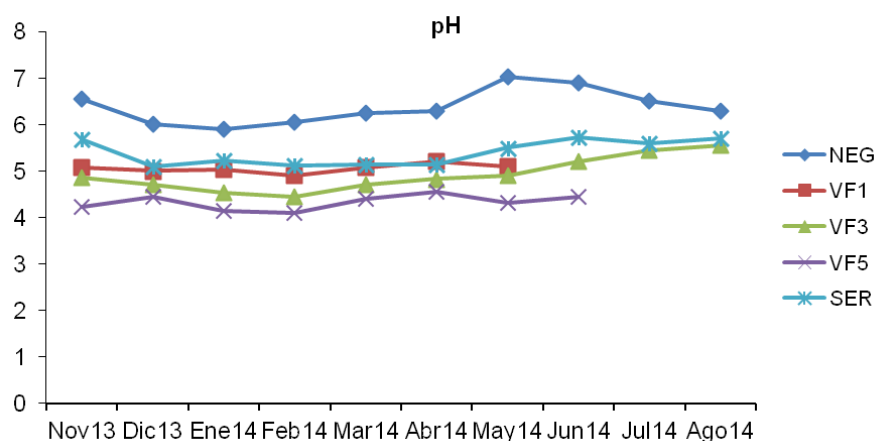
A continuación, se presentan las gráficas que muestran la variación temporal de la profundidad de las lagunas en relación con las precipitaciones (en el local de la laguna, mediante los valores de precipitación media durante el periodo 1961-1990) y las precipitaciones globales (a nivel de isla, en el periodo 2013-2014). En ellas se observa que la profundidad de las lagunas está en gran medida condicionada por el régimen de precipitaciones.



**Figura 4.9.** Variación temporal de la profundidad durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014). Prof.: Profundidad (cm); Precip. Local (mm): Precipitación local; Precip. Global (mm): Precipitación global (a nivel de isla).

## b) pH

No existen grandes variaciones de pH durante el periodo de estudio. Todas las lagunas tienen un pH inferior a 7.0, lo cual evidencia la cierta acidez de las lagunas (pH medio: NEG 6.38; SER 5.40; VF1 5.05; VF3 4.92; VF5 4.33). Se observa que las lagunas temporales son algo más ácidas que las lagunas permanentes (VF5 > VF3 > VF1 > SER > NEG).

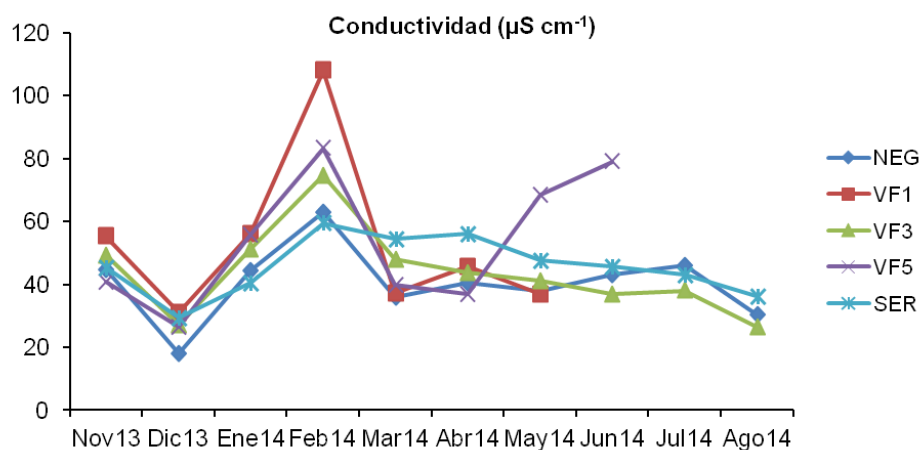


**Figura 4.10.** Variación temporal del pH durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

### c) Conductividad eléctrica

La variación temporal de la conductividad está caracterizada por fuertes fluctuaciones, asociadas a los regímenes de precipitaciones. Se observa que los mínimos valores de conductividad se dan en diciembre, para todas las lagunas, cuando las precipitaciones fueron abundantes. En febrero todas las lagunas aumentaron significativamente su conductividad eléctrica, dado que hubo un descenso en las precipitaciones.

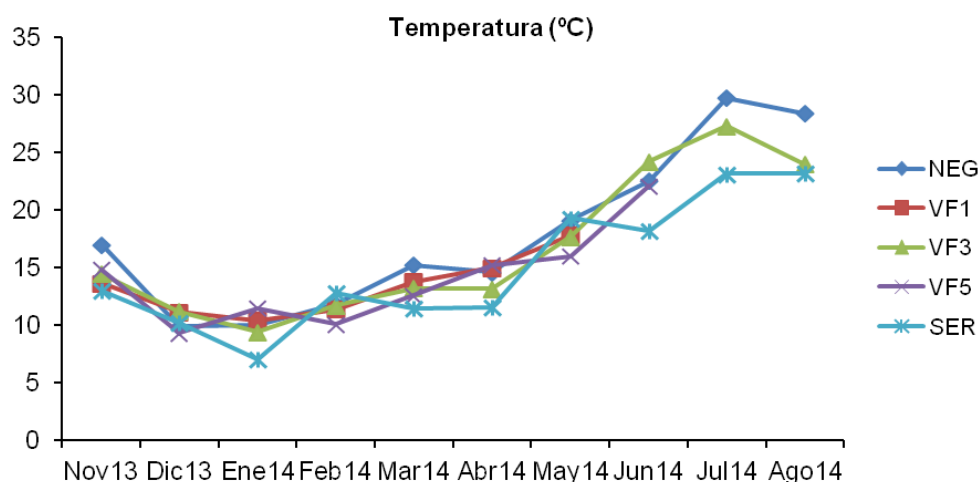
Comparando las diferentes lagunas, se observa que las lagunas temporales (VF1 52.86  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ; VF3 50.21  $\mu\text{S cm}^{-1}$  y VF5 47.86  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) presentan valores ligeramente superiores de conductividad media, en comparación con las permanentes (NEG 40.61  $\mu\text{S cm}^{-1}$  y SER 47.59  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ). Además, dado su menor tamaño, el valor de la conductividad varía de forma más acusada en estas lagunas, como resultado de la mayor susceptibilidad a los regímenes de precipitaciones.



**Figura 4.11.** Variación temporal de la conductividad eléctrica del agua durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

#### d) Temperatura del agua

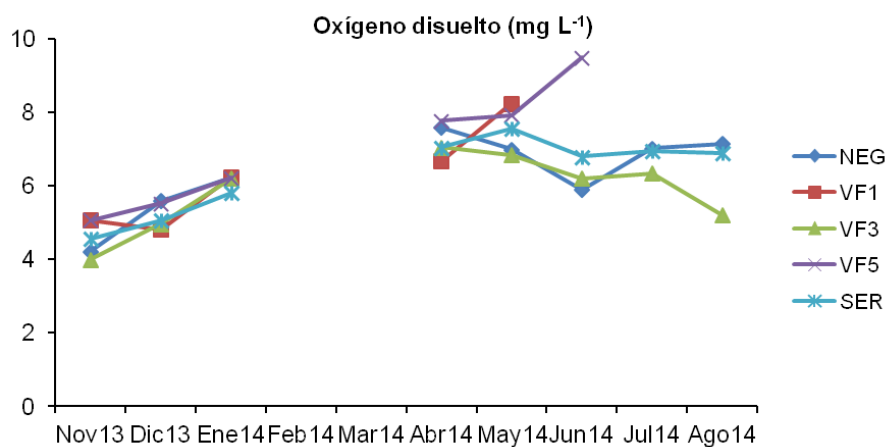
La temperatura sigue un patrón temporal similar en todas las lagunas, como se observa en la Figura 4.12. El valor de temperatura del aire está relacionado con el valor de temperatura del agua, de forma directamente proporcional, y como ya fue mencionado anteriormente, las lagunas situadas a menor altitud presentan valores de temperatura mayores, y contrariamente ocurre en las lagunas situadas a mayor altitud. Esto se verifica en los valores de temperatura del agua obtenidos, siendo NEG la laguna con mayor temperatura, siguiendo con las lagunas temporales (situadas en un rango altitudinal similar) y por último, SER presenta los menores valores de temperatura del agua. Los meses con mayores temperaturas se corresponden a los meses estivales (mayo-agosto), siendo NEG la laguna que registró una mayor temperatura, en el mes de julio, con un valor de 29.72 °C. El registro mínimo, se dio en enero, en la laguna SER, en la cual se registró una temperatura media de apenas 7 °C.



**Figura 4.12.** Variación temporal de la temperatura del agua durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

#### e) Concentración de oxígeno disuelto

La falta de datos para los meses de febrero y marzo no permite explicar la variación temporal completa del oxígeno disuelto. Sin embargo, puede obtenerse información que ayude a caracterizar las lagunas. Se observan mayores valores de oxígeno disuelto en la estación primaveral (abril-mayo), en comparación con los meses de invierno, donde se dan los menores valores de oxígeno disuelto. Todas las lagunas presentan un valor medio de oxígeno disuelto situado entre 5.85 y 7.00 mg·L<sup>-1</sup>, no existiendo grandes diferencias entre las lagunas temporales y las lagunas permanentes.

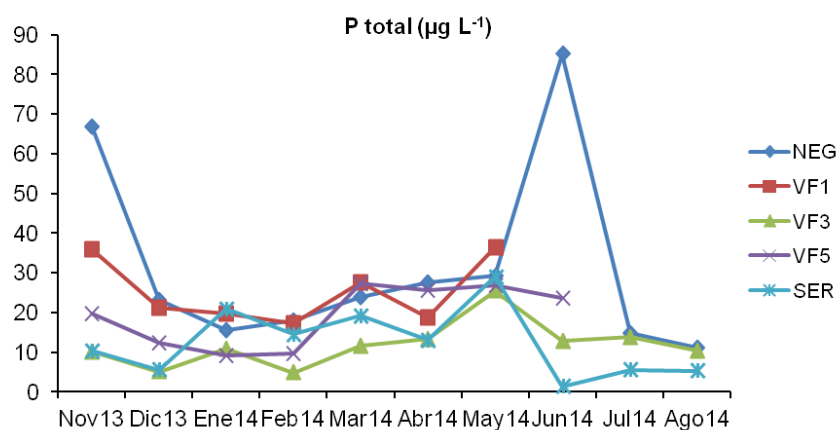


**Figura 4.13.** Variación temporal del oxígeno disuelto durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

## f) Concentración de fósforo total

Las concentraciones máximas de fósforo se dan a comienzos del periodo de inundación (noviembre) y a comienzos del periodo de desesación (mayo-junio), posiblemente asociadas a lluvias locales que provocaron el escorrentía superficial y, consecuentemente, el aporte de nutrientes a las lagunas. Durante la fase de inundación las concentraciones de fósforo total se mantienen relativamente constantes.

La laguna que presenta una mayor concentración de fósforo total (P-tot) es NEG, con una media de  $31.55 \mu\text{g L}^{-1}$  (P-tot mín.:  $11.19 \mu\text{g L}^{-1}$  en agosto, y P-tot máx.:  $66.90 \mu\text{g L}^{-1}$  en enero), posiblemente asociado a la existencia de pastos en las inmediaciones de la laguna. Las lagunas que presentan una menor concentración de fósforo total se corresponden con VF3 (P-tot media:  $11.89 \mu\text{g L}^{-1}$ ; P-tot mín.:  $4.87 \mu\text{g L}^{-1}$  en febrero; P-tot máx.:  $25.49 \mu\text{g L}^{-1}$ ) y SER (P-tot media:  $12.55 \mu\text{g L}^{-1}$ ; P-tot mín.:  $1.46 \mu\text{g L}^{-1}$  en junio; P-tot máx.:  $29.13 \mu\text{g L}^{-1}$  en mayo). En general, las lagunas no presentaron valores que se puedan considerar elevados en la concentración de fósforo total, salvo en el caso de NEG en el mes de Junio (Fig. 4.14)

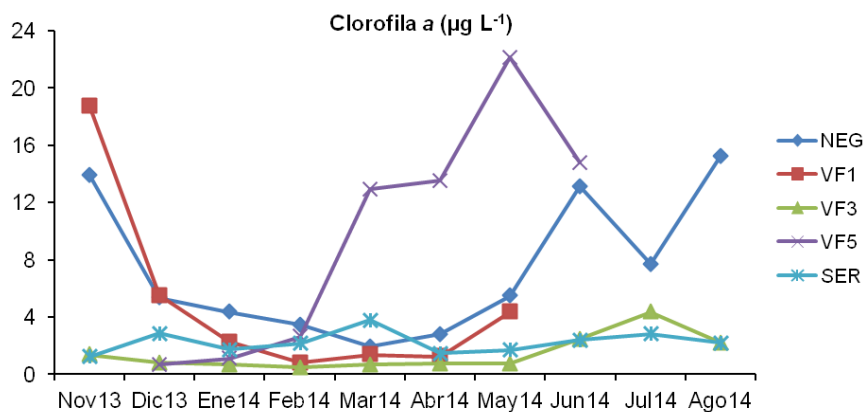


**Figura 4.14.** Variación temporal de la concentración del fósforo total durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

## g) Concentración de clorofila *a*

Las lagunas con concentraciones mas elevadas de clorofila *a*, fueron NEG (Cl media:  $7.34 \mu\text{g L}^{-1}$ ; Cl máx.:  $15.24 \mu\text{g L}^{-1}$  en agosto, Cl mín.:  $1.94 \mu\text{g L}^{-1}$  en marzo) y VF5 (Cl

media:  $9.69 \mu\text{g L}^{-1}$ ; CI máx.:  $14.80 \mu\text{g L}^{-1}$  en abril; CI mín.:  $0.69 \mu\text{g L}^{-1}$  en diciembre). Las lagunas con menores valores de concentración de clorofila *a*, fueron VF3 (CI media:  $1.46 \mu\text{g L}^{-1}$ ; CI máx.:  $4.36 \mu\text{g L}^{-1}$  en julio; CI mín.:  $0.48 \mu\text{g L}^{-1}$  en febrero) y SER (CI media:  $2.24 \mu\text{g L}^{-1}$ ; CI máx.:  $3.78 \mu\text{g L}^{-1}$  en marzo; CI mín.:  $1.24 \mu\text{g L}^{-1}$  en noviembre). La mayor concentración de clorofila *a* se dio en la laguna VF1 en el mes de noviembre, con un valor de  $18.74 \mu\text{g L}^{-1}$ . La menor concentración de clorofila *a* se dio en el mes de febrero, en la laguna VF3, con un valor de  $0.48 \mu\text{g L}^{-1}$ . En relación a la variación temporal, se observa un periodo (diciembre-febrero) en el que la concentración de clorofila *a* es muy baja. Contrariamente, se observa un incremento de la clorofila desde mediados-finales de primavera, más acusado en las lagunas NEG y VF5.



**Figura 4.15.** Variación temporal de la clorofila *a* durante el periodo de estudio (noviembre 2013 – agosto 2014).

#### 4.1.1.5. Caracterización temporal de la comunidad

##### Composición taxonómica de la comunidad

Durante el periodo de muestreo fueron capturados 3295 individuos, pertenecientes a 21 taxones (19 invertebrados y 2 vertebrados). Los ordenes Chilopoda, Isopoda, Collembola, Gastropoda, Oligochaeta y la familia Chironomidae, así como los vertebrados, sólo serán mencionados en el presente sub-apartado, con objeto de caracterizar de forma general todos los taxones capturados. Sin embargo, como se

reflejó en el apartado correspondiente (ver Capítulo III - Metodología) no serán considerados (a excepción de *G. holbrooki*) para el análisis temporal de la comunidad.

**Tabla 4.6.** Composición taxonómica y abundancia (N) de la comunidad.

Clase	Orden	Familia	Género	Especie	Permanentes		Temporales			N
					NEG	SER	VF1	VF3	VF5	
<b>Oligochaeta</b>										
				<i>Sp5.*</i>	2	11	2	4		19
<b>Gastropoda</b>										
	<b>Basommatophora</b>									
		Planorbidae	Helisoma	<i>Helisoma trivolvis</i>	1	11		2		14
				<i>Sp4.*</i>		1				1
<b>Crustacea</b>										
	<b>Isopoda</b>									
				<i>Sp2.*</i>		1				1
<b>Chilopoda</b>										
				<i>Sp1.*</i>				1		1
<b>Entognatha</b>										
	<b>Collembola</b>									
				<i>Sp3.*</i>		1				1
<b>Insecta</b>										
	<b>Odonata</b>									
		Aeshnidae	Anax	<i>Anax imperator</i>	3	33		40		76
		Coenagrionidae	Ischnura	<i>Ischnura hastata</i>	1	12		1		14
		Libellulidae	Sympetrum	<i>Sympetrum foscolombii</i>	4	49	2	54	90	199
										<b>289</b>
	<b>Hemiptera-Heteroptera</b>									
		Corixidae	Corixa	<i>Corixa affinis</i>	34	1102	96	323	167	1722
		Notonectidae	Anisops	<i>Anisops sardeus</i>		1				1
										<b>1723</b>
	<b>Coleoptera</b>									
		Dryopidae	Dryops	<i>Dryops</i> spp.	11			5		16
		Dytiscidae	Agabus	<i>Agabus bipustulatus</i>	9	71	29	19	39	167
			Hydroporus	<i>Hydroporus guernei</i>	6	15	167	18	60	266
			Rhantus	<i>Rhantus suturalis</i>			2	17		19
		Hydrophilidae	Cercyon	<i>Cercyon haemorrhoidalis</i>					1	1
			Helochares	<i>Helochares lividus</i>				9	1	10
										<b>479</b>
	<b>Diptera</b>									
		Chironomidae							2	2
		Culicidae						1	31	32
										<b>34</b>
	<b>Trichoptera</b>									
		Limnephilidae	Limnephilus	<i>Limnephilus atlanticus</i>			27			27
<b>Actinopterygii</b>										
	<b>Cyprinodontiformes</b>									
		Poeciliidae	Gambusia	<i>Gambusia holbrooki</i>	525					525
<b>Amphibia</b>										
	<b>Anura</b>									
		Ranidae	Pelophylax	<i>Pelophylax perezii</i>	170	10	1	7		188

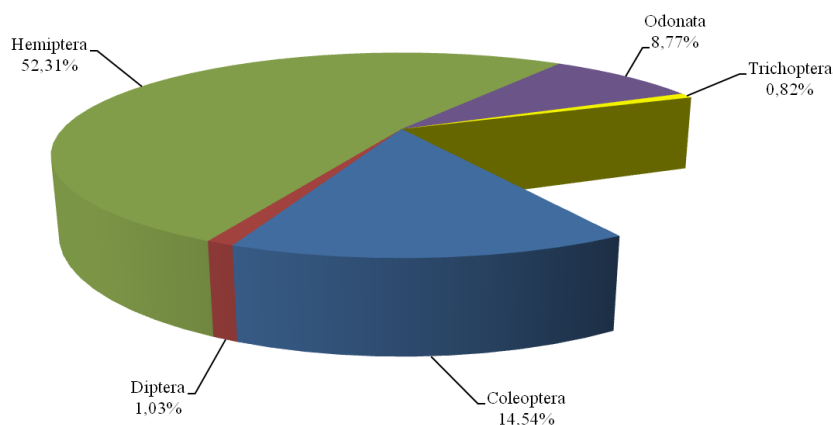
No todos los macroinvertebrados acuáticos desarrollan todo su ciclo vital en el agua. Algunas especies presentan larvas terrestres y adultos acuáticos como por ejemplo *Dryops* spp. Otras especies presentan larvas acuáticas y adultos terrestres, como los odonatos; y otras, como la mayor parte de los dytiscidos, presentan larvas y adultos acuáticos. Con todo, los insectos, especialmente sus larvas y ninfas, constituyen el núcleo fundamental de las comunidades de macroinvertebrados. Esto se observa en los resultados, dado que la clase más abundante es **Insecta**, la cual representa cerca del 70% de la totalidad de los individuos capturados (incluyendo vertebrados).

De este 70% de insectos capturados, el orden más abundante es **Hemiptera**, con un 52.31% de la abundancia total. Sin embargo, este orden está constituido sólo por dos especies en Azores, el corixido *Corixa affinis* y el notonéctido *Anisops sardeus*. *C. affinis* es una especie muy abundante en todas las lagunas, especialmente en la laguna permanente SER. Sólo ha sido capturado un individuo de *A. sardeus* en SER, lo cual sugiere que esta especie es muy poco abundante en las lagunas estudiadas.

El siguiente orden más abundante en cuanto a número de individuos capturados es **Coleoptera** (14.54%). Han sido registradas 6 especies de coleópteros en las lagunas, de las cuales 4 aparecen en las lagunas permanentes y 6 en las lagunas temporales. *Dryops* spp. es más abundante en las lagunas permanentes (N=11) que en las temporales (N=5). En relación a los dytiscidos, *Agabus bipustulatus* aparece tanto en lagunas temporales como en permanentes, siendo muy abundante en ambos tipos de lagunas. *Hydroporus guernei* es mucho más abundante en las lagunas temporales (N=245) que en las lagunas permanente (N=21). *Rhantus suturalis* es una especie poco abundante, que aparece apenas en las lagunas temporales. Los hydrofílidos, sólo aparecen representados en las lagunas temporales, siendo poco abundantes (p.ej., *Cercyon haemorrhoidalis*, N=1).

El siguiente orden más abundante es **Odonata** (8.77%). Tres taxones han sido identificados: *Anax imperator*, *Sympetrum fonscolombii* e *Ischnura hastata*. Excepto *S. fonscolombii*, que es más abundante en las lagunas temporales, *A. imperator* e *I. hastata* son más abundantes en las lagunas permanentes.

El resto de órdenes son poco abundantes. **Trichoptera** está representado por una única especie *Limnephilus atlanticus*, el cual sólo aparece en lagunas temporales. De igual forma, individuos del orden **Diptera** sólo han sido capturados en las lagunas temporales.



**Figura 4.16.** Abundancia relativa de los órdenes incluidos en la clase Insecta. La proporción que falta hasta el 100% corresponde a la abundancia relativa del resto de taxones capturados.

Debido a la metodología de muestreo empleada, se han capturado dos taxones de vertebrados introducidos: **Amphibia** y **Actinopterygii**. La clase Actinopterygii está representada por una única especie, *Gambusia holbrooki*, que presenta un porcentaje representativo en el global de individuos capturados (21.30%). Esta especie sólo ha sido registrada en NEG. La rana verde (*Pelophylax perezii*) presenta una abundancia relativa del 7.63%, y aparece tanto en lagunas permanentes como temporales.

Grupos como **Entognatha** (0.04%), **Crustacea** (0.04%), **Chilopoda** (0.04%), **Oligochaeta** (0.49%) presentan valores muy bajos de abundancia (porcentaje respecto al total de individuos capturados). La baja tasa de captura de individuos de estos grupos está asociada probablemente a las limitaciones de la técnica de muestreo empleada, y los registros constituyen apenas capturas puntuales. Por otra banda, la Clase **Gastropoda** presenta, de igual forma que las anteriores, una baja abundancia (0.57% respecto al total de individuos capturados, Fig. 4.16). Sin embargo, el 93.3% de los individuos han sido identificados y pertenecen a una única especie, *Helisoma trivolvis*, la cual es más abundante en las lagunas permanentes.

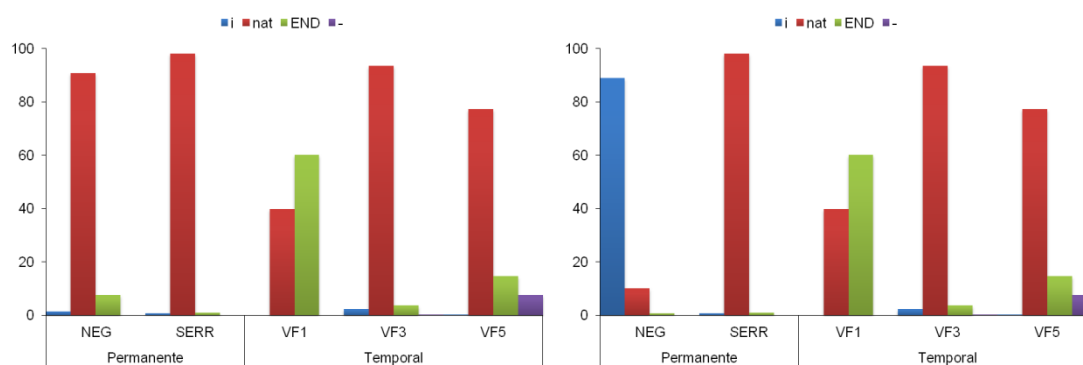
## Status de la comunidad

Los resultados de la caracterización del Status de la comunidad vienen dados por el origen de las especies, y se han clasificado como endémicos (END), nativos no-endémicos (n), introducidos (i) o no conocido (-).

**Tabla 4.7.** Valores de abundancia de los individuos capturados de cada status y porcentaje respecto al total de individuos de cada status. (i introducido, n nativo no-endémico, END endémico, - no clasificado).

Orden	Familia	Género	Especie	Permanentes		Temporales			N	%
				NEG	SER	VF1	VF3	VF5		
<b>Introducidas (i)</b>										
Basommatophora										
	Planorbidae									
		Helisoma	<i>Helisoma trivolvis</i>	1	11		2		<b>14</b>	58.33
Coleoptera										
	Hydrophilidae									
		Cercyon	<i>Cercyon haemorrhoidalis</i>					1	<b>1</b>	4.17
		Helochares	<i>Helochares lividus</i>				9		<b>9</b>	37.50
				<b>1</b>	<b>11</b>	<b>0</b>	<b>11</b>	<b>1</b>	<b>24</b>	
<b>Nativas (n)</b>										
Odonata										
	Aeshnidae									
		Anax	<i>Anax imperator</i>	1	33		40		<b>74</b>	3.35
	Coenagrionidae									
		Ischnura	<i>Ischnura hastata</i>	1	12		1		<b>14</b>	0.63
	Libellulidae									
		Sympetrum	<i>Sympetrum foscolumbii</i>	4	49	2	54	90	<b>199</b>	9.00
Hemiptera										
	Corixidae									
		Corixa	<i>Corixa affinis</i>	34	1102	96	323	167	<b>1722</b>	77.85
	Notonectidae									
		Anisops	<i>Anisops sardeus</i>			1			<b>1</b>	0.04521
Coleoptera										
	Dryopidae									
		Dryops		11			5		<b>16</b>	0.72
	Dysticidae									
		Agabus	<i>Agabus bipustulatus</i>	9	71	29	19	39	<b>167</b>	7.55
		Rhantus	<i>Rhantus suturalis</i>			2		17	<b>19</b>	0.86
				<b>60</b>	<b>1268</b>	<b>129</b>	<b>442</b>	<b>313</b>	<b>2212</b>	
<b>Endémicas (END)</b>										
Coleoptera										
	Dysticidae									
		Hydroporus	<i>Hydroporus guernei</i>	6	15	167	18	60	<b>266</b>	91.41
Trichoptera										
	Limnephilidae									
		Limnephilus	<i>Limnephilus atlanticus</i>				27		<b>27</b>	9.28
				<b>5</b>	<b>14</b>	<b>194</b>	<b>18</b>	<b>60</b>	<b>291</b>	
<b>No clasificadas (-)</b>										
Diptera										
	Culicidae									
							1	31	<b>32</b>	100

Durante el estudio temporal, se han detectado tres taxones de macroinvertebrados introducidos, ocho especies nativas y dos especies endémicas. Las especies de macroinvertebrados introducidas, por orden de abundancia, son *Helisoma trivolvis* (58.33% del total de individuos de origen introducido), *Helochares lividus* (37.50%) y *Cercyon haemorrhoidalis* (4.17%). Cabe destacar que solo se detectó un individuo introducido de *C. haemorrhoidalis*. Tanto las lagunas temporales como las permanentes presentan una abundancia similar de especies introducidas. Las especies nativas, por orden de abundancia, son *Corixa affinis* (77.85% del total de individuos nativos), *Agabus bipustulatus* (7.55%), *Sympetrum foscolombii* (9.00%), *Anax imperator* (3.35%), *Rhantus suturalis* (0.86%), *Dryops* spp. (0.72 %), *Ischnura hastata* (0.63%) y *Anisops sardeus* (0.04%). Las lagunas permanentes presentan más individuos de origen nativo, principalmente debido a la gran abundancia de *C. affinis* en esta laguna. Las especies endémicas, por orden de abundancia, son *Hydroporus guernei* (91.41% del total de individuos endémicos) y *Limnephilus atlanticus* (9.82%). Hay que destacar el alto número de efectivos capturados de la especie de coleóptero endémico *Hydroporus guernei* (Coleoptera, Dytiscidae, N=260) así como la contribución de *Limnephilus atlanticus* (Trichoptera, Limnephilidae, N=27) a la endemidad de las lagunas. Cabe destacar la presencia del pez exótico *G. holbrooki*, que tiene un peso importante en el status de la comunidad, dado que su presencia corresponde el 90% de los individuos capturados en NEG (ver Figura 4.17).



**Figura 4.17.** Proporción de individuos que pertenecen a cada status, en cada laguna. Izquierda, figura sin presencia del pez exótico *G. holbrooki*; Derecha, con presencia del pez exótico *G. holbrooki*. i introducido, nat nativo, END endémico, - no clasificado.

## Fenología

De las 14 especies registradas durante el estudio temporal (ver Tabla 4.8), solamente dos especies de coleopteros (*A bipustulatus* y *H. guernei*), los odonatos y una especie de heteróptero (*C. affinis*) presentan un patrón de distribución temporal definido. El resto de especies, presentan patrones temporales restringidos a determinadas épocas (p.ej., *Limnephilus atlanticus*), o constituyen capturas puntuales (p.ej., *Cercyon haemorrhoidalis* o *Anisops sardeus*).

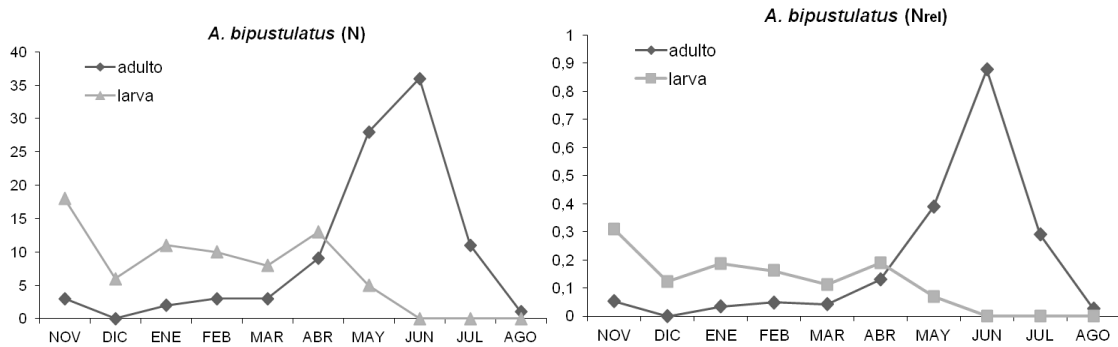
**Tabla 4.8.** Fenología de las especies capturadas durante el estudio temporal (noviembre 2013 – agosto 2014). NOV noviembre, DIC diciembre, ENE enero, FEB febrero, MAR marzo, ABR abril, MAY mayo, JUN junio, JUL julio, AGO agosto; A adultos, L larvas.

	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO
<b>BASSOMATHOPORA</b>										
<i>Helisoma trivolvis</i>	A	A		A		A	A			
<b>ODONATA</b>										
<i>Anax imperator</i>			L	L	L	L			L	L
<i>Ischnura hastata</i>						L		L	L	
<i>Sympetrum fonscolombii</i>		L		L	L	L	L	L	L	L
<b>HEMIPTERA-HETEROPTERA</b>										
<i>Corixa affinis</i>	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
<i>Anisops sardeus</i>										A
<b>COLEOPTERA</b>										
<i>Dryops</i> spp.	A					A	A	A	A	
<i>Agabus bipustulatus</i>	A		A	A	A	A	A	A	A	A
	L	L	L	L	L	L	L			
<i>Hydroporus guernei</i>	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
	L	L	L	L	L	L	L	L		
<i>Rhantus suturalis</i>	L	L				L				
<i>Cercyon haemorrhoidalis</i>							A			
<i>Helochares lividus</i>	A				A		A	A		
<b>TRICHOPTERA</b>										
<i>Limnephilus atlanticus</i>	L		L	L	L					

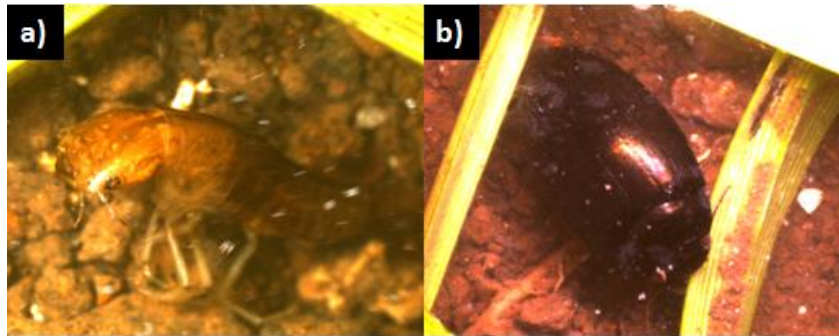
### *Agabus bipustulatus*

*A. bipustulatus* es una especie de coleóptero acuático relativamente abundante, que se encontró tanto en forma de larva como de adulto, durante todas las etapas de muestreo. Se observó que las larvas son más abundantes durante la época de inundación, mientras que los adultos lo son durante la época de desecación. La reducción de larvas, en los meses de abril a junio, coincide con el incremento de la abundancia de adultos. Los

adultos presentan un pico de abundancia máxima que se alcanza en junio-julio, donde no existen registros capturas de larvas.



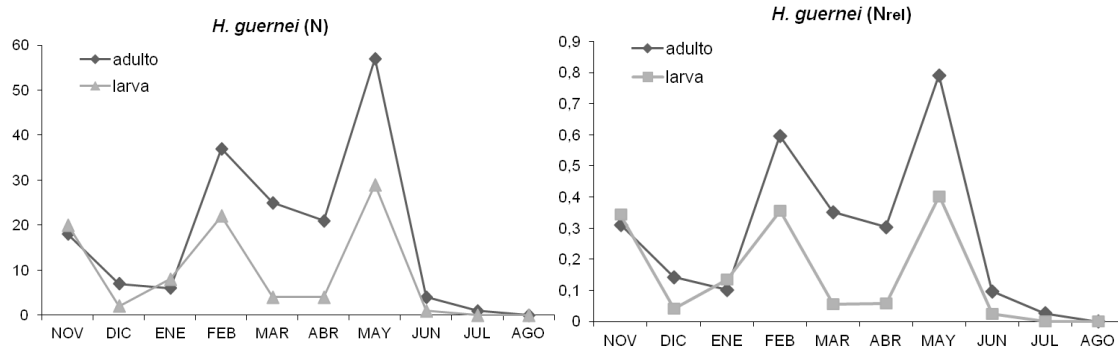
**Figura 4.18.** Variación temporal de *Agabus bipustulatus*, desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014. N abundancia N<sub>rel</sub> abundancia relativa por manguero.



**Figura 4.19.** Fotografías de larva (a) y adulto (b) de *Agabus bipustulatus*. © Lucas Lamelas

### *Hydroporus guernei*

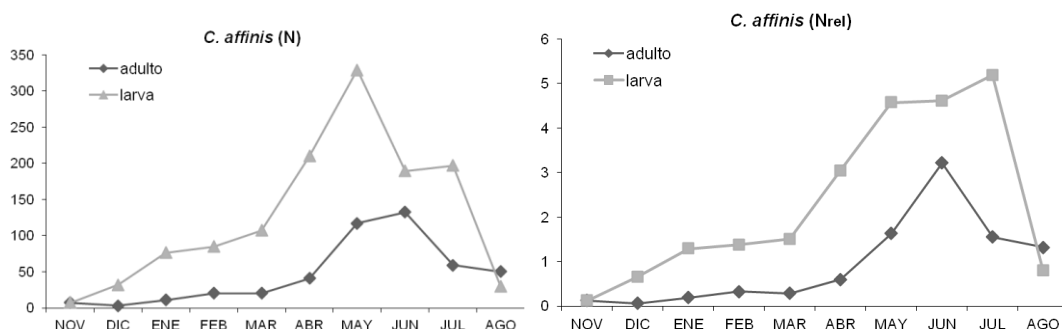
*H. guernei* es una especie endémica de coleóptero acuático, relativamente abundante, que presenta un patrón temporal definido, y ha sido detectada la presencia de larvas y adultos durante prácticamente la totalidad de la etapa de muestreo. La mayor abundancia, tanto de larvas como de adultos, se da en el periodo febrero-mayo, particularmente en los meses de febrero y a comienzos de la desecación, en mayo. Las larvas y los adultos siguen un patrón temporal similar, siendo las primeras menos abundantes. *H. guernei* es muy poco abundante en el periodo más cálido de la desecación, de junio a agosto, no siendo capturados individuos durante estos meses.



**Figura 4.20.** Variación temporal de *Hydroporus guernei*, desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014. N abundancia  $N_{rel}$  abundancia relativa por manguero.

### *Corixa affinis*

*C. affinis* no solo es el hemíptero más abundante, si no que es la especie más abundante registrada durante toda la etapa de muestreo, alcanzando abundancias que superan los 400 individuos en un solo mes (mayo). La tendencia temporal de *C. affinis* es similar en larvas y en adultos, incrementando su abundancia desde noviembre hasta abril-junio, produciéndose en los meses posteriores un descenso acusado. Por lo general, larvas y adultos conviven durante todo el año.



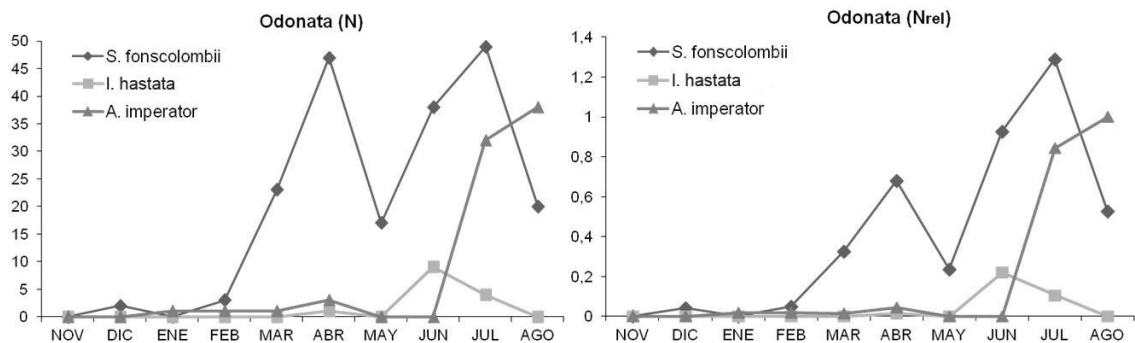
**Figura 4.21.** Variación temporal de *Corixa affinis*, desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014. N abundancia  $N_{rel}$  abundancia relativa por manguero.



**Figura 4.22.** Fotografías de larva (a) y adulto (b) de *Corixa affinis*. © Lucas Lamelas

## Odonata

El orden Odonata, representado por 3 especies, presenta tendencias temporales relativamente definidas, más marcadas en los periodos cálidos. Durante el invierno, la abundancia de las tres especies es muy baja o cero, empezando a aparecer indicios de crecimiento en el mes de febrero-marzo. La especie más abundante registrada es *S. fonscolombii*, presentando un fuerte crecimiento de febrero a abril, y manteniéndose abundante hasta agosto. *I. hastata* es el taxón menos abundante, y presenta su mayor abundancia en el periodo mayo-agosto, particularmente en el mes de junio. *A. imperator* es relativamente poco abundante durante la mayor parte del estudio, presentando un fuerte incremento de su abundancia en junio-agosto.



**Figura 4.23.** Variación temporal del orden Odonata, *Sympetrum fonscolombii*, *Ischnura hastata* y *Anax imperator*, desde noviembre de 2013 hasta agosto de 2014. N abundancia  $N_{rel}$  abundancia relativa por manguero.

