

DIVERSIDAD, ESTRATEGIAS VITALES Y FILOGEOGRAFÍA DE ESPECIES SENSIBLES AL CAMBIO CLIMÁTICO: TRICÓPTEROS EN EL PARQUE NACIONAL DE SIERRA NEVADA

CARMEN ZAMORA-MUÑOZ¹, MARTA SÁINZ-BARIÁIN¹, CESC MÚRRIA²,
NÚRIA BONADA², CARMEN ELISA SÁINZ-CANTERO¹, MARCOS GONZÁLEZ³,
JAVIER ALBA-TERCEDOR¹ Y JOSÉ MANUEL TIERNO DE FIGUEROA¹

RESUMEN

Sierra Nevada representa a la alta montaña mediterránea dentro del conjunto de Parques Nacionales y es un lugar ideal para testar los efectos del cambio climático por su altitud, climatología y por albergar una elevada biodiversidad. Se espera que dichos efectos sean especialmente severos en especies de alta montaña con un estrecho rango de distribución. En este proyecto se ha estudiado el orden Trichoptera en Sierra Nevada bajo distintos aspectos con el fin de utilizarlos como sensores del cambio climático. Se citan 42 especies en el macizo, de las que el 19% corresponden a endemismos ibéricos. El estudio morfológico y genético de las larvas de varias especies endémicas permitió encontrar caracteres fiables para poder realizar la descripción de las mismas y distinguirlas fácilmente de especies cercanas. Los resultados muestran que la temperatura media del agua de los ríos de Sierra Nevada ha aumentado en más de 2,5 °C en los últimos 20 años y que ha ido acompañada de un aumento de la riqueza de especies de tricópteros. Este aumento ha sido más acentuado al incrementar la altitud, presentando un máximo en altitudes intermedias, como consecuencia de la ampliación del rango de distribución de especies de tramos medios hacia cotas más elevadas y de colonización desde sierras próximas. Se han detectado cambios en el ciclo de vida de una de estas especies, posiblemente en respuesta a su reciente expansión en la alta montaña. Dado que las especies de tricópteros endémicas tienen un limitado rango de distribución podrían verse amenazadas por la expansión de otras especies con requerimientos ecológicos similares. El estudio de la genética de poblaciones de cuatro especies de limnefílidos, que difieren en capacidad dispersiva y distribución geográfica, indica una fuerte vulnerabilidad al cambio climático de las dos especies endémicas de *Annitella* en Sierra Nevada (*A. iglesiasi* y *A. esparraguera*) por estar localizadas en pocos ríos y tener un flujo genético bajo entre sus poblaciones, especialmente *A. esparraguera*. Los resultados de este proyecto ponen de manifiesto la vulnerabilidad de la biodiversidad acuática en Sierra Nevada y llaman a estrategias de conservación que consideren especialmente los ecosistemas fluviales del macizo.

Palabras clave: bioindicadores, biodiversidad, filogeografía, Trichoptera, cambio climático.

¹ Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. Campus de Fuentenueva, 18071-Granada. E-mail: czamora@ugr.es, msainzb@ugr.es, celisa@ugr.es, jalba@ugr.es, jmtdef@ugr.es Teléfono: 958 241 000 ext. 20028, Fax: 958 243 238.

² Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona (UB), Diagonal 643, 08028 Barcelona. E-mail: bonada@ub.edu, cmurria@ub.edu

³ Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Biología. Universidad de Santiago de Compostela. Campus Universitario Sur, 15782-Santiago de Compostela. E-mail: marcos.gonzalez@usc.es