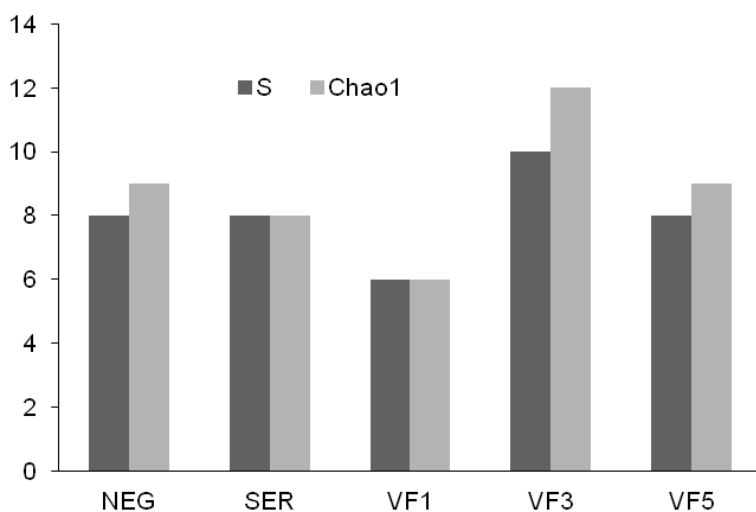


**Figura 4.24.** Fotografías de larvas de Odonata, (a) *Ischnura hastata*, (b) *Anax imperator* y (c) *Sympetrum fonscolombii*. © Lucas Lamelas

## 4.1.2. Análisis de la variación temporal

### 4.1.2.1. Análisis de la alfa-diversidad

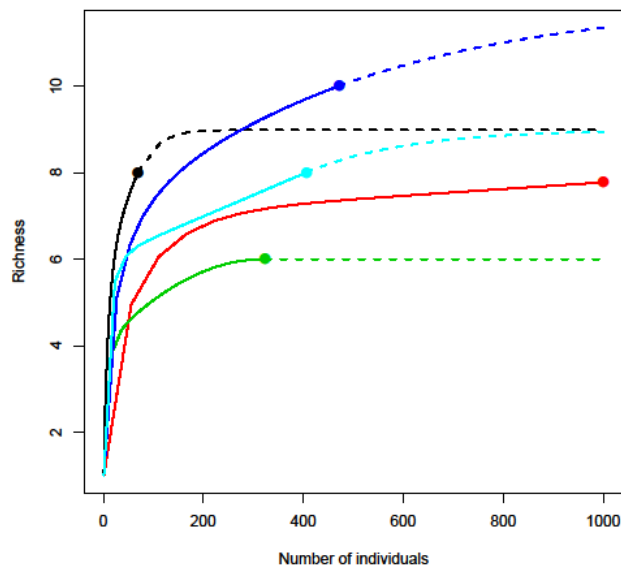
En base a los datos brutos sin rarefactar, la laguna que presenta mayor riqueza de especies es la laguna temporal VF3 ( $S=10$ ), seguida de VF5, NEG y SER ( $S=8$ ). Por último, VF1 es la laguna con menor riqueza de especies ( $S=6$ ). Esto se cumple de la misma forma para los datos rarefactados, observando además que en el caso de dos lagunas el valor estimado de riqueza coincide con el valor observado (Chao 1 en la Figura 4.25).



**Figura 4.25.** Valores de riqueza observada (S) y estimada (Chao1) en las diferentes lagunas de estudio.

Además, se extrapolaron mediante rarefacción las curvas de riqueza basadas en la abundancia de individuos capturados para cada laguna hasta que estas alcanzaron el máximo número de individuos capturados, que fue para la laguna SER (Figura 4.26). En base a estas estimaciones de riqueza de especies y a los valores de abundancia (Figuras 4.25 y 4.26), se confirma que la mayor riqueza comparada entre lagunas se corresponde con la laguna temporal VF3, y la menor riqueza se corresponde con la laguna temporal VF1. Se observa que la laguna permanente NEG presenta una mayor riqueza de especies a abundancias menores, es decir, alcanza una alta riqueza, en comparación con las otras lagunas, que está representada por especies con pocos individuos capturados. Contrariamente ocurre en el resto de casos, donde a bajas abundancias el número de especies es reducido, y a medida que aumenta el esfuerzo de muestreo capturando un mayor número de individuos, la riqueza de especies aumenta, hasta que se estabiliza en

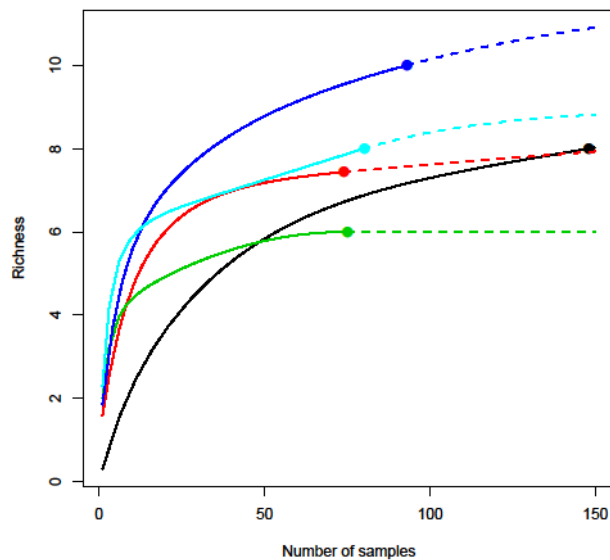
los valores extrapolados a la abundancia máxima capturada en la laguna SER. NEG y SER parecen que alcanzaron valores estabilizados (próximos a la asíntota de la curva) de especies en base a las abundancias capturadas, mientras que las otras lagunas parece que aún pueden incrementar paulatinamente el número de especies con un incremento considerable en el número de individuos capturados. A pesar de todo, la completitud del inventario para todas las lagunas fue superior al 95%, lo cual ha permitido emplear los datos brutos obtenidos para la realización de los análisis de la comunidad.



**Figura 4.26.** Curva de acumulación de especies ("Richness") basada en el número de individuos ("Number of individuals"), por laguna. Los valores fueron extrapolados hasta el valor máximo de abundancia detectada en la laguna de SER. Las líneas discontinuas indican la extrapolación de las curvas de rarefacción basándonos en abundancias de individuos hasta alcanzar el máximo número de individuos capturados. Las líneas continuas indican los datos reales de capturas. El número máximo de individuos colectados fue de 149 en SER. Línea negra: NEG, roja: SER, verde: VF1, azul oscuro: VF3, azul claro: VF5.

Cuando se extrapolan las curvas de rarefacción al número máximo de mangueros realizados (i.e. curvas de rarefacción basadas en el número de muestreos), en lugar de extrapolar al número máximo de individuos capturados (i.e. curvas de rarefacción basadas en abundancia) como se ha realizado en el párrafo anterior, el número máximo de mangueros se corresponde con la laguna NEG (Figura 4.27). De nuevo NEG presenta una situación diferente al resto de lagunas, pues se observa que NEG necesita de una

gran cantidad de muestreos para alcanzar su valor de riqueza observado. Es decir, a pesar de que con un bajo número de individuos se obtiene una riqueza alta (Figura 4.26), para capturar un alto número de individuos se necesita de un alto número de mangueros (Figura 4.27). Ocurre lo contrario en el resto de lagunas, las cuales alcanzan su valor máximo de riqueza con pocos mangueros.



**Figura 4.27.** Riqueza de especies ("Richness") estimada usando curvas de rarefacción basadas en el número de muestreos ("Number of samples") realizados por laguna. Las líneas discontinuas indican la extrapolación de la curva de riqueza al máximo número de mangueros realizados (n=149), que ocurrió en la laguna NEG. Las líneas continuas indican los datos reales de capturas. Línea negra: NEG, roja: SER, verde: VF1, azul oscuro: VF3, azul claro: VF5.

#### 4.1.2.2. Diferencias de las comunidades entre meses y lagunas

Los resultados del PERMANOVA revelaron diferencias significativas del mes y de la laguna en la abundancia y composición de las comunidades de macroinvertebrados; además, existió una interacción significativa en el efecto del mes y la laguna, lo cual indica que los cambios espaciales entre lagunas fueron dependientes del mes estudiado. La mayor parte de varianza de la comunidad de macroinvertebrados fue explicada por las diferencias entre lagunas (14.5 %), las diferencias entre meses sólo explicaron cerca del 7.0 % mientras que la interacción de los efectos entre la laguna y el mes explicó un 13.4 % de la varianza (ver Tabla 4.9.).

**Tabla 4.9.** Valor de significancia (*P*) y porcentaje de varianza explicada (% var. exp.) resultantes de un análisis PERMANOVA realizado sobre la abundancia y composición de macroinvertebrados, usando como factores la laguna y el mes de estudio. También se analizó el efecto de la interacción de los dos factores entre sí (Mes × Laguna).

Factor	P-valor	% var. exp.
Mes	0,0001	6,56
Laguna	0,0001	14,47
Mes × Laguna	0,0001	13,38
Residual		65,60

#### ***Comparaciones pareadas entre meses para cada laguna***

En NEG se observan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) únicamente entre los meses de febrero y abril, y febrero y mayo. Durante el mes de marzo no se capturó ningún individuo, por ello la tabla no presenta ningún valor durante ese mes. En SER se observan muchas diferencias significativas al comparar pares de meses, aunque mayoritariamente estas corresponden a comparaciones entre los meses de la inundación (de noviembre a febrero) y los meses correspondientes al periodo de desecación (de abril a agosto). Las diferencias con valores de significancia más bajos ( $p < 0.01$ ) son precisamente las que comparan meses de noviembre, diciembre y enero, más próximos a la inundación, con los de junio, julio y agosto, durante los que se produce la desecación de algunas lagunas. Los meses más próximos, con diferencias significativas, correspondientes a finales de inundación e inicios de desecación, presentan diferencias significativas menores. En VF1 y VF5 existen diferencias significativas entre varios meses, pero estos no presentan una interpretación tan evidente como en el caso de la laguna anterior. La ausencia de valores en determinados meses es debido a la desecación de la laguna en dichos meses. Destacan las diferencias significativas en la laguna VF5 en el mes de noviembre, dado que todos los meses comparados con este mes son significativamente diferentes. Por último, la laguna VF3 presenta numerosas diferencias significativas, siendo las más fuertes las que comparan los meses de noviembre con junio y julio y las de febrero con julio ( $p < 0.001$ ).

**Tabla 4.10.** Comparaciones pareadas derivadas del PERMANOVA indicando diferencias estadísticamente significativas entre los pares de meses para cada laguna. La ausencia de valores en el mes de marzo en NEG es debido a que no se capturaron individuos en ese mes. La

ausencia de valores en las lagunas VF1 y VF5 es debido a la desecación de las mismas. Indicamos el valor de significación (P-valor) de las comparaciones, y en negrita los resultados significativos.

	NEG		SER		VF1		VF3		VF5	
	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor
NOV-DIC			2,515	<b>0,028</b>	1,562	0,070	1,617	<b>0,047</b>	2,119	<b>0,002</b>
NOV-ENE	0,630	0,837	1,337	0,238	0,835	0,581	1,655	<b>0,026</b>	2,970	<b>0,000</b>
NOV-FEB	1,464	0,405	2,094	<b>0,010</b>	1,413	0,107	0,859	0,588	2,244	<b>0,001</b>
NOV-MAR			1,570	0,097	1,229	0,205	1,651	<b>0,018</b>	3,257	<b>0,000</b>
NOV-ABR	0,568	1,000	2,361	<b>0,004</b>	1,259	0,213	1,760	<b>0,011</b>	2,956	<b>0,000</b>
NOV-MAY	0,821	0,598	2,782	<b>0,004</b>	2,115	<b>0,001</b>	2,578	<b>0,000</b>	2,796	<b>0,000</b>
NOV-JUN	0,667	1,000	3,843	<b>0,001</b>			2,573	<b>0,001</b>	2,964	<b>0,001</b>
NOV-JUL	0,626	1,000	4,272	<b>0,001</b>			2,618	<b>0,000</b>		
NOV-AGO			3,148	<b>0,001</b>			1,511	0,051		
DIC-ENE	1,259	0,499	2,818	<b>0,004</b>	1,583	<b>0,059</b>	1,193	0,281	1,343	0,151
DIC-FEB	1,464	0,405	2,832	<b>0,001</b>	1,894	<b>0,011</b>	1,702	<b>0,048</b>	1,071	0,368
DIC-MAR			2,672	<b>0,002</b>	1,046	0,335	0,961	0,488	1,793	<b>0,011</b>
DIC-ABR	1,386	0,426	3,392	<b>0,001</b>	1,048	0,390	1,403	0,105	1,939	<b>0,004</b>
DIC-MAY	1,257	0,199	4,171	<b>0,000</b>	2,686	<b>0,001</b>	2,145	<b>0,009</b>	1,983	<b>0,002</b>
DIC-JUN	1,247	0,499	5,256	<b>0,000</b>			2,582	<b>0,002</b>	1,797	<b>0,010</b>
DIC-JUL	1,131	0,595	5,772	<b>0,001</b>			2,421	<b>0,001</b>		
DIC-AGO			4,103	<b>0,000</b>			1,045	0,419		
ENE-FEB	1,542	0,117	0,965	0,432	1,120	0,306	1,951	<b>0,005</b>	0,779	0,590
ENE-MAR					0,932	0,517	0,844	0,623	1,644	<b>0,045</b>
ENE-ABR	0,312	0,974	1,389	0,121	1,091	0,333	1,116	0,285	2,209	<b>0,003</b>
ENE-MAY	0,785	0,748	1,948	<b>0,016</b>	1,677	<b>0,034</b>	1,169	0,243	2,090	<b>0,005</b>
ENE-JUN	0,556	1,000	2,824	<b>0,000</b>			1,590	0,089	2,216	<b>0,002</b>
ENE-JUL	0,884	0,663	2,904	<b>0,001</b>			1,669	<b>0,049</b>		
ENE-AGO	1,259	0,490	1,975	<b>0,006</b>			1,229	0,238		
FEB-MAR			0,724	0,672	1,379	0,125	1,901	<b>0,008</b>	1,244	0,211
FEB-ABR	1,750	<b>0,029</b>	1,018	0,368	2,154	<b>0,003</b>	1,903	<b>0,005</b>	1,702	<b>0,025</b>
FEB-MAY	1,527	<b>0,048</b>	2,058	<b>0,005</b>	2,429	<b>0,000</b>	2,930	<b>0,000</b>	1,382	0,127
FEB-JUN	1,603	0,072	2,658	<b>0,000</b>			2,831	<b>0,001</b>	1,658	<b>0,031</b>
FEB-JUL	1,283	0,257	2,600	<b>0,000</b>			2,870	<b>0,000</b>		
FEB-AGO	1,464	0,403	1,693	<b>0,025</b>			1,646	<b>0,035</b>		
MAR-ABR			0,974	0,400	0,987	0,420	1,219	0,179	0,702	0,701
MAR-MAY			1,505	0,082	2,532	<b>0,000</b>	1,513	<b>0,041</b>	1,286	0,189
MAR-JUN			2,280	<b>0,001</b>	2,832	<b>0,000</b>	1,694	<b>0,013</b>	0,959	0,461
MAR-JUL			2,349	<b>0,000</b>			1,497	<b>0,049</b>		
MAR-AGO			1,870	<b>0,008</b>			0,902	0,492		
ABR-MAY	0,915	0,555	0,975	0,401			1,412	0,090	1,119	0,294
ABR-JUN	0,585	0,927	1,656	<b>0,041</b>			1,313	0,154	0,700	0,740
ABR-JUL	0,912	0,465	1,859	<b>0,017</b>			1,627	<b>0,026</b>		
ABR-AGO	1,386	0,434	2,010	<b>0,005</b>			1,417	0,095		
MAY-JUN	0,586	0,917	1,298	0,172			1,231	0,181	1,220	0,220
MAY-JUL	0,706	0,804	1,852	<b>0,022</b>			1,905	<b>0,004</b>		
MAY-AGO	1,057	0,496	3,239	<b>0,000</b>			2,211	<b>0,004</b>		
JUN-JUL	0,737	0,718	1,449	0,095			1,590	0,056		
JUN-AGO	1,247	0,500	3,795	<b>0,000</b>			2,150	<b>0,005</b>		
JUL-AGO	0,928	0,805	3,237	<b>0,000</b>			1,359	0,142		

### *Comparaciones pareadas entre lagunas dentro de cada mes*

Estos resultados aparecen reflejados en la Tabla 4.11. Para el mes de noviembre, se observan diferencias estadísticas significativas entre SER y VF5, y entre todas las

lagunas temporales entre sí. Para el mes de diciembre, se observan diferencias estadísticas entre todas las lagunas temporales y SER, no existiendo ninguna diferencia significativa relacionada con NEG. El mes de enero sólo presenta diferencias significativas entre VF1 y VF3. El mes de febrero presenta diferencias significativas entre NEG y SER, entre NEG y VF1, entre VF1 y VF3 y entre VF1 y VF5. Las diferencias con un valor de significancia más bajo se dan en este mes para las lagunas de SER y VF1. En marzo, nuevamente existen diferencias significativas entre todas las lagunas temporales, así como entre SER y VF1. En los meses de abril y mayo, la mayor parte de las comparaciones pareadas de lagunas presentan diferencias significativas, siendo más fuerte la interacción entre VF1 y VF3 para abril, y entre SER y VF5 para mayo. En junio, todas las lagunas existentes presentan diferencias significativas entre sí. En agosto, ningún par de lagunas presenta diferencias estadísticamente significativas.

**Tabla 4.11.** Comparaciones pareadas derivadas del PERMANOVA indicando diferencias estadísticamente significativas entre pares de lagunas dentro de cada mes. La ausencia de valores en el mes de marzo en NEG es debido a que no se capturaron individuos en ese mes. La ausencia de valores en las lagunas VF1 y VF5 es debido a la desecación de las mismas. Indicamos el valor de significación (P-valor) de las comparaciones, y en negrita los resultados significativos.

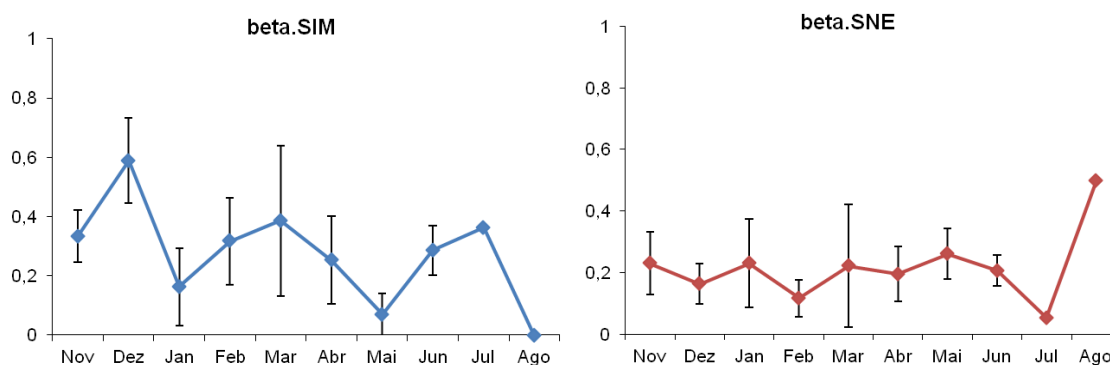
	Noviembre		Diciembre		Enero		Febrero		Marzo	
	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor
NEG-SER	1,581	0,250	0,775	1,000	0,837	0,588	2,298	<b>0,002</b>		
NEG-VF1	1,531	0,223	4,444	0,251	1,300	0,136	1,614	<b>0,031</b>		
NEG-VF3	0,924	0,900	2,278	0,144	1,016	0,457	0,689	0,800		
NEG-VF5	1,871	0,093	1,363	0,079	0,958	0,408	1,297	0,168		
SER-VF1	1,594	0,044	4,914	<b>0,033</b>	1,206	0,232	2,940	<b>0,000</b>	2,195	<b>0,002</b>
SER-VF3	1,029	0,371	4,008	<b>0,005</b>	1,196	0,251	2,036	<b>0,002</b>	1,220	0,187
SER-VF5	2,017	<b>0,004</b>	2,558	<b>0,005</b>	0,586	0,790	1,078	0,320	1,354	0,134
VF1-VF3	1,732	<b>0,018</b>	3,330	<b>0,005</b>	1,923	<b>0,019</b>	1,665	<b>0,032</b>	2,549	<b>0,000</b>
VF1-VF5	2,535	<b>0,000</b>	2,084	<b>0,005</b>	1,411	0,150	1,702	<b>0,022</b>	2,534	<b>0,000</b>
VF3-VF5	2,029	<b>0,000</b>	1,596	<b>0,005</b>	1,440	0,129	0,871	0,539	1,507	<b>0,043</b>

	Abril		Mayo		Junio		Julio		Agosto	
	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor	t	P-valor
NEG-SER	1,626	<b>0,043</b>	2,505	<b>0,000</b>	2,881	<b>0,000</b>	3,190	<b>0,001</b>	2,001	0,052
NEG-VF1	2,275	<b>0,011</b>	0,230	<b>0,000</b>						
NEG-VF3	1,391	0,096	1,946	<b>0,004</b>	1,963	<b>0,002</b>	2,147	<b>0,001</b>	1,394	0,165
NEG-VF5	1,950	<b>0,005</b>	1,445	0,069	1,632	<b>0,009</b>				
SER-VF1	3,133	<b>0,000</b>	3,046	<b>0,000</b>						
SER-VF3	1,304	0,151	2,113	<b>0,007</b>	2,636	<b>0,002</b>	2,620	<b>0,000</b>	1,027	0,374
SER-VF5	2,151	<b>0,003</b>	3,463	<b>0,000</b>	3,535	<b>0,000</b>				
VF1-VF3	3,061	<b>0,000</b>	2,984	<b>0,001</b>						
VF1-VF5	2,716	<b>0,000</b>	2,386	<b>0,001</b>						
VF3-VF5	1,537	0,059	3,212	<b>0,000</b>	2,518	<b>0,006</b>				

### 2.1.2.3. Análisis de la beta diversidad

#### *Variación temporal de beta-diversidad comparando entre lagunas*

Analizando la beta-diversidad espacial, es decir, comparando las comunidades de macroinvertebrados entre lagunas dentro de cada mes, se obtiene un patrón temporal en la variación de la beta-diversidad. Los valores de beta-diversidad entre todas las lagunas muestreadas dentro de cada mes de estudio, se correspondieron a la contribución del reemplazamiento de especies a la beta-diversidad (betaSIM) y con la contribución del grado de anidamiento a la beta-diversidad (betaSNE). Se observaron valores elevados de reemplazamiento de especies (betaSIM) entre lagunas en los meses inmediatamente después de la inundación; posteriormente fue reduciéndose gradualmente hasta los mínimos valores en el mes de mayo y agosto (Figura 4.28). Los resultados de la contribución del anidamiento a la beta-diversidad (betaSNE) muestran valores bajos y constantes durante todo el ciclo anual, excepto en el mes de agosto (Figura 4.28).



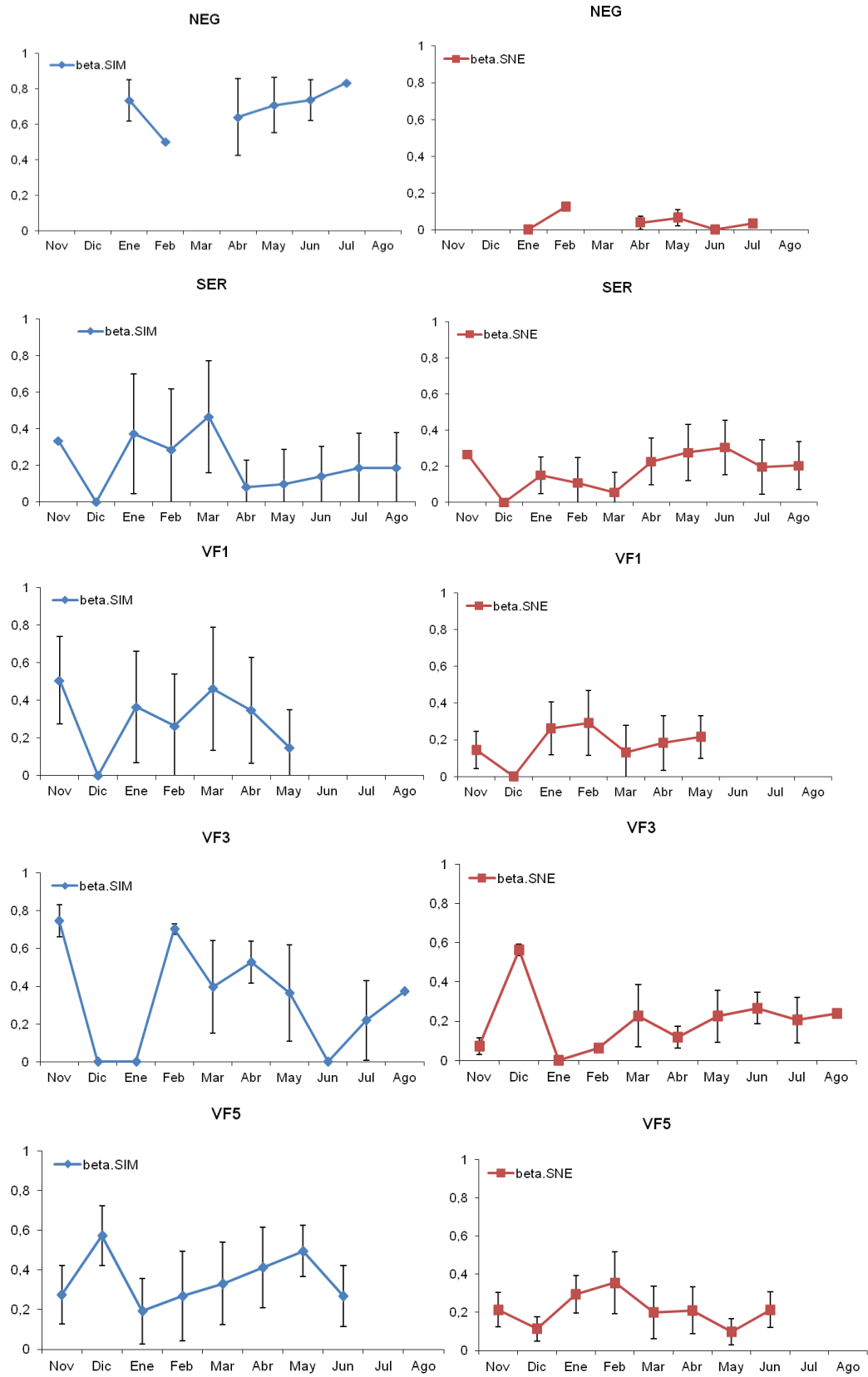
**Figura 4.28.** Componentes de la beta-diversidad (contribución del reemplazamiento de especies, betaSIM, y contribución del anidamiento, betaSNE) por mes. (Las líneas indican la media  $\pm$  SD de los valores obtenidos siguiendo el procedimiento de 1000 re-muestreos en el cual un subconjunto de tres lagunas del total de cada mes fue aleatoriamente escogido).

#### *Variación temporal de beta-diversidad dentro de cada laguna (microhabitat)*

Aquí se analiza la beta-diversidad comparando los valores de abundancia de macroinvertebrados capturados entre mangueos dentro de cada laguna, como subrogados de microhábitats dentro de cada laguna. En NEG se observa que la contribución del reemplazamiento de especies es más fuerte que la contribución del anidamiento a la beta diversidad. Los resultados muestran que NEG presenta los valores

más elevados de reemplazamiento de especies (betaSIM) en relación al resto de lagunas. Por otro lado, la contribución del anidamiento a la beta diversidad es muy baja. En SER se observa que la contribución del reemplazamiento de especies es mayor en el periodo enero-marzo (durante y a finales de la época de inundación), mientras que la contribución del anidamiento a la beta-diversidad es mayor de abril a julio (durante el comienzo y desarrollo de la época de desecación).

Las lagunas temporales (VF1, VF3 y VF5) presentan un fuerte reemplazamiento de especies a comienzos de la inundación (noviembre) que se reduce drásticamente entre diciembre y enero. En general, la contribución del anidamiento a la beta-diversidad es variable y más alta en los meses de diciembre a marzo, manteniéndose posteriormente relativamente constante. En diciembre la contribución del reemplazamiento de especies (betaSIM) fue mínimo para todas las lagunas. Las lagunas VF1 y VF5 se secan completamente en junio y julio respectivamente, por ello no se presentan datos en esos periodos. Es remarcable que en las lagunas temporales los patrones de la betaSIM y betaSNE son contrarios, es decir, cuando aumenta la betaSIM disminuye la betaSNE, pero estos patrones son bastante suavizados, con excepción del mes de diciembre en la laguna VF3.



**Figura 4.29.** Componentes de la beta-diversidad (contribución del reemplazamiento de especies a la beta-diversidad, betaSIM, y contribución del anidamiento a la beta-diversidad, betaSNE) comparando la composición de especies entre manguesos dentro de cada laguna y de cada mes.

(Las líneas indican la media  $\pm$  SD de los valores obtenidos siguiendo el procedimiento de 1000 re-muestréos en el cual un subconjunto de tres lagunas del total de cada mes fue aleatoriamente escogido).

#### 4.1.2.4. Variables ambientales que determinan el patrón temporal de beta-diversidad

Fue realizada una regresión múltiple de cada uno de los componentes de la partición de la beta-diversidad, i.e. betaSIM (contribución del reemplazamiento de especies a la beta-diversidad) y betaSNE (contribución del grado de anidamiento a la beta-diversidad), con la media de las distancias euclídeas calculadas para cada una de las variables ambientales a lo largo de todos los meses de estudio. Las variables resultantes que influyeron significativamente en la betaSIM fueron la concentración de oxígeno disuelto, el pH, la conductividad y la concentración de fósforo total en la columna de agua. La única variable que influyó de forma estadísticamente significativa en betaSNE fue la concentración de clorofila a en la columna de agua (Tabla 4.12).

**Tabla 4.12.** Regresión múltiple de los componentes derivados de la partición de la beta-diversidad, betaSIM y betaSNE, con la media de las distancias euclídeas calculadas para cada una de las variables ambientales. Fue indicado el valor del estadístico de Wald y el valor de significación (P), indicando en negrita los resultados significativos.

	betaSIM		betaSNE	
	Wald stat.	p	Wald stat.	p
DisO2	9,770	<b>0,001</b>	1,700	0,192
DispH	7,436	<b>0,006</b>	0,665	0,415
DisATC	3,021	<b>0,082</b>	0,054	0,816
DisPtot	1,101	<b>0,001</b>	0,036	0,849
DisClor	0,512	0,474	4,586	<b>0,032</b>

## **4.2. Caracterización y análisis de la variación espacial**

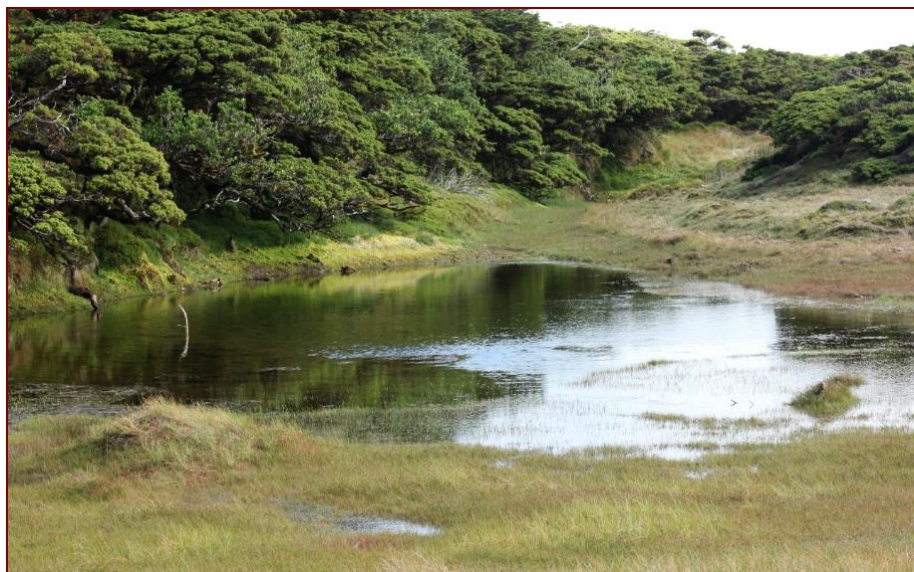
### **4.2.1. Caracterización de la variación espacial**

#### **4.2.1.1. Caracterización general**

Fueron muestreadas 12 lagunas y 8 tanques artificiales, en el mes de mayo de 2014, coincidiendo con el inicio de la fase seca. Como resultado del estudio, ha sido detectado que los medios muestreados, además de clasificarse como lagunas y tanques artificiales, han sido clasificados en dos tipos de lagunas: lagunas naturales y lagunas perturbadas.

#### **Lagunas naturales**

La mayor parte de las lagunas pertenecen a esta categoría. Son lagunas situadas en matas de bosque nativo, constituido principalmente por *Juniperus brevifolia* y *Erica azorica* (y en menor medida por *Ilex perado* y *Laurus azorica*), o en bosques mixtos de especies nativas y especies introducidas (p.ej., bosques de *Pittosporum* spp., *Cryptomeria japonica*, *J. brevifolia* y *E. azorica*). Por lo general, las lagunas que están ubicadas en zonas más inaccesibles y a mayor altitud están asociadas a bosque nativo, y las situadas en cotas inferiores, están asociadas a bosques mixtos. Un ejemplo de lagunas en un ambiente puramente nativo, son las lagunas situadas en la caldera de "Santa Bárbara", localizadas a altitudes superiores a los 750 m.s.n.m. Estas lagunas son "Lagoinha da Serreta" (SER), "Lagoa Funda" (FUN), "Lagoa Negra" (NEG) y "Lagoa do Pinheiro" (PNH). Las lagunas situadas en bosques nativos con transición a bosques mixtos o próximos a zonas con pastos, son "Lagoa do Negro" (NEG), "Lagoinhas do Vale Fundo" (VF1, VF2, VF3) y "Lagoa do Pico do Boi" (BOI). Sin embargo, pese a que esta última está situada en una zona de bosque nativo, incluida dentro del área protegida de "Terra Brava", se ha observado que el ganado de los pastos próximos consigue acceder a la laguna, por ello, esta laguna estaría en una situación intermedia, entre lagunas naturales y lagunas perturbadas.



**Figura 4.30.** "Lagoa do Pinheiro" (PNH), como ejemplo de una laguna natural.

### **Lagunas perturbadas**

Estas lagunas están situadas en zonas de pastos intensivos y el ganado accede con facilidad a las lagunas, como son "Lagoa do Ginjal" (GIN) y "Lagoa das Patas" (PAT). "Lagoa do Pico do Areeiro" (ARE) está situada en un bosque localizado en una zona de pasto intensivo, y el ganado no tiene un acceso tan fácil a la laguna. Por lo general, estas lagunas están situadas a bajas-medias altitudes (inferiores a 550 m.s.n.m.).



**Figura 4.31.** "Lagoa do Ginjal" (GIN), como ejemplo de una laguna perturbada cuya superficie se encuentra totalmente cubierta de *Potamogeton* spp.

### **Tanques artificiales**

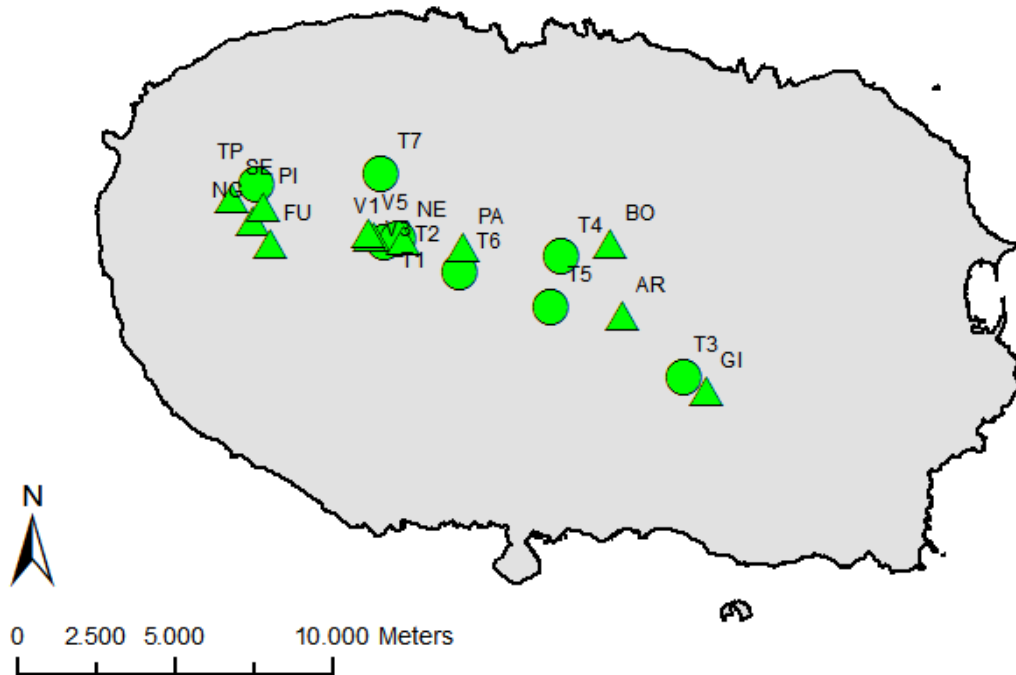
Los tanques artificiales son estructuras creadas por la acción humana, para el abastecimiento de agua del ganado. Están construidas con bloques y cemento, de aproximadamente 4 m<sup>2</sup> de superficie por 0.9 m de altura. Se han muestreado 8 tanques, próximos a las lagunas más susceptibles de secarse, o aparentemente más sensibles a la variación en el nivel del agua. Estas estructuras están situadas en zonas de pasto intensivo o semi-intensivo.



**Figura 4.32.** Fotografía de un tanque agropecuario.

#### 4.2.1.2. Caracterización Morfométrica y geográfica

El siguiente mapa muestra la localización de las lagunas muestreadas durante el estudio espacial.



**Figura 4.33.** Mapa de la situación geográfica de las lagunas muestreadas.

Las lagunas están distribuidas por el interior de la isla. Las lagunas situadas a mayor altitud, se corresponden con aquellas que están ubicadas en la caldera volcánica de "Santa Bárbara", PNH (912 m.s.n.m.), NGR (844 m.s.n.m.), FUN (842 m.s.n.m.) y SER (767 m.s.n.m.). Las lagunas situadas a menor altitud son GIN (387 m.s.n.m.) y ARE (488 m.s.n.m.).

Las mayores lagunas, por orden de tamaño, son GIN, NEG, NGR, SER con superficies entre los 3660 y 7000 m<sup>2</sup>. Las lagunas de menor tamaño, se corresponden con las lagunas temporales (VF1, VF3 y VF5) con superficies máximas inferiores a 1200 m<sup>2</sup>. Consecuentemente, las lagunas con mayor área tienen mayor perímetro, y lo mismo ocurre con las de menor área (ver Tabla 4.13).

**Tabla 4.13.** Características morfométricas y geográficas de las lagunas muestreadas durante el estudio sobre la variación espacial. *Los valores de área y perímetro, presentados en la tabla, fueron estimados para las lagunas usando fotografías aéreas de alta resolución con el programa Google Earth Pro.*

Código	Altitude (m)	Area (m <sup>2</sup> )	Perímetro (m)	Coordenadas UTM	
				X	Y
<b>Laguna</b>					
NEG	553	4794	337	476639	4287739
VF1	577	1136	154	475712	4287838
VF3	578	510	118	475605	4287864
VF5	583	565	110	475505	4287935
SER	767	3669	233	471127	4289052
PNH	912	1632	229	472213	4288811
NGR	844	4025	292	471856	4288362
FUN	842	1070	131	472391	4287599
ARE	488	1487	141	483574	4285357
BOI	622	1493	190	483226	4287632
PAT	539	1739	169	478548	4287528
GIN	387	6775	342	486263	4282967
<b>Tanques</b>					
TPI	736	4	8	471955	4289511
TA1	570	4	8	476038	4287687
TA2	543	4	8	476465	4287767
TA3	396	3	7	485555	4283394
TA4	663	4	8	481634	4287203
TA5	498	4	8	481296	4285624
TA6	529	3	7	478431	4286751
TA7	429	4	8	475915	4289853

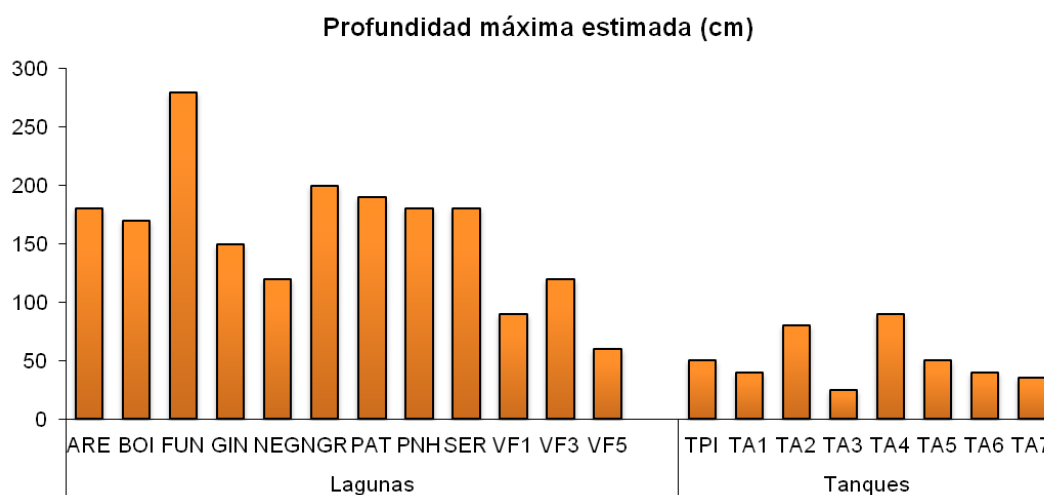
#### 4.2.1.3. Caracterización ambiental de las lagunas

La siguiente tabla muestra los valores de las variables físico-químicas para cada medio muestreado:

**Tabla 4.14.** Variables físico-químicas de las lagunas muestreadas durante el estudio sobre la variación espacial. Profundidad máxima (Prof. máx.), concentración de oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad (Cond.), temperatura del agua (Temp.), concentración de fósforo total (P-total), concentración de clorofila a (Cl a), concentración de nitrógeno total (N-total) y concentración de fósforo inorgánico disuelto (P-inorg).

		Prof. max. (cm)	OD (mg L <sup>-1</sup> )	Temp. (°C)	pH	Conduct. (μS cm <sup>-1</sup> )	P-total (μg L <sup>-1</sup> )	Cl. a (μg L <sup>-1</sup> )	N-total (mg L <sup>-1</sup> )	P-inorg (μg L <sup>-1</sup> )
Lagunas	ARE	180	7.13	15.1	5.2	49.5	65.53	15.17	0.039	1.00
	BOI	170	7.55	14.2	6.8	32.5	257.28	24.71	0.074	5.23
	FUN	280	8.33	13.6	5.5	28.0	49.27	2.06	0.089	1.82
	GIN	150	4.20	12.4	5.5	79.5	90.78	2.47	0.108	20.18
	NEG	120	7.00	19.1	7.0	37.8	99.03	5.49	0.168	0.64
	NGR	200	8.25	13.7	6.2	29.8	29.37	9.12	0.054	2.03
	PAT	190	7.10	16.5	5.6	38.8	104.86	17.06	0.108	1.39
	PNH	180	7.93	15.2	5.1	28.8	23.54	0.75	0.138	3.42
	SER	180	7.58	19.3	5.5	47.8	29.13	1.7	0.177	1.17
	VF1	90	8.25	17.8	5.1	36.8	36.41	4.36	0.192	1.71
	VF3	120	6.85	17.7	4.9	41.0	25.49	0.74	0.103	1.50
	VF5	60	7.93	16.0	4.3	68.5	26.94	22.12	0.350	3.63
Tanques	TPI	50	10.70	18.9	9.9	60.5	153.64	64.36	0.237	2.24
	TA1	40	9.95	18.2	10.0	87.0	28.64	21.42	0.034	1.60
	TA2	80	7.80	19.5	9.2	51.5	44.42	2.06	0.069	2.03
	TA3	25	9.75	11.7	10.0	135.0	90.53	2.06	0.074	22.53
	TA4	90	8.60	12.9	9.1	97.5	48.30	2.88	0.030	1.28
	TA5	50	11.20	15.9	10.3	112.5	35.68	31.58	0.079	6.09
	TA6	40	10.00	13.8	10.2	103.5	123.79	5.88	0.000	5.55
	TA7	35	13.35	16.4	10.7	106.5	55.83	2.88	0.000	5.98

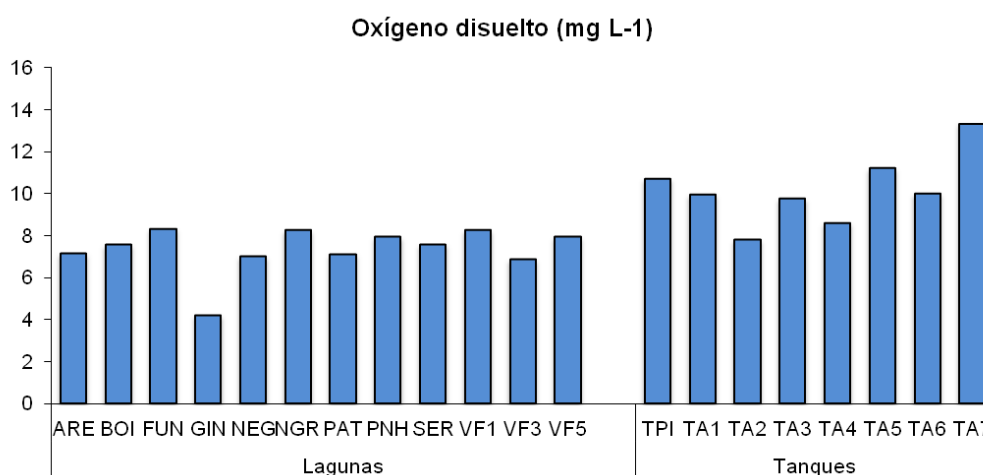
**a) Profundidad máxima**



**Figura 4.34.** Valores de profundidad máxima (cm), obtenidos para lagunas y tanques.

Los valores de profundidad, son por lo general, mayores en las lagunas que en los tanques. Los valores de profundidad máxima estimada, sugieren que las lagunas más profundas son FUN e NGR, superando los 2 metros de profundidad en el mes de mayo de 2014, ambas situadas en el interior de la caldera. Las lagunas menos profundas son las temporales, con profundidades máximas inferiores a 120 cm. Los tanques, pese a que tengan una profundidad máxima límite de 0.90 cm, algunos estaban parcialmente vacíos, siendo TA3 el tanque con menor profundidad registrada, con apenas 25 cm de profundidad.

## b) Concentración de oxígeno disuelto

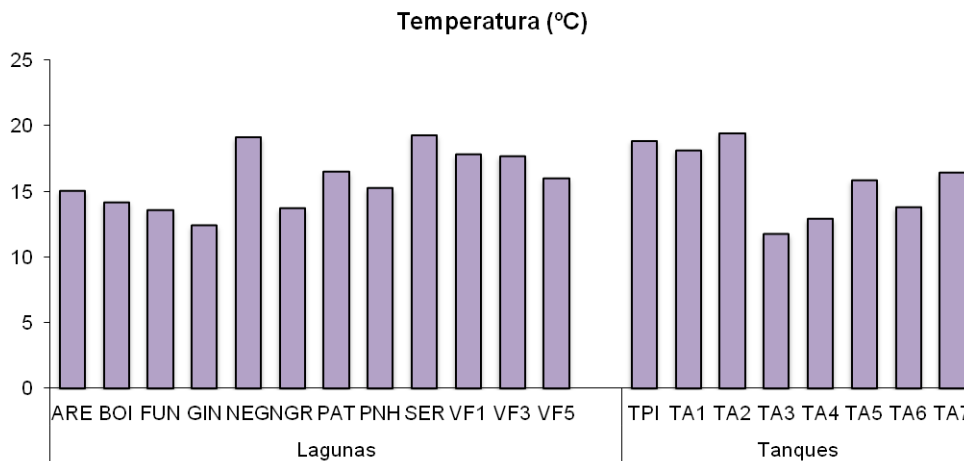


**Figura 4.35.** Valores de oxígeno disuelto en el agua (mg·L<sup>-1</sup>), obtenidos para lagunas y tanques.

Los valores de oxígeno disuelto son mayores en los tanques que en las lagunas, con valores que oscilan entre 7.8 y 13.4 mg·L<sup>-1</sup>. Las lagunas presentan valores bastante similares, en torno a los 7-8 mg·L<sup>-1</sup>. La laguna GIN presenta un valor significativamente más bajo que el resto de lagunas, con apenas 4.2 mg·L<sup>-1</sup>.

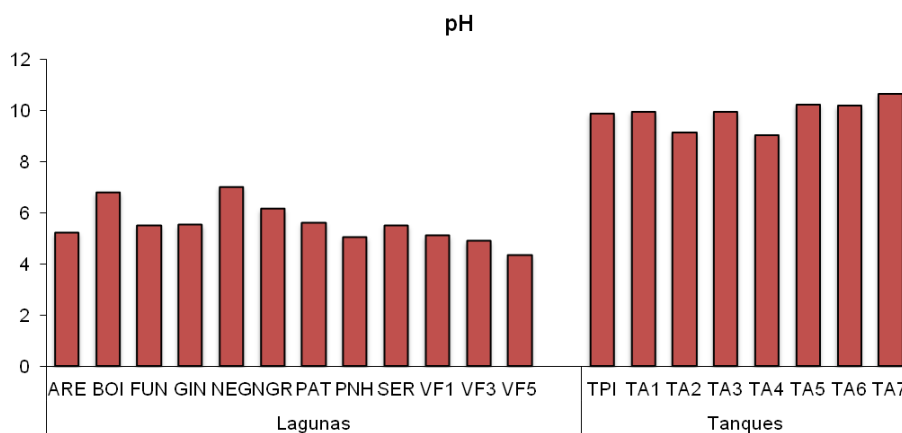
## c) Temperatura del agua

Los valores de temperatura del agua están relacionados principalmente con la temperatura ambiente. Además, los medios situados a mayor altitud muestran valores de temperatura del agua que aquellos que están situados a menores altitudes. La temperatura del agua de las lagunas varía en torno a los 12-20 °C. La temperatura de los tanques es ligeramente superior, oscilando entre los 13 y los 20°C.



**Figura 4.36.** Valores de temperatura del agua (°C), obtenidos para lagunas y tanques.

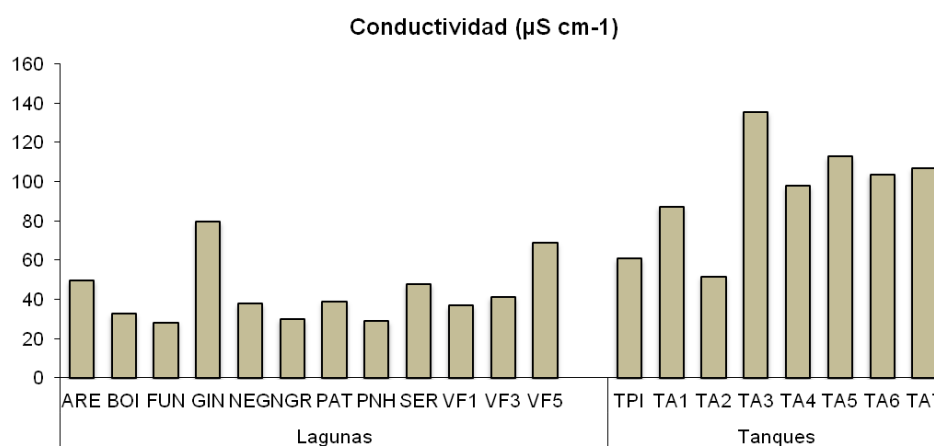
#### d) pH



**Figura 4.37.** Valores de pH agua, obtenidos para lagunas y tanques.

El pH destaca particularmente dado que los tanques presentan pH básicos, superiores a 9, y las lagunas, presentan pH ligeramente ácidos o ácidos, inferiores a 7. Las lagunas más ácidas son las temporales, con valores de pH entre 4.3 y 5.1, posiblemente debido a que son más dependientes de la lluvia y más sensibles a variación en el pH de sus aguas resultado de la presencia de sustancias acidificantes y de *Sphagnum* spp. Las lagunas menos ácidas, son NEG y BOI con valores de pH de 7 y 6.8 respectivamente. Los tanques presentan valores de pH bastante similares, situados entre 9 y 10, lo cual evidencia un nivel considerable de basicidad, en comparación con las lagunas. Esto puede ser debido al material con el que está construido el tanque, presentando compuestos derivados de la cal, la cual es altamente básica.

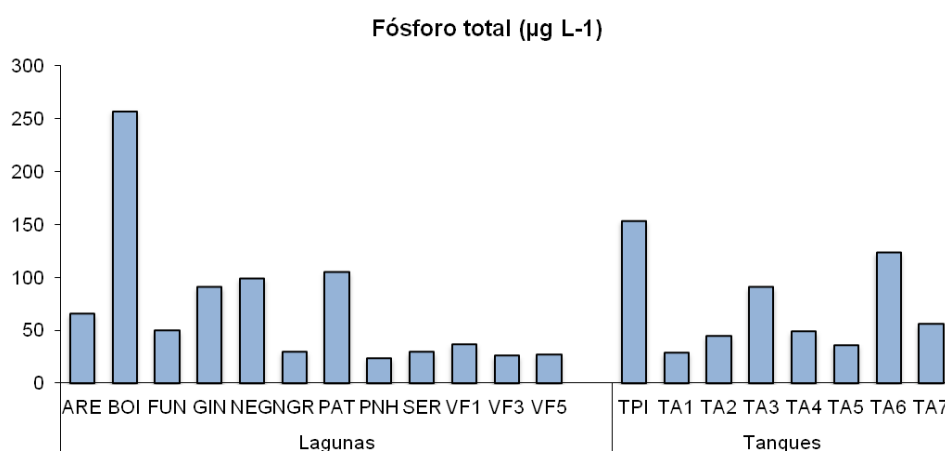
### e) Conductividad eléctrica



**Figura 4.38.** Valores de conductividad eléctrica del agua ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.

Los valores de conductividad son superiores en los tanques que en las lagunas, sin embargo, esta variable es más heterogénea que por ejemplo, el pH, donde los valores eran muy similares. Los tanques con mayores conductividades presentan valores de 100 a  $135 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ . Los tanques con menos conductividad están entre los  $50\text{-}60 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ . Por otro lado, las lagunas con mayores valores de conductividad apenas alcanzan los  $80 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  en GIN, seguido de aproximadamente  $70 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  en VF5. Las lagunas con menores valores de conductividad presentan valores de entre  $28$  y  $39 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ , y en este intervalo se encuentran la mayor parte de las lagunas.

### f) Concentración de fósforo total

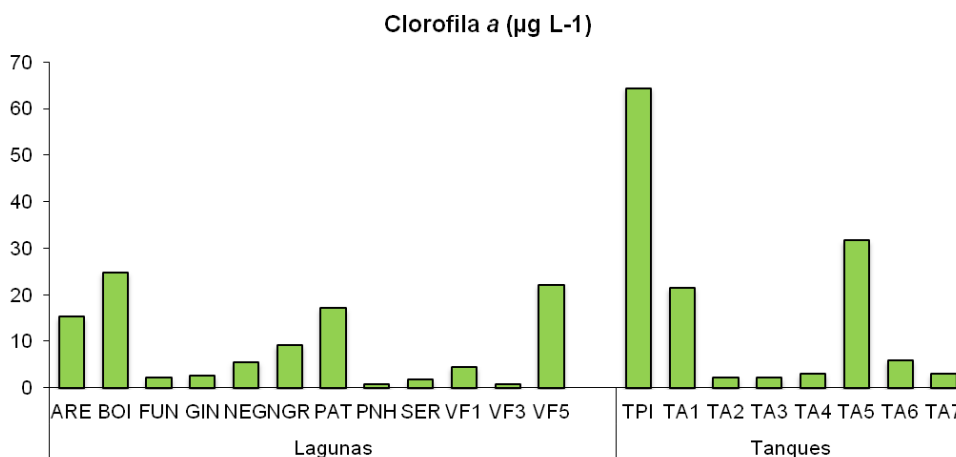


**Figura 4.39.** Valores de concentración de fósforo total en el agua ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.

El fósforo total no presenta tendencias que puedan ser identificadas y discriminadas entre tanques y lagunas. La mayor parte de las lagunas presentan concentraciones de fósforo total relativamente bajas, inferiores a  $50 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ . Sin embargo, las lagunas perturbadas anteriormente mencionadas, junto con NEG y BOI, presentan concentraciones superiores a esta cantidad, siendo significativamente elevadas en BOI, cuyo valor es muy superior al resto de masas de agua muestreadas ( $257 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ). Los tanques, presentan concentraciones de fósforo total muy variadas, siendo el tanque con menor concentración TA1 ( $29 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) y el tanque con mayor concentración de fósforo total TPI ( $154 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ).

### g) Concentración de clorofila *a*

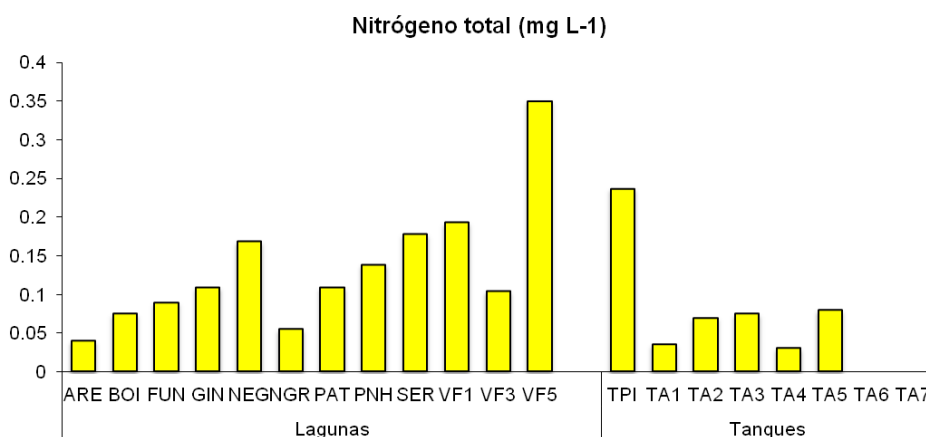
La concentración de clorofila es por lo general, superior en los tanques. La mayor parte de las lagunas, presentan valores de clorofila inferiores al  $6 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ . Las lagunas con mayor concentración de clorofila son ARE, BOI, PAT y VF5. En esta última, dado que tenía valores de profundidad bajos, la clorofila estaba altamente concentrada, con valores de  $15.17$ ,  $24.71$ ,  $17.06$  y  $22.12 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ , respectivamente. Los tanques siguen el mismo patrón que las lagunas, y la mayor parte tienen valores inferiores a  $6 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ . Los tanques con mayor concentración son TA5 ( $31.58 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) y TPI ( $64,36 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ), siendo este último el medio acuático con una mayor concentración de clorofila *a*, doblando el valor del consiguiente medio. No se puede descartar que este valor anómalo pudo haber sido a causa de un problema técnico al coleccionar la muestra.



**Figura 4.40.** Valores de concentración de clorofila *a* en el agua ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.

### h) Concentración de nitrógeno total

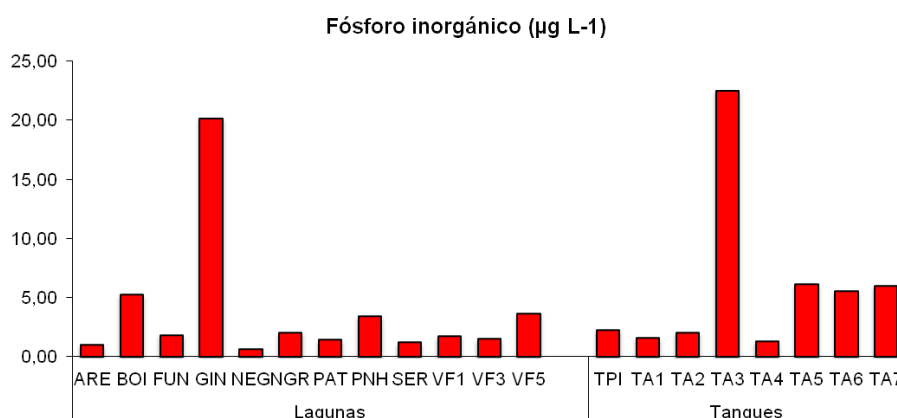
Los valores de concentración de nitrógeno total en el agua son, por lo general, superiores en las lagunas que en los tanques, sobre todo en las lagunas temporales (VF1, VF3 y VF5). Destacan los elevados valores en el tanque TPI ( $0.237 \text{ mg L}^{-1}$ ) en comparación con el resto de tanques.



**Figura 4.41.** Valores de concentración de nitrógeno total en el agua ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.

### i) Concentración de fósforo inorgánico

En relación a la concentración de fósforo inorgánico disuelto, todas las lagunas presentan valores inferiores a  $5.5 \mu\text{g L}^{-1}$ , excepto GIN, que presenta una concentración de fósforo inorgánico disuelto relativamente elevada ( $20.18 \mu\text{g L}^{-1}$ ). En cuanto a los tanques, por lo general, los valores de fósforo inorgánico están entre los  $1.28$  y los  $6.09 \mu\text{g L}^{-1}$ , con excepción del tanque TA3, el cual presenta los mayores valores de fósforo inorgánico disuelto de todos los medios estudiados ( $22.53 \mu\text{g L}^{-1}$ ).



**Figura 4.42.** Valores de concentración de fósforo inorgánico en el agua ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ), obtenidos para lagunas y tanques.

#### 4.2.1.4. Caracterización espacial de las comunidades

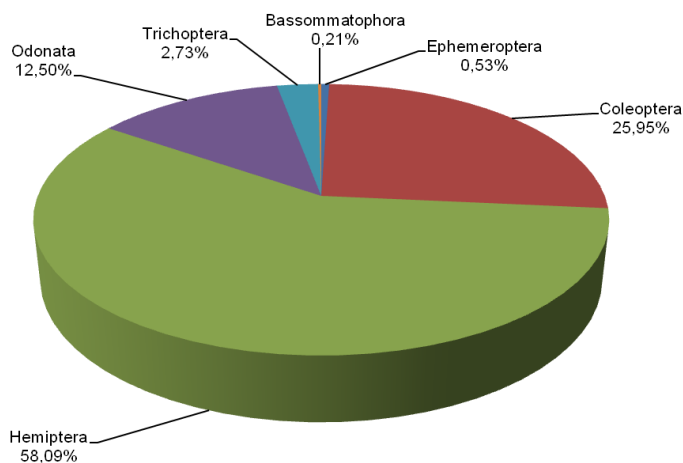
##### Composición taxonómica y aspectos ecológicos.

Durante el periodo de muestreo fueron capturados 952 individuos, pertenecientes a 15 taxones de macroinvertebrados acuáticos, que incluyen especies de las clases Insecta: órdenes Ephemeroptera, Coleoptera, Hemiptera-Heteroptera, Odonata, y Trichoptera; y Gasteropoda: Bassomatophora.

**Tabla 4.15.** Composición taxonómica y abundancia (N) de la comunidad.

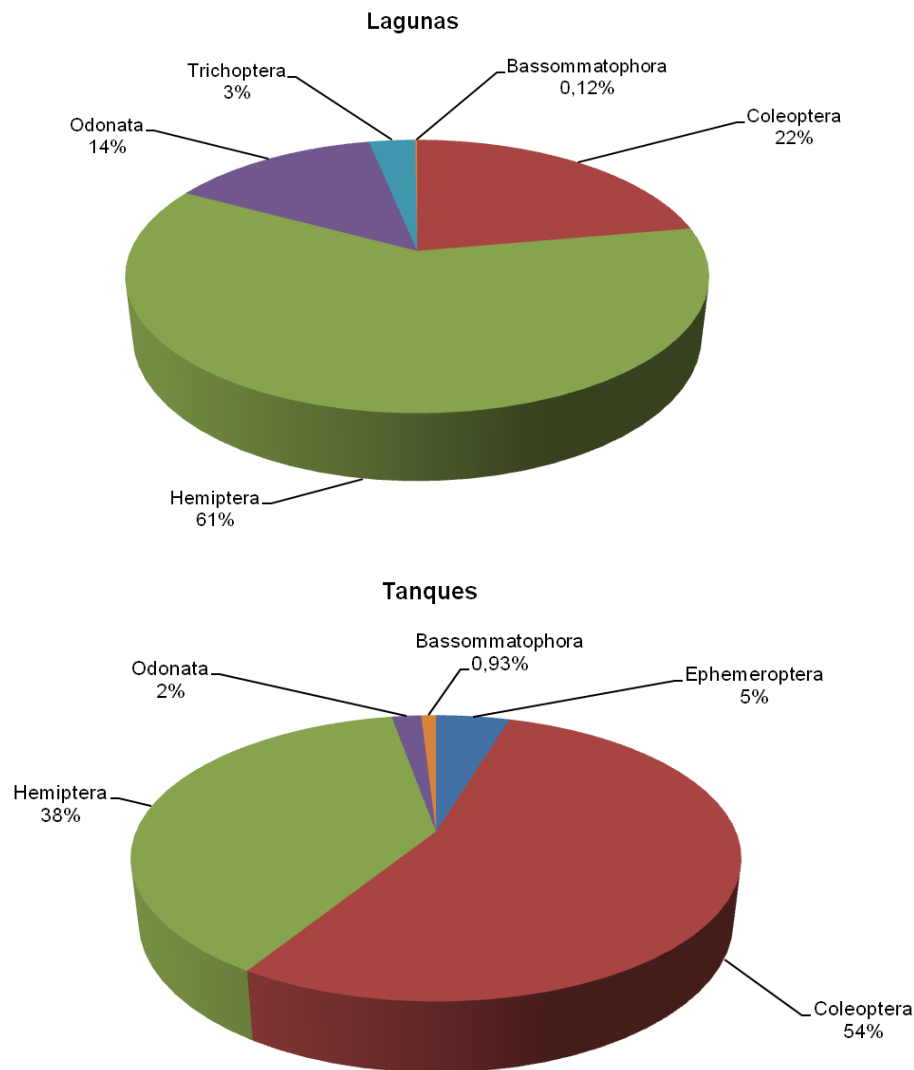
Clase	Orden	Familia	Género	Especie	N
<b>Gastropoda</b>					
<b>Bassomatophora</b>					
		Planorbidae	Helisoma	<i>Helisoma trivolvis</i>	2
<b>Insecta</b>					
<b>Ephemeroptera</b>					
		Baetidae	Cloeon	<i>Cloeon dipterum</i>	5
<b>Odonata</b>					
		Aesnidae	Anax	<i>Anax imperator</i>	13
		Coenagrionidae	Ischnura	<i>Ischnura hastata</i>	45
		Libellulidae	Sympetrum	<i>Sympetrum fonscolombii</i>	61
<b>Hemiptera-Heteroptera</b>					
		Corixidae	Corixa	<i>Corixa affinis</i>	553
<b>Coleoptera</b>					
		Dryopidae	Dryops		11
		Dytiscidae	Agabus	<i>Agabus bipustulatus</i>	45
			Hydroporus	<i>Hydroporus guernei</i>	112
			Hygrotus	<i>Hygrotus confluens</i>	8
		Gyrinidae	Gyrinus	<i>Gyrinus distinctus</i>	6
		Hydrophilidae	Cercyon	<i>Cercyon haemorrhoidalis</i>	41
			Helochares	<i>Helochares lividus</i>	5
			Enochrus	<i>Enochrus fuscipennis</i>	19
<b>Trichoptera</b>					
		Limnephilidae	Limnephilus	<i>Limnephilus atlanticus</i>	26

La mayor parte de los individuos colectados pertenecen al orden Hemiptera-Heteroptera, representado por una única especie *C. affinis* (58.09%). Le siguen en abundancia el orden Coleoptera (25.95% del total de individuos colectados) y Odonata (12.50%), estando el resto de órdenes escasamente representados en términos de abundancia: Trichoptera 2.73%, Ephemeroptera 0.53% y Bassomatophora 0.21% (ver Figura 4.43).



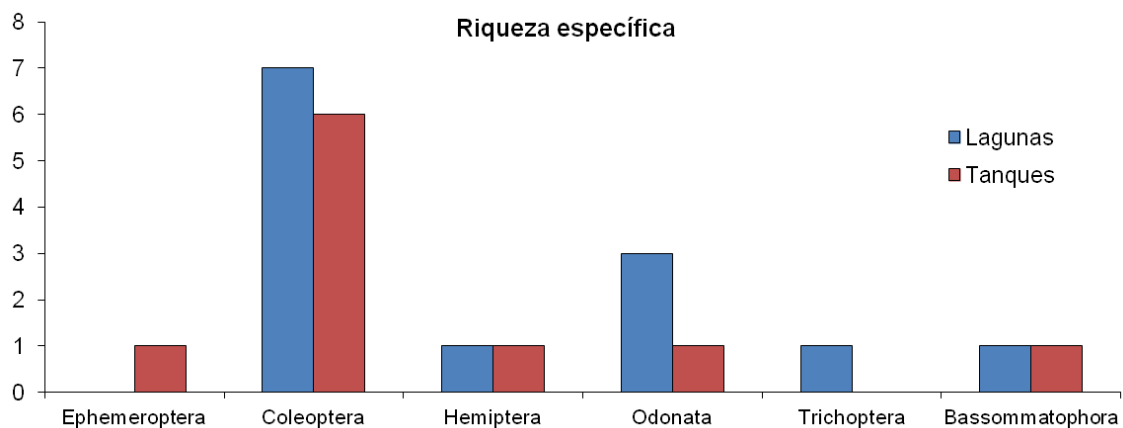
**Figura 4.43.** Abundancia relativa de cada uno de los órdenes registrados. Porcentaje de abundancia perteneciente a un orden respecto del total de individuos colectados.

En relación a la masa de agua, las lagunas registraron mayoritariamente hemípteros (61%), coleópteros (22%) y odonatos (14%), de igual forma que el patrón general mencionado en la figura anterior. No se registraron efemerópteros en las lagunas. Sin embargo, los tanques registraron mayores abundancias relativas en Coleoptera (54% del total de individuos colectados) y Hemiptera (38%), estando el resto de ordenes en abundancias relativas muy bajas (Ephemeroptera, Odonata, Bassomatophora). No se colectaron tricópteros en los tanques (ver Figura 4.44).



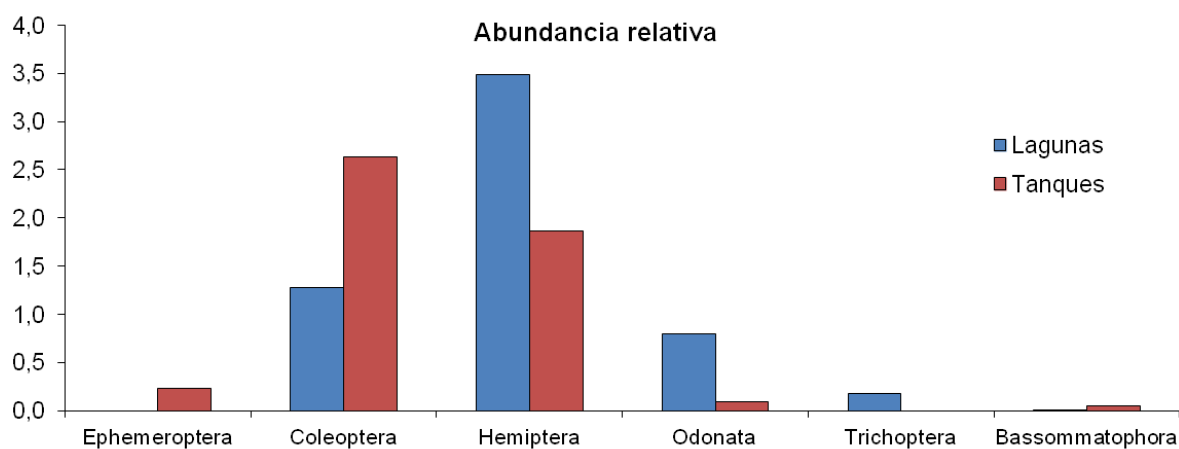
**Figura 4.44.** Abundancia relativa de cada uno de los órdenes registrados, en lagunas y en tanques. Porcentaje de abundancia perteneciente a un orden respecto del total de individuos colectados.

Comparando la riqueza específica entre lagunas y tanques, se registraron valores de 13 y 10 especies en cada una de las masas de agua, respectivamente. Los órdenes Coleoptera, Hemiptera y Bassomatophora presentan prácticamente el mismo número de especies en ambos sistemas. Como fue mencionado anteriormente, el orden Ephemeroptera, representado por una única especie (*C. dipterum*; ver Tabla 4.15) no fue registrado en las lagunas. De igual forma, el orden Trichoptera, representado nuevamente por una sola especie (*L. atlanticus*, ver Tabla 4.15) no se encontró en los tanques. El orden Odonata presenta un mayor número de especies en las lagunas ( $S=3$ ) en relación a los tanques ( $S=1$ ).



**Figura 4.45.** Riqueza específica por órdenes registrada en lagunas y tanques artificiales.

Dado que en las lagunas hubo un mayor esfuerzo de muestreo, debido a su mayor tamaño, fue empleada la abundancia relativa por muestreo para comparar los valores de abundancia entre las lagunas y los tanques. Se observó que los tanques presentan una mayor abundancia relativa de coleópteros. Por el contrario, las lagunas presentan una mayor abundancia de hemípteros y odonatos (ver Figura 4.46).

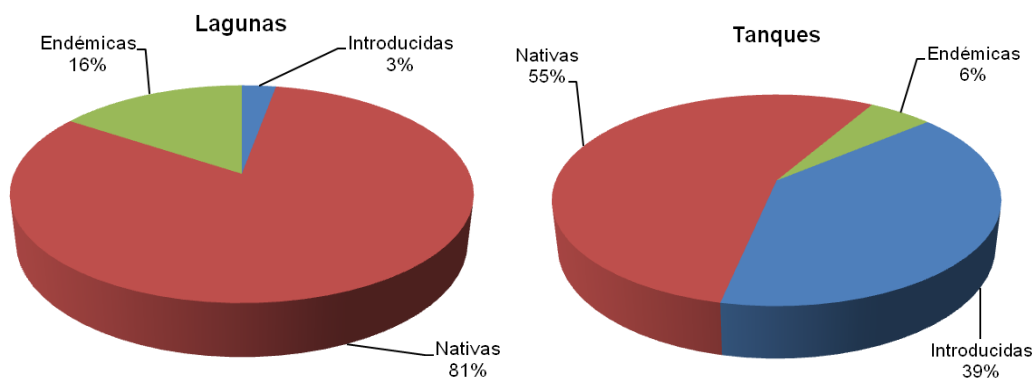


**Figura 4.46.** Abundancia relativa por muestreo, por órdenes, registrada en lagunas y tanques artificiales.

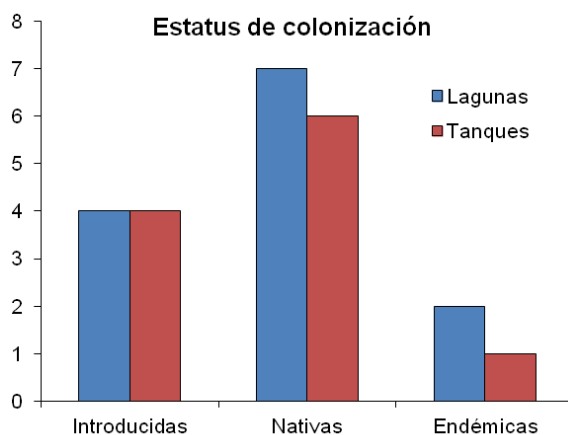
### Status de la comunidad

Fueron registradas un total de 4 especies introducidas (*H. trivolvis*, *C. haemorrhoidalis*, *H. lividus* y *E. fuscipennis*), 8 especies nativas (*C. dipterum*, *C. affinis*, *A. imperator*, *I. hastata*, *S. fonscolombii*, *A. bipustulatus*, *Dryops* spp., *G. distinctus* y *H. confluens*) y 2 especies endémicas (*H. guernei* y *L. atlanticus*).

Las lagunas presentaron una mayor proporción de **especies nativas** ( $S_{nativas}=7$ ), donde el 81% del total de individuos colectados en lagunas son nativos. Lo mismo ocurrió en los tanques, donde se registraron 6 especies nativas, lo que corresponde al 55% del total de individuos colectados en tanques. Los individuos pertenecientes a **especies endémicas** tienen un peso importante en las lagunas, representando el 16% del total de individuos colectados, pertenecientes a las 2 especies endémicas registradas. Por el contrario, las especies endémicas están escasamente representadas en los tanques, con tan sólo una especie y el 6% de la abundancia total. Los individuos pertenecientes a **especies introducidas** son más abundantes en los tanques, correspondiendo al 39% del total de individuos capturados en tanques. Las lagunas sin embargo, pese a tener el mismo número de especies introducidas ( $S_{introducidas}=4$ ), estas son poco abundantes con respecto al total de individuos capturados (3%).



**Figura 4.47.** Abundancia relativa del estatus de colonización de los individuos colectados, en lagunas y tanques.

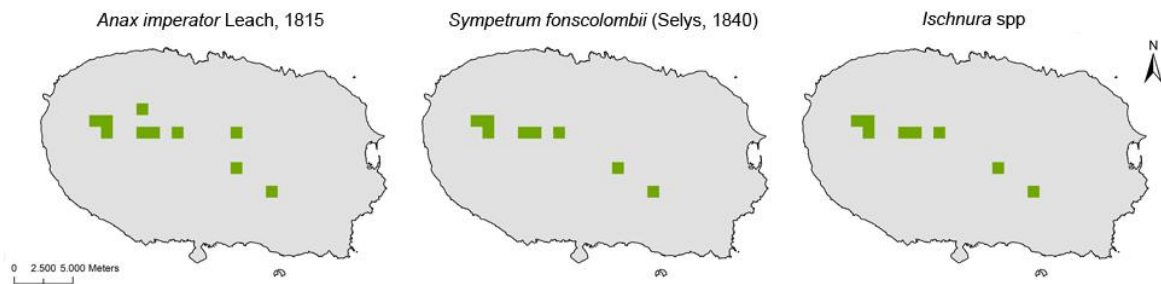


**Figura 4.48.** Riqueza de especies pertenecientes al estatus de introducidas, nativas o endémicas.

## Distribución espacial

### Odonata

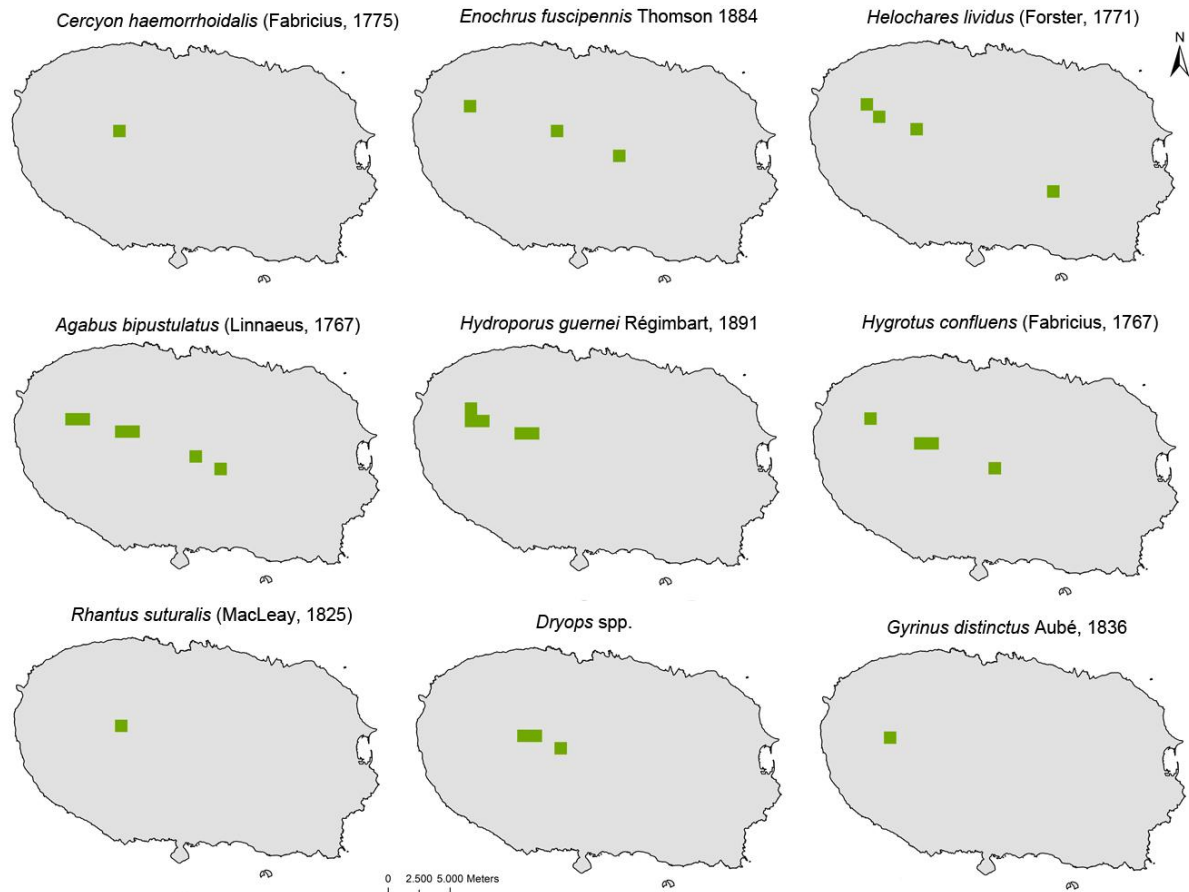
Todas las especies de este orden han sido registradas en casi todas las lagunas muestreadas durante el mes de mayo de 2014, si bien *A. imperator* ha sido detectada en un mayor número de lagunas.



**Figura 4.49.** Mapas de distribución de Odonata en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos en el mes de mayo de 2014.

### Coleoptera

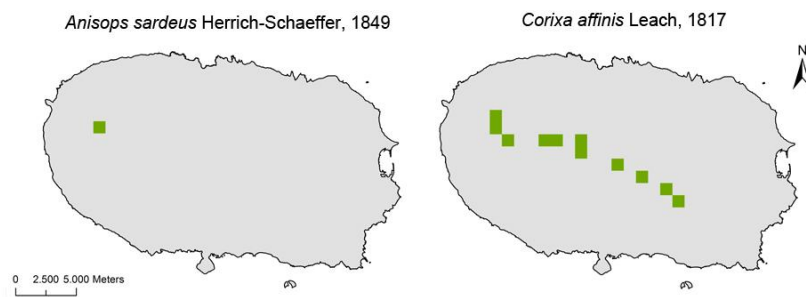
Las especies de coleópteros más ampliamente distribuidas han sido *Agabus bipustulatus*, *Hygrotus confluens*, *Hydroporus guernei* y *Helochares lividus*. Las especies registradas en un menor número de sitios han sido *Rhantus suturalis*, *Gyrinus distinctus* y *Cercyon haemorrhoidalis*. Especies registradas en un número de locales intermedio han sido *Dryops* spp. y *Enochrus fuscipennis*.