SUMMARY

Sierra Nevada represents the Mediterranean high mountains into the Iberian National Parks and is an ideal place to test the effects of climate change for its altitude, climate and harbor a high biodiversity. It is expected that these effects are especially severe in high mountain species with a narrow distribution range. In this paper we have investigated the order Trichoptera in Sierra Nevada under different aspects in order to use them as sensors of climate change. 42 species are cited in the massif, of which 19% are endemic of the Iberian Peninsula. The morphological and genetic study of the larvae of several species endemic allowed finding reliable characters to perform larval descriptions and distinguish them easily from closely related species. The results show that the average water temperature of the rivers of Sierra Nevada increased more than 2.5 °C in the last 20 years and has been accompanied by an increase in species richness of caddisflies. This increase was more pronounced with increasing altitude, with a maximum at intermediate altitudes, due to the expansion of the species from middle reaches towards higher altitude and colonization from nearby mountains. Changes were detected in the life cycle of these species, possibly in response to its recent expansion into the high mountains. Because endemic species of caddisflies have a limited range they could be threatened by the expansion of other species with similar ecological requirements. The study of population genetics of four species of limnephilids, differing in dispersive capacity and geographic distribution, indicates a strong climate change vulnerability of the two endemic species of *Annitella* in Sierra Nevada (*A. iglesiasi* and *A. esparraguera*) as being located in a few rivers and having a low gene flow between populations, especially *A. esparraguera*. The results of this project highlight the vulnerability of aquatic biodiversity in the Sierra Nevada and call for conservation strategies of river ecosystems of the massif.

Key words: bioindicators, biodiversity, phylogeography, Trichoptera, climatic change.

INTRODUCCIÓN

Conocer la vulnerabilidad de la biodiversidad debido al cambio climático ha despertado un gran interés entre los ecólogos (e.g. SKOV & SVENNING 2004; WILSON *et al.* 2005; PARMESAN 2006; GOBBI *et al.* 2007; GURALNICK 2007). Sin embargo, existen pocos ejemplos de estudios llevados a cabo en ecosistemas dulceacuícolas (XENOPOULOS *et al.* 2005; ELLIOTT *et al.* 2006; BONADA *et al.* 2007), a pesar de que el cambio climático podría tener un impacto muy serio sobre estos ecosistemas y los organismos que los habitan debido al aumento de la temperatura y la alteración del régimen hidrológico (GIBSON *et al.* 2005; WRONA *et al.* 2006; TIERNO DE FIGUEROA *et al.* 2010; WOODWARD *et al.* 2010; FILIPE *et al.* en prensa). Así, por ejemplo, la abundancia de las especies de vertebrados de agua dulce ha disminuido mucho más entre 1970 y 2000 que la de los ecosistemas terrestres o marinos (ver por ej. Millenium ecosystem assess-

ment: <http://www.maweb.org>). Uno de los cambios detectados más frecuentes en organismos dulceacuícolas es una tendencia a modificar sus rangos de distribución a mayores latitudes y altitudes en respuesta al calentamiento global y otros factores relacionados (EEA 2008). Por ejemplo, estudios efectuados en América del Norte señalan desplazamientos latitudinales de unos 500 a 600 km en peces y macroinvertebrados en respuesta a incrementos de 3-4°C de temperatura (SHUTER & POST 1990; SWEENEY *et al.* 1992).

Los factores biogeográficos, geológicos, ecológicos e históricos han dejado una fuerte huella en la estructura de la biodiversidad (BONADA *et al.* 2009; MÚRRRIA *et al.* 2012), siendo la cuenca mediterránea excepcionalmente rica en especies (BLONDEL & ARONSON 1999; MYERS *et al.* 2000). De las más de 13.000 especies descritas para el orden Trichoptera (<http://entweb.clemson.edu/database/trichopt/>), 926 especies se citan en el Mediterráneo, 423 de ellas endémicas