**Figura 4.50.** Mapas de distribución de Coleoptera en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos derivados del trabajo de campo del presente estudio.

### Heteróptera

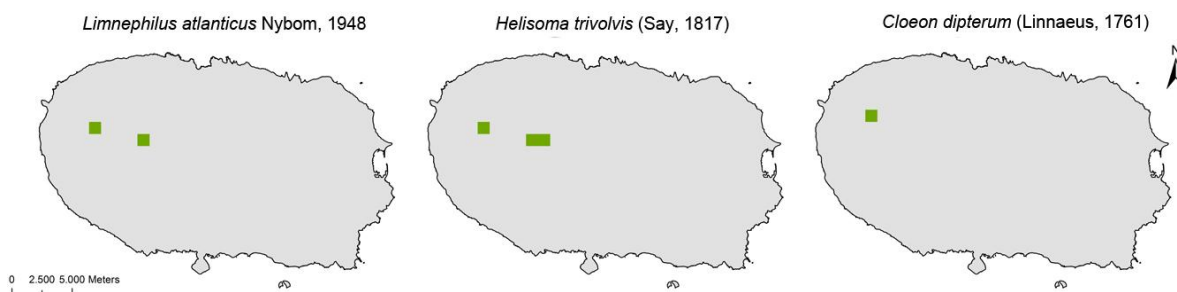
De los dos heterópteros registrados, *C. affinis* es la especie más ampliamente distribuida. Por el contrario, *A. sardeus* ha sido detectada únicamente en una laguna (SER).



**Figura 4.51.** Mapas de distribución de Heteroptera en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos derivados del trabajo de campo del presente estudio.

## Trichoptera, Bassomatophora y Ephemeroptera

Los órdenes Trichoptera, Bassomatophora y Ephemeroptera han sido registrados en pocos locales, como se observa en los mapas que se exponen a continuación.



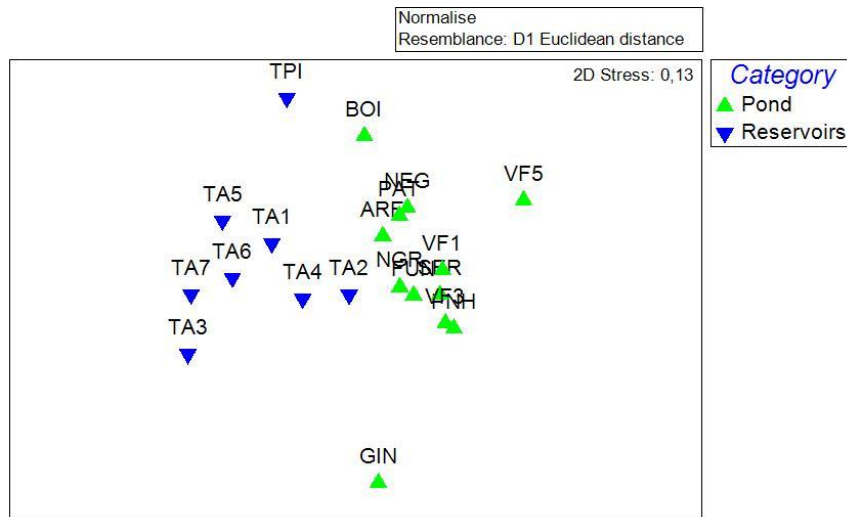
**Figura 4.52.** Mapas de distribución de Trichóptera (izquierda), Bassomatophora (centro) y Ephemeroptera (derecha), en la isla Terceira, basados en los registros obtenidos derivados del trabajo de campo del presente estudio.

### 4.2.2. Análisis de la variación espacial

#### 4.2.2.1. Diferencias ambientales entre lagunas y tanques

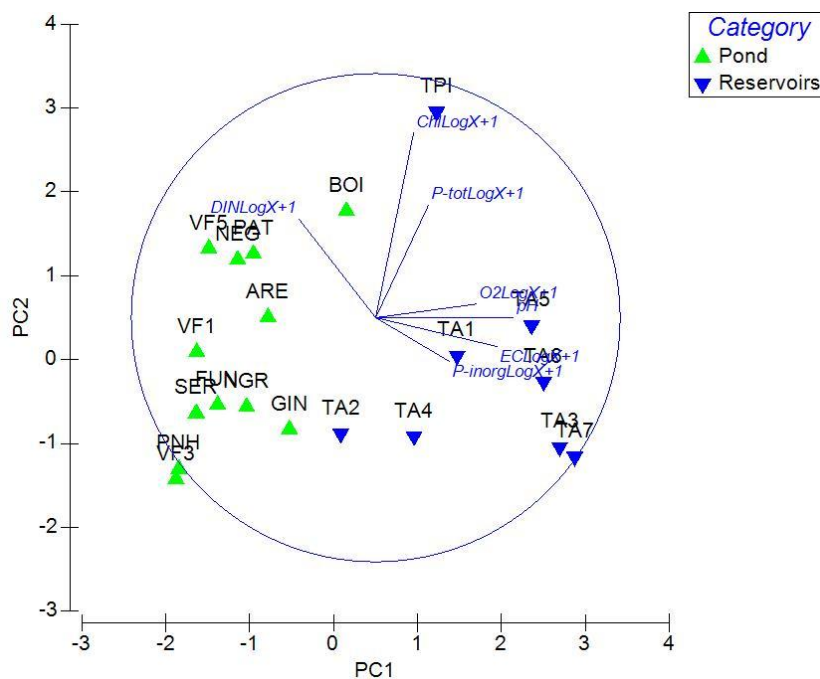
Los resultados del "Non-metric multidimensional scaling" (NMDS) permiten visualizar la similitud entre los distintos medios en relación a las distancias euclídeas de las variables ambientales, observándose que los tanques y lagunas están agrupados en dos grupos (ver Figura 4.53.), que se corresponden con las lagunas (Pond) y los tanques artificiales (Reservoirs). Destaca la laguna GIN, la cual presenta una menor similitud en base a las distancias euclídeas de las variables ambientales con el resto de lagunas.

Además, encontramos que estas diferencias entre las condiciones ambientales de las lagunas y los tanques fueron significativas (ANOSIM, Global R= 0.584, P-value= 0.0002).



**Figura 4.53.** "Non-metric multidimensional scaling" (NMDS) calculado usando las distancias euclídeas de las variables ambientales (pH, concentración de oxígeno disuelto, conductividad eléctrica, concentración de fósforo total, de fósforo inorgánico, de nitrógeno total y de clorofila a).

Además, fue realizado un análisis de componentes principales (PCA), donde se ordenan y visualizan las diferencias ambientales entre las lagunas y los tanques estudiados. Las lagunas están agrupadas en torno a valores ligeramente superiores de nitrógeno total. Los tanques están agrupados en torno a valores superiores de pH, oxígeno disuelto, concentración de fósforo inorgánico y conductividad eléctrica (ver Figura 4.54).



**Figura 4.54.** Resultados del PCA de las distancias euclídeas de las variables ambientales. Pond lagunas, Reservoirs tanques artificiales. ChlLogX+1 concentración de clorofila a (Log x+1), DINLogX+1 concentración de nitrógeno total (Log x+1), P-inorgLogX+1 concentración de fósforo inorgánico (Log x+1), ECTLogX+1 conductividad electrica (Log x+1), O2LogX+1 concentración de oxígeno disuelto (Log x +1), P-tot concentración de fósforo total (Log x+1).

El análisis **SIMPER** (ver Tabla 4.16) mostró que en el grupo de las lagunas, las principales variables ambientales que diferencian las lagunas entre sí fueron la concentración fósforo inorgánico y nitrógeno total, con una contribución del 18.06% y 17.94%, respectivamente, así como la concentración del fósforo total, con una contribución del 24.40%. En el grupo de los tanques, estos se diferenciaron en base a la concentración de nutrientes (fósforo inorgánico 22.49%; nitrógeno total 16.85%) y a la concentración de clorofila (contribución de 25.8%). De forma más interesante, el SIMPER muestra que las principales variables ambientales que contribuyeron a las diferencias entre las lagunas y los tanques fueron el pH (20.95%), la conductividad eléctrica (17.47%) y el oxígeno disuelto (16.07%), los cuales sumaron cerca del 55% del total de la disimilaridad encontrada entre estos dos tipos de cuerpos de agua.

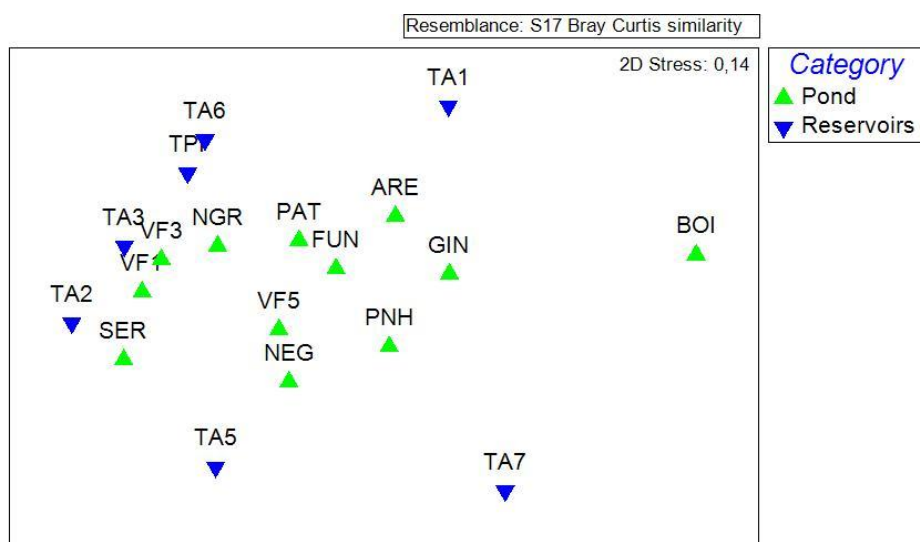
**Tabla 4.16.** Resultados del SIMPER para lagunas, tanques y lagunas-y-tanques, en relación a las variables ambientales. *Contrib%* es el porcentaje con el que las diferentes variables variables contribuyeron a la disimilaridad dentro de lagunas, dentro de tanques, y entre tanques y lagunas. El *Cum%* es el porcentaje acumulado de esta disimilaridad cuando se van incrementando variables a estas diferencias de similaridad. Las variables fueron transformadas Log(X+1) para aproximar la normalidad de las variables, con la excepción del pH. ChlLogX+1 concentración de clorofila a (Log x+1), DINLogX+1 concentración de nitrógeno total (Log x+1), P-inorgLogX+1 concentración de fósforo inorgánico (Log x+1), ECTLogX+1 conductividad electrica (Log x+1), O2LogX+1 concentración de oxígeno disuelto (Log x +1), P-tot concentración de fósforo total (Log x+1).

<b>Lagunas</b>			<b>Tanques</b>			<b>Lagunas &amp; Tanques</b>		
<i>Variable</i>	<i>Contrib%</i>	<i>Cum.%</i>	<i>Variable</i>	<i>Contrib%</i>	<i>Cum.%</i>	<i>Variable</i>	<i>Contrib%</i>	<i>Cum.%</i>
pH	2,3	2,3	pH	1,11	1,11	pH	20,95	20,95
EC (LogX+1)	8,45	10,75	EC (LogX+1)	8,22	9,32	EC (LogX+1)	17,47	38,42
O2 (LogX+1)	11,38	22,13	O2 (LogX+1)	10,05	19,37	O2 (LogX+1)	16,07	54,49
Chl (LogX+1)	17,47	39,6	P-tot (LogX+1)	15,49	34,86	DIN (LogX+1)	12,44	66,93
P-inorg (LogX+1)	17,94	57,53	DIN (LogX+1)	16,85	51,71	P-inorg (LogX+1)	11,58	78,51
DIN (LogX+1)	18,06	75,6	P-inorg (LogX+1)	22,49	74,2	Chl (LogX+1)	11,22	89,74
P-tot (LogX+1)	24,4	100	Chl (LogX+1)	25,8	100	P-tot (LogX+1)	10,26	100

#### 4.2.2.2. Diferencias en las comunidades de macroinvertebrados entre lagunas y tanques

Los resultados del **NMDS** permiten visualizar la similaridad entre los distintos medios en relación a los valores medios de abundancia de macroinvertebrados. No se observa una agrupación clara de los tanques y las lagunas (Ver Figura 4.55).

A pesar de esta aparente poca diferenciación en las comunidades de macroinvertebrados entre los tanques y las lagunas (Figura 4.55), existieron diferencias significativas entre ambos grupos de cuerpos de agua (ANOSIM, Global R= 0.186, P-valor= 0.042). Sin embargo, el valor del estadístico Global R indica que fueron ligeras diferencias las que ocurrieron entre las comunidades de los tanques y de las lagunas.



**Figura 4.55.** "Non-metric multidimensional scaling" (NMDS) de la abundancia media por muestreo de la comunidad de macroinvertebrados. Pond son lagunas, Reservoirs son tanques artificiales.

El análisis **SIMPER** (ver Tabla 4.17) mostró que en el grupo de lagunas, las principales diferencias en la comunidad vienen dadas por la existencia de larvas y adultos de *C. affinis* (contribución de 32.09 y 20.14% respectivamente) y de larvas de *S. fonscolombii* (19.66%). En relación a los tanques, las principales especies que contribuyen a la diferencia entre ellos, son las larvas de *C. affinis* (contribución de 66.48%).

El resultado más interesante viene dado por las diferencias entre lagunas y tanques. Las principales especies que contribuyen a las diferencias en la comunidad de macroinvertebrados entre ambos grupos son las larvas y adultos de *C. affinis* (18.75% y

8.65%, respectivamente; más abundantes en lagunas), especies de la clase Oligochaeta (10.01%; más abundantes en tanques) y larvas de *S. fonscolombii* (7.83%; más abundantes en lagunas) los cuales explican cerca del 45% del total de las diferencias encontradas.

**Tabla 4.17.** Resultados del SIMPER para lagunas, tanques y lagunas-y-tanques, en relación a la comunidad de macroinvertebrados. *Contrib%* es el porcentaje con el que las diferentes variables contribuyeron a la disimilaridad dentro de lagunas, dentro de tanques, y entre tanques y lagunas. El *Cum%* es el porcentaje acumulado de esta disimilaridad cuando se van incrementando variables a estas diferencias de similaridad. L larvas, A adultos.

<b>Lagunas</b>			<b>Lagunas &amp; Tanques</b>		
Especies	<i>Contrib%</i>	<i>Cum.%</i>	Especies	<i>Contrib%</i>	<i>Cum.%</i>
<i>Corixa affinis</i> _L	32.09	32.09	<i>Corixa affinis</i> _L	18.75	18.75
<i>Corixa affinis</i> _A	20.14	52.23	Oligochaeta	10.01	28.76
<i>Sympetrum fonscolombii</i> _L	19.66	71.89	<i>Corixa affinis</i> _A	8.65	37.4
<i>Hydroporus guernei</i> _A	8.38	80.27	<i>Sympetrum fonscolombii</i> _L	7.83	45.24
<i>Ischnura hastata</i> _L	5.94	86.21	<i>Sp1</i> snail	6.85	52.09
<i>Agabus bipustulatus</i> _A	5.31	91.53	<i>Ischnura hastata</i> _L	5.98	58.07
<b>Tanques</b>			<i>Hydroporus guernei</i> _A	5.68	63.75
Especies	<i>Contrib%</i>	<i>Cum.%</i>	<i>Hydroporus guernei</i> _L	5.31	69.06
<i>Corixa affinis</i> _L	66.48	66.48	<i>Limnophilus atlanticus</i> _L	4.69	73.75
Oligochaeta	11.34	77.83	<i>Anax imperator</i> _L	4.59	78.34
<i>Sp1</i> snail	4.95	82.77	<i>Enochrus fuscipennis</i> _A	3.46	81.8
<i>Anax imperator</i> _L	3.18	85.95	<i>Agabus bipustulatus</i> _A	3.18	84.98
<i>Enochrus fuscipennis</i> _A	2.81	88.76	<i>Dryops</i> spp._A	2.84	87.82
<i>Helochares lividus</i> _A	2.81	91.57	<i>Cloeon dipterum</i> _L	2.77	90.59

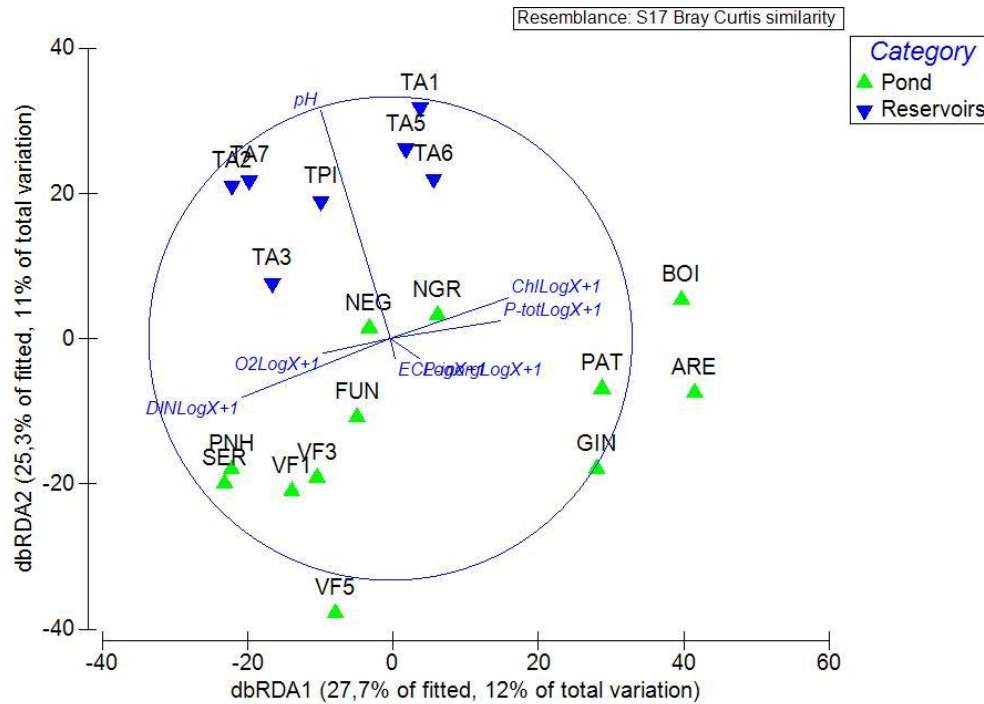
#### 4.2.2.3. Relación entre las variables ambientales y las comunidades de macroinvertebrados

Las variables ambientales no mostraron colinearidad (todas VIF < 10, Tabla 4.18), por lo que se incluyeron todas en el análisis "Análisis de redundancia basado en distancias" (dbRDA).

**Tabla 4.18.** Resultados del análisis "Variation Inflation Factor" (VIF) para comprobar si existe colinealidad en las variables ambientales.

<b>Variable ambiental</b>	<b>Valores</b>
pH	6.25
Oxígeno disuelto	2.95
Conductividad eléctrica	3.55
Fósforo total	2.10
Fósforo inorgánico	1.98
Nitrógeno total	1.71
Clorofila a	1.87

Los resultados del análisis del análisis **dbRDA** (Figura dbRDA) mostraron una agrupación diferencial entre tanques y lagunas (Figura 4.56). Los resultados del análisis **distLM** permitieron obtener los valores de significancia para las variables ambientales. El análisis presentó un valor de  $R^2$  de 0.4355, lo que supone que conseguimos explicar un 44% de la variación de las comunidades de macroinvertebrados usando estas variables ambientales. La única variable ambiental que mostró diferencias significativas entre las comunidades de macroinvertebrados fue el pH (P-valor=0.0272), que diferencia tanques y lagunas. El resto de variables ambientales no presentan diferencias significativas, si bien el fósforo total presenta diferencias marginalmente significativas (P-valor=0.10). De todas formas, observamos que la concentración de clorofila y de fósforo total, fue mayor en una serie de lagunas (PAT, GIN, BOI y ARE), y que otras se caracterizaron por valores bajos de nitrógeno total, indicando un posible gradiente en el nivel de eutrofia dentro de las lagunas naturales. Esto no ocurre en los tanques artificiales, donde las comunidades sólo se correlacionan con valores más altos de pH.



**Figura 4.56.** Resultados del análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA). Fue analizada la relación de la comunidad de macroinvertebrados con las variables ambientales (pH, concentración de oxígeno disuelto, conductividad eléctrica, concentración de fósforo total, de fósforo inorgánico, de nitrógeno total y de clorofila) transformadas (excepto pH), actuando estas ultimas como variables predictoras. Fue empleado el índice de Bray-Curtis. Ponds son lagunas, Reservoirs son tanques artificiales. ChlLogX+1 concentración de clorofila a (Log x+1), DINLogX+1 concentración de nitrógeno total (Log x+1), P-inorgLogX+1 concentración de fósforo inorgánico (Log x+1), ECTLogX+1 conductividad electrica (Log x+1), O2LogX+1 concentración de oxígeno disuelto (Log x +1), P-tot concentración de fósforo total (Log x+1).

**Tabla 4.19.** Valores de significancia obtenidos a partir del "Modelo Linear basado en distancias" (distLM), usando un proceso de "step-wise".

Variabes ambientales	P-valor
pH	0.027
Oxígeno disuelto (LogX+1)	0.121
Conductividad eléctrica (LogX+1)	0.758
Fósforo total (LogX+1)	0.105
Nitrógeno total (LogX+1)	0.238
Fósforo inorgánico (LogX+1)	0.979
Clorofila (LogX+1)	0.342

## **CAPÍTULO V. DISCUSIÓN**



## 5.1. Discusión de la variación temporal

La metodología empleada para la obtención de los datos ha demostrado ser efectiva, dado que se ha conseguido detectar una riqueza de especies similar a la riqueza estimada, lo cual ha permitido emplear datos reales para la realización de los análisis. Los valores elevados de completitud garantizan así una buena interpretación de los datos. En relación a la riqueza, las lagunas temporales han demostrado tener un mayor número de especies que las lagunas permanentes en varias ocasiones, lo que cabe destacar, pues generalmente son las lagunas permanentes las más ricas probablemente asociado a su mayor tamaño y mayor heterogeneidad ambiental. Además, las lagunas temporales han demostrado tener una mayor grado de endemismo que las lagunas permanentes, lo que parece estar asociado, posiblemente, a la existencia de peces exóticos predadores en una de nuestras lagunas permanentes (Florencio & Lamelas-López, 2016; Apéndice 1). A pesar de esto, las lagunas permanentes tienen un papel relevante en el mantenimiento de la biodiversidad durante los meses de verano, cuando las lagunas temporales se secan y para aquellos organismos que precisen de periodos largos para completar sus ciclos de vida (Williams, 2006). A pesar de que las lagunas se caracterizan por tener un patrón de beta-diversidad asociado principalmente al reemplazamiento de especies, durante los meses más intensos del periodo seco (julio-agosto) las lagunas muestran diferencias significativas en la beta-diversidad asociadas al anidamiento, y aquí es donde las lagunas permanentes juegan un papel importante actuando como refugios de esta fauna que intenta escapar a la desecación. Cabe destacar que este es el primer estudio en abordar las diferencias en el reemplazamiento temporal de comunidades de macroinvertebrados en las lagunas de Azores, en un gradiente de hidroperiodo a escala mensual. En relación a las variables ambientales que influenciaron significativamente la estructura de la comunidad y la beta-diversidad asociadas a este reemplazamiento de especies, son principalmente la concentración del oxígeno disuelto, la conductividad eléctrica, concentración de fósforo total y el pH, lo cual pone de manifiesto la dependencia de estos sistemas del régimen hidrológico. Esta dependencia de los regímenes de precipitaciones se observa también en la abundancia y composición de las comunidades de macroinvertebrados, dado que fueron obtenidas diferencias significativas en las comunidades en relación al mes y a la laguna. Esto, pone de manifiesto la importancia de los muestreos que abarquen lagunas con diferentes

hidroperiodos, así como todo el periodo de inundación, a fin de representar toda la comunidad de macroinvertebrados acuáticos.

### **Características ambientales de las lagunas**

Las comunidades de macroinvertebrados están altamente condicionadas por las características ambientales de los medios acuáticos que habitan. Las lagunas de Azores se caracterizan por aguas bien oxigenadas. Los bajos valores de conductividad eléctrica y la reducida concentración de fósforo total en el agua, son evidencias de que estas lagunas son altamente dependientes de las precipitaciones. Además, las lluvias también contribuyen a la acidez de las aguas, confiriendo a estas lagunas relativamente bajos valores de pH. También contribuye a la acidez de las aguas la presencia de briófitos del género *Sphagnum*, que además de su capacidad de retener agua, también pueden acidificar el habitat por el intercambio de iones de hidrogeno ( $H^+$ ) por otros iones, tales como el potasio ( $K^+$ ), sodio ( $Na^+$ ) y magnesio ( $Mg^{2+}$ ) y calcio ( $Ca^{2+}$ ); 2) y sustratos rocosos ácidos (p.ej., lavas ácidas – traquíticas) (Mendes & Dias, 2001).

La profundidad de las lagunas varía durante el periodo de estudio, y está nuevamente relacionada con el régimen de precipitaciones. Esta variación es más evidente en las lagunas temporales, las cuales son altamente dependientes del régimen de precipitaciones (Williams, 2006; Florencio, 2010). Un ejemplo de esto ocurre en VF1, cuyo valor de profundidad oscila entre los 50 y los 130 cm aproximadamente, durante la época de inundación.

Como ya fue mencionado, la conductividad eléctrica del agua es en general baja, lo cual demuestra nuevamente la dependencia de las lagunas del régimen de lluvias. La abundancia de lluvias provoca una disminución de la conductividad eléctrica del agua al producirse la dilución de los iones presentes en la laguna. La conductividad de las lagunas debería ser inversamente proporcional al tamaño y profundidad de la laguna, lo cual se verifica en los datos obtenidos. En comparación con el estudio de Pereira *et al.* (2014), en la isla Terceira, los valores de conductividad para las lagunas estudiadas son similares.

En relación a la concentración de oxígeno disuelto según Williams (2006), en las aguas temporales los niveles de oxígeno decaen de forma rápida inmediatamente después de una inundación. Dado que las lagunas (permanentes y temporales) de estudio son

altamente dependientes de los regímenes de precipitaciones, los valores de concentración de oxígeno disuelto son altos, de forma general.

Una de las principales causas de la concentración de fósforo en las lagunas, es el aporte de nutrientes debido al escurrimiento superficial de las aguas, provocado por las lluvias y las diferencias en el relieve. Estos nutrientes desembocan en la laguna aumentando su concentración en la misma (Phleger, 1969; Barnes, 1980). Además, los procesos regenerativos efectuados en la interfase sedimento agua pueden llegar a significar, un aporte mayor de estas sustancias hacia la columna de agua. (Boynton *et al.*, 1980; De Laune & Patrick, 1980). A partir de noviembre, el consumo de fósforo por las poblaciones de fitoplancton, entre otras causas, hacen disminuir la concentración de este elemento en la columna de agua. Al mismo tiempo, se acumula fósforo en los sedimentos del fondo, debido a la sedimentación de los organismos y la redisolución de los compuestos de fósforo del sedimento (López *et al.*, 1984), lo que aumenta la concentración de fósforo total. Las lagunas no se comportan físico-químicamente igual que los lagos o lagunas de mayor profundidad en términos de productividad. Sin embargo, los valores sugieren que la calidad del agua de las mismas posee tendencias oligotróficas-mesotróficas (INAG, 2002; Gonçalves, 2008).

La concentración de clorofila *a* esta relacionada con las comunidades fitoplanctónicas (Montes *et al.*, 1979; Gonçalves, 2008). Relativamente a la distribución mensual de la clorofila, se puede distinguir un periodo (diciembre-febrero) en el que la concentración es muy baja, probablemente asociado a un fitoplancton de invierno, o a una disolución de la misma propiciada por las lluvias. El desarrollo de la vegetación a finales de febrero hace que el fitoplancton se mantenga en valores muy bajos, debido a la escasez de nutrientes que se encuentran atrapados en el tapiz vegetal. Así mismo, la concentración de clorofila debería aumentar desde finales de marzo-principios de abril, y ser máxima en los meses de junio-julio, provocando una degradación de los hábitats acuáticos.

Por último, otra de las variables registradas fue la temperatura del agua, que si bien no ha sido empleada en los análisis dado que sigue un patrón de estacionalidad climática, sí que ha sido mencionada en los resultados sobre caracterización general. La temperatura del agua sigue el mismo patrón que la temperatura del aire. En los meses de invierno la temperatura del agua es menor, como consecuencia de una temperatura exterior menor. De igual forma ocurre a principios de primavera, la temperatura del aire aumenta y paralelamente lo hace la temperatura del agua. SER es la laguna que registra menores

valores de temperatura, debido a que está situada a una altitud mayor. NEG es la laguna que registra mayores valores de temperatura, dado su menor altitud y mayor exposición solar directa.

### **Aspectos metodológicos, diversidad de especies y endemidad de las lagunas**

En el presente estudio se ha conseguido detectar una riqueza de especies similar a la estimada, lo cual evidencia la idoneidad de la metodología empleada, debido a la intensidad de muestreo y a la efectividad de las técnicas empleadas. El uso de la manga permitió una caracterización eficiente de las comunidades de macroinvertebrados que habitan en las lagunas estudiadas, como ya ha sido demostrado en otros estudios (Florencio, 2010). Sin embargo, podrían haberse detectado un mayor número de taxones si se hubiera combinado el uso de la manga con otras técnicas que empleen menor tamaño de poro (Florencio, 2010) o permitan capturar fauna acuática que habita en el sustrato (p.ej., Diptera), y no apenas en la columna de agua.

En cuanto a la biodiversidad, las lagunas de Azores se caracterizan por un tener una baja diversidad en comparación con los sistemas continentales (p.ej., lagunas mediterráneas, Florencio, 2010). El aislamiento del archipiélago ha propiciado que muchos ordenes de insectos acuáticos, comunes en sistemas continentales, estén ausentes (p.ej., Plecoptera) o estén representados por una sola especie (Ephemeroptera - *Cloeon dipterum*; Borges *et al.*, 2010, Raposeiro *et al.*, 2012). Sin embargo, pese a la baja diversidad de especies encontrada, las lagunas se caracterizan por un elevado grado de endemismo, especialmente las lagunas temporales (Florencio & Lamelas-López, 2016; Apéndice 1). Las especies endémicas detectadas en las lagunas están representadas por el coleóptero *Hydroporus guernei* y el tricóptero *Limnephilus atlanticus*. A pesar del hecho de que las aguas permanentes albergan generalmente un mayor número de especies, las lagunas temporales normalmente contienen especies singulares o grandes poblaciones de especies escasas o ausentes en medios permanentes (Florencio *et al.*, 2009; Florencio *et al.*, 2013a).

En relación a la alfa-diversidad, cabe destacar que en NEG es necesario un gran esfuerzo de muestreo para capturar un número de individuos similar al de las otras lagunas. Por tanto, la alta riqueza de NEG sólo se consigue con un alto número de muestreos y está representada por especies que son poco abundantes. Las especies

detectadas en esta laguna posiblemente sean organismos migrantes en busca de nuevos cuerpos de agua (Williams, 1997). Esta situación puede ser debida a que en NEG fue registrada la presencia del pez exótico *Gambusia holbrokii*, el cual es considerado una de las especies invasoras más problemáticas en aguas interiores (Ivantsoff, 1999; Pyke, 2005). Esta especie ha sido registrada durante todo el periodo de estudio, siendo más abundante en los meses de primera-verano. Su presencia ya había sido registrada en São Miguel, pero los resultados de este estudio han permitido registrar esta especie para la isla Terceira (Florencio & Lamelas-López, 2016; Apéndice 1). Su abundante presencia puede provocar que la comunidad no logre establecer poblaciones, dada las elevadas tasas de predación de *G. holbrooki*. De hecho, nuestra publicación reciente sugiere que la presencia de esta especie podría tener un fuerte efecto negativo en la abundancia de especies de coleopteros endémicos (*Hydroporus guernei*), en comparación con las lagunas donde no se ha detectado su presencia. Además, las lagunas temporales muestreadas registraron, de media, más individuos de *H. guernei*, por laguna y por mes, en comparación con las lagunas permanentes muestreadas. Todo esto sugiere que las lagunas temporales, caracterizadas por estar libres de grandes depredadores comunes en aguas permanentes, como los peces (Wellborn *et al.*, 1996), sustentan gran parte de la fauna acuática endémica de los medios lénticos de las Azores. A pesar del bajo número de lagunas muestreadas en el estudio temporal, las lagunas permanentes parecen ser mas vulnerables a las invasiones de peces predadores, lo cual implica una necesidad de monitorear estas lagunas, particularmente cuando existe *G. holbrooki* (Florencio & Lamelas-López, 2016; Apendice 1).

### **Variabilidad temporal de la comunidad y análisis de la beta diversidad.**

Los resultados del análisis PERMANOVA revelaron un efecto significativo del mes y de la laguna en la abundancia y composición de las comunidades de macroinvertebrados; además, existió una interacción significativa entre el mes y la laguna que indicó que los cambios espaciales entre lagunas fueron dependientes del mes estudiado. Es decir, las comunidades existentes en cada laguna son diferentes entre sí, y varían temporalmente a lo largo del periodo de inundación, particularmente en el caso de las lagunas temporales. Esta dependencia del mes pone de manifiesto la importancia de los muestreos que abarquen todo el periodo de inundación, a fin de representar toda la comunidad.

En relación a las diferencias entre meses para cada laguna se observó que en NEG existieron diferencias significativas entre febrero-abril y febrero-mayo, las cuales pueden ser debidas a las diferencias en el nivel de agua de la laguna, originado por las diferentes tendencias de las precipitaciones durante la época de inundación y desecación (dependientes del régimen de precipitaciones; Fernández-Aláez & Fernández-Aláez, 2010), o incluso debido a un aumento de la clorofila y/o fósforo a comienzo del periodo estival. Las diferencias significativas observadas en SER se dieron principalmente entre los meses de inundación (de noviembre a enero) y los meses de desecación (de junio a agosto) lo que sugiere que en esta laguna de altitud, el régimen de precipitaciones, tanto a causa de la lluvia como de la niebla, constituye un papel relevante en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados a lo largo del año, pudiendo estar asociado a la desaparición de los hábitats disponibles en la orla costera al disminuir el nivel de agua de la laguna (Florencio, 2010). En VF1 y VF5 existen diferencias significativas entre los meses, sin embargo, éstas no son tan evidentes como en el caso anterior. Esto puede ser debido a que son altamente susceptibles del régimen de lluvias y por tanto, si llueve varía rápidamente el nivel del agua y por tanto varia la estructura de la comunidad de macroinvertebrados (Fernández-Aláez & Fernández-Aláez, 2010; Florencio, 2010). En estas lagunas, destaca particularmente el mes de noviembre en VF5, dado que todos los meses comparados con este son significativamente diferentes. Esto puede ocurrir debido a que entre octubre e inicios de noviembre la laguna comienza a inundarse y la comunidad de macroinvertebrados comienza a establecerse durante este periodo. Durante los restantes meses la comunidad ya está establecida y estas diferencias son menos evidentes entre ellas, pero muy evidentes con el mes de inundación inicial. Por último, VF3, presenta una situación similar a las mencionadas anteriormente. En noviembre, las lagunas temporales han sido recientemente inundadas pero las precipitaciones son todavía bajas, en comparación con el mes de diciembre. Por otro lado, en febrero, la reducción del nivel del agua se ve reflejada en una mayor concentración de las especies de macroinvertebrados, aumentando su abundancia por unidad de superficie. A partir del mes de mayo en las lagunas comienza a reducirse el nivel de las aguas, provocando la desecación de dos lagunas temporales los meses consecutivos.

Relativamente a las diferencias entre lagunas para cada mes, se observó que en noviembre se dieron diferencias significativas entre SER y VF5 y entre todas las

lagunas temporales entre sí, probablemente debido a la susceptibilidad de los medios temporales al régimen de precipitaciones que ocasiona el llenado de las lagunas tras la época seca (Fernández-Aláez & Fernández-Aláez, 2010; Florencio, 2010). También puede ser posible que SER es una laguna permanente y presenta comunidades establecidas durante todo el año, y en las lagunas temporales aún están estableciéndose las comunidades de macroinvertebrados. Ya entrados en la época de la inundación (meses de enero y febrero) las diferencias entre lagunas están posiblemente asociadas a fenómenos locales particulares de cada laguna por eso las diferencias significativas son pocas y entre meses concretos. En abril-mayo comienza la fase seca y las lagunas reducen su nivel de agua de acuerdo a la disminución de las precipitaciones, y de esta forma las lagunas se estructuran de forma independiente, por eso que la mayor parte de las comparaciones pareadas entre lagunas presentan diferencias significativas. En el periodo junio-agosto, las diferencias observadas son principalmente debidas a la desecación de dos lagunas temporales.

En relación a la beta diversidad, en general, el patrón de la beta-diversidad de macroinvertebrados revela un sistema principalmente asociado al reemplazamiento de especies, como ocurre en otros sistemas de lagunas temporales (p.ej., lagunas mediterráneas; Florencio *et al.*, 2014).

Durante el comienzo de la inundación las diferencias entre las lagunas son debidas principalmente al reemplazamiento de especies (betaSIM), posiblemente asociado al incremento en el área de inundación de las lagunas, lo cual aumentó la cantidad de hábitats disponibles (Florencio *et al.*, 2015) y provocó la dilución de las especies, aumentando la probabilidad de capturar individuos de especies diferentes en los diferentes hábitats generados con la inundación (p.ej., en el presente estudio, inundación de zonas de bosque adyacentes, agrupaciones costeras de juncos y herbáceas). Las variables que influyen significativamente la estructura de la comunidad y la beta-diversidad asociada al reemplazamiento de especies, son principalmente la concentración del oxígeno disuelto, la conductividad eléctrica, la concentración de fósforo total y el pH. En las lagunas mediterráneas algunas de las principales variables que influyen la estructura de la comunidad y la beta-diversidad asociada al reemplazamiento de especies son, entre otras, la profundidad y la conductividad eléctrica (Florencio *et al.*, 2011). Estas variables están relacionadas con las condiciones

características de la época de inundación (dependencia de las lluvias, aumento del área de inundación, régimen de vientos). A medida que avanza la fase de inundación y comienza la fase de desecación, los valores de reemplazamiento de especies se reducen hasta los mínimos valores en el mes de agosto, donde la contribución del anidamiento (betaSNE) a la beta-diversidad es superior. Esta alta contribución del anidamiento a la beta-diversidad indica que las lagunas que permanecen inundadas albergan una comunidad de macroinvertebrados similar pero estableciendo subconjuntos de las lagunas más ricas en especies. Esto probablemente sea debido a que dos de las tres lagunas temporales se desecaron durante la época seca, perdiéndose por tanto la biodiversidad asociada a estas lagunas temporales. Además, el incremento de la beta-diversidad asociada al anidamiento parece estar relacionado con la concentración de clorofila. Esta concentración de clorofila puede ser indicativa de condiciones desfavorables para las especies en lagunas próximas a la desecación. Dado que las lagunas son altamente oligotróficas, cuando se incrementa la concentración de clorofila durante en el periodo de desecación, se produce una degradación del hábitat y consecuentemente una degradación en la comunidad de macroinvertebrados. Además, la disminución de las lluvias y el alto grado de evaporación provoca una disminución del nivel del agua, lo cual restringe el acceso de los macroinvertebrados a los hábitats asociados a la orla costera.

En NEG, las diferencias en la beta-diversidad entre meses son debidas principalmente al reemplazamiento de especies (betaSIM). Esto es curioso, pues esta laguna no presenta una gran heterogeneidad de hábitats y se esperarían valores de reemplazamiento de especies más bajos (Florencio *et al.*, 2015). Esto puede ser debido a que en NEG son capturados pocos individuos de diferentes especies, pudiendo estar relacionado con la existencia del pez exótico *G holbrooki*. Esto podría ser indicativo de una laguna degradada, donde los organismos paran a descansar durante la dispersión pero no se establecen debido a las altas tasas de depredación y degradación de la calidad de agua relacionadas con la presencia del pez exótico. De esta forma, el alto reemplazamiento se debería a la falta de una comunidad establecida y la presencia de sólo organismos que están de paso. Esto también se apoya con el hecho de que esta laguna necesita muchos mangueros para capturar más individuos, y por tanto, para capturar más especies. No parece, por tanto, que existan poblaciones de macroinvertebrados abundantes establecidas en esta laguna, y se recomienda que se ponga en marcha un programa de

recuperación de la misma con la erradicación de la especie exótica y su posterior monitorización. SER presenta diferencias entre meses debidas principalmente al reemplazamiento, desde enero a abril, posiblemente debido a la mayor área de inundación asociada a las lluvias y a una gran heterogeneidad de hábitats, lo que provocó una dilución de las especies presentes, capturando individuos de especies diferentes. Desde abril hasta agosto, las diferencias entre meses fueron dadas principalmente por los valores de anidamiento, debido posiblemente a la reducción paulatina del nivel del agua, lo que disminuyó la cantidad de hábitats disponibles asociados a la orla costera (principalmente complejos de *Juncus* spp. y otras herbáceas terrestres) y a las peores condiciones ambientales, asociadas principalmente a la concentración de clorofila. En las lagunas temporales, existe un fuerte reemplazamiento de especies durante la inundación, debido probablemente a la colonización paulatina y establecimiento de la comunidad de macroinvertebrados. También puede ser debido a la heterogeneidad de hábitats, pues estas lagunas pese a ser de menor tamaño, tienen una gran variedad de macrofitas. Los valores de anidamiento van aumentando progresivamente desde el final de la época de inundación hasta la época de desecación, posiblemente debido a la reducción del área de ocupación debida a la disminución de las lluvias, y a las peores condiciones ambientales asociadas a la concentración de clorofila.