de este área (TIERNO DE FIGUEROA *et al.* en prensa). En la Península Ibérica e Islas Baleares se citan 342, de las que 1/3 aproximadamente son especies endémicas (GONZÁLEZ & MARTÍNEZ-MENÉNDEZ 2011). Como en otros insectos acuáticos holometábolos, los huevos y los estadios juveniles (larva y pupa) son casi exclusivamente acuáticos, mientras que el adulto es terrestre y volador. Los tricópteros presentan un amplio rango de características ecológicas y estrategias alimenticias que les permite habitar en la mayoría de los ecosistemas dulceacuícolas (WILLIAMS & FELTMATE 1992; WIGGINS 2004). Por tanto, son especialmente adecuados para reflejar la intensidad de diferentes perturbaciones sobre los ecosistemas acuáticos (RESH 1992). El efecto que el cambio climático puede tener en la diversidad de tricópteros está basado en las siguientes hipótesis: (1) Las especies de distribución limitada (como las especies endémicas), caracterizadas por un restringido nicho ecológico y escasa capacidad dispersiva, están severamente más amenazadas por el cambio climático que las especies de amplia distribución (LENCIONI 2004; PARMESAN 2006); (2) Las especies típicas de la zona del potamon (grandes ríos en zonas bajas) pueden reaccionar al aumento de las temperaturas colonizando los tramos más altos de los ríos; en cambio, las que habitan la zona del crenon (fuentes en cabecera) no pueden desplazarse río abajo y tampoco pueden desplazarse aguas arriba por la inexistencia de hábitat. Como consecuencia de esa reducción de hábitat están más amenazadas por el cambio climático (LENCIONI 2004; PARMESAN 2006); y (3) las especies adaptadas a bajas temperaturas (especies estenotérmicas frías) están más amenazadas que las euritérmicas por el aumento de temperatura debido al cambio climático (HERING *et al.* 2009). Un elevado número de especies de tricópteros están ligados a la zona del crenon, presentan nichos ecológicos estrechos y se encuentran particularmente en sistemas montañosos de elevada altitud (BONADA *et al.* 2012). Recientemente se ha realizado una estima del potencial impacto del cambio climático sobre la biodiversidad de tricópteros europeos y se calcula que el 50% de las especies de la Península Ibérica se verán afectadas (HERING *et al.* 2009). Sin embargo, la información disponible sobre especies

del sur de Europa es muy escasa, basada muchas veces en la captura de unos pocos adultos, desconociéndose por completo las descripciones de las larvas, sus requerimientos medioambientales y ciclos biológicos (GRAF *et al.* 2008).

Los sistemas montañosos son especialmente sensibles a los efectos medioambientales del cambio global (PARMESAN 2006). De ahí que se hayan desarrollado estrategias científicas como, por ejemplo, el proyecto GLOCHAMORE (Global Change in Mountain Regions; <http://mri.scnatweb.ch/content/category/3/10/31/>). Sierra Nevada ha sido escogida como una de las Reservas Montañosas de la Biosfera de la UNESCO (MBRs; <http://mri.scnatweb.ch/content/view/23/31/>) para que, con su estudio, tener un mejor entendimiento de las causas y consecuencias del cambio global y mejorar la conservación de la biodiversidad. Sierra Nevada representa, dentro del conjunto de Parques Nacionales de la Península Ibérica, a los ecosistemas de alta montaña mediterránea. Por esto, es un área del planeta doblemente importante para estudiar y detectar efectos del cambio climático (FILIPE *et al.* en prensa). Por un lado forma parte de los sistemas montañosos de origen alpino y, por su situación latitudinal, recibe una fuerte insolación que afecta a las oscilaciones de temperatura. Por otro lado, en invierno las precipitaciones son fundamentalmente en forma de nieve mientras que en verano la pluviosidad es muy escasa. Este carácter mediterráneo y estepario hace de Sierra Nevada un montaña muy particular comparada con otras montañas europeas (PASCUAL & TINAUT 2001). De ahí que la fauna acuática de Sierra Nevada presente adaptaciones y estrategias vitales particulares para vivir en este ambiente tan estresante (PASCUAL & TINAUT 2001; RUANO *et al.* en prensa) que podrían reducir su vulnerabilidad al cambio climático, comparado con especies que habitan en otras regiones montañosas de Europa.

Los estudios encaminados a conocer la riqueza y biología de las especies del orden Trichoptera en Sierra Nevada son escasos pero se dispone de datos que comprenden un espectro temporal amplio que facilita comparativas históricas. Las primeras citas registradas se deben a capturas

aisladas de naturalistas e investigadores durante visitas esporádicas al macizo y sin ningún protocolo de muestreo estandarizado. El estudio más importante es el de SCHMID (1952), quien visitó varias localidades citando 17 especies de tricópteros, de las cuales 8 eran nuevas para la ciencia. Hasta entonces, sólo Navás (en SÁINZ-BARIÁIN *et al.* en prensa) había citado 5 especies en distintas localidades de Sierra Nevada, siendo una de ellas nueva para la ciencia. Posteriormente, los datos aislados de tricópteros de este macizo montañoso se pueden extraer de algunos trabajos sobre nuevas citas, descripción de especies y formas larvarias y estudios generales sobre macroinvertebrados acuáticos donde incluyen algunas localidades de Sierra Nevada (ver revisión en SÁINZ-BARIÁIN *et al.* en prensa). Desde la década de los 70, se han estado estudiando a los invertebrados acuáticos como bioindicadores de la calidad de las aguas en la Universidad de Granada. Aunque nunca se han realizado muestreos exclusivos para tricópteros, se posee material de colección e información de parámetros ambientales de muchas localidades muestreadas a finales de los 80 (ALBA-TERCEDOR *et al.* 1986; SAINZ-CANTERO 1989; ZAMORA-MUÑOZ & ALBA-TERCEDOR 1992a). Esta información es de gran utilidad para comparar datos actuales e históricos e inferir el posible efecto del cambio climático en la comunidad de tricópteros, que en definitiva es el principal objetivo de este proyecto.

Paralelamente se debe destacar que en la lista faunística de tricópteros de la Península Ibérica de GONZÁLEZ *et al.* (1992) se citan 23 especies en Sierra Nevada y destacan dos especies endémicas [*Annitella esparraguera* (Schmid, 1952) y *A. iglesiassi* González & Malicky, 1988]. Estas dos especies pertenecen a un género especialmente diverso en la Península Ibérica (con 8 especies) y con representantes en otras zonas de alta montaña europeas tan lejanas como los Cárpatos o los Balcanes o la Península Escandinava (SIPAHILER 1998; MALICKY 2011). Es de destacar que en la Península se distribuye una sola especie endémica por macizo montañoso, excepto en Sierra Nevada y Pirineos (donde coinciden una especie endémica con la especie de amplia distribución del grupo, *A. obscurata* (McLachlan, 1876). La

realización de una filogenia en base a datos moleculares de las especies del género *Annitella* Klápálek, 1907 permitiría reconstruir los procesos históricos de colonización y diversificación de estas especies que, por su rareza, se sospecha que son muy especialistas y, por lo tanto, sobre las que el cambio climático podría tener un mayor impacto. Un estudio de la genética de poblaciones puede ayudar a entender su capacidad dispersiva y se podrá inferir su vulnerabilidad al cambio climático.

El paso previo para poder aplicar medidas de conservación de ecosistemas y especies amenazadas es conocer la diversidad del grupo a conservar, por esto el primer objetivo es conocer la diversidad real de tricópteros en el Parque Nacional de Sierra Nevada y sus características ecológicas (*objetivo 1*). Debido a los escasos trabajos publicados hasta el momento, un estudio más extensivo e intensivo, combinando técnicas tradicionales con moleculares, nos daría una visión más aproximada de la diversidad de Trichoptera en Sierra Nevada (hipótesis 1). Concretamente, se pretende realizar un listado faunístico completo con datos de distribución y ecológicos, describir las fases larvarias de las especies que aún se desconozcan, modificar las claves de identificación existentes para incluir dichas especies y construir nuevas claves para los géneros incompletos.

Una vez se conozca la diversidad de tricópteros, esta información se va a usar para evaluar su estado de conservación mediante la comparación de datos faunísticos actuales con datos históricos y su relación con variables ambientales (*objetivo 2*). Si la biodiversidad de tricópteros depende de variables ambientales como la temperatura (HERING *et al.* 2009), los cambios ambientales que hayan ocurrido durante las últimas décadas en los ríos de Sierra Nevada quedarían reflejados en la riqueza y distribución de especies (hipótesis 2).