### **Biología de las especies que habitan las lagunas.**

De las 13 especies de insectos acuáticos registradas durante el estudio temporal, solamente dos especies de coleópteros (*A. bipustulatus* y *H. guernei*), los odonatos y una especie de heteróptero (*C. affinis*) presentan un patrón de distribución temporal definido, es decir, que su abundancia o incidencia de captura persiste durante todos los meses de muestreo. El resto de especies, presentan patrones temporales restringidos a determinadas épocas (p.ej., *L. atlanticus*; es más frecuente durante la inundación, dado que las larvas emergen a finales de la primavera) o constituyen capturas puntuales (p.ej., *A. sardeus* fue capturado un individuo en el mes de agosto de 2014 en SER). Posteriormente se discuten aspectos fenológicos sobre algunas de las especies registradas.

## *Coleoptera*

De las 6 especies de coleópteros registrados durante el estudio temporal, sólo 2 especies fueron detectadas durante todo el periodo de estudio: *A. bipustulatus* y *H. guernei*. El resto de especies detectadas constituyeron registros puntuales (p.ej., *C. haemorrhoidalis*) o estuvieron limitados a determinadas épocas del año.

### *Dryops* spp.

Individuos del género *Dryops* spp. sólo fueron detectados en los meses de abril a julio. Esto puede ser debido a que las larvas de Dryopidae son terrestres y sólo hay adultos en la columna de agua durante este periodo (Oscoz *et al.*, 2011). En general hay bastante discusión sobre la condición “semiterrestre” de esta especie (Andrés Millán, comunicación personal).

Pese a que en Azores existen dos especies del género *Dryops* (*Dryops algiricus* y *Dryops luridus*), no ha sido posible realizar su identificación a nivel de género debido a su dificultad taxonómica.

### *Agabus bipustulatus*

*A. bipustulatus* fue el coleóptero más frecuentemente capturado en las lagunas, tanto permanentes como temporales, lo cual coincide con otros estudios en los que aparece esta especie (p.ej., Čiamporová-Zaovičová *et al.*, 2011). Se detectó su presencia durante todo el año, tal y como se ha reportado en otros estudios sobre esta especie (Valladares & Garrido, 2001). Las larvas fueron más abundantes durante la inundación, periodo durante el cual se desarrollaban. Los adultos presentes durante el inicio de la inundación posiblemente provengan de larvas del año anterior. Los adultos son más abundantes durante el comienzo y desarrollo de la fase de desecación, provenientes de las larvas de inicio y finales de la fase de inundación. Pese a que esta especie es multivoltina (Čiamporová-Zaovičová *et al.*, 2011), el patrón que exhiben en Azores no permite identificar claramente las varias generaciones anuales de esta especie.

### *Hydroporus guernei*

*H. guernei* fue detectado en lagunas temporales y permanentes, siendo más frecuente en lagunas temporales. En nuestro estudio, *H. guernei* normalmente ocurre en ambientes con pH ligeramente ácidos y con baja concentración de nutrientes, dominados por *Sphagnum* spp. Se registró la presencia de *H. guernei* durante todo el año en lagunas temporales, siendo más abundante durante la fase de inundación y comienzos de la desecación. Se detectó que la presencia de depredadores introducidos en la isla Terceira, y en particular la presencia de *G. holbrooki* muestra efectos negativos significativos en la abundancia de esta especie endémica, la cual contribuye en gran medida a la endemidad de las lagunas de la isla Terceira (Florencio & Lamelas-López, 2016; Apéndice 1).

### ***Hemiptera-Heteroptera***

De las 2 especies de coleópteros registrados durante el estudio temporal, *Corixa affinis* mostró un patrón temporal definido, siendo detectadas larvas y adultos durante todo el año. Por otro lado, *Anisops sardeus* sólo fue detectada en una ocasión, durante el mes de agosto, por lo que no hay datos suficientes para discutir sobre su fenología. La presencia de *A. sardeus* constituye un nuevo registro de esta especie en la isla Terceira.

### *Corixa affinis*

*C. affinis* fue detectada durante todo el año, tanto en lagunas temporales como permanentes, mostrándose una especie relativamente abundante en los medios de estudio. Esto demuestra que esta especie es ecológicamente adaptable a una gran variedad de hábitats (Cheng, 1976). Tanto larvas como adultos muestran un patrón temporal de abundancias similar, siendo más abundantes a comienzos de la inundación, posiblemente debido a la mayor concentración de los individuos asociada con la disminución del nivel del agua de las lagunas.

### ***Odonata***

De las 4 especies existentes en la isla Terceira, sólo hemos identificado inequívocamente 3 de ellas: *Sympetrum fonscolombii*, *Anax imperator* e *Ischnura hastata*. Sin embargo, pese a que no hemos podido identificar ningún ejemplar, no se

descarta la presencia de *Ischnura pumilio* aunque, de existir, debería de encontrarse a muy bajas abundancias en la isla. Lamelas-López *et al.* (2016, Apéndice 2) han realizado por primera vez en Azores un detallado estudio sobre la fenología y desarrollo de las larvas de odonata en el archipiélago.

#### *Anax imperator*

Han sido detectadas larvas de *A. imperator* durante todo el año. Fueron detectadas larvas pertenecientes a los últimos estadios en abril-mayo, las cuales corresponden a la generación del año anterior. A partir de julio, comienzan a detectarse larvas de los primeros estadios, siendo descendientes de los individuos que emergieron en primavera. La mayor parte de las larvas se desarrollan hasta final del año. Algunas larvas pasan el invierno en el F-0 y otras en F-3 o más pequeñas como parte de la próxima generación. Esto sugiere que *A. imperator* es uni-voltina en Azores (Lamelas-López *et al.*, 2016; Apéndice 2).

#### *Sympetrum fonscolombii*

Fueron detectadas larvas de *S. fonscolombii* durante todo el periodo de estudio. Fueron detectados individuos pertenecientes a diferentes estadios en abril. En julio-agosto fueron detectados dos grupos de larvas; larvas pertenecientes a los últimos estadios y a estadios más tempranos. *S. fonscolombii* tiene dos generaciones anuales. Las larvas de la primera generación se desarrollaron hasta octubre, y las larvas de la segunda generación se desarrollaron hasta abril (Lamelas-López *et al.*, 2016; Apéndice 2).

#### *Ischnura hastata*

Pese a que en el presente proyecto no se han detectado larvas durante todo el año, en un estudio dirigido a odonatos han sido detectadas larvas de *I. hastata* durante todo el año. Las larvas de *I. hastata* fueron menos abundantes entre septiembre y diciembre. En mayo-junio se observaron larvas pertenecientes al último estadio. La emergencia de los adultos probablemente ocurra a finales de mayo y continúe hasta finales de junio-principios de agosto. El desarrollo larval de la siguiente generación parece ocurrir hasta abril, sugiriendo que *I. hastata* tiene únicamente una generación por año en las lagunas azorianas (Lamelas-López *et al.*, 2016; Apéndice 2).

## ***Trichoptera***

Sólo ha sido registrada una especie de tricóptero durante el estudio temporal, lo cual corresponde a una de las dos de las especies de tricópteros existentes en la isla Terceira (Borges *et al.*, 2010).

### *Limnephilus atlanticus*

*L. atlanticus* es una especie de tricóptero endémico que ha sido detectado principalmente en lagunas temporales en nuestro estudio. Se trata de una especie con ciclos de vida acuáticos y terrestres, siendo las larvas acuáticas y los adultos terrestres (Graf *et al.*, 2008). Los adultos están asociados a zonas de bosque nativo (Gaspar *et al.*, 2008). Han sido detectadas larvas de esta especie durante el periodo de inundación de las lagunas (noviembre-marzo), no siendo detectadas a partir de abril, probablemente debido a la emergencia de las larvas hacia el estado adulto.

## **5.2. Discusión de la variación espacial**

Los hábitats naturales, como las lagunas, son generalmente conocidos por tener una elevada riqueza de especies. Aunque en general, los sistemas alterados albergan una riqueza pobre de especies, particularmente en lagunas altamente eutrofizadas por la acción humana, hay varios grupos de macroinvertebrados que pueden presentar una riqueza de especies similar, o incluso superior a los ambientes naturales, en ambientes creados por el hombre (Torres 1984; Perfecto *et al.*, 1996; Clements *et al.*, 2006). En concreto en Azores, algunas grupos, como los efemerópteros, sólo han sido registrados en medios artificiales. Por ejemplo, en el presente trabajo sólo se ha detectado *Cloeon dipterum* en medios artificiales, al igual que ha sido relatado por otros autores como Stauder (1991), que reportaron la existencia de esta especie únicamente en hábitats artificiales en Azores.

Por tanto, *a priori*, y dadas las evidencias obtenidas a partir de los datos, la existencia de los medios artificiales, como por ejemplo tanques para el abastecimiento de agua para el ganado, contribuyen al mantenimiento de la comunidad de macroinvertebrados, y además, a un aumento de la biodiversidad a nivel local. El presente estudio ha comprobado que los tanques artificiales y las lagunas presentan unas características ambientales significativamente diferentes, principalmente asociadas al pH y a la

conductividad eléctrica, siendo estas diferencias bastante grandes entre ambos medios. Estas diferencias ambientales (concretamente el pH) han contribuido a la existencia de diferencias significativas entre las comunidades de macroinvertebrados que habitan lagunas y tanques. Sin embargo, a pesar de que estas diferencias sean estadísticamente significativas, la relación de estas diferencias no es muy fuerte a nivel de comunidades. Se observó además, que las propias diferencias entre lagunas, y las propias diferencias entre tanques son mayores que las diferencias entre tanques y lagunas. Estas diferencias entre tanques y lagunas, en relación a la comunidad, vienen dadas principalmente por la existencia de oligochaetos (más abundantes en los tanques) y diferencias en la abundancia de determinadas especies, como por ejemplo, *C. affinis* y *S. fonscolombii*, las cuales son más abundantes en las lagunas. Pese a esto, la mayor parte de las especies de macroinvertebrados capturados se han detectado tanto en tanques como en las lagunas naturales.

Estas evidencias permiten sugerir que las buenas condiciones ambientales de los tanques hacen que estos puedan actuar como reservorios de biodiversidad, al menos, durante los meses estivales, cuando se produce la desecación de las lagunas temporales, y la disminución del área de inundación de las permanentes. Además, pueden servir como puntos de abastecimiento en procesos dispersivos de especies (“stepping-stones”). Sumado a esto, también tienen un papel relevante en la conservación de la biodiversidad, dado que algunas especies nativas (p.ej., *C. dipterum*) sólo habitan este tipo de hábitats en Azores. Por ello, la existencia de medios artificiales no degradados por usos agrícolas o entradas de nutrientes derivados de usos ganaderos, pueden contribuir al mantenimiento y conservación de la biodiversidad acuática de Azores, siendo este un punto a favor en la relación entre los sistemas agropecuarios y la biología de la conservación.

### **Diferencias ambientales entre lagunas y tanques**

Se han observado fuertes diferencias estadísticamente significativas en relación a las variables ambientales, entre lagunas y tanques. Estas diferencias ambientales entre tanques y lagunas vienen dadas principalmente por el pH y conductividad eléctrica. Las diferencias en el pH entre tanques y lagunas se pueden deber al tipo de sustrato así como a la estructura del medio. Las lagunas, como fue mencionado en la parte temporal,

son por lo general ligeramente ácidas, debido a la presencia de sustratos volcánicos ácidos y presencia de sustancias acidificantes como plantas del género *Sphagnum* (Mendes & Días, 2001). Por el contrario, los tanques están contruidos con cemento, el cual contiene cal, y eso confiere un carácter básico al agua que contienen. Por ello, el pH es una variable que significativamente permite diferenciar ambientalmente tanques y lagunas. En relación a la conductividad eléctrica del agua, las lagunas muestran valores relativamente bajos, asociados a la elevada dependencia de estos medios del régimen de lluvias. Por el contrario, los valores de conductividad encontrados en los tanques son significativamente mayores, asociados a una mayor concentración de partículas disueltas en el agua, dado que éstos pueden acumular agua por más tiempo. Además, los procesos de evaporación en los tanques favorecen aún más los mayores valores de conductividad encontrados.

El resto de variables ambientales no contribuyen tanto a estas diferencias entre tanques y lagunas. La concentración de oxígeno disuelto es por lo general, mayor en los tanques, posiblemente asociado a que los tanques artificiales pueden homogenizarse fácilmente por el viento, dado su pequeño tamaño y profundidad, así como a la falta de fenómenos de descomposición de la materia orgánica en el fondo de los tanques comparado con las lagunas naturales. La concentración de nutrientes, fósforo total y clorofila, son por lo general más diferentes entre lagunas, que entre lagunas y tanques, lo que sugiere dos grupos de lagunas ambientalmente diferentes: lagunas perturbadas y lagunas naturales. Las lagunas perturbadas por actividad agrícola se caracterizan por estar situadas en zonas con acceso de ganado (que favorece la entrada de nutrientes por medio de heces y tal vez de tratamiento de suelos para el pasto), peores condiciones ambientales, y supresión de la vegetación nativa adyacente (lo cual favorece procesos de escorrentía). Por otro lado, las lagunas naturales, situadas en zonas de bosques nativo con poca o ninguna influencia humana (sin acceso de ganado), presentan valores más bajos de concentración de nutrientes, de fósforo total y de clorofila. Por otro lado, en general los tanques presentan condiciones ambientales más oligotróficas y óptimas para la fauna que las lagunas perturbadas.

### **Diferencias en la comunidad entre lagunas y tanques**

Aunque las lagunas y tanques son significativamente diferentes en lo que respecta a la composición de la comunidad, sin embargo, estas diferencias no son muy fuertes.

Algunos taxones sólo fueron registrados en lagunas (p.ej., tricópteros) y otros sólo en los tanques (p.ej., efemerópteros). En general, las lagunas registraron más especies y mayor abundancia por manguero de macroinvertebrados, en comparación con los tanques, lo que apoya la idea de que los tanques pueden funcionar como reservorios de biodiversidad para estas lagunas. A pesar de que casi todas las especies contribuyeron a las diferencias entre lagunas con una baja proporción, pues como fue mencionado, las diferencias en las comunidades de ambos tipos de cuerpos de agua fueron más bajas de las esperadas, y las principales diferencias se basan en la presencia de las especies endémicas. Las dos especies endémicas (*Limnephilus atlanticus* y *Hydroporus guernei*), fueron detectadas con mayor frecuencia y abundancia en las lagunas que en los tanques, y a su vez, más en las lagunas naturales que en las lagunas que se mostraron perturbadas. Esto evidencia que las lagunas naturales sustentan las principales comunidades que albergan especies endémicas, pero que éstas también pueden aparecer de forma ocasional en tanques artificiales poco perturbados. Y dado que las lagunas temporales albergan una mayor proporción de especies endémicas de macroinvertebrados, siendo esto principalmente evidente para el coleóptero acuático *H. guernei* (Flores & Lamelas-López, 2016; Apéndice 1), los tanques probablemente pueden servir como reservorio de especies endémicas durante la desecación. Todo esto está asociado a las condiciones ambientales características de cada medio, y la tolerancia de las especies a estas condiciones ambientales. Las especies introducidas son más frecuentes en los tanques que en las lagunas, representando cerca del 39% de los individuos totales capturados en estos medios (frente al 3% de individuos capturados en las lagunas). Otros estudios también han reportado mayores abundancias de especies exóticas en medios artificiales que en lagunas naturales (ver por ej., Clements *et al.*, 2006), pues en general los sistemas perturbados suelen albergar más especies exóticas que los naturales. Aunque en primera instancia la introducción de especies exóticas contribuya a un aumento de la biodiversidad local (Sax *et al.*, 2002), este proceso incrementa la homogenización de las comunidades locales (Olden & Poff, 2003; Olden & Rooney, 2006). Las islas oceánicas aisladas parecen ser especialmente vulnerables a la introducción de las especies exóticas, debido a las oportunidades ecológicas ofrecidas por la existencia de comunidades no saturadas. Por tanto, esto puede suponer un riesgo, y un punto en contra de los tanques artificiales. Como ya fue mencionado, las diferencias entre lagunas y tanques, en relación a la comunidad, vienen dadas

principalmente por la existencia de oligochaetos (más abundantes en los tanques) y diferencias en la abundancia de determinadas especies, como por ejemplo, *C. affinis* y *S. fonscolombii*, las cuales son muy abundantes en las lagunas. El caso de la abundancia de Oligochaetos, conviene ser discutido, puesto que esta diferencia encontrada puede ser debida a limitaciones metodológicas, dado que este grupo por lo general habita en el fondo de las lagunas y la manga no es una buena técnica para muestrear este sustrato. Dado que los tanques no tienen sustrato en el fondo, esto puede haber contribuido a capturar más individuos de Oligochaeta, lo que origina estas diferencias entre tanques y lagunas. En el caso particular de los odonatos, se han detectado elevadas abundancias por manguero en lagunas perturbadas. Esto ha sido debido, a que las larvas de los odonatos que habitan las lagunas de la isla (*Anax imperator*, *Sympetrum fonscolombii*, *Ischnura hastata* e *Ischnura pumilio*) parecen ser relativamente tolerantes a las condiciones ambientales de estos medios, sin embargo, siendo más exigentes a la presencia de una elevada concentración de macrófitos (p.ej., *Potamogeton* spp.), lo que no es tan característico de aguas tan oligotróficas (p.ej., Cordero-Rivera *et al.*, 2005). De hecho, las lagunas de estudio que están más perturbadas, en particular GIN, presentaron un denso lecho de macrófitos.

### **Relación entre las variables ambientales y la comunidad, entre lagunas y tanques.**

Los resultados del dbRDA y distLM han permitido visualizar la similaridad entre los medios en relación a las variables ambientales que influyen la estructura de la comunidad de macroinvertebrados. Así se ha observado que las comunidades de las lagunas son diferentes a las de los tanques, principalmente debido al efecto que el pH ejerce sobre las comunidades de macroinvertebrados. Además, el dbRDA ha permitido discriminar entre dos grupos de lagunas, unas agrupadas en torno a mayores valores de concentración de nitrógeno total y de oxígeno disuelto, que se corresponden a lagunas más naturales, y otras lagunas agrupadas en torno a mayores valores de concentración de fósforo total y clorofila a, lo que implica que estas lagunas están más degradadas. Estas lagunas perturbadas, son principalmente GIN, PAT, BOI y ARE, las cuales se caracterizan por estar en zonas agrícolas o con acceso de ganado, lo que favorece la degradación de las mismas y por tanto, unas peores condiciones ambientales para las

comunidades de macroinvertebrados. Esto no ocurre con los tanques, donde las comunidades sólo se correlacionan con valores más altos de pH.

En definitiva, a pesar de que los tanques tengan una mayor proporción de individuos exóticos, estas proporciones no se transmiten a las lagunas naturales, probablemente asociado a que sus comunidades bien conservadas pueden presentar la capacidad de resistir a las invasiones. Por tanto, la solución para mantener estos reservorios de biodiversidad de los tanques artificiales, reside en i) mantener las condiciones ambientales óptimas, y similares a las lagunas naturales (a excepción del pH y la conductividad eléctrica del agua, que se deben a la naturaleza y estructura de los tanques); y ii) mantener un alto grado de conservación de las lagunas naturales, que salvaguarde la protección frente a la llegada de especies exóticas potencialmente invasoras.

## **CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES**



## 6.1. Conclusiones

1. El presente proyecto representa el primer estudio espacio-temporal sobre la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, y su relación con las características ambientales de las lagunas, en el archipiélago de las Azores. Cabe destacar que este es el primer estudio en demostrar la importancia de las diferencias en el reemplazamiento de especies en las comunidades de macroinvertebrados de las lagunas de Azores, en un gradiente de hidroperiodo y a una fina escala temporal (mensual).
2. La metodología empleada para la obtención de datos ha demostrado ser efectiva a nivel de esfuerzo de muestreo, dado que se ha conseguido detectar una riqueza de especies similar a la riqueza estimada, lo cual ha permitido emplear los datos brutos para la realización de los análisis. Las especies de heterópteros, coleópteros, bassomatóforos, tricópteros y odonatos fueron capturados de forma abundante, dada la adecuación de la técnica de muestreo para la captura de estos grupos, ya que se encuentran mayoritariamente en la columna de agua. Además, el uso de esta metodología ha revelado que otros grupos, como por ejemplo las larvas de dípteros, requieren de un método específico para su muestreo, ya que se encuentran principalmente en el sustrato del fondo de las lagunas. Además, el tamaño del poro de la red (1 mm Ø) condicionó la captura de individuos de pequeño tamaño, como colémbolos o estadíos tempranos del resto de órdenes. Sería interesante e imprescindible combinar varias técnicas de muestreo, para tener una visión más completa de la comunidad que habita las lagunas.
3. La baja diversidad de especies encontrada es esperable en islas oceánicas, dada la enorme distancia que las separa del continente como fuente sumidero de especies. Sin embargo, las lagunas se caracterizan por un elevado grado de endemismo, especialmente las lagunas temporales. Las lagunas temporales tienen más especies endémicas, y mayor abundancia por manguero, que las lagunas permanentes. Además, las lagunas con un mayor grado de perturbación humana presentan menor abundancia por manguero y menor riqueza de especies que las lagunas naturales.

4. Existe un efecto significativo del mes, de la laguna y de la interacción entre el mes y la laguna, en la abundancia y composición de las comunidades de macroinvertebrados, lo cual evidencia la particularidad de estos medios y la necesidad de preservar la totalidad de las lagunas, a fin de favorecer íntegramente la conservación de la biodiversidad acuática. En general, el patrón de la beta-diversidad de macroinvertebrados revela un sistema principalmente asociado al reemplazamiento de especies, a diferencia de lo que ocurre en otros sistemas de lagunas temporales, donde el anidamiento es el patrón predominante. Durante el comienzo de la inundación las diferencias entre las lagunas son debidas principalmente al reemplazamiento de especies. A medida que avanza la fase de inundación y comienza la fase de desecación, los valores de reemplazamiento de especies se reducen hasta valores mínimos, y la contribución del anidamiento a la beta-diversidad se hace relevante. Por esto, sumado a la dependencia de la comunidad del mes de estudio, se pone de manifiesto la importancia de los muestreos que abarquen todo el periodo de inundación, a fin de representar toda la comunidad.
  
5. No hay ningún estudio sobre fenología de los macroinvertebrados en Azores. De las 14 especies registradas durante el estudio temporal, casi la mitad presentan un patrón de distribución temporal definido, lo cual evidencia una potencial necesidad de conocimiento con un déficit de exploración y estudio. Conocer los patrones temporales y la fenología de las especies es un aspecto importante para contribuir la conservación de las especies, dado que muchas especies anfibias (fases acuáticas y terrestres) de grupos emblemáticos y de alto interés en Azores, como son los odonatos (por la presencia de *I. hastata*, el único ejemplo conocido en el mundo de partenogénesis en odonatos) o tricópteros (con presencia de especies endémicas), pasan la mayor parte de sus ciclos vitales en forma larvaria en ambientes acuáticos.
  
6. Dado el pequeño tamaño y la poca profundidad de las lagunas, estas son muy sensibles a las variables ambientales. En este sentido, las precipitaciones (tanto verticales como horizontales) tienen un papel relevante, condicionando de forma

directa variables como la profundidad (nivel del agua), pH y conductividad de las lagunas. Estas últimas dos variables son especialmente dependientes del régimen de lluvias, y en concreto, el pH de todas las lagunas es relativamente ácido, asociado por un lado a las lluvias y por otro a la presencia de briófitos del género *Sphagnum* y de sustratos rocosos ácidos. De forma más indirecta, las precipitaciones también afectan a la concentración de clorofila por disolución o concentración de los organismos fitoplanctónicos, y la concentración de nutrientes por lavado. Las variables que influyen significativamente la estructura de la comunidad y la beta-diversidad asociada al reemplazamiento de especies, son principalmente la concentración del oxígeno disuelto, la conductividad eléctrica, la concentración de fósforo total y el pH. La contribución del anidamiento a la beta-diversidad está principalmente asociada con la concentración de clorofila.

7. La existencia de peces exóticos pueden provocar una desestabilización de la comunidad, impidiendo que poblaciones numerosas se asienten. El presente trabajo ha permitido detectar por primera vez el pez exótico *Gambusia holbrooki* para la isla Terceira, y además se sugiere que la presencia de esta especie podría tener un fuerte efecto negativo en la abundancia de una especie de coleóptero endémico (*Hydroporus guernei*), en comparación con las lagunas donde no existe este pez exótico depredador.
8. Las herramientas y sistemas de información sobre la distribución de especies son esenciales para delimitar las zonas con mayor biodiversidad y establecer así planes de gestión estratégicos en estas áreas. Sin embargo, existe una disparidad entre los registros de especies terrestres, y los registros de especies acuáticas que parecen ser más pobres para el área de estudio. Una evidencia de ello es la detección de cuatro nuevos registros de especies en un único muestreo espacial de la mayoría de las lagunas de la isla Terceira. El conocimiento sobre la biodiversidad acuática dulceacuícola azoriana es todavía incompleto, y es necesario aumentar los estudios en este campo, para lograr identificar

inequívocamente el origen de la fauna presente en Azores, para poder detectar invasores y establecer planes de gestión adecuados.

9. En relación al papel que los tanques de agua ejercen sobre las comunidades de macroinvertebrados de la isla Terceira, se han detectado diferencias significativas en las comunidades entre tanques y lagunas. Sin embargo, estas diferencias son muy sutiles, lo que sugiere que los tanques podrían servir como alternativa temporal a la desecación de las lagunas, actuar puntualmente como reservorios de biodiversidad y/o servir como puntos de abastecimiento o refugio en los procesos de dispersión de especies entre lagunas. Es destacable que tanques y lagunas presentan fuertes diferencias significativas en cuanto a las variables ambientales, principalmente asociadas al pH, conductividad eléctrica y oxígeno disuelto. Además, algunas especies nativas han sido detectadas únicamente en los tanques artificiales (*Cloeon dipterum*). Por todo esto, los tanques de agua para el ganado constituyen un valioso recurso para la biodiversidad existente en las islas Azores, pero para ello deben de permanecer exentos de perturbaciones, como de la entrada de nutrientes asociada a las actividades agropecuarias

## **6.2. Consideraciones finales**

### **6.2.1. Importancia de las lagunas**

El presente trabajo se centró principalmente en los aspectos ecológicos, mediante una detallada caracterización físico-química de las lagunas, así como de las comunidades de macroinvertebrados que las habitan, en un gradiente espacio-temporal. La recopilación de información y caracterización, constituye una etapa inicial e imprescindible en cualquier proyecto de gestión y conservación.

Sin embargo, es necesario disponer de más y mejor información sobre los beneficios socioculturales y económicos de las lagunas, aplicadas más específicamente a las islas Azores.

## **Valor ecológico**

**Biodiversidad.** Las lagunas constituyen hábitats particulares que permiten la existencia de una diversidad adaptada a estos ambientes. Por ello, las lagunas tienen un importante papel en la conservación de la biodiversidad, no solo de los organismos acuáticos que las habitan, como aves, invertebrados o plantas, sino también de organismos terrestres que dependen directamente de estos ecosistemas.

**Singularidad.** El nivel de endemismo en la fauna de macroinvertebrados acuáticos de la Macaronesia confiere un valor considerable para la conservación de los hábitats acuáticos (Hughes & Malmqvist, 2005). Estudios realizados en Europa (Williams, 2007), han indicado que las charcas contienen una parte importante de la biodiversidad acuática a escala de paisaje. Debido a que las lagunas temporales albergan a menudo especies endémicas, raras y/o presentes en las Listas Rojas (Oertli *et al.*, 2007) pueden como tal, formar un tipo de hábitat insustituible para estos organismos acuáticos (Céréghino *et al.*, 2008; Miracle *et al.*, 2010).

**Sensibilidad, vulnerabilidad o fragilidad.** Los sistemas acuáticos se consideran uno de los ecosistemas más amenazados por su vulnerabilidad ante las perturbaciones. Dentro de estos, las lagunas son ecosistemas acuáticos altamente amenazados por la actividad humana (Florencio, 2010). La falta de concienciación sobre el valor de las lagunas temporales ha propiciado su desaparición y debido a que son a menudo de reducida superficie y profundidad, son muy vulnerables a las amenazas relacionadas con los cambios en la hidrología o usos del suelo de la región, tales como drenaje de tierras, carga de nutrientes, aumento de la erosión, la contaminación por plaguicidas, extensión de tierras agrícolas o extracción de aguas subterráneas.

**Funciones ecosistémicas.** Las lagunas propician numerosos servicios ecosistémicos, constituyendo reservas naturales de agua dulce, contribuyen a la estabilización del régimen hidrológico dominante, a la recarga de los acuíferos, a la mitigación de la contaminación difusa, a la interceptación de los nutrientes y a la regulación de la temperatura y la humedad y en general, condiciones climáticas locales. Además,

constituyen un importante recurso cultural, como el uso recreacional de ríos y lagos o lagunas, e incluso religioso para algunas culturas indígenas de la región neotropical.

### **Valor sociocultural**

**Valor recreativo.** Quizás este sea uno de los valores socioculturales más evidentes. Las lagunas son consideradas una fuente de interés, que permiten el desarrollo cognitivo, mediante la relajación mental, inspiración artística, disfrute estético o beneficios recreativos asociados a actividades eco-turísticas y deportivas (p.ej., El "Trilho dos Mistérios Negros" o "Trilho da Lagoinha", en Terceira, constituyen rutas de senderismo en las que uno de sus principales atractivos son las lagunas). Este tipo de valor puede ser considerado un valor de uso indirecto, ya que se obtiene de los servicios que proporcionan. En concreto, las lagunas son consideradas zonas adecuadas para la observación de fauna y flora silvestre, como la observación de aves (p.ej., "Lagoa do Junco" o "Lagoa do Ginjal" en Terceira), odonatos, plantas acuáticas, etc.

**Valor patrimonial.** La naturaleza constituye una referencia en la historia e identidad cultural de una determinada región. Las lagunas contribuyen al patrimonio ambiental y cultural de Azores, en concreto constituyen lugares y paisajes emblemáticos. En Azores, es frecuente que lagunas constituyan puntos relevantes de interés patrimonial (p.ej., "Lagoa das Sete Cidades", en São Miguel, "Lagoa da Serreta", en Terceira, "Lagoa Funda", en Flores, etc.).

**Valor de existencia.** Como todos los elementos de la naturaleza, las lagunas presentan un valor intrínseco, asociado a su propia existencia, y un valor de legado, de igualdad intergeneracional. Constituye un valor de no uso, considerado un beneficio proporcionado por el medio ambiente sin necesidad de ser utilizado de ninguna manera, ya sea directa o indirectamente, siendo el valor que las personas obtienen del conocimiento de que algo existe, aunque no piensen utilizarlo nunca.

### **Valor económico.**

*Uso directo.* Las lagunas "producen" agua, susceptible de ser utilizada o aprovechada para el abastecimiento y uso público, o actividades agrícolas. El agua de calidad es un recurso de derecho de todos los habitantes del planeta.

*Turismo.* Como fue mencionado, uno de los principales intereses de las lagunas, desde el punto de vista turístico, es la observación de fauna y flora silvestre, así como del disfrute estético que produce la visión de las lagunas en el paisaje. La ornitología y senderismo probablemente sean los principales sectores turísticos asociados a las lagunas en Azores. La afluencia de turistas, atraídos por el potencial eco-turístico de Azores, al cual contribuyen las lagunas, favorece indirectamente a la economía hotelera y de restauración.

*Empleo.* La generación de empleo está ligada al punto anterior. Específicamente, la realización de rutas de senderismo guiadas, favorece la aparición de un ámbito de trabajo como guía de actividades terrestres al aire libre, que frecuentemente incluyen la visita a lagunas en sus programas turísticos.

*Valor de mitigación o restauración.* Constituye el coste asociado a minimizar o restaurar los impactos de actividades perjudiciales para estos medios, frecuentemente asociadas a las actividades agro-pecuarias.

### **6.2.2. Medidas y recomendaciones**

**Monitoreo y seguimiento.** (1) Control y monitoreo sistemático de los parámetros físico-químicos y comunidades de las lagunas de Azores, mediante la implementación de proyectos y estudios realizados por entidades que aseguren su continuidad a largo plazo. (2) Creación de programas de control de especies invasoras en ambientes acuáticos, así como seguimiento y evaluación de los mismos. (3) Capacitación de autoridades ambientales que velen por la conservación de los medios acuáticos,

mediante labores de vigilancia ambiental y verificación del cumplimiento de actividades no condicionadas.

**Adhesión a la Convención Ramsar.** De acuerdo a la Secretaría de la Convención de Ramsar (2006), se establecen una serie de razones para adherirse a la Convención de Ramsar: 1) Facilita la elaboración de un plano nacional de políticas, acciones y legislación que ayuden a gestionar las lagunas, en la búsqueda de un desarrollo sostenible; 2) Ofrece la oportunidad de participar en el principal foro intergubernamental sobre conservación y uso racional de los humedales; 3) Da mayor publicidad y prestigio a las zonas húmedas designadas, incluidas en la Lista de Humedales de Importancia Internacional, e incrementa las posibilidades de apoyo a medidas de conservación de uso racional; 4) Da acceso a asesoramiento especializado sobre problemas de conservación y manejo de los humedales a nivel nacional y en lugares determinados, gracias al contacto con funcionarios y colaboradores de la Secretaría de Ramsar; 5) Fomenta la cooperación internacional en cuestiones concernientes a zonas húmedas, siendo posible obtener apoyo para proyectos de conservación y gestión; Y por último, 6) la adhesión a la Convención Ramsar consecuentemente trae la aceptación de una serie de compromisos, entre los cuales destacan: i) La elaboración de planes que favorezcan el uso racional de las lagunas; ii) La creación de reservas naturales que promuevan la capacitación en materia de estudio, manejo y custodia de las zonas húmedas; iii) Asegurar el mantenimiento del estado natural de las lagunas, conforme a las razones ecológicas por las cuales fueron incluidas en el Convenio Ramsar.

**Investigación.** La investigación tiene un papel especialmente relevante en la conservación de los medios acuáticos en Azores y su fauna asociada, dado que el conocimiento sobre la ecología de varios grupos taxonómicos es todavía muy incipiente o escaso (principalmente invertebrados acuáticos), y podrían existir nuevas especies indígenas o especies en riesgo. Desde principios del siglo XXI ha surgido un creciente interés por estos medios, específicamente por los medios temporales, y esto se refleja claramente en una actividad científica cada vez mayor, especialmente en el tema de la conservación, dada la singularidad de las especies que albergan y su alta biodiversidad

(Bella *et al.*, 2005). Sin embargo el reconocimiento político de las lagunas como entidad y como una parte importante del ambiente, sigue siendo insignificante en toda Europa. Y esta, es quizás, la razón más importante para la continua pérdida y deterioro de los medios acuáticos, y en concreto de los medios temporales (Oertli *et al.*, 2005; Florencio, 2010).

**Educación ambiental.** Promover campañas, iniciativas, proyectos y programas divulgativos, sobre la importancia de las zonas húmedas y su relación con el ambiente, la sociedad y la economía local (un ejemplo de ello fue el "Seminário de Zonas Húmedas e Agricultura" realizado en Praia da Vitória en enero de 2014), con el fin de concienciar a la población de la fragilidad e importancia de estos medios, y su valor para el patrimonio natural y biodiversidad azorianos.

**Otras recomendaciones.** Restringir o condicionar el acceso a determinadas lagunas o medios acuáticos, principalmente a aquellos más sensibles, así como aumentar la señalización informativa, divulgativa o prohibitiva, con objeto de transmitir mensajes específicos e informar a los visitantes, dado que no existen tales equipamientos o estos son insuficientes.



## **CAPÍTULO VII - REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**



- Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). (2012). *Atlas Climático de los Archipiélagos de Canarias, Madeira y Azores*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- Agostinho J. (1960). Actividade vulcânica dos Açores. *Açoreana* **5**.
- Aguirre-Muñoz A. & Mendoza-Alfaro R. (2009). *Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México. 277–318 pp.
- Allan J. D. (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 257–284.
- Almeida-Neto M., Frensel D. & Ulrich W. (2012). Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, **21**(7): 772–777.
- Anderson M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**: 32–46.
- Anderson M. J., Gorley R. N., & Clarke K. R. (2008). *PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and Statistical Methods*. Plymouth, UK, PRIMER-E.
- Arribas R., Diaz-Paniagua C. & Gomez-Mestre I. (2014). Ecological consequences of amphibian larvae and their native and alien predators on the community structure of temporary ponds. *Freshwater Biology*, **59**(9): 1996–2008.
- Azevedo E. B. (1996). *Modelação do Clima Insular à Escala Local. Modelo CIELO aplicado à ilha Terceira*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores. 247 pp.
- Azevedo J. M. M. (1998). *Geologia e Hidrogeologia da Ilha das Flores (Açores – Portugal)*. Tese de Doutoramento. Universidade de Coimbra. Departamento de Ciências da Terra. 263 pp.
- Azevedo J. M. M. & Ferreira R. P. M. (1998). Condições de ocorrência e funções hidrogeológicas das lagoas em pequenas ilhas vulcânicas: o exemplo da ilha das Flores, Azores. Congresso Nacional da Água.
- Barnes R. S. K. (1980). *Cambridge-Studies in modern biology*. Coastal Lagoons. Cambridge Univ. Press. 106 pp.
- Baselga A. (2007). Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007. *Ecography*, **30**: 838–841.
- Baselga A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**: 134–143.

- Baselga A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, **21**(12): 1223–1232.
- Baselga A. & Orme C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**(5): 808–812.
- Basset A., Sangiorgio F. & Pinna M. (2004). Monitoring with benthic macroinvertebrates: advantages and disadvantages of body size descriptors. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **14**: 43–58.
- Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. (1999). *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Ediciones Omega S.A. Barcelona. 1172 pp.
- Bella V. D., Bazzaznti M. & Chiarotti F. (2005). Macroinvertebrate diversity and conservation status of Mediterranean ponds in Italy: water permanence and mesohabitat influence. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15**: 583–600.
- Bilbao A. P. (2010). Coleópteros acuáticos (Adephaga y Polyphaga) de las Gándaras de Budiño, Zona LIC (Red Natura 2000): Faunística, Ecología y Fenología. *Boletín para la Investigación del Patrimonio Natural de Galicia (BIGA)*. **7**: 7–69.
- Bilton D. T., Freeland J. R. & Okamura B. (2001). Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **32**: 159–181.
- Bilton D. T., McAbendroth L., Bedford A. & Ramsay P. M. (2006). How wide to cast the net? Cross-taxon congruence of species richness, community similarity and indicator taxa in ponds. *Freshwater Biology*, **51**: 578–590.
- Boynton, W. R., Kemp W. M. & Osborne C. G. (1980). *Estuarine Perspectives, Nutrients fluxes across the sediment-water interfase in the turbid zone of a coastal plain estuary*. In: V. S. Kennedy (Ed.). Academic Press. 93–109 pp.
- Borges P. A. V., Cunha R., Gabriel R., Martins A. M. F., Silva L., Vieira V., Dinis F., Lourenço P. & Pinto N. (2005). Description of the terrestrial Azorean biodiversity. In: Borges P. A. V., Cunha R., Gabriel R., Martins A. M. F., Silva L. & Vieira V. (Eds.) *A list of the terrestrial fauna (Mollusca and Arthropoda) and flora (Bryophyta, Pteridophyta and Spermatophyta) from the Azores*. Direcção Regional de Ambiente and Universidade dos Açores, Horta, Angra do Heroísmo and Ponta Delgada. 21–68 pp.
- Borges P. A. V., Costa, A., Cunha R., Gabriel R., Gonçalves V., Martins A. F., Melo I., Parente, M., Raposeiro P., Rodrigues P., Santos R. S., Silva L., Vieira P. & Vieira V. (Eds.) (2010). *A list of the terrestrial and marine biota from the Azores*. Príncipe, Cascais, 432 pp.
- Brönmark C. & Hansson L. A. (2005). *The Biology of Lakes and Ponds (2ª edición)*. Biology of habitats. Oxford University Press. Oxford.
- Brown J. & Kodric-Brown A. (1977). Turnover rates in insular Biogeography: Effect if immigration on extinction. *Ecology*, **58**: 445–449.

- Camacho-Reyes J. A & Camacho-Rozo C. P. (2010). Aspectos sobre la historia natural de macroinvertebrados en esteros semipermanentes de la altillanura en el departamento de Casanare. *Orinoquia*, **14**(1): 71–82.
- Cardoso P., Borges P. A. V., Costa A. C., Cunha R. T., Gabriel R., Martins A. M. F., Silva L., Homem N., Martins M., Rodrigues P., Martins B. & Mendonça E. (2008). *A perspectiva arquipelágica - Açores*. In: J. L. Martín, M. Arechavaleta, P.A.V. Borges & B. Faria, (eds.) TOP 100 - *As cem espécies ameaçadas prioritárias em termos de gestão na região europeia biogeográfica da Macaronésia*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. 421–449 pp.
- Carpentier S. R. (1998). Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, **8**, 559–568.
- Carvalho J. C., Cardoso P. & Gomes P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 760–771.
- Céréghino R., Oertli, B., Bazzanti M., Coccia C., Compin A., Jeremy B., Bressi N., Grillas P., Hull A., Kalettka T. & Scher O. (2012). Biological traits of European pond macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **689**: 51–61.
- Céréghino R., Biggs J., Oertli B. & Declereck S. (2008). The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia*. **597**: 1–6.
- Cham S. (2012). *Field Guide to the larvae and exuviae of British Dragonflies*. The British Dragonfly Society. Peterborough. 152 pp.
- Chao A. (1984). Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, **11**: 265–270.
- Chao A. & Jost L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, **93**(12): 2533–47
- Cheng L. (1976). *Marine insects*. Scripps Institution of Oceanography.
- Čiamporová-Zaovičová Z. & Čiampor F. (2011). Aquatic beetles of the alpine lakes: diversity, ecology and small-scale population genetics. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, **402**: 10.
- Clements R., Koh L. P., Lee T. M., Meier R. & Li D. (2006). Importance of reservoirs for the conservation of freshwater molluscs in a tropical urban landscape. *Biological Conservation*, **128**(1): 136–146.
- Collados A. E. (2006). *Origen, colonización y dispersión de las especies endémicas de las islas Galápagos*. Grupo Santillana. España

- Collinson N. H., Biggs, J., Corfield A., Hodson M. J., Walker D., Whitfield M. & Williams P. J. (1995). Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation*, **74**: 125–134.
- Correia P. C. (2012). *Caracterização das comunidades bentónicas de sistemas lóticos da Ilha Terceira ao longo do gradiente altitudinal. Diatomáceas Bentónicas*. Tese de mestrado. Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo. Azores. Portugal.
- De Laune R. D. & Patrick W. H. (1980). *Estuarine Perspectives. Nitrogen and phosphorus cycling in a Gulf coast salt marsh*. In: V. S. Kennedy (Ed.). Academic Press. 143–152 pp.
- Del Pozo R., Fernández-Aláez M. & Fernández-Aláez C. (2010). Composición de las comunidades de macrófitos y establecimiento del estado de conservación de charcas y lagunas de la Depresión del Duero (Noroeste de España) en base a criterios botánicos. *Limnetica*, **31**(1): 47–58.
- Diamond J. M., Terborgh J., Whitcomb R. F., Lynch J. F., Opler P. A., Robbins C. S., Simberloff D. S. & Abele L. G. (1976). Island Biogeography and Conservation: Strategy and Limitations. *Science*, **193**: 1027–1032.
- Díaz-Paniagua C., Gomez-Rodriguez C., Porthault A. & De Bries W. (2005). *Los Anfibios de Doñana*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, Spain
- Díaz-Paniagua C., Fernández-Zamudio R., Florencio M., García-Murillo P., Gómez Rodríguez C., Porthault A., Serrano L. & Siljeström P. (2010). Temporary ponds from Doñana National Park: a system of natural habitats for the preservation of aquatic flora and fauna. *Limnetica*, **29**(1): 41-58.
- Dijkstra K. D. B. & Lewington R. (2014). *Guía de las libélulas de España y Europa*. Ediciones Omega. Barcelona. 320 pp.
- DROTRH. Direcção Regional do Ordenamento do Território e Recursos Hídricos. (2008). Carta de ocupação do solo da Região Autónoma dos Açores. Secretaria Regional do Ambiente. Direcção Regional do Ordenamento do Território e dos Recursos Hídricos. Ponta Delgada.
- Escudero J. O. (2009). *Guía de campo Macroinvertebrados de la Cuenca del Ebro*. Confederación Hidrográfica del Ebro, Gobierno de España. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.
- Erguden S. A. (2012). Age, growth, sex ratio and diet of eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 in Seyhan Dam Lake (Adana/Turkey). *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. **12**(1): 204–218.
- Fahd K., Florencio M., Keller C. & Serrano L. (2007). The effect of the sampling scale on zooplankton community assessment and its implications for the conservation of

temporary ponds in south-west Spain. *Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **17**: 175–193.

Fernández Aláez, M. (1984). *Distribución de la vegetación macrófita y evaluación de factores ecológicos en sistemas leníticos de la provincia de León*. Tesis Doctoral. Universidad de León. 307 pp.

Fernández-Aláez M. & Fernández-Aláez C. (2010). Effects of the intense summer desiccation and the autumn filling on the water chemistry in some Mediterranean ponds. *Limnetica*, **29**(1): 59-74.

Fernández-Martínez M. A. (2011). *Guía das Libélulas de Galicia*. Baia Ediciones. A Coruña, Galicia, España. 205 pp.

Ferreira A. B. (2005). Geodinâmica e Perigosidade Natural nas Ilhas dos Açores. Finisterra, *Revista Portuguesa de Geografia* **XL**: 103–120.

Ferreira D. B. (1980). Contribution à l'étude des vents et de l'humidité dans les îles centrales de l'archipel des Açores. Centro de Estudos Geográficos. Lisboa.

Ferriol-Gabarda C. (2013). *La eutrofización en los lagos someros mediterráneos: aplicabilidad de la DMA y un caso de estudio experimental en mesocosmos*. Tesis. Universidad de Valencia.

Figuerola J. & Green A. J. (2002). Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater biology*, **47**: 483–494.

Florencio M., Serrano L., Gómez-Rodríguez C., Millán A., Díaz-Paniagua C. (2009). Inter- and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia*, **634**:167–183.

Florencio M. D. (2010). *Dinámica espacio temporal de la comunidad de macroinvertebrados de las lagunas temporales de Doñana*. Tesis Doctoral. Estación Biológica de Doñana (CSIC), Universidad de Sevilla. Sevilla.

Florencio M., Díaz-Paniagua C., Serrano L. & T. Bilton D. (2011). Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range. *Oecologia*, **166**:469–483.

Florencio M., Díaz-Paniagua C., Gómez-Mestre I. & Serrano L. (2012). Sampling macroinvertebrates in a temporary pond: comparing the suitability of two techniques to detect richness, spatial segregation and diel activity. *Hydrobiologia*, **689**:121–130.

Florencio M., Gómez-Rodríguez C., Serrano L. & Díaz-Paniagua C. (2013a). Competitive exclusion and habitat segregation in seasonal macroinvertebrate assemblages in temporary ponds. *Freshwater Science*. **32**(2):650-662.

- Florencio M., Cardoso P., Lobo J.M., Brito de Azevedo E. & Borges P. A.V. (2013b). Arthropod assemblage homogenization in oceanic islands: the role of indigenous and exotic species under landscape disturbance. *Diversity and Distributions*, 1–11.
- Florencio M., Díaz-Paniagua C., Gómez-Rodríguez C., & Serrano L. (2014). Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity*, **7**(1): 4–21.
- Florencio M., Díaz-Paniagua C., & Serrano L. (2015). Relationships between hydroperiod length, and seasonal and spatial patterns of beta-diversity of the microcrustacean assemblages in Mediterranean ponds. *Hydrobiologia*, 1–13.
- Florencio M., & Lamelas-López L. (2016). Threatened pond endemism on an oceanic island: the presence of an exotic fish. *Limnetica*, **35**(1): 235–242.
- França Z., Cruz J. V. & Forjaz V. (2003). Geologia dos Açores: uma perspectiva actual. *Açoreana*, **10**:11–140.
- Fulan J. A., Raimundo R., Figueiredo D. & Correira M. (2010). Abundance and diversity of dragonflies four years after the construction of a reservoir. *Limnetica*, **29**(2): 279–286.
- Gallego M. S. & Atienza J. C. (2011). *Manual de conservación: actuaciones administrativas y judiciales para proteger la biodiversidad*. SEO/BirdLife. Madrid.
- García-Berthou E., Boix D. & Clavero M. (2007). Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters. In *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*. Springer Netherlands. 123–140 pp.
- García-Criado F. & Trigal C. (2005). Comparison of several techniques for sampling macroinvertebrates in different habitats of a North Iberian pond. *Hydrobiologia*, **545**: 103–115.
- Gaspar C., Borges P. A., & Gaston K. J. (2008). Diversity and distribution of arthropods in native forests of the Azores archipelago. *Arquipélago. Life and Marine Sciences* **25**: 01–30.
- Geiger W., Alcorlo P., Baltanas A., & Montes C. (2005). Impact of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. En *Issues in Bioinvasion Science*. Springer Netherlands. 49–73 pp.
- Golterman H. L. (2004). *The chemistry of phosphate and nitrogen compounds in sediments*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Boston, London.
- Gonçalves V. (2008). *Contribuição para o Estudo da Qualidade Ecológica das Lagoas dos Açores. Fitoplâncton e diatomáceas bentónicas*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores. Ponta Delgada.
- Gonçalves V., Raposeiro P. & Costa. A. C. (2008) Benthic diatoms and macroinvertebrates in the assessment of the ecological status of Azorean streams. *Limnetica*, **27**: 317–328.

- González M. A. G. & Cobo-Gradín F. (2006). *Macroinvertebrados de las aguas dulces de Galicia*. Hércules de Ediciones. A Coruña. 173 pp.
- Graf W., Murphy J., Dahl J., Zamora-Munoz C., & López-Rodríguez M. J. (2008). *Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Volume 1. Trichoptera* (Vol. 1). Pensoft Publishing.
- Griffiths R. A. (1997). Temporary ponds as amphibian habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **7**: 119–126.
- Guerrero C., Vidal-Abarca M. R., Suárez A. M. L., Gómez R. & Ortega M. (2004). Estructura de tamaño de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de un río de características semiáridas durante el estiaje (río Chícamo, S.E. España). *Limnetica*, **23**: 37–57.
- Haddad, E. A., Silva V., Porsse A. A. & Dentinho T. (2012). *Multipliers in an Island Economy: The Case of the Azores*. University of São Paulo (FEA-USP).
- Hanson P. Springer M. & Ramirez A. (2010). Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*. **58**: 3–37.
- Hepp L. U., Milesi S. V., Biasi C. & Restello R. M. (2010). Effects of agricultural and urban impacts on macroinvertebrates assemblages in streams (Rio Grande do Sul, Brazil). *Zoologia (Curitiba)*, **27**(1): 106–113.
- Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L-A. C. & Foster M. S. (1994). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Hortal J., Nabout J. C., Calatayud J. Carneiro F. M., Padial A., Santos A. M. C., Siqueira T., Bokma F., Bini L. M. & Ventura M. (2014). Perspectives on the use of lakes and ponds as model systems for macroecological Research. *Journal of Limnology*, **73**: 46–60.
- Hughes S. J., & Malmqvist B. (2005). Atlantic Island freshwater ecosystems: challenges and considerations following the EU Water Framework Directive. *Hydrobiologia*, **544**(1), 289–297.
- Hyvönen T. & Nummi P. (2000). Activity traps and corer: complementary methods for sampling aquatic invertebrates. *Hydrobiologia*, **432**: 121–125.
- INAG - Instituto da Água. (2002). *Aplicação da directiva relativa ao tratamento das águas residuais urbanas em Portugal*. Instituto Nacional da Agua, Ministério das Cidades, Ordenamento do Território e Ambiente, Lisboa.
- Ivantsoff W. (1999). Detection of predation on Australian native fishes by *Gambusia holbrooki*. *Marine and Freshwater Research*, **50**(5): 467–468.
- Köppen W. (1936). *Das geographische System der Klimate*. En: Handbuch der Klimatologie, band I, teil C. Edited by Köppen, W. and Geiger. Berlin.

- Lamelas-López L., Florencio M., Borges PAV., & Cordero-Rivera A. (2016). Larval development and growth ratios of Odonata of the Azores islands. *Limnology* (accepted 04/05/2016).
- Lomolino M. V., Riddle B. R., Whittaker R. J. & Brown J. H. (2010). *Biogeography*, 4th edition. Sinauer, Sunderland.
- López P., Armengol F. & Comin F. A. (1984). Variación anual de las características químicas en la laguna de la Massona. *Limnetica*, **1**: 2–8.
- Lorenzo-Carballa M. O. (2009). *Reproduction without sex: the case of the damselfly Ischnura hastata in the Azores islands*. Tesis Doctoral. Universidade de Vigo. Pontevedra.
- Lourenço N. L. J. F., Miranda J. M., Luis J. F., Ribeiro A., Victor L. M., Madeira J. & Needham H. D. (1998). Morpho-tectonic analysis of the Azores Volcanic Plateau from a new bathymetric compilation of the area. *Marine Geophysical Researches*, **20**(3): 141–156.
- MacArthur R. H. & Wilson E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 373–387.
- Maezono Y. & Miyashita T. (2003). Community-level impacts induced by introduced largemouth bass and bluegill in farm ponds in Japan. *Biological Conservation*, **109**(1): 111–121.
- Maravalhas E. & Soares A. (2013). *As libélulas de Portugal. 1ª edição*. Booky Publisher. Portugal.
- Martínez-Sanz C., García-Criado F. & Fernández-Aláez C. (2010). Effects of introduced salmonids on macroinvertebrate communities of mountain ponds in the Iberian system of Spain. *Limnetica*, **29** (2): 221–232.
- McLaughlin A. & Mineau P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **55**(3): 201–212.
- Mendes C. & Dias E. (2001). *Ecologia e Vegetação das Turfeiras de Sphagnum Spp. da ilha Terceira (Açores)*. Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo, Azores.
- Mendes C. (2010). *A dimensão ecológica das zonas húmidas na gestão e conservação dos ZEC terrestres dos Açores*. Tese de mestrado. Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo, Azores, Portugal.
- Mendonça E. (2012). *Serviços dos Ecossistemas na Ilha Terceira: estudo preliminar com ênfase no sequestro de carbono e na diversidade*. Tese de mestrado. Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo, Azores, Portugal.
- Merritt R, Cumins K. (1978). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. USA 1978. 441 pp.

- Miracle M. R., Moss B., Vicente E., Romo S., Rueda J., Bécares E., Fernández-Aláez C., Fernández Aláez M., Hietala J., Kairesalo T., Vakkilainen K., Stephen D., Hansson L. A. & Gyllström M. (2006). Response of macroinvertebrates to experimental nutrient and fish additions in European localities at different latitudes. *Limnetica*, **25**(1-2): 585–612.
- Miracle M. R., Oertli B., Céréghino R. & Hull A. (2010). Preface: conservation of european ponds-current knowledge and future needs. *Limnetica*, **29** (1): 1–8.
- Montes C., Amat J. A. & Ramirez-Díaz L. (1979). *Distribución temporal de las características Físico-Químicas y Biológicas de las aguas de algunos ecosistemas acuáticos del Baio Guadalquivir (SW. España) a lo largo de un ciclo anual*. Universidad de Murcia. España.
- Nicolet P., Biggs J., Fox G., Hodson M. J., Reynolds C., Whitfield M. & Williams P. (2004). The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biological Conservation*, **120**: 261–278.
- Nunes J. C. (1999). *A actividade vulcânica na ilha do Pico do Plistocénio Superior ao Holocénio: mecanismo eruptivo e hazard vulcânico*. Tese de doutoramento. Departamento de Geociências, Universidade dos Açores, Ponta Delgada.
- O'Connor A., Bradish S., Reed T., Moran J., Regan E., Visser M., Gormally M. & Skeffington M. S. (2004). A comparison of the efficacy of pond-net and box sampling methods in turloughs - Irish ephemeral aquatic systems. *Hydrobiologia*, **524**: 133–144.
- Oertli B., Biggs J., Céréghino R., Grillas P., Joly P. & Lachavanne J. B. (2005). Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15**: 535–540.
- Oertli B., Indermuehle N, Angélibert S, Hinden H. & Stoll A. (2007). Macroinvertebrate assemblages in 25 high alpine ponds of the Swiss National Park (Cirque of Macun) and relation to environmental variables. *Hydrobiologia*, **597**: 29–41.
- Olden J. D. & Rooney T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**: 113–120.
- Oppel S, Beaven B. M., Bolton M., Vickery J. & Bodey T. W. (2011). Eradication of invasive mammals on islands inhabited by humans and domestic animals. *Conservation Biology*, **25**(2): 232–240.
- Oscoz J., Galicia D., & Miranda R. (Eds.). (2011). *Identification guide of freshwater macroinvertebrates of Spain*. Springer Science & Business Media.
- Pereira C. L., Raposeiro P. M., Costa A. C., Bao R., Giralt S. & Gonçalves V. (2014). Biogeography and lake morphometry drive diatom and chironomid assemblages' composition in lacustrine surface sediments of oceanic islands. *Hydrobiologia*, **730**: 93–112.

- Pérez-Bilbao A., Alonso A. I. & Garrido J. (2010). Phenology of aquatic insects in a protected wetland (Natura 2000 network) in northwestern Spain. *Limnetica*, **29**(2): 379–386.
- Pérez-Santigosa N., Díaz-Paniagua C., Hidalgo-Vila J., Marco A., Andreu A. & Porthault A. (2006). Características de dos poblaciones reproductoras del Galápagos de Florida, *Trachemys scripta elegans*, en el suroeste de España. *Revista española de herpetología*, **20**: 5–16.
- Perfecto I., Rice R. A., Greenberg R. & VanderVoort M. E. (1996). Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience*, **46**: 598–608.
- Phleger F. B. & Lagunas C. (1969). *Un simposio. Some general of coastal lagoons*. In: Ayalan C. A. y Phleger F. B. (Eds.). UNAM/UNESCO. 5–26 pp.
- Podani J. & Schmera D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence–absence data. *Oikos*, **120**(11): 1625–1638.
- Porteiro J. (2000). *Lagoas dos Açores. Elementos de suporte ao planeamento integrado*. Tese de Doutoramento. Departamento de Biologia, Universidade dos Açores. Ponta Delgada.
- Porteiro J., Calado, H. & Pereira M. (2004). *Plano da Bacia Hidrográfica da Lagoa das Sete Cidades (Açores. Compatibilização entre sistema produtivo e ambiente*. Informe técnico. Universidade de O Porto.
- Porteiro J., Calado H., Pereira M., Ventura J. E. & Paramio L. (2005). Planeamento biofísico e gestão de ecossistemas lacustres: as lagoas dos Açores. *Actas do X Colóquio Ibérico de Geografia*. Universidade de Évora.
- Pozo C. & Bousquets J. L. (2002). La teoría del equilibrio insular en biogeografía y conservación. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, **26**(100): 321–339.
- Purvis A. & Hector A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**: 212–219.
- Pyke G. H. (2005). A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **15**(4): 339–365.
- Quintana X. D., Boix D., Badosa A., Brucet S., Compte J., Gascón S., López-Flores R., Sala J. & Moreno-Amich R. (2006). Community structure in mediterranean shallow lentic ecosystems: size-based vs. taxon-based approaches. *Limnetica*, **25**(1-2): 303–320.
- Raposeiro P. M. & Costa A. C. (2009). Benthic macroinvertebrate based indices for assessing the ecological status of freshwaters on oceanic islands. *Arquipélago. Life and Marine Science*, **26**: 15–24.
- Raposeiro P. (2011). *Comunidade de Macroinvertebrados dos Sistemas Lóticos dos Açores. Uma perspectiva ecológica e taxonómica*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores. Ponta Delgada. Azores.

- Raposeiro P. M., Cruz A. M., Hughes S. J. & Costa A. C. (2012) Azorean freshwater invertebrates: Status, threats and biogeographic notes. *Limnetica*, **31**(1): 13–22.
- Resh V. H., Bêche L. A., Lawrence J. E., Mazor R. D., McElravy E. P., O'Dowd A. P., Rudnick D. & Carlson S. M. (2012). Long-term population and community patterns of benthic macroinvertebrates and fishes in Northern California Mediterranean-climate streams. *Hydrobiologia*, **719**(1): 93–118.
- Ricklefs R. E. (1998). *Invitación a la Ecología: La Economía de la Naturaleza*. Panamericana. Madrid. 704 pp.
- Ricklefs R. E. & Lovette I. J. (1999). The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Ecology*, **68**: 1142–1160.
- Rodríguez-Martínez J. (2010). *Ecología*. Ediciones Pirámide. Madrid. 504 pp.
- Roldán-Pérez G. (1988). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados en el Departamento de Antioquia*. Fondo FEN Colombia, Colciencias- Universidad de Antioquia, Bogotá. Editorial Presencia. 217 pp.
- Sancho V. & Lacomba I. (2010). *Conservación y Restauración de Puntos de Agua para la Biodiversidad*. Colección Manuales Técnicos de Biodiversidad, 2. Generalitat. Conselleria de Medi Ambient, Aigua, Urbanisme i Habitatge. 46–53 pp.
- Sarr. B. A., Benetti C. J., Fernández-Díaz M. & Garrido J. (2010). The microhabitat preferences of water beetles in four rivers in Ourense province, Northwest Spain. *Limnetica*, **32** (1): 1–10.
- Sartori L. (2013). *Effects of habitat management and restoration on freshwater ecosystem population dynamics*. Tesis de Doctorado. Università di Milano-Bicocca, Milano, Italy.
- Sax D. F. (2001). Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**(1): 139–150.
- Sax D. F. Gaines S. D. & Brown J. H. (2002). Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *The American Naturalist*, **160**(6): 766–783.
- Secretaría de la Convención de Ramsar. (2006). *Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971)*, 4a. edición. Gland (Suiza).
- Self S. & Gunn B. M. (1976). Petrology, volume and age relations of alkaline and saturated peralkaline volcanics from Terceira, Azores. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, 293–313 pp.
- Serrano L., Esquivias-Segura M. P. & Zunzunegui M. (2008). Long-term hydrological changes over a seventeen-year period in temporary ponds of the Doñana N. P. (SW Spain). *Limnetica*, **27**(1): 65–78.

- Silva L, E Ojeda Land & JL Rodríguez Luengo (eds.) (2008) *Flora e Fauna Terrestre Invasora na Macaronésia. TOP 100 nos Açores, Madeira e Canárias*. ARENA, Ponta Delgada, Azores. 546 pp.
- Simberloff D. S. & Abele L. G. (1976). Island Biogeography Theory and Conservation Practice. *Science*, **191**: 285–286.
- SRAF - Secretaría Regional de Agricultura y Florestas. (2007). Programa de Desenvolvimento Rural da Região Autónoma dos Açores 2007–2013.
- SRAM - Secretaria Regional do Ambiente e do Mar. (2012a). Plano da gestão da região hidrográfica dos Açores. Relatório Técnico.
- SRAM - Secretaria Regional do Ambiente e do Mar (2012b). Plano de Gestão de Recursos Hídricos de Ilha Terceira.
- SREA - Serviço Regional de Estatística dos Açores. (2011). (<http://estatistica.azores.gov.pt>).
- Stauder A. (1991). Water fauna of a Madeiran stream with notes on the zoogeography of the Macaronesian islands. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **43**(235): 243–299.
- Tilman D., Kenneth G., Pamela A., Rosamond N. & Stephen P. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, **418**: 671–679.
- Torres J. A. (1984). Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica* **16**: 296–303.
- Townsend C. R., Begon M. & Harper J. L. (2003). *Essential of Ecology (2ª edition)*. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- Traveset A. (1999). La importancia de los mutualismos para la conservación de la biodiversidad en ecosistemas insulares. *Revista Chilena de Historia Natural*, **72**: 527–538.
- Turner A. M., Trexler J. C. (1997). Sampling aquatic invertebrates from marshes: evaluating the options. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**: 694–709.
- Valladares L. F. & Garrido J. (2001). Coleópteros acuáticos de los humedales asociados al Canal de Castilla (Palencia, España): Aspectos faunísticos y fenológicos (Coleoptera: Adepaga & Polyphaga). *Nouvelle revue d'Entomologie*, **18**: 61–76.
- Van De Meutter F., Stoks R. & De Meester L. (2005). The effect of turbidity state and microhabitat on macroinvertebrate assemblages: a pilot study of six shallow lakes. *Hydrobiologia*, **542**: 379–390.
- Vanschoenwinkel B, Hulsmans A, De Roeck E, De Vries C, Seaman M, Brendonck L. (2009). Community structure in temporary freshwater pools: disentangling the effect of habitat size and hydroregime. *Freshwater Biology*, **54**: 1487–1500.

- Vidal A. R. (2011). *Primary Succession In Man-Made Wetlands: Biodiversity, Structure and Dynamics of Macrofaunal Assemblages*. Tesis Doctoral. Universidad de Girona. Girona. España.
- Villegas L. M. (2015). *Distribución temporal de la diversidad de escarabajos coprofagos en un paisaje cafetero, Risaralda*. Tesis Doctoral. Universidad del Valle, Colombia.
- Virbickas T., Pliuraite V., & Kesminas V. (2011). Impact of agricultural land use on macroinvertebrate fauna in Lithuania. *Polish Journal of Environmental Studies*, **20**(5): 1327–1334.
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. & Melillo J. M. (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science* **277**, 494–499
- Wellborn G. A., Skelly D. K. & Werner E. E. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual review of ecology and systematics*. **27**(1): 337–363.
- Whittaker R. J. (1998). *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker R. J. & Fernández-Palacios J. M. (2007). *Island Biogeography, 2nd edition*. Oxford University Press, NY. 401 pp.
- Whittaker R. J., Triantis K. A. & Ladle R. J. (2008). A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, **35**: 977–994.
- Williams D. D. (1996). Environmental constraints in temporary pond fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthology*, **15** (4): 634–650.
- Williams D. D. (1997). Temporary pond and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **7**: 105–117.
- Williams D. D. (2006). *The biology of temporary waters*. Oxford University Press. Oxford. 338 pp.
- Wissinger S. A., Bohonak A. J., Whiteman H. H. & Brown W. S. (1999). *Subalpine wetlands in Colorado: habitat permanence, salamander predation, and invertebrate communities*. In D. P. Batzer, R. B. Rader and S. A. Wissinger, editors. *Invertebrates in Freshwater Wetlands of North America: Ecology and Management*. John Wiley and Sons, New York.
- Zuur A. F., Ieno E. N. & Elphick C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**(1): 3–14.



## **CAPÍTULO VIII - APÉNDICES**

### **Publicaciones científicas**



## Threatened pond endemism on an oceanic island: the presence of an exotic fish

Margarita Florencio<sup>1,2,3</sup> & Lucas Lamelas-López<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> CE3C-Centre for Ecology, Evolution and Environmental Changes. Azorean Biodiversity Group. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias, Angra do Heroísmo, Açores, Portugal.

<sup>2</sup> CITA-A. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias, Angra do Heroísmo, Açores, Portugal.

<sup>3</sup> Present address: Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, 74001 970, Goiânia, Goiás, Brazil.

Limnetica

Received: 06/08/2014 Accepted: 21/12/2015

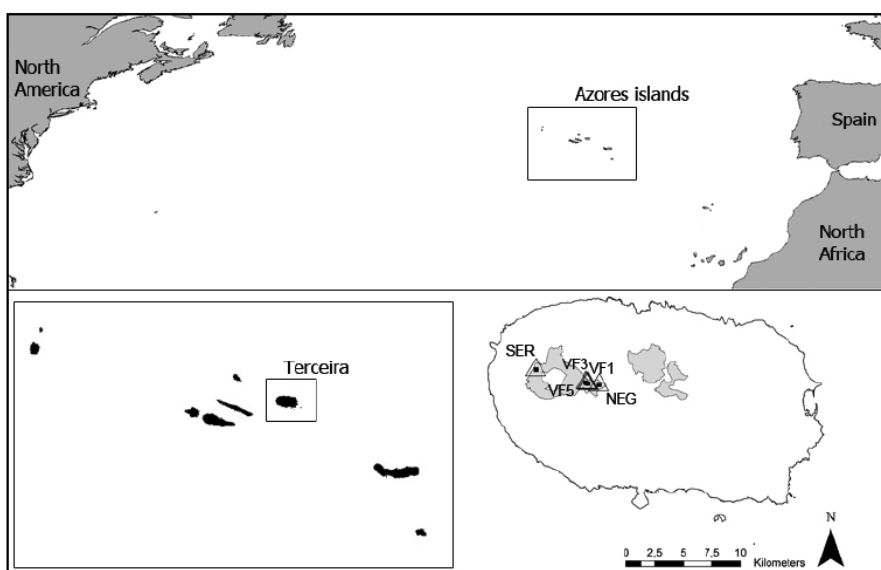
**Abstract** The EU Water Framework Directive (WFD) prioritised the importance of freshwater conservation areas in the Macaronesian Islands (Azores, Madeira, Canarias and Cape Verde). However, few studies have investigated these freshwater areas.

Therefore, research must focus on establishing reference sites for aquatic conservation. We analyse the potential effects of water characteristics and the presence of an exotic predator fish, *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859), on the abundance of an endemic aquatic beetle, *Hydroporus guernei* (Régimbart, 1891), on an oceanic island. During ten successive months, we sampled the abundance of *H. guernei* using a protocol that targeted macroinvertebrates in three temporary and two permanent ponds on Terceira Island, Azores archipelago. We also recorded the abundance of *G. holbrooki*, which was observed for the first time on the island, as well as the environmental characteristics of these ponds. *H. guernei* contributes a high degree of endemism to the temporary ponds, while the exotic species only occurred in one permanent pond. The results of multiple regressions suggest that the abundance of *H. guernei* can be mainly explained by the conductivity (19.1%) and the abundance of *G. holbrooki* (14.5%). These results suggest that *H. guernei* is a species with a narrow tolerance to environmental changes. In addition, its abundance may be affected by the presence of *G. holbrooki*. We suggest that urgent monitoring actions be taken to control the abundance of this exotic fish in these ponds, thereby guaranteeing the conservation of endemic *H. guernei* populations.

**Keywords:** Acidic waters, Azores, endemic species, *Gambusia holbrooki*, *Hydroporus guernei*, aquatic macroinvertebrates, temporary ponds.

## Introduction

The EU Water Framework Directive (WFD) prioritises freshwater conservation areas in the Macaronesian region, which comprises Azores, Madeira, Canarias and Cape Verde Islands. The high level of endemism associated with the Macaronesian macroinvertebrate fauna creates considerable conservation value in these aquatic habitats. However, the lack of information at reference sites hinders the establishment of proper conservation guidelines (Hughes & Malmqvist, 2005). Particularly, temporary ponds, which undergo recurrent inundation and unpredictable desiccation, are considered priority habitats for conservation by the European Union (code 3170 of the Habitat Directive). Temporary ponds harbour singular species. These species must cope with pond desiccation by adjusting their life cycles based on the variable duration of pond inundation (Williams, 2006). In contrast to permanent ponds, temporary ponds are characterised by the absence of top-predator fishes, which cannot cope with pond desiccation (Wellborn *et al.*, 1996). The introduction of exotic species has contributed to declining global biodiversity (Vitousek *et al.*, 1996, 1997; Cassey *et al.*, 2005). This biodiversity loss has extended to aquatic ecosystems, resulting in changes to biodiversity patterns (Hermoso *et al.*, 2012) and habitat quality degradation (Arribas *et al.*, 2014). Specifically, the introduction of exotic species at high trophic levels may promote accentuated changes on oceanic islands where native biotas have often evolved without predators (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).



**Fig. 1** Map of the Azores archipelago showing the five study ponds on Terceira Island (VF1, VF3 and VF5 are temporary ponds, and NEG and SER are permanent ponds). The Natural Forest Reserve (NFR) in “Serra de Santa Barbara and Mistérios Negros” (grey area) and the location of the Terceira Island in the Azores archipelago are also indicated

In our study, we analysed the abundance of the aquatic beetle *Hydroporus guernei* (Régimbart, 1891), which has been described as an endemic species of the Azores archipelago by Alluaud (1891), in three temporary and two permanent ponds on Terceira Island. We analysed the effects of an exotic predator fish, *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859), observed for the first time on the study island, versus other environmental pond characteristics. We hypothesised that the predator fish would strongly affect the abundance of the endemic beetle in permanent ponds compared to temporary ponds, which would be less susceptible to the introduction of the exotic fish.

## Methods

### Study site

The Azores archipelago is located between 36° 45' – 39° 43' N and 24° 45' – 31° 17' W. It comprises nine islands separated in three groups: the western group (Flores and Corvo), the central group (Faial, Pico, S. Jorge, Terceira and Graciosa) and the eastern group (S. Miguel and S. Maria), in addition to small islets. The temperate oceanic climate is characterised by stable temperatures, substantial precipitation and high relative atmospheric humidity, which can reach more than 95% in high-altitude native forests. This study was conducted between November 2013 and August 2014 in three temporary ponds, VF1, VF3 and VF5, and two permanent ponds, Negro (NEG) and Serreta (SER) (Fig. 1; the UTM geographical coordinates X, Y in zone 26S are 475712, 4287838 for VF1; 475605, 4287864 for VF3; 475505, 4287935 for VF5; 476639, 4287739 for NEG; and 471127, 4289052 for SER). Among the temporary ponds, VF1 was dry in June, VF3 was dry in July and VF5 contained water throughout the sampling period; although, it was dry in October before the study began. The ponds were all located in the Natural Forest Reserve (NFR) created under Portuguese law no 27/88/A within the Natural Park of Terceira in Serra de Santa Barbara and Mistérios Negros. This NFR encompasses the majority of the native forest area on Terceira Island (Fig. 1), currently accounting for 6% of the island area.

### **Pond characteristics and sampling procedures**

Study sites were sampled monthly. Electrical conductivity at 20 °C (Multi-range Conductivity meter HANNA HI 98127), pH (pH meter HANNA HI 98311), dissolved O<sub>2</sub> concentration and temperature (°C) (Oxi 315i WTW) were measured *in situ* in the water column. We obtained two replicates of each measurement per pond and per month. An average value was used given the homogeneity of the measures. We collected 330 ml of surface water to measure the total P concentration in the water column (TP) using acid digestion in the laboratory (Golterman, 2004). We sampled individuals of *Hydroporus guernei* (adults and larvae) using a sampling procedure that targets macroinvertebrates. The method utilized a 40 × 25 cm dip net with a 1 mm mesh size. Approximately 1.5 m stretches of water were netted in each sampling unit. We sampled all available microhabitats in each pond based on differences in aquatic plant cover and depth (Heyer *et al.*, 1994), extending from the littoral zone to the deepest point of the pond when accessible. The dip netting efficiency was generally better in small ponds (Heyer *et al.*, 1994). Therefore, we assigned a specific number of sampling units to each pond, with larger numbers given to larger ponds (Florencio *et al.*, 2009). The study consisted of 557 total sampling units, ranging from 5 to 19 sampling units per pond. Species sorting was performed in the field. Most adult individuals of *H. guernei* were released back into the pond. Only unidentified larvae were preserved in 70% ethanol for subsequent identification in the laboratory. Using the described sampling procedure that targets macroinvertebrates, we also captured individuals of *Gambusia holbrooki*, which were identified and quantified.

### **Data analyses**

We pooled adults and larvae together as individuals of *H. guernei*. We then calculated the average number of individuals captured per pond and per month (hereafter called “abundance of *H. guernei*” for simplicity). The average number of individuals of *G. holbrooki* per pond and per month was also calculated (hereafter called “abundance of *G. holbrooki*” for simplicity). Because we could not record the dissolved O<sub>2</sub> concentration in February and March, we replaced missing values with the pond-based mean of that variable (e.g., Leps & Smilauer, 2003). The abundance of *H. guernei* was  $\log_e(x + 1)$  transformed to obtain normality. This parameter was then used as a response variable in the statistical analyses. We then used the abundance of *G.*

*holbrooki* and the pond characteristics as predictors using general linear models for multiple regressions (Legendre & Legendre, 1998; Statistica v. 8). To avoid collinearity, we excluded pH from the statistical analysis due to the correlation with the abundance of *G. holbrooki* (Spearman correlation = 0.76). Type III sums of squares were used and standardised  $\beta$ -coefficients were estimated to measure both the relative contribution of each variable (electrical conductivity, dissolved O<sub>2</sub> concentration, total P concentration in the water column and the abundance of *G. holbrooki*) and their relationships to the abundance of *H. guernei*.

## **Results and Discussion**

### **Pond and biological characteristics**

The ponds were characterised as well-oxygenated waters (Table 1). Low water conductivities (<109  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) indicate that the ponds were primarily flooded with rainwater. A reduced TP was detected in the water column, likely due to water dilution as a consequence of persistent rainfall. TP only peaked in a permanent pond (NEG) during June. This result may have been due to the combination of a low water level and windy days (pers. observation), which favour the suspension of particles from the sediment. Rainfall may have also contributed to the acidic waters detected in all ponds across the sampling months, resulting in a pH of < 4.2 in temporary ponds (Table 1). However, other factors may have contributed to such low pH values in the study ponds, e.g., the presence of basalt deposits of volcanic origin (Timperley & Vigor-Brown, 1986; Delmelle & Bernard, 1994; Bernard *et al.*, 2004), humic substances washed from upland soils into the study ponds (Florencio *et al.*, 2013) and secretions by the organic acidic molecules in *Sphagnum* (Clymo, 1964; Mendes & Dias, 2001). Adults and larvae of *H. guernei* were observed simultaneously during the sampling period, peaking in abundances during three different months (Table 1). The abundance variations are likely associated with annual rainfall patterns. In November, the temporary ponds had recently been inundated; however, precipitation was still low compared to December. In February, after two successive months with little rainfall, the water level reduction may have concentrated high abundances of *H. guernei*. In May, ponds also exhibited reduced water levels due to minimal rainfall, followed by desiccation in two temporary ponds in the successive months.

**Table 1.** Average number of *H. guernei* individuals per pond based on adults and larvae. The average number of *Gambusia holbrooki* individuals per pond and the environmental characteristics of the temporary and the permanent ponds are also indicated (the blanks indicate the dissolved oxygen concentration values that were not measured; NEG and SER are the permanent ponds; VF1, VF3 and VF5 are the temporary ponds; VF1 was dry in June; VF1 and VF5 were dry in July and August).

Month	Pond	<i>H. guernei</i> Adult	<i>H. guernei</i> Larvae	Averaged abundance of <i>Gambusia</i>	TP ( $\mu\text{g/L}$ ) <sup>a</sup>	O <sub>2</sub> (mg/L) <sup>b</sup>	pH	Conductivity ( $\mu\text{S/cm}$ )
<b>November</b>								
	NEG	0	0	2.57	66.90	4.23	6.55	44.50
	SER	0.08	0.08	0	10.46	4.58	5.68	45.38
	VF1	1.13	1.38	0	36.00	5.08	5.08	55.25
	VF3	0.22	0.11	0	10.22	4.00	4.85	49.25
	VF5	0.60	0.70	0	19.70	5.08	4.23	40.75
<b>December</b>								
	NEG	0	0	1.00	23.11	5.60	6.00	18.00
	SER	0	0	0	5.60	5.08	5.10	29.50
	VF1	0.57	0	0	21.16	4.83	5.00	31.00
	VF3	0	0.22	0	5.11	4.98	4.70	27.00
	VF5	0.20	0	0	12.41	5.53	4.45	26.50
<b>January</b>								
	NEG	0	0	4.61	15.57	6.23	5.90	44.25
	SER	0.07	0	0	20.92	5.83	5.23	40.50
	VF1	0.13	1.00	0	19.70	6.25	5.03	56.00
	VF3	0	0	0	10.95	6.20	4.53	51.25
	VF5	0.50	0	0	9.24	6.23	4.15	55.75
<b>February</b>								
	NEG	0.21	0	3.42	18.00		6.05	63.00
	SER	0	0	0	14.60		5.13	59.50
	VF1	2.00	1.55	0	17.27		4.90	108.00
	VF3	0.63	0.38	0	4.87		4.45	74.75
	VF5	0.60	0.20	0	9.73		4.10	83.25
<b>March</b>								
	NEG	0	0	2.19	23.84		6.25	36.00
	SER	0.06	0.00	0	19.22		5.15	54.50
	VF1	1.21	0.21	0	27.49		5.08	37.25
	VF3	0	0	0	11.68		4.70	48.00
	VF5	0.58	0.08	0	27.25		4.40	39.75
<b>April</b>								
	NEG	0	0	2.82	27.49	7.60	6.30	40.50
	SER	0.19	0.06	0	13.14	7.05	5.15	56.00
	VF1	0.80	0	0	18.73	6.68	5.20	45.75
	VF3	0.08	0.15	0	13.38	7.05	4.83	43.75
	VF5	0.45	0.09	0	25.54	7.78	4.55	37.00
<b>May</b>								
	NEG	0.06	0	4.83	29.37	7.00	6.95	37.75
	SER	0.35	0	0	29.13	7.58	5.50	47.75
	VF1	2.50	2.00	0	36.41	8.25	5.10	36.75
	VF3	0.17	0	0	25.49	6.85	4.90	41.00
	VF5	1.18	0.09	0	26.94	7.93	4.33	68.50
<b>June</b>								
	NEG	0	0	3.08	85.14	5.90	6.90	43.00
	SER	0	0.07	0	1.46	6.80	5.73	45.75
	VF1							
	VF3	0	0	0	12.89	6.20	5.20	37.00
	VF5	1.00	0	0	23.60	9.50	4.45	79.00
<b>July</b>								
	NEG	0.08	0	5.67	14.84	7.03	6.50	46.00
	SER	0	0	0	5.60	6.95	5.60	43.00
	VF1							
	VF3	0	0	0	13.87	6.35	5.45	38.00
	VF5							
<b>August</b>								
	NEG	0	0	5.20	11.19	7.15	6.30	30.50
	SER	0	0	0	5.35	6.90	5.70	36.25
	VF1							
	VF3	0	0	0	10.46	5.20	5.55	26.50
	VF5							

<sup>a</sup> is the total P concentration in the water column; <sup>b</sup> is the dissolved oxygen concentration in the water column.

**Table 2.** Variability (*Var %*) in the abundance of *H. guernei* due to electrical conductivity (EC), dissolved O2 concentration (O2), the total P concentration in the water column (TP) and the abundance of *G. holbrooki* (*Gambusia*). Beta-coefficients ( $\beta$ ), which indicate the sign of the effect (positive or negative), the standard errors of the Beta-coefficients (SE ( $\beta$ )), the statistical values (*F*), the degrees of freedom (Df.) and the *P*-values are also indicated.

	Df.	<i>F</i>	<i>Var %</i>	<i>P</i> -value	$\beta$	SE ( $\beta$ )
EC	1	1.18	19.1	0.004	0.41	0.13
O2	1	0.10	1.9	0.381	0.12	0.13
TP	1	0.44	8.1	0.067	0.25	0.13
<i>Gambusia</i>	1	0.84	14.5	0.013	-0.35	0.13

### Pond endemicity

In total, we detected 266 individuals (176 adults and 90 larvae) of *H. guernei* in the ten months of sampling (Table 1), highlighting the high endemicity of the Azorean ponds (e.g., Raposeiro *et al.*, 2012). In temporary ponds, we recorded 0.9 ( $\pm$  1.9 SD) individuals of *H. guernei* on average per pond and per month, while only 0.1 ( $\pm$  0.3 SD) individuals on average were detected in the permanent ponds. This result suggests that *H. guernei* contributes a high degree of endemicity to the temporary ponds. In this study, we have reported the introduction of the mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Girard 1859) for the first time on Terceira Island. This invasive species had only been previously recorded in the Azores archipelago on Sao Miguel Island (according to Borges *et al.*, 2010). This fish is native to North America and was introduced as an exotic predator in freshwater habitats on all the continents around the world, excluding Antarctica (Pyke, 2005). This small exotic fish is a voracious predator of not only small prey such as invertebrates (Walters & Legner, 1980) but also large prey such as tadpoles (e.g., Morgan & Buttemer, 1996) and other small fishes (e.g., Ivantsoff, 1999). A multiple regression analysis revealed that the electrical conductivity and abundance of *G. holbrooki* exerted significant positive and negative effects, respectively, on the abundance of *H. guernei*, accounting for 19.1% and 14.5% of the variability, respectively (Table 2). Although we detected low values of conductivity in comparison with other Mediterranean temporary ponds (e.g., Florencio *et al.*, 2013), the significant effects of these predictors on the abundance of *H. guernei* suggest a narrow species tolerance to environmental changes. Species of the genera *Hydroporus* typically occur in restrictive environments, such as acidic waters with low nutrient concentrations and

*Sphagnum*-dominated vegetation (Verberk *et al.*, 2001). However, we also demonstrate that the exotic fish *G. holbrooki* can influence the occurrence and abundance of *H. guernei* in certain ponds (NEG pond, Table 1). *G. holbrooki* generally feeds on aquatic beetle larvae and adults (Sokolov & Chvaliova, 1936; Ozturk & Ikiz, 2003; Erguden, 2012; Kalogianni *et al.*, 2014), particularly those in the family Dytiscidae (Gkenas *et al.*, 2012; Kalogianni *et al.*, 2014). Thus, we suggest that the voracious behaviour of this exotic predator fish can potentially threaten pond endemicity on these oceanic islands. However, this affirmation must be confirmed by periodic monitoring in these ponds in the future. Although we detected the exotic fish in a permanent pond, the biodiversity of temporary ponds is exempt from risks associated with mosquitofish invasion, as the species may eventually colonise these ponds during heavy rainfalls, when waterways may form that connect temporary and permanent ponds (e.g., Fahd *et al.*, 2007).

### **Implications for conservation**

In our study, we demonstrate the roles of temporary ponds in the context of pond endemicity on an oceanic island. These temporary ponds are free of fish, while both permanent ponds show evidence of fish. *G. holbrooki* was only recorded in the NEG pond. Although the study included a small number of ponds, we demonstrate that permanent ponds are likely more vulnerable to predator fish invasions. Such invasions require urgent monitoring actions, including control strategies for mosquitofish. These ponds require official recognition by conservation programmes, such as the Ramsar Convention. Studies encompassing freshwaters in the Macaronesian region are scarce; thus, further research should focus on temporal and spatial dynamics in freshwater systems to establish proper guidelines for conservation (Hughes & Malmqvist, 2005).

**Acknowledgments** Laura Serrano performed the total phosphorous concentration analyses in the water column. Rui Elias and Rosalina Gabriel provided the technical equipment for pH, dissolved oxygen concentrations and conductivity measurements in the water column. Paulo AV Borges provided material and support during the pond analyses on Terceira Island. We are grateful to Isabel Muñoz for comments that improved a previous version of the manuscript. We also appreciate the contributions of Marco Rosa and Adolfo Cordero for their support and comments as well as Luis Ansias, Sergio Fernández, Rui Carvalho, Herlander Lima and Will Sharkey for their assistance

with fieldwork. We also thank Kieran Daniel Withey for reviewing the English. We thank the Direccção Regional da Ciência, Tecnologia e Comunicações (DRCT) for supporting the fellowship of M.F. (M3.1.7/F/002/2011) and the Fundación Barrié for the financial and academic support of L.L.L. M.F. is currently supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq (401045/2014-5), Programa Ciência sem Fronteiras.

## References

Alluaud C. (1891). Coléoptères recueillis aux Açores par M. J. de Guerne pendant les campagnes du yacht l'Hirondelle (1887-1888). *Memoires de la Societe Zoologique de France*, **4**: 197–207.

Arribas R., Diaz-Paniagua C. & Gomez-Mestre I. (2014). Ecological consequences of amphibian larvae and their native and alien predators on the community structure of temporary ponds. *Freshwater Biology*, **59**(9): 1996–2008.

Bernard A., Escobar C. D., Mazot A. & R. E. Gutiérrez. (2004). The acid volcanic lake of Santa Ana volcano, El Salvador. In Natural hazards in El Salvador: Boulder, Colorado. *Geological Society of America Special Paper*, **375**: 121–133.

Borges P. A. V., Costa A., Cunha R., Gabriel R., Gonçalves V., Martins A. F., Melo I., M. Parente M., Raposeiro P., Rodríguez P., Santos R. S., Silva L., Vieira P. & Vieira V. (2010). *A list of the terrestrial and marine biota from the Azores*. Príncipe, Cascais.

Cassey P., Blackburn T. M., Duncan R. P. & Chown S. L. (2005). Concerning invasive species: reply to Brown and Sax. *Austral Ecology*, **30**: 475–480.

Clymo R. S. (1964). The origin of acidity in sphagnum bogs. *Briologist*, **67**: 427–431.

Delmelle P. & Bernard A. (1994). Geochemistry, mineralogy, and chemical modeling of the acid crater lake of Kawah Ijen Volcano, Indonesia. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **58**(11): 2445–2460.

Erguden S. A. (2013). Age, growth, sex ratio and diet of eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 in Seyhan Dam Lake (Adana/Turkey). *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, **12**(1): 204–218.

Fahd K., Florencio M., Keller C. & Serrano L. (2007). The effect of the sampling scale on zooplankton community assessment in temporary ponds and its implication for the conservation of temporary ponds in south-west Spain. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem* **17**(2): 175–193.

Florencio M., Serrano L., Gómez-Rodríguez C., Millán A. & C. Díaz-Paniagua. (2009). Inter and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia*, **634**: 167–183.

Florencio M., Díaz-Paniagua C., Gómez-Rodríguez C. & Serrano L. (2013). Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity*, **4**(7): 4–21.

Gkenas C., Oikonomou A., Economou A., Kiosse F. & Leonardos L. (2012). Life history pattern and feeding habits of the invasive mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in Lake Pamvotis (NW Greece). *Journal of Biological Research- Thessaloniki*, **17**: 121–136.

Golterman H. L. (2004). *The chemistry of phosphate and nitrogen compounds in sediments*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands.

Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. A. C. & Foster M. S. (1994). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.

Hermoso V., Clavero M. & Kennard M. J. (2012). Determinants of fine-scale homogenization and differentiation of native freshwater fish faunas in a Mediterranean Basin: implications for conservation. *Diversity and Distributions*, **18**: 236–247.

Hughes S. J. & Malmqvist B. (2005). Atlantic Island freshwater ecosystems: challenges and considerations following the EU Water Framework Directive. *Hydrobiologia*, **544**(1): 289–297.

Ivantsoff W. (1999). Detection of predation on Australian native fishes by *Gambusia holbrooki*. *Marine and Freshwater Research*, **50**(5): 467–468.

Kalogianni E., Giakoumi S., Andriopoulou A. & Chatzinikolaou Y. (2014). Prey utilization and trophic overlap between the non native mosquitofish and a native fish in two Mediterranean rivers. *Mediterranean Marine Science*, **15**(2): 287–301.

Legendre P. & Legendre L. (1998). *Numerical ecology: developments in environmental modelling 20*, 2nd ed. Elsevier, New York.

Leps J. & Smilauer P. (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press, New York City, New York.

Mendes C. & Dias E. (2001). *Ecologia e Vegetação das Turfeiras de Sphagnum spp. da ilha Terceira (Açores)*. Comunidade Europeia, Direcção Regional dos Recursos Florestais, Universidade dos Açores, Angra do Heroísmo.

Morgan L. A. & Buttemer W. A. (1996). Predation by the non-native fish *Gambusia holbrooki* on small *Litoria aurea* and *L. dentata* tadpoles. *Australian Zoologist*, **30**(2): 143–149.

- Ozturk S. & Ikiz R. (2003). Some biological properties in the Akgöl (Fethiye-Muğla) population of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird and Girard, 1853). *Turkish Journal of Veterinary and Animal Science*, **27**: 911–915.
- Pyke G. H. (2005). A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **15**(4): 339–365.
- Raposeiro P. M., Hughes S. J., Costa A. C. & Mafalda-Cruz A. (2012). Azorean freshwater invertebrates: status, threats and biogeographic notes. *Limnetica*, **31**(1): 13–22.
- Sokolov N. P. & Chvaliova M. A. (1936). Nutrition of *Gambusia affinis* on the rice fields of Turkestan. *The Journal of Animal Ecology*, **5**(2): 390–395.
- Timperley M. H. & Vigorbrown R. J. (1986). Water chemistry of lakes in the Taupo Volcanic Zone, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **20**(2): 173–183.
- Verberk W. C. E. P., Van Duinen G. J. A., Peeters T. M. & Esselink H. (2001). Importance of variation in water-types for water beetle fauna (Coleoptera) in Korenburgerveen, a bog remnant in the Netherlands. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology-Netherlands Entomological Society*, **12**: 121–128.
- Vitousek P. M., D'Antonio C. M., Loope L. L. & Westbrooks R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**: 468–478.
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. & Melillo J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**: 494–499.
- Walters L. L. & Legner E. F. (1980). Impact of the desert pupfish *Cyprinodon macularius*, and *Gambusia affinis affinis* on fauna in pond ecosystems. *Hilgardia*, **48**(3): 1–18.
- Wellborn G. A., Skelly D. K. & Werner E. E. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual review of ecology and systematics*, **27**(1): 337–363.
- Whittaker R. J. & Fernández-Palacios J. M. (2007). *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Williams D. D. (2006). *The Biology of Temporary Waters*. Oxford: Oxford University Press.



## Larval development and growth ratios of Odonata of the Azores

Lucas Lamelas-López<sup>1,2</sup>; Margarita Florencio<sup>1,3</sup>; Paulo A. V. Borges<sup>1</sup>; Adolfo Cordero-Rivera<sup>2</sup>

<sup>1</sup> CE3C, Centre for Ecology, Evolution and Environmental Changes/Azorean Biodiversity Group and Universidade dos Acores-Departamento de Ciências e Engenharia do Ambiente, Rua Capitão João d'Ávila s/n, 9700-042 Angra do Heroísmo, Azores, Portugal

<sup>2</sup> ECOEVO Lab, Departamento de Ecología e Biología Animal, Universidade de Vigo, EUE Forestal, Campus Universitario, ES-36005 Pontevedra, Spain

<sup>3</sup> Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brazil

Limnology

Received: 21/12/2015 / Accepted: 04/05/2016

**Abstract** To fully understand odonate life cycles, it is vital to analyse the patterns of larval growth, which are tightly associated with variations in environmental factors. However, the identification of larval instars is often difficult, especially for early development stages. We hypothesise that pond hydroperiod influences odonate larval growth, and test this idea with novel information about the environmental characteristics of 12 study ponds in Terceira Island (Azores). This study, which represents the first analysis of larval development of Odonata in the Azores, involved determining the instars of development and growth ratios. We measured the morphological characteristics of 898 Odonata larvae, and found that they significantly differed between temporary and permanent ponds. To estimate the larval instars, we used two methods: frequency distribution methods and correlation diagrams between body characteristics. The first method was the most effective, allowing the estimation of 17 instars for *Anax imperator*, 13 for *Sympetrum fonscolombii* and 10 for *Ischnura hastata*, as well as growth ratios between instars for head width, total length, abdomen length, wings and antenna length. Our results also suggest that a combination of the two methods is the most appropriate strategy for estimating the number of instars and growth ratios during larval development.

**Keywords** Odonata; Oceanic islands; Larval development; Growth ratio; Aquatic ecosystems

## Introduction

Dragonflies and damselflies (Insecta, Odonata) constitute a small group of insects consisting of about 6000 species (Lorenzo-Carballea & Cordero-Rivera, 2014). Odonate individuals have been commonly used as model organisms in recent decades for ecological and evolutionary research (Córdoba-Aguilar, 2008), and are represented by charismatic species in conservation biology (Kalkman *et al.*, 2010; Gerlach *et al.*, 2015; Hassal, 2015). Nevertheless, many aspects of the larval ecology and behaviour of odonates remain largely unexplored.

To fully understand odonate life cycles, it is vital to analyse the patterns of larval growth (Hawking and New, 1996) and their morphological characteristics (Goretti *et al.*, 2001). Larval growth is affected by the environmental conditions of aquatic habitats. For example, the period of permanence of waters (hydroperiod) can influence growth rates and the life cycles of odonates, so that organisms that inhabit temporary aquatic systems should have faster growth rates and shorter life cycles than organisms that inhabit permanent aquatic systems (Corbet, 1999; Suhling *et al.*, 2004, 2005). Major variables that influence larval growth (and voltinism) are photoperiod and temperature, so latitude is usually correlated with both variables (Corbet, 1999). In fact, the number of generations per year in odonates usually decreases with latitude (for instance, in the tropical areas, most Odonata species are multi- or bivoltine; the opposite is the case at high latitudes, where most species are semivoltine) (Corbet *et al.*, 2006), and intraspecific variation in voltinism is related to latitude (Johansson, 2003). The optimal temperature values for growth range between 20°C and more than 30°C, although this factor has not been deeply investigated (Suhling *et al.*, 2015).

The study of larval growth can shed light on the voltinism and seasonal regulation of odonates, as well as provide information allowing the identification of early instars (Corbet, 2002). It is often difficult to identify the larval stages of many species (Fink, 1984; Skuhrovec, 2006), particularly during the early phases of life when successive instars can overlap in size and the larvae of related species are usually indistinguishable (e.g. Fleck *et al.*, 2006). Morphometry is a widely used tool in the determination of larval instars (Daly, 1985; Richardi *et al.*, 2013). Given that insect larvae present discontinuous growth (i.e. we can assume that larval size does not increase during each instar), the sclerotised structures, such as the head, remain invariable in size during each

instar, allowing the differentiation of larval instars (Dyar's rule, Dyar, 1890). One of the most commonly used variables to determine the number of instars is head width (e.g. Daly, 1985; Ecole *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2008; Delbac *et al.*, 2010; Richardi *et al.*, 2013; Cazado *et al.*, 2014). Head width was first used to calculate the number of instars more than a century ago, and thereafter it has been established as one of the most successful methods to determine the number of larval instars in field samples (Dyar, 1890). Measurements of head width for each instar follow a normal distribution, and each peak in the histogram thus represents a different instar (Panzavolta, 2007; Cazado *et al.*, 2014). These peaks indicate the limited range of measurements of a concrete group of individuals, leading to discontinuities in the frequencies of morphological characteristics, which in turn indicate changes between instars (Dyar, 1890). Alternative methods to estimate the number of instars are based on scatter plots with pairs of morphological characteristics; in this approach, discrete groups are identified by comparing these pairwise measurements, allowing the instars to be recognised (Hawking & New, 1996; Ferreras-Romero, 1997; Schütte *et al.*, 1998; Goretti *et al.*, 2001; Velásquez *et al.*, 2009). For the Odonata, this method is most effective when the correlated characteristics exhibit allometric growth (Goretti *et al.*, 2001). Of the 17 species of dragonflies found in Macaronesia, only five are known from the Azores. Three of these (*Anax imperator*, *Sympetrum fonscolombii* and *Ischnura pumilio*) belong to the European fauna, one (*Ischnura hastata*) is native to America, and another (*Pantala flavescens*), which is considered quite cosmopolitan, has recently been recorded from the island of São Miguel (Vieira & Cordero-Rivera 2015). The odonatofauna of the Azores has recently been studied, mainly following the identification of the parthenogenetic species *I. hastata* (e.g. Cordero-Rivera *et al.*, 2005; Lorenzo-Carballa *et al.*, 2009, 2011). However, almost no data are available concerning the larval development of dragonflies in the Azorean archipelago.

Here, we report the results of the first detailed study of the larval growth of the Odonata species occurring in the Azores. We obtained information about the larval growth of Azorean odonates, determining the instars of development and the growth ratios of larvae. We provide novel information about the environmental characteristics of the ponds inhabited by the species of odonates on the island of Terceira, and hypothesise that the pond hydroperiod could influence the larval growth of these species. We also compare the aforementioned methods for the determination of larval instars, i.e. the

frequency distribution of head width and correlation diagrams between pairs of body characteristics.

## **Methods**

### **Study sites**

The Azores archipelago is located in the North Atlantic, about 1600 km from the European coast and 3900 km from North America, at latitudes 36°55'-39°43' N and longitudes 24°45'-31°17' W. It comprises nine main islands and some islets, all of volcanic origin, which are divided into three groups: the Western group, consisting of the islands of Corvo and Flores; the Central group, comprising Faial, Pico, Graciosa, São Jorge and Terceira; and the Eastern group, including the islands of São Miguel and Santa Maria.

This study was performed on the island of Terceira (27°81' W-38°40' N) during May 2014, in 12 different ponds. Additionally, one pond was sampled intensively (Serreta pond, SER) to collect dragonfly larvae every 15–30 days (mean = 21 days, SD = 16.4) from April 2014 to April 2015, leading to a total of 15 sampling periods.

### **Sampling procedure**

As part of a freshwater macroinvertebrate survey, the odonate assemblages were sampled with a net of mesh size 1 mm (40 cm × 25 cm). Each sampling unit consisted of a preliminary shake of the substrate to lift specimens, followed by two sweeps of approximately 1.5 m of length from the littoral to the open water. A minimum of 8 and a maximum of 18 samples per pond and sampling period were obtained according to pond size, i.e. we collected a higher number of samples in bigger ponds. This sampling approach yielded a total of 147 samples in May 2014. In the intensive sampling performed in the Serreta pond, we collected specimens that included 6–35 larvae of *A. imperator*, 10–45 larvae of *S. fonscolombii* and 0–56 larvae of *I. hastata* across the sampling periods. Odonata larvae were individually preserved in 70 % ethanol. Larvae were identified to the species level (Askew, 1988; Cham, 2007; Vieira & Cordero-Rivera, 2016). In the genus *Ischnura*, only final-instar larvae were identified to species because it was impossible to identify early instars. Because all of the individuals that could be identified were *I. hastata*, we assumed that all of the other instars identified as

*Ischnura* also belonged to this species. This is in agreement with the scarcity of records of *I. pumilio* in Terceira (Cordero- Rivera *et al.*, 2005).

### **Pond characteristics**

To characterise the sampled ponds, in May 2014 we recorded environmental variables and classified the ponds according to their hydroperiod into temporary and permanent ponds. We recorded the electrical conductivity at 20°C (HANNA HI 98127 multi-range conductivity meter), pH (HANNA HI 98311 pH meter), dissolved O<sub>2</sub> concentration and temperature (°C) (Oxi 315i WTW) in the water column in situ. We obtained two replicates of each measurement per pond and month and used the average value, given the homogeneity in the measurements. To measure the concentration of total P in the water column (TP), we collected 330 ml of surface water and subjected it to acid digestion in the laboratory (Golterman, 2004).

### **Analysis of larval development**

The morphological characteristics of the collected larvae were measured with a micrometer attached to a binocular microscope (Leica M16) to an accuracy of 0.05 mm. The following variables were measured: head width (including eyes), total length, abdomen length and the lengths of the fore- and hindwing pads and antennae. In *Ischnura hastata*, we also measured the length of the caudal lamellae when these were present (see ESM1 in the Electronic supplementary material).

We used these morphological characteristics, with the exception of the length of the caudal lamellae, to construct a triangular matrix of similarities among ponds using Euclidean distances. Then we used the triangular matrix to assess if the morphological characteristics varied between temporary and permanent ponds (hydroperiod factor) using a nested ANOSIM test (performed with 9999 permutations). The use of a nested design allowed temporary and permanent ponds to be compared within each sampling period, i.e. it removed the effect of the sampling period on the growth of the Odonata larvae. The ANOSIM statistic, *R*, is close to 1 when the levels of the grouping factor are different; that is to say, all dissimilarities between levels of the grouping factor are larger than any dissimilarity among samples at every level of the grouping factor (Clarke and Warwick 2001).

To identify larval instars, two methodologies were employed. The first was the standardised and widely used method developed by Dyar (1890), based on the frequency distribution of head width (see for example Daly, 1985; Ecole *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2008; Delbac *et al.*, 2010; Richardi *et al.*, 2013; Cazado *et al.*, 2014). In this method, we constructed a histogram of frequencies in which head width (x-axis) was plotted versus the frequencies of each measure (y-axis). To do this, the histograms were constructed with head-width classes ranging from 0.1 to 0.3 mm, but the best detection of discrete groups was obtained with classes of 0.2 mm for *A. imperator* and *S. fonscolombii* and of 0.1 mm for *I. hastata* (see Logan *et al.*, 1998). Gaps are expected in the variations in morphological characteristics between two successive instars, as a result of discontinuous growth. This translates into peaks and valleys in the histogram of frequencies, which correspond to high and low frequencies respectively, indicating a change between two successive instars. Secondly, we used a method based on morphometric proportions (e.g. Di Giovanni *et al.*, 2000; Goretti *et al.*, 2001; Velásquez *et al.*, 2009; Winterbourn *et al.*, 2011). In this method, each of the measured morphometric variables was plotted against head width to obtain discrete groups of points corresponding to individuals of the same instars. We compared the estimated values and the mean observed values of each instar using the coefficient of determination ( $R^2$ ) extracted from linear regression analyses. For the second method, it was difficult to definitively assign some individuals to a given instar, particularly individuals in the early stages of development, as the sizes of the individuals in different instars usually overlapped (Velásquez *et al.*, 2009).

Once each individual had been assigned to a larval instar, we calculated the mean ( $\pm$ standard deviation) value of each morphometric variable and each instar. Assuming that increases in the sizes of sclerotised parts of insects show a regular geometric progression (Dyar, 1890), we calculated the mean growth ratio between instars using the following expression:  $F_n/F_{(n+1)}$ , where  $F_n$  is the value of each variable at instar  $n$ , and  $F_{(n+1)}$  is the value of the variable at a subsequent instar. Finally, we calculated the ratio of mean growth for each variable. This allowed us to estimate the values of the morphometric characteristics of the early instars, which remained undetected due to their small size.

## Results

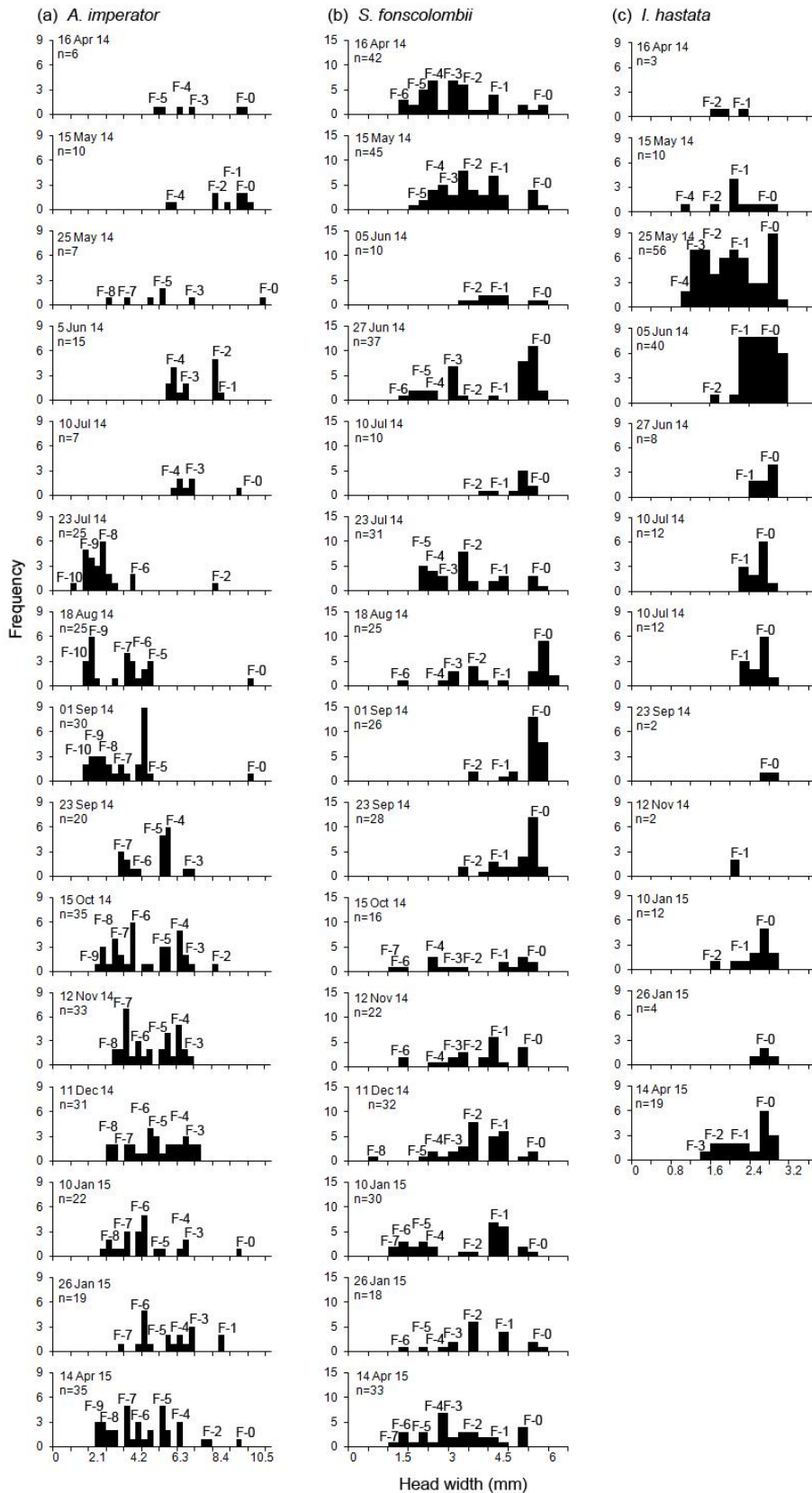
A total of 898 larvae were collected from 16 April 2014 to 14 April 2015. Among these, 320 larvae were of *A. imperator*, 405 were of *S. fonscolombii*, and 173 were of *I. hastata*. Although two species of *Ischnura*, namely *I. hastata* and *I. pumilio*, have been recorded in the Azores, all of the individuals we collected that were in their last developmental instar were identified as *I. hastata*. This suggests that *I. pumilio* was very rare or absent in the sampled ponds.

## Temporal variation

Larvae of *I. hastata*, *A. imperator*, and *S. fonscolombii* were found throughout the year. For *A. imperator*, we detected larvae of the last instars (F-0–F-1) in April–May, which probably corresponded to the generation from the previous year. From July on, we started to detect early-instar larvae, suggesting that they were descendants of individuals that had recently emerged in spring–summer.

Larval development generally continued until September–December. Some larvae overwintered at F-0 and others at F-3 (or smaller) as part of the next generation. This suggests that *A. imperator* has one generation per year (Fig. 1). For *S. fonscolombii*, we detected individuals that belong to different instars (some F-0) in April. In July–August, we detected two groups of larvae, i.e. larvae in their last instars (F-2 to F-0) and other larvae at early instars (e.g. F-6), suggesting the existence of two generations per year.

Larval development then seemed to occur until October for the first generation and until April for the second generation (Fig. 1). The larvae of *I. hastata* were less abundant between September and December. In May–June, we started to observe larvae in the last instar (F-0). Adult emergence was inferred to occur during the last days of May and probably continued until late June to early August. Larval development of the next generation seemed to occur until April, suggesting that *I. hastata* had only one generation per year (Fig. 1).



**Fig. 1** Temporal variation of larval head-width frequency for *A. imperator* (a), *S. fonscolombii* (b) and *I. hastata* (c) from April 2014 to April 2015

**Table 1** Name, code, habitat type (Perm permanent pond, Temp temporary pond), geographic coordinates, altitude, existence of species (AI, *Anax imperator*; SF, *Sympetrum fonscolombii*; IH, *Ischnura hastata*; X indicates the detection of the species in the sampled ponds), and environmental variables (Tot-P total phosphorous concentration; pH; DO dissolved oxygen concentration; Cond electrical conductivity of the water; T temperature) of the sampled ponds in May 2014

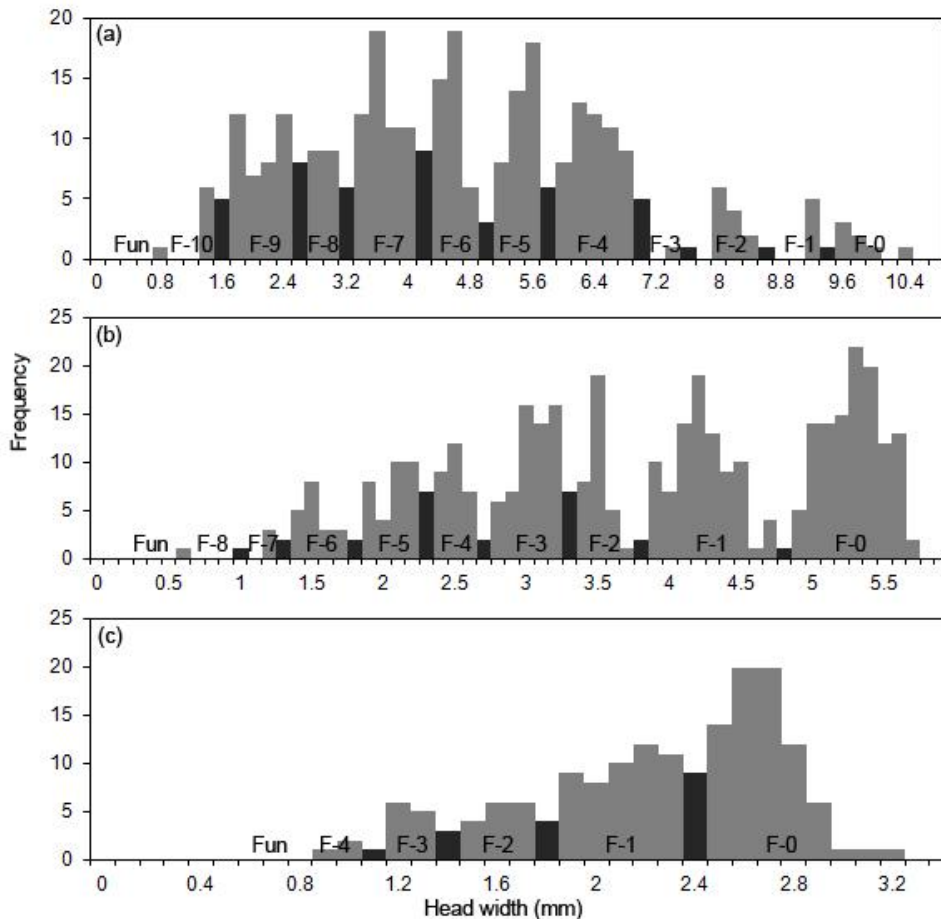
Name	Code	Habitat type	UTM X	UTM Y	Altitude (m.a.s.)	AI	SF	IH	Tot-P (µg/l)	pH	DO (mg L-1)	Cond. (µS cm-1)	T <sup>a</sup> (°C)
Lagoa do Negro	NEG	Perm	476639	4287739	553	X	X	X	99.03	7.03	7.00	37.75	19.11
Lagoinha do Vale Fundo1	VF1	Temp	475712	4287838	577		X		36.41	5.10	8.25	36.75	17.82
Lagoinha do Vale Fundo2	VF3	Temp	475605	4287864	578	X	X	X	25.49	4.90	6.85	41.00	17.69
Lagoinha do Vale Fundo3	VF5	Temp	475505	4287935	583		X		26.94	4.33	7.93	68.50	15.98
Lagoinha da Serreta	SER	Perm	471127	4289052	767	X	X	X	29.13	5.50	7.58	47.75	19.28
Lagoa do Pinheiro	PNH	Perm	472213	4288811	912	X	X	X	23.54	5.05	7.93	28.75	15.23
Lagoa do Ginjal	GIN	Perm	486263	4282967	387	X	X	X	90.78	5.53	4.20	79.50	12.38
Lagoa do Pico do Boi	BOI	Perm	483226	4287632	622	X			257.28	6.80	7.55	32.50	14.18
Lagoa Negra	NGR	Perm	471856	4288362	844		X		29.37	6.15	8.25	29.75	13.71
Lagoa Funda	FUN	Perm	472391	4287599	842	X	X	X	49.27	5.50	8.33	28.00	13.61
Lagoa das Patas	PAT	Perm	478548	4287528	539	X	X	X	104.86	5.60	7.10	38.75	16.48
Lagoa do Pico do Areiro	ARE	Perm	483574	4285357	488	X	X	X	65.53	5.23	7.13	49.50	15.07

### Larval morphology and pond characteristics

For *S. fonscolombii*, we detected 91 larvae (22.5 % of all larvae of *S. fonscolombii*) in two temporary ponds, while 314 larvae (77.5 %) were detected in two permanent ponds. However, *A. imperator* (7 larvae in a temporary pond, 2.2 %; 313 larvae in seven permanent ponds, 97.8 %) and *I. hastata* (one larva in a temporary pond, 0.6 %; 172 larvae in six permanent ponds, 99.4 %) were mainly detected in permanent ponds. In May, the characteristics of the temporary and permanent ponds mainly differed in the pH values of the water column (temporary ponds were slightly more acidic than permanent ponds), while the values of electrical conductivity and dissolved oxygen were more variable among the study ponds. In general, the ponds with the highest values of total P concentration in the water column were permanent ponds (Table 1). The morphological characteristics of the Odo- nata larvae significantly differed between the temporary and permanent ponds for *S. fonscolombii* (ANOSIM: R= 0.121, P= 0.049) and for *A. imperator* (ANOSIM: R= 0.667, P= 0.0002). All of these morphological characteristics were larger in the permanent than in the temporary ponds, with the exception of the abdomen length of *S. fonscolombii* (see ESM2 in the Electronic supplementary material). *I. hastata* was practically only detected in permanent ponds, so we could not perform a statistical test for this species.

## Determination of instar classes

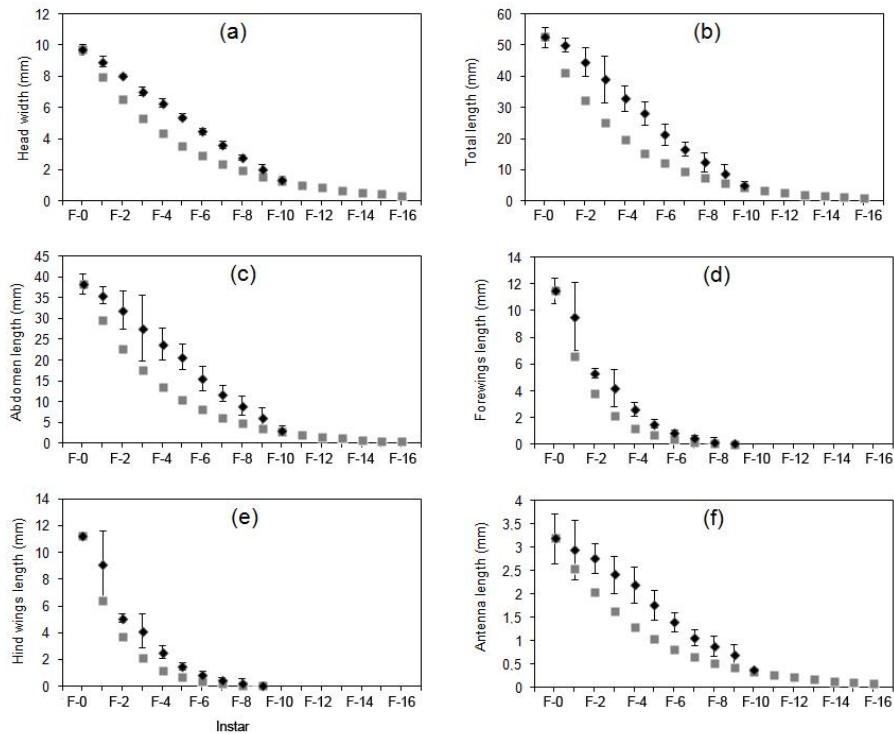
Based on the field data for the captured specimens, we identified eleven instars of *A. imperator* (F-0 to F-10), nine of *S. fonscolombii* (F-0 to F-8) and five of *I. hastata* (F-0 to F-4). Smaller and younger instars could not be detected by our sampling procedure due to their small size (Fig. 2).



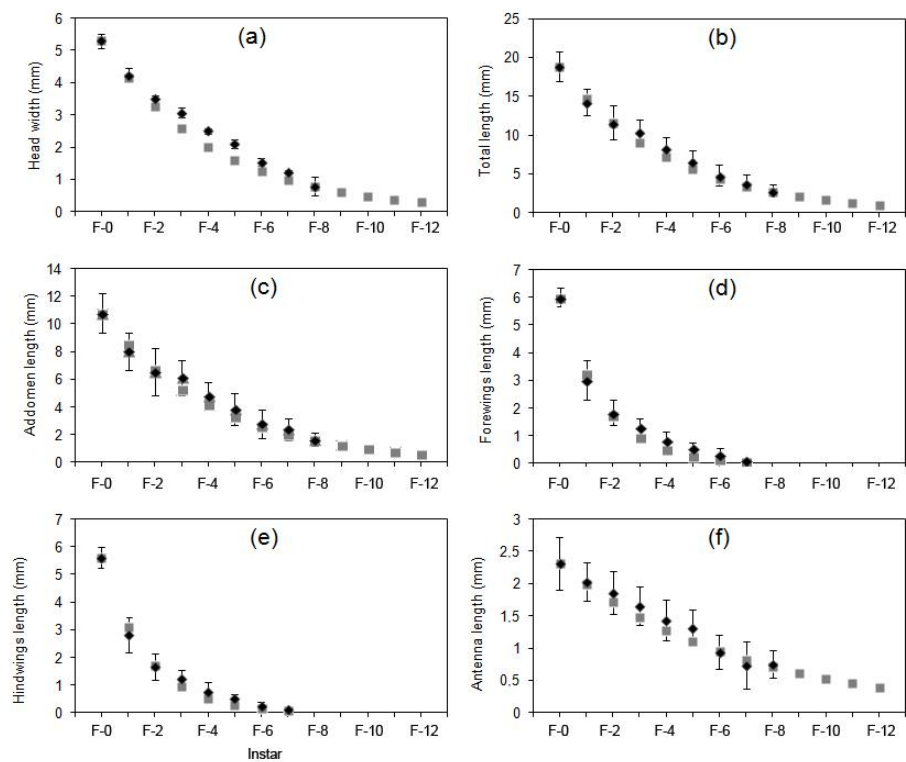
**Fig. 2** Frequency distribution of the larval head width for *A. imperator*, *S. fonscolombii* and *I. hastata*. Black colour indicates a change point between successive instars (F-un instars that are undetectable due to the inability to capture the larvae)

The increases in morphological measures between successive instars allowed us to estimate larval size for the undetected small instars using the methodology described by Dyar (1890) (see Figs. 3, 4 and 5 for *A. imperator*, *S. fonscolombii* and *I. hastata*, respectively). This method estimated 17 instars (F-0 to F-16) for *A. imperator*, 13 instars (F-0 to F-12) for *S. fonscolombii* and 10 instars for *I. hastata* (F-0 to F-9). This means that, using our sampling technique, we could only capture 11 out of the 17

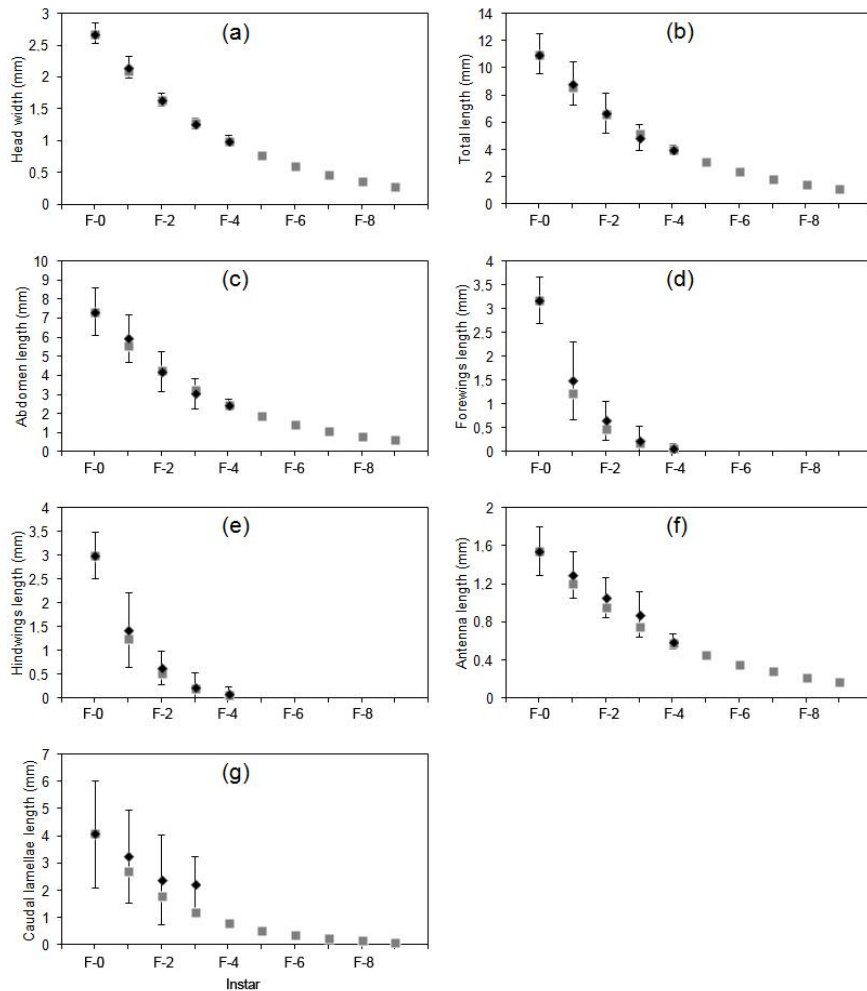
estimated instars for *A. imperator*, 9 out of 13 for *S. fonscolombii* and 5 out of 10 instars for *I. hastata*.



**Fig. 3** Mean ( $\pm$  SD) values of biometric characteristics—head width (a), total length (b), abdomen length (c), forewing length (d), hindwing length (e) and antenna length (f) of *A. imperator* for each instar (black points), as obtained from collected individuals, as well as the estimated increases in the biometric characteristics of each instar based on Dyar's rule (grey points). The wings are absent from F-10



**Fig. 4** Mean ( $\pm$  SD) values of biometric characteristics—head width (a), total length (b), abdomen length (c), forewing length (d), hindwing length (e) and antenna length (f) of *S. fonscolombii* for each instar (black points), as obtained from collected individuals, as well as the estimated increases in the biometric characteristics of each instar based on Dyar's rule (grey points). The wings are absent from F-8



**Fig. 5** Mean ( $\pm$  SD) values of biometric characteristics—head width (a), total length (b), abdomen length (c), forewing length (d), hindwing length (e), antenna length (f) and caudal lamellae length (g) of *I. hastata* for each instar (black points), as obtained from collected individuals, as well as the estimated increases in the biometric characteristics of each instar based on Dyar's rule (grey points). The wings are absent from F-5

Linear regression analyses using each morphological measurement revealed a high correlation between the estimated values and the mean raw values for each instar of *S. fonscolombii* (head width, total length, abdomen length  $R^2 = 0.98$ ; forewings and hindwings  $R^2 = 0.99$  and antenna length  $R^2 = 0.96$ ) and *I. hastata* (head width, total length, abdomen length, forewings and hindwings  $R^2 = 0.99$ ; antenna length  $R^2 = 0.97$ ; length of lamellae  $R^2 = 0.90$ ). Slightly lower values of  $R^2$  were obtained for *A. imperator* (head width, forewings and hindwings  $R^2 = 0.94$ ; total length, abdomen and antenna length  $R^2 = 0.90$ ).

The growth ratios between successive instars ranged between the following values: head width, 1.22–1.28; total length, 1.27–1.28; abdomen length, 1.27 to 1.31; forewings, 1.73 to 2.56; hindwings, 1.73 to 2.35; antenna length, 1.16 to 1.51. The growth ratios of the fore- and hindwings were higher than those of the other biometric characteristics measured, confirming that they show some allometry in comparison with the other variables. Wingpads were absent from F-9 and smaller instars in *A. imperator*, from F-7 in *S. fonscolombii* and from F-4 in *I. hastata* (see ESM3 in the Electronic supplementary material).

### **Discrete groups of correlated morphological characteristics**

We correlated all variables with the width of the head, because this was the variable that was used to initially determine the instars by discriminating discrete grouping frequencies of the morphological characteristics. This second method allowed an alternative estimate of the number of instars. Figure 6 shows correlation diagrams for these measures for *S. fonscolombii* (see ESM4 and ESM5 in the Electronic supplementary material for detailed figures for *A. imperator* and *I. hastata*, respectively). Our results suggest that unequivocal instar determination was not possible because there was some overlap between the groups.

### **Discussion**

The characterisation and identification of early odonate instars is a tedious process, considering the difficulties involved in capturing small individuals with an appropriate sampling mesh size (technical impediment) and in achieving the taxonomical identification of these small larvae (taxonomic impediment). Hence, to unequivocally identify each instar, the growth of the individual usually has to be monitored under laboratory conditions. However, larval growth in the natural environment integrates the effects of a wide number of environmental conditions that are not easily replicable in a laboratory setting. In our study, we found that pond hydroperiod affects larval growth of Azorean odonates, especially in *A. imperator*. Laboratory experiments might be less realistic, and might even generate a larger number of larval instars than those estimated in the field (Aoki, 1999). In this study, we have confirmed that head width is a good predictor of odonate instar, and we have demonstrated that the size of the youngest instars can be estimated based on morphological measurements of later instars in the

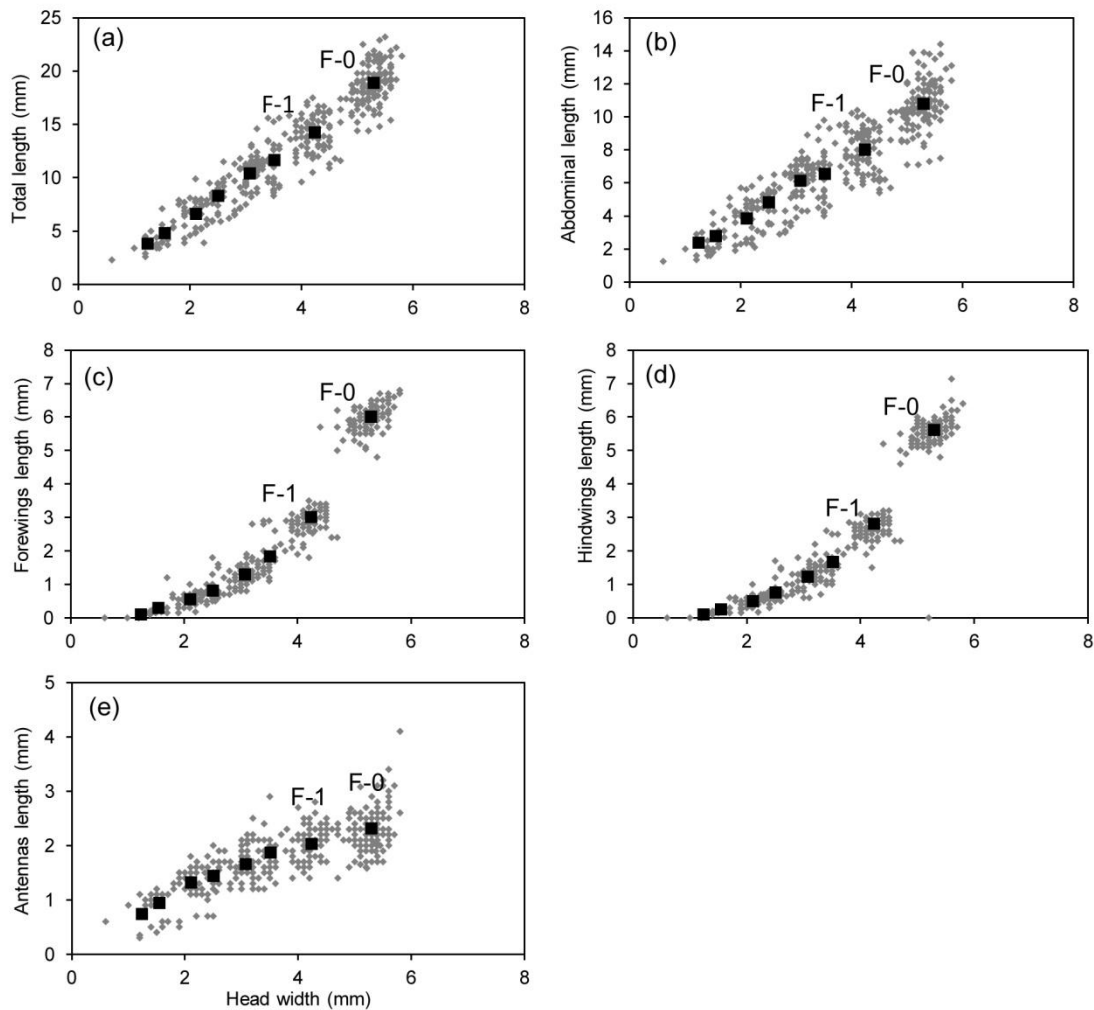
field. We detected the presence of larvae throughout the year, but they were more abundant from mid-April to late August. The ponds of Terceira fluctuate greatly in size and depth, which is reflected in the pond hydroperiod, meaning that rainfall is the main source of water for these ponds. In May, the temporary ponds exhibited slightly more acidic waters than the permanent ponds did, which in turn showed the highest total P concentrations in the water column.

These differences could have somehow affected the larval growth of the studied odonates. Although we do not have evidences for it, we cannot discard the idea that electrical conductivity and concentration of dissolved oxygen could have influenced odonate growth during other months of the whole inundation–desiccation cycle. The dependence on rainfall is responsible for the fluctuating extent of these ponds, which causes members of the studied odonate fauna to adjust their life cycles to the variability of the water level. We suggest that the highly fluctuating nature of the temporary ponds vs. permanent ponds (Williams, 2006) could have also influenced the larval growth of the odonates in our study. Hence, most of our temporary ponds experienced a period of drying, which usually started in late summer and ceased with the first heavy rains in September (personal observations). This dramatically increases the area that the Odonata larvae can occupy and hinders their capture during the typical wet winters of the Azores islands. Organisms that inhabit temporary ponds have developed strategies to cope with periods of drying (Williams, 2006), and usually have faster growth rates and shorter life cycles than organisms in permanent ponds (Corbet, 1999; Suhling *et al.*, 2004, 2005). Thus, pond surface area and depth might also influence the growth of larvae. Hence, we observed larger values of the morphological characteristics of odonate larvae captured in permanent ponds than in those captured in temporary ponds.

In Terceira, almost all the larvae of *I. hastata* were detected in permanent ponds, which are the only ponds that maintain dense floating vegetation dominated by *Potamogeton* spp., where *I. hastata* larvae are usually found (personal observations).

The main variables that influence larval growth (and voltinism) are photoperiod and temperature (Corbet, 1999). In Terceira (38° N latitude), the photoperiod is longer during April–September and shorter during October– March, ranging from 15 to 9.5 h/day. Although the temperature is accordingly higher in the spring–summer months, the climate in the Azores is temperate with only minor temperature fluctuations throughout the year because of the influence of the ocean. Azorean temperatures also

seem to hover around the optimal temperatures for larval growth, 20–30 °C (see Suhling *et al.*, 2015). Therefore, we suggest that seasonal variations in photoperiod influence the growth of Azorean odonates more than the rather limited variations in temperature do. The number of generations per year decreases with latitude (e.g. in the Tropics, most Odonata species are multi- or bivoltine; the opposite is the case at high latitudes, where most species are semivoltine) (Corbet *et al.*, 2006). Terceira (Azores) is at an intermediate latitude (38° N), and our results regarding voltinism are similar to those compiled by Corbet *et al.*, (2006). We suggest that *A. imperator* is univoltine, and the same occurs in permanent habitats at similar latitudes (36.85° N) in other studies (Cheriak 1993). *S. fonscolombii* is bivoltine in temporary (40.6° N, Schnapauff *et al.*, 2000 34.50° N, Jacquemin, 1987) and permanent (33.25° N, Jödicke 2003) ponds, and we also suggest that this species is bivoltine. *I. hastata* seemed to be univoltine in our study, in agreement with other species of the Coenagrionidae family (e.g. *Coenagrion hastulatum* and *Ischnura elegans*), which are univoltine at similar latitudes in temporary as well as in permanent ponds (Robert 1958; Nicolai & Carchini, 1985). Nevertheless, other *Ischnura* species are bivoltine in Southern Europe (Cordero Rivera, 1987). This difference might be due to the low productivity of the Azorean ponds, which are species poor compared to continental ponds. The methods we employed to determine larval stages have been widely used and standardised and are known to be among the most successful methods for determining the number of larval instars in field samples (Dyar, 1890). However, some limitations of this method have already been stated regarding the subjective identification of different instars. In this study, we used head width to detect discrete discontinuities, as in other studies (e.g. Daly, 1985; Ecole *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2008; Delbac *et al.*, 2010; Richardi *et al.*, 2013; Cazado *et al.*, 2014). We believe that this method allowed us to accurately estimate the number of instars of each study species. The method based on correlation diagrams between pairs of morphological variables is particularly relevant for the final stages of development (Goretti *et al.*, 2001); for instance, Fig. 6 shows the relationship between head width and wingpad length for *S. fonscolombii*. In our study, this method was effective for the last instars (F-0–F-1), which were clearly distinguished as discrete groups of individuals. However, in the subsequent instars (F-2–F-7), the dispersion of the data led to overlapping among the early instars, preventing their identification.



**Fig. 6** Correlations of total length (a), abdomen length (b), forewing length (c), hind wing length (d) and antenna length (e) with head width of *S. fonscolombii* (grey dots), and correlations of the average values of both characteristics for each instar (black dots).

The comparison of the estimated values of the different morphological characteristics along with their mean values, achieved by applying the raw data for each instar in linear regression analyses, indicated that these characteristics were highly correlated for *S. fonscolombii* and *I. hastata* and correlated, albeit to a lesser degree, for *A. imperator*. *A. imperator* is a large species that may experience higher constraints on the completion of larval development, which may lead to greater variation in body size. The length of the abdomen is sensitive to larval physiological state, and the relationship between total body length and abdominal length is higher in *A. imperator* than in the other species

(total length/abdomen length: *A. imperator*= 0.72, N = 320; *S. fonscolombii*= 0.57, N= 405; *I. hastata*= 0.65, N= 173), which accentuates these size variations.

For *S. fonscolombii*, the observed and estimated values for each instar as well as the number of instars were similar to the values described by Gardner (1949) for the same species. Other studies on the development of larvae of the Libellulidae report similar mean growth ratios for head width and total length: Bick (1951) estimated that the total length had a growth ratio of 1.27 for each stage, and Winterbourn *et al.*, (2011) calculated a mean growth ratio of 1.26 for the width of the head. In the literature, few studies concerning the larval development of *A. imperator* are available (but see Corbet, 1955, 2002), and most information refers to the final instars (e.g. Corbet, 1957). Corbet (1955) described 16 instars and head width and body length values that were very similar to those seen in this study. In contrast, several studies on the morphometry and/or larval development of other species of the Aeshnidae have been performed. Winterbourn & Pohe (2013) detected 15 instars for *Aeshna brevistyla* and a growth ratio of the head width of 1.18. Goretti *et al.*, (2001) obtained comparable growth ratios for different body characteristics of *Aeshna cyanea* to those obtained in this study for *A. imperator*: 1.26 for the width of the head, 1.33 for total length, and 1.96 for wing length. In *Hemianax papuensis*, Rowe (1991) detected 15 instars and Hawking & New (1996) 14 instars, as compared to the 17 instars estimated in this study for *A. imperator*. It was only possible to collect larvae of *Ischnura* that were in the final stages of development due to the small size of the previous instars, which probably escaped through the sampling mesh. All identified specimens were of *I. hastata*, which suggests a low abundance of *I. pumilio* on Terceira, in agreement with our observations of adults. No other studies have dealt with the larval growth and development of the different instars of *I. pumilio* and *I. hastata*; therefore, we can only compare with other Coenagrionidae. For example, Velásquez *et al.*, (2009) detected 12 instars for *Ischnura cruzi*, as compared to the 10 estimated in this study. Because *I. hastata* is one of the smallest species of Odonata, it is possible that this species requires fewer instars to complete its larval development. Velásquez *et al.*, (2009) estimated growth ratios for *I. cruzi* of 1.25 for head width, 1.27 for total length and 2.11 for the wings, which are very similar to our estimated values. This study illustrates the difficulties in accurately estimating Odonata larval growth ratios in nature. Larval growth is influenced by

environmental conditions, which can vary seasonally or spatially, and thus the instars of each Odonata species must be unequivocally distinguished.

Furthermore, the number of instars can vary within the same species and even within the same clutch of eggs (Schaller, 1959; Goretti *et al.*, 2001). Given the differences between methods, we suggest that an integrative approach should be employed which combines the two proposed methods and additional evidence to estimate growth ratios and the number of instars for larval sizes not found in the samples.

**Acknowledgments** We are grateful to Olalla Lorenzo-Carballea for the taxonomical identification of larvae in the laboratory and for her support and comments, and to Laura Serrano for the analyses of the total phosphorus concentration in the water column. We are also grateful to Jose Sarangollo, Ana Gómez, David Rodilla, María Olivo, Herlander Lima, Rui Carvalho, Lucía Lamelas, Luis Ansias, Paco Gutiérrez and Raquel Daza for their assistance with the fieldwork. This research was partially funded by the project CGL2011-22629, the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness (including FEDER funds), and by the Fundación Barrié (for the academic fellowship awarded to LLL). MF's current grant was funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico—CNPq (401045/2014-5), program Ciência sem Fronteiras.

## References

- Aoki T. (1999). Larval development, emergence and seasonal regulation in *Asiagomphus pryeri* (Selys) (Odonata: Gomphidae). *Hydrobiologia* **394**: 179–192.
- Askew R. R. (1988). *The dragonflies of Europe*. Harley, Essex.
- Bick G. H. (1951). The early nymphal stages of *Tramea lacerata* Hagen (Odonata: libellulidae). *Entomol News* **52**: 293–303.
- Cazado L. E., Van Nieuwenhove G. A., O'Brien C. W., Gastaminza G. A., Murúa M. G. (2014). Determination of number of instars of *Rhyssomatus subtilis* (Coleoptera: curculionidae) based on head capsule widths. *Fla Entomol* **97**(2): 639–643.
- Cham S. (2007). *Field guide to the larvae and exuviae of British dragonflies*. British Dragonfly Society, Whittlesey.

- Cheriak L. (1993). Etude de la reproduction et du développement des odonates du Lac Bleu. Magister thesis. Université de Constantine, Constantine.
- Clarke K. R., Warwick R. M. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edn. primer-E, Plymouth.
- Corbet P. S. (1955). The immature stages of the emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *Entomol Gaz* **6**: 189–204.
- Corbet P. S. (1957). The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata:Aeshnidae). *J Anim Ecol*.
- Corbet P. S. (1999). *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley, Colchester
- Corbet P. S. (2002). Stadia and growth ratios of Odonata: a review. *Int J Odonatol* **5**(1): 45–73.
- Corbet P. S., Suhling F., Soendgerath D. (2006). Voltinism of Odonata: a review. *Int J Odonatol* **9**(1): 1–44.
- Cordero Rivera A. (1987). Estructura de población en *Ischnura graellsii* Rambur, 1842 (Zygop. Coenagrionidae). *Bol Asoc Esp Entomol* **11**: 269–286
- Cordero-Rivera A., Lorenzo-Carballa M. O., Utzeri C., Vieira V. (2005). Parthenogenetic *Ischnura hastata* (say), widespread in the Azores (Zygoptera: coenagrionidae). *Odonatologica* **34**(1): 11–26
- Córdoba-Aguilar A. (2008). *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford.
- Daly H. V. (1985). Insect morphometrics. *Annu Rev Entomol* **30**(1): 415–438.
- Delbac L., Lecharpentier P., Thiery D. (2010). Larval instars determination for the European grapevine moth (Lepidoptera: tortricidae) based on the frequency distribution of head-capsule widths. *Crop Protect* **29**(6): 623–630.
- Di Giovanni M. V., Goretti E., La Porta G., Ceccagnoli D. (2000). Larval development of *Libellula depressa* (Odonata, Libellulidae) from pools in central Italy. *Ital J Zool* **67**(4): 343–348.
- Dyar H. G. (1890). The number of molts of lepidopterous larvae. *Psyche J Entomol* **5**(175–176): 420–422.
- Ecole C. C., Dos Anjos N., Michereff-Filho M., Picanço M. C. (2008). Determinação do número de instares larvais em *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: yponomeutidae). *Acta Scientiarum Biol Sci* **21**: 331–335.

- Ferreras-Romero M. (1997). The life history of *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838)(Odonata: aeshnidae) in the Sierra Morena mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* **345**(2–3): 109–116.
- Fink T. J. (1984). Errors in instar determination of mayflies (Ephemeroptera) and stoneflies (Plecoptera) using the simple frequency, Janetschek, Cassie and Dyar's law methods. *Freshw Biol* **14**(4): 347–365.
- Fleck G., Brenk M., Misof B. (2006). DNA taxonomy and the identification of immature insect stages: the true larva of *Tauriphila argo* (Hagen 1869) (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). *Ann Soc Entomol Fr* **42**: 91–98.
- Gardner A. E. (1951). The life-history of *Sympetrum fonscolombii* Selys Odonata-Libellulidae. *Entomol Gaz* **2**: 56–66
- Gerlach J., Samways M. J., Hochkirch A., Seddon M., Cardoso P., Clausnitzer V., Cumberlidge N., Daniel B. A., Black S. H., Ott J., Williams P. H. (2015). Prioritizing non-marine invertebrate taxa for red listing. *J Insect Conserv* **18**: 573–586.
- Golterman H. L. (2004). *The chemistry of phosphate and nitrogen compounds in sediments*. Kluwer, Dordrecht
- Goretti E., Ceccagnoli D., La Porta G., Di Giovanni M. V. (2001). Larval development of *Aeshna cyanea* (Mu'ller, 1764) (Odonata: aeshnidae) in Central Italy. *Hydrobiologia* **457**(1–3): 149–154.
- Hassal C. (2015). Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshw Sci* **34**: 1040–1049.
- Hawking J. H., New T. R. (1996). The development of dragonfly larvae (Odonata: Anisoptera) from two streams in north-eastern Victoria Australia. *Hydrobiologia* **317**(1): 13–30.
- Jacquemin G. (1987). Les odonates de la Merja de Sidi Bou Ghaba (Mehdiya, Maroc). *Bull Inst Sci* **11**: 175–183
- Jödicke R. (2003). Mid-winter occurrence of dragonflies in southern Tunisia (Insecta: Odonata). *Kaupia* **12**: 119–128
- Johansson F. (2003). Latitudinal shifts in body size of *Enallagma cyathigerum* (Odonata). *J Biogeogr* **30**: 29–34
- Jones D., Jones G., Hammock B. D. (1981). Growth parameters associated with endocrine events in larval *Trichopteria ni* (Hübner) and timing of these events with developmental markers. *J Insect Physiol* **27**(11): 779–788.

Kalkman V. J., Boudot J. P., Bernard R., Conze K. J., Knijf G. D., Dyatlova E., Ferreira S., Jovic M, Ott J., Riservato E., Sahlén G. (2010). *European Red List of dragonflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg

Logan J. A., Bentz B. J., Vandygriff J. C., Turner D. L. (1998). General program for determining instar distributions from headcapsule widths: example analysis of mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) data. *Environ Entomol* **27**(3): 555–563.

Lorenzo-Carballa M. O., Cordero-Rivera A. (2014). *Odonates*. In: Vargas P., Zardoya R. (eds) *The tree of life*. Sinauer, Sunderland, pp 352–363

Lorenzo-Carballa M. O., Beatty C. D., Utzeri C., Vieira V., Cordero-Rivera A. (2009). Parthenogenetic *Ischnura hastata* revisited: present status and notes on population ecology and behaviour (Odonata: Coenagrionidae). *Int J Odonatol* **12**(2): 395–411.

Lorenzo-Carballa M. O., Beatty C. D., Haitlinger R., Valdecasas A. G., Utzeri C., Vieira V., Cordero-Rivera A. (2011). Larval aquatic and terrestrial mites infesting parthenogenetic *Ischnura hastata* (Odonata: Coenagrionidae) from the Azores islands. *Exp Appl Acarol* **54**(3): 225–241.

Nicolai P., Carchini G. (1985). A note on the life cycle features in two perennial pond coenagrionid associations (Zygoptera). *Not Odonatol* **2**: 89–93

Panzavolta T. (2007). Instar determination for *Pissodes castaneus* (Coleoptera: Curculionidae) using head capsule widths and lengths. *Environ Entomol* **36**(5): 1054–1058.

Richardi V. S., Rebecchi D., Aranha J. M., Navarro-Silva M. A. (2013). Determination of larval instars in *Chironomus sancticaroli* (Diptera: Chironomidae) using novel head capsule structures. *Zoologia (Curitiba)* **30**(2): 211–216.

Robert P. A. (1958). *Les Libellules (Odonates) Delachaux et Niesté'*. Neuchâtel, Paris

Rowe R. J. (1991). Larval development and emergence in *Hemianax papuensis* (Burmeister) (Odonata: Aeshnidae). *Aust J Entomol* **30**(3): 209–215.

Schaller F. E. (1959). Etude du développement post-embryonnaire d'*Aeschna cyanea* Müll. Doctoral dissertation. Université de Strasbourg, Strasbourg.

Schnapauff I, Ullmann K., Suhling F. (2000). Die Libellen Lebensgemeinschaft griechischer Reisfelder: auswirkungen von Habitat dauer, Anbaumethode und Vegetationsdichte. *Libellula* **3**:63–80

Schütte C., Schridde P., Suhling F. (1998). Life history patterns of *Onychogomphus uncatatus* (Charpentier) (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* **27**(1): 71–86.

- Silva D. D., Kaminski L. A., Dell'Erba R., Moreira G. R. (2008). Morfologia externa dos estágios imaturos de heliconíneos neotropicais: VII. *Dryadula phaetusa* (Linnaeus) (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae). *Rev Bras Entomol* **52**(4): 500–509.
- Skuhrovec J. (2006). Identification of instars of *Hypera postica* using chaetotaxy. *J Econ Entomol* **99**(6): 2216–2218.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. (1995). *Biometry*, 3rd edn. W.H. Freeman, New York, pp 887.
- Suhling F., Schenk K., Padeffke T., Martens A. (2004). A field study of larval development in a dragonfly assemblage in African desert ponds (Odonata). *Hydrobiologia* **528**(1–3): 75–85.
- Suhling F., Sahlén G, Kasperski J., Gaedecke D. (2005). Behavioural and life history traits in temporary and perennial waters: comparisons among three pairs of sibling dragonfly species. *Oikos* **108**(3): 609–617.
- Suhling F., Sahlén G., Gorb S., Kalkman V. J., Dijkstra K. D. B., van Tol J. (2015). *Order Odonata*. In: Thorp J., Rogers D. C. (eds) *Ecology and general biology: Thorp and Covich's freshwater invertebrates*. Academic, London, pp 893–932.
- Velásquez N., Bautista K., Guevara M., Ramirez D., Realpe E., Pérez- Gutiérrez L. A. (2009). Larval development and growth ratio in *Ischnura cruzi* De Marmels, with description of last larval instar (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **38**(1): 29–38.
- Vieira V., Cordero-Rivera A. (2015). First record of *Pantala flavescens* from the Azores (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica* **44**: 1–9
- Vieira V., Cordero-Rivera A. (2016). *As Libélulas dos Açores e Madeira*. Amigos dos Açores- Associação Ecológica, São Miguel.
- Williams D. D. (2006). *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford
- Winterbourn M. J., Pohe S. R. (2013). Life histories of four dragonfly species (Odonata: Anisoptera) in northern New Zealand. *N Z Entomol* **36**(1): 8–14.
- Winterbourn M. J., Pohe S. R., Ball O. P. (2011). Establishment of larval populations of the dragonfly *Tramea loewii* Kaup, 1866 (Odonata: Libellulidae) in lakes of northern New Zealand. *N Z J Zool* **38**(2): 173–179.

# DISTRIBUCIÓN Y FENOLOGÍA DE LARVAS Y ADULTOS DE ODONATOS EN LAS LAGUNAS DE LA ISLA TERCEIRA, AZORES

Lucas Lamelas-López<sup>1,3</sup>, Margarita Florencio<sup>2</sup> & Adolfo Cordero-Rivera<sup>3</sup>

- Departamento de Ciencias Agrarias, Azorean Biodiversity Group (CITA-A) and Platform for Enhancing Ecological Research and Sustainability (PEERS), Universidade dos Açores, Angra do Heroísmo, Terceira, Azores, Portugal;
- Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.
- Grupo de Ecología Evolutiva e da Conservación, Departamento de Ecología e Bioloxía Animal, Universidade de Vigo, Pontevedra, Galicia, España.



## Introducción

Las islas Azores son un archipiélago formado por nueve islas oceánicas, que pertenece, junto con Madeira, Cabo Verde y las islas Canarias, a la región biogeográfica de la Macaronesia, la cual está reconocida como un importante *hotspot* de biodiversidad. De las 17 especies de odonatos citadas para la Macaronesia, sólo cinco son conocidas en Azores. Tres de ellas (*Anax imperator*, *Sympetrum fonscolombii* e *Ischnura pumilio*) pertenecen a la fauna europea, una (*Ischnura hastata*) es nativa de América<sup>(4)</sup>, y la última (*Pantala flavescens*) es casi cosmopolita.

Existen diversos trabajos relacionados con la odonotofauna de Azores, destacando los estudios sobre la especie partenogenética *Ischnura hastata*<sup>(4)</sup>. Sin embargo, apenas existen trabajos relacionados con las fases larvarias de los odonatos en Azores, y la mayor parte están restringidos a datos puntuales. En este estudio presentamos la distribución y la fenología de las especies de odonatos existentes en la isla Terceira, considerando las fases adultas y larvarias, así como las condiciones ambientales de las lagunas que habitan.

## Métodos

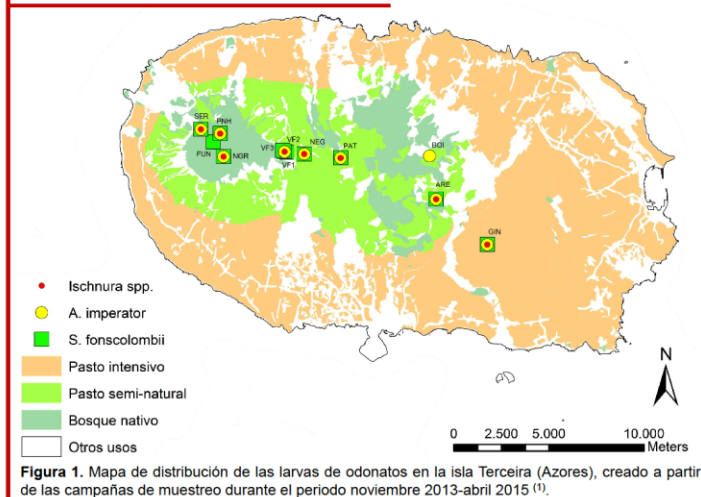
El presente trabajo recopila datos obtenidos en doce lagunas, que representan la mayoría de las conocidas en Terceira. Las comunidades de macroinvertebrados de estas lagunas fueron muestreadas en mayo de 2014 (147 muestras) y además, cinco de estas lagunas fueron muestreadas mensualmente desde noviembre de 2013 a agosto de 2014 (557 muestras). En cada laguna *in situ*, fueron recogidos datos de conductividad, pH, concentración de oxígeno disuelto y temperatura del agua, así como la concentración de fósforo total del agua, que fue medida en el laboratorio.

De las muestras colectadas fueron extraídas las larvas de odonatos, que fueron identificadas a nivel de especie, excepto el género *Ischnura*, debido a la dificultad de identificar los primeros estadios. Adicionalmente, se recogieron específicamente larvas de odonatos mediante muestreos quincenales (28-81 larvas/muestreo), hasta abril de 2015, para la toma de medidas de morfometría en el laboratorio. Fueron medidos el ancho de la cabeza, longitud total, longitud del abdomen y longitud de las alas anteriores y posteriores<sup>(2,5)</sup>. Fue registrada la presencia de adultos durante las campañas de muestreo.



## Resultados

### Distribución y características del hábitat

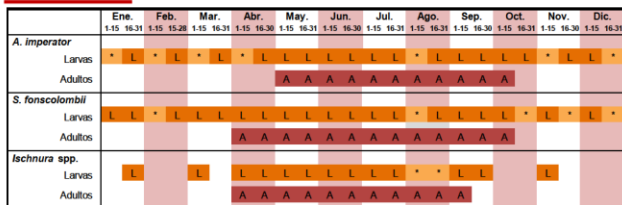


Local	Id. Local	Tipo	UTM X	UTM Y	Altitud (m.s.n.m)	AI	SF	IH	IP	Tot-P (µg/l)	OD (mg L-1)	pH	Cond. (µS cm-1)	T <sup>media</sup> (°C)	Uso del suelo
Lagoa do Negro	NEG	Perm	476639	4287739	553	Si	Si	Si	?	99,03	7,00	7,03	37,75	19,11	Pasto semi-natural
Lagoinha do Vale Fundo1	VF1	Temp	475712	4287838	577	No	Si	No	No	36,41	8,25	5,10	36,75	17,82	Bosque nativo
Lagoinha do Vale Fundo2	VF2	Temp	475605	4287864	578	Si	Si	Si	?	25,49	6,85	4,90	41,00	17,69	Bosque nativo
Lagoinha do Vale Fundo3	VF3	Temp	475505	4287935	583	No	Si	No	No	26,94	7,93	4,33	68,50	15,98	Bosque nativo
Lagoinha da Serreta	SER	Perm	471127	4289052	767	Si	Si	Si	?	29,13	7,58	5,50	47,75	19,28	Bosque nativo
Lagoa do Pinheiro	PNH	Perm	472213	4288811	912	Si	Si	Si	?	23,54	7,93	5,05	28,75	15,23	Bosque nativo
Lagoa do Ginjal	GIN	Perm	486263	4282967	387	Si	Si	Si	?	90,78	4,20	5,53	79,50	12,38	Pasto intensivo
Lagoa do Pico do Boi	BOI	Perm	483226	4287632	622	Si	No	No	No	257,28	7,55	6,80	32,50	14,18	Bosque nativo
Lagoa Negra	NGR	Perm	471858	4288362	844	No	Si	No	No	29,37	8,25	6,15	29,75	13,71	Bosque nativo
Lagoa Funda	FUN	Perm	472391	4287599	842	Si	Si	Si	?	49,27	8,33	5,50	28,00	13,61	Bosque nativo
Lagoa das Patas	PAT	Perm	478548	4287528	539	Si	Si	Si	?	104,88	7,10	5,60	38,75	16,48	Pasto semi-natural
Lagoa do Pico do Azeiro	ARE	-	483574	4285357	488	Si	Si	Si	?	65,53	7,13	5,23	49,50	15,07	Pasto semi-natural

**Tabla 1.** Características ambientales de las lagunas. Leyendas: Perm: permanente; Temp: temporal; AI: *Anax imperator*; SF: *Sympetrum fonscolombii*; IH: *Ischnura hastata*; IP: *Ischnura pumilio*. Tot-P: concentración de fósforo total; OD: Oxígeno disuelto; Cond.: conductividad eléctrica.

Fueron identificados individuos de *I. hastata* en todas las lagunas, a partir de especímenes en los últimos estadios larvarios de género *Ischnura*, pero no fue identificado ningún individuo de *I. pumilio*. Esto sugiere que *I. hastata* es más abundante que *I. pumilio* en Terceira, como ocurre en el resto del archipiélago, asociado a la baja concentración de nutrientes en las lagunas. Por lo general, las lagunas presentan aguas oligotróficas y ácidas, esto último probablemente asociado a sustratos rocosos ácidos (p.ej. basalto) y a la frecuente presencia de *Sphagnum* spp. En total, colectamos 637 larvas (202 *A. imperator*, 297 *S. fonscolombii* y 135 *Ischnura* spp). Aparecieron larvas en todas las lagunas muestreadas, y en 8 de ellas se observó la coexistencia de al menos tres especies.

## Fenología

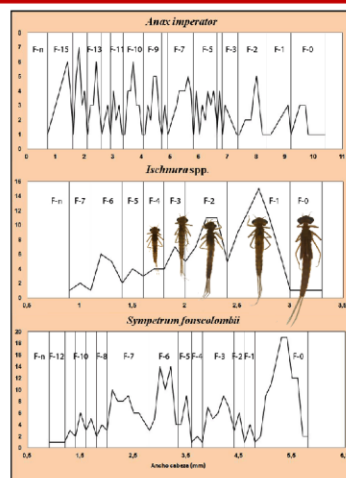


**Figura 2.** Fenología de larvas y adultos en las lagunas de la isla Terceira. Leyenda: L: larva; A: adulto; \*No existe registro para ese intervalo de fechas, pero su presencia es probable dada la continuidad de los registros. Fenología de larvas y adultos en la isla Terceira.

El estudio de la fenología reveló la presencia de larvas durante todo el año. En el caso de *Ischnura* las primeras larvas del último estadio se observan en el mes de abril, y de nuevo son abundantes en junio y julio, lo que sugiere dos generaciones anuales. Los adultos de *A. imperator*, *S. fonscolombii* e *I. hastata* se encuentran en el mismo periodo del año, siendo el periodo de vuelo de esta última ligeramente más restringido.



A la derecha se presenta un método para determinar las fases larvarias a partir de la frecuencia del ancho de la cabeza (mm) de las larvas<sup>(3)</sup>. Cuando hay un mínimo en la frecuencia del valor del ancho de la cabeza, creemos que hay un cambio de fase de desarrollo de la larva. En *Ischnura* sólo se detecta hasta la F-7, ya que las fases anteriores son más pequeñas que el poro de la red. Es interesante como una primera aproximación, pero sería adecuado contrastarlo con otros métodos de determinación de fases de desarrollo<sup>(2,5)</sup>, o incluso, con un experimento en el laboratorio.



## Referencias

- DROTRH. Direção Regional do Ordenamento do Território e Recursos Hídricos. (2008). Carta de ocupação do solo da Região Autónoma dos Açores. Secretaria Regional do Ambiente. Direção Regional do Ordenamento do Território e dos Recursos Hídricos. Ponta Delgada.
- Hawking H.J. & Timothy R. New. (1996). The development of dragonfly larvae (Odonata: Anisoptera) from two streams in north-eastern Victoria, Australia. *Hydrobiologia*, **337**, 13-30.
- Iteberê da Cunha M.C., Coscarán S., Azevedo de Bassi R.M. (1998). Determinación de los estadios larvales de *Simulium* (Diptera, Simuliidae) de Paraná, Brasil. *Acta Biológica Paranaense*, **27**, 57-66.
- Lorenzo Carballa M.O., Beatty C.D., Utzeri C., Vieira V. & Cordero Rivera A. (2009). Parthenogenetic *Ischnura hastata* revisited: present status and notes on population ecology and behaviour (Odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology* **12**, 395-411.
- Winterbourn M.J., Pohe S.R. & Ball O.J.P. (2011). Establishment of larval populations of the dragonfly *Tramea loewii* Kaup, 1866 (Odonata: Libellulidae) in lakes of northern New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, **38**:2, 173-179

## Agradecimientos

Agradecemos especialmente las contribuciones de: Olalla Lorenzo-Carballa, por la identificación de larvas en laboratorio y por su apoyo y comentarios; Laura Serrano, por la realización de los análisis de fósforo en laboratorio; Paulo A.V. Borges, Rui Elias y Rosalina Gabriel, por haber proporcionado los medios materiales y técnicos necesarios; y a la Fundación Barré, por haber financiado los estudios de máster de Lucas Lamelas López. Queremos agradecer también la colaboración de los/las que participaron en el trabajo de campo: David, María, Sergio, Raquel, Rubén, Alejo, Alex, Paco, Sergio, Jose, Casco, Herlander, Ana, Lucía, Rui y Gerson.