Como la vulnerabilidad de las especies endémicas es mayor por su estrecho nicho ecológico y poca capacidad dispersiva, se pretende conocer las estrategias vitales de algunas de estas especies, exclusivas de Sierra Nevada o compartidas con sierras próximas del sureste peninsular (*ob-*

jetivo 3). Debido a que se trata de un sistema caracterizado por presentar sequías en verano y congelación en invierno, son esperables estrategias vitales adaptadas a habitar en la alta montaña mediterránea (Hipótesis 3).

Así, el profundizar en el estudio de sus estrategias vitales y adaptaciones permitirá conocer qué amenazas afectarían a estas especies para poder tomar las medidas de conservación necesarias e impedir su desaparición por efecto del cambio global. Como la subfamilia Limnephilinae es propia de sistemas montañosos europeos y todos ellos tienen un riesgo elevado de pérdida de hábitat, se va a realizar una filogenia con especies de dos tribus de la subfamilia Limnephilinae: Chaetopterygini, que incluye los dos subgéneros del género *Annitella*, y Stenophylacini, con los géneros *Allogamus*, *Halesus*, *Potamophylax* y *Stenophylax*, presentes en Sierra Nevada, para entender la historia evolutiva de estas especies y cómo esta aproximación puede ofrecer información complementaria para evaluar la vulnerabilidad de las especies (objetivo 4).

La distribución actual de muchas especies de alta montaña puede ser explicada por factores como las glaciaciones y posterior retirada de los hielos durante el Pleistoceno, por lo que es predecible que este efecto se detectará en la historia evolutiva de estos géneros de limnefilidos (Hipótesis 4), especialmente de *Annitella* que, aunque presenta una especie de amplia distribución (*A. obscurata*), tiene 3 grupos de especies distribuidas exclusivamente en tres zonas europeas aisladas: Cárpatos, Balcanes y Península Ibérica, área donde se encuentra la mayor diversidad probablemente por el efecto península.

Mediante técnicas moleculares se pretende estimar la estructura genética y grado de aislamiento de las poblaciones de *Annitella* (*A. esparaguera* y *A. iglesiasi*) (objetivo 5) y *Allogamus mortoni* en Sierra Nevada, y la especie de amplia distribución *A. obscurata* en Noruega. Con esto se pretende conocer la capacidad de dispersión de estas especies y su posible vulnerabilidad comparando diferentes características biológicas y regiones. Si existe flujo genético entre poblaciones en cada una de las especies de Sierra Nevada, los proce-

dos de extinción-colonización podrían ser la estrategia que permitiría la conservación de dichas especies. En cambio, si las poblaciones estuvieran aisladas, el efecto del cambio climático podría ser dramático y la conservación de cada especie dependería de la plasticidad de sus estrategias vitales y la conservación de su hábitat (Hipótesis 5).

MATERIAL Y MÉTODOS

Objetivo 1: Diversidad de tricópteros de Sierra Nevada y características ecológicas

Toma de datos de muestras biológicas

Durante los años 2008-2009 se muestrearon un total de 47 localidades situadas en 32 ríos del macizo de Sierra Nevada (ver Apéndice 1 y Fig. 1). 21 de estas localidades se escogieron porque habían sido muestreadas anteriormente durante el periodo 1986-87, ver Introducción), mientras que otras nunca habían sido estudiadas o se tenían únicamente conocimientos a partir de la bibliografía de algunas de las especies que las habitan (ver SÁINZ-BARIÁIN *et al.* en prensa).

Las muestras biológicas tomadas durante los años 2008-2009 sirvieron para cumplir todos los objetivos del trabajo, aunque para el objetivo 3 se realizaron muestreos complementarios que se detallan más adelante. Se realizaron tres muestreos cualitativos estacionales (primavera, verano y otoño) en los distintos mesohábitats distinguibles en cada localidad (Fig. 2A) siguiendo el protocolo GUADALMED (JÁIMEZ-CUÉLLAR *et al.* 2002). Al tratarse de un espacio protegido, se procuró que el muestreo realizado dejara el menor impacto en la localidad estudiada, por lo tanto el material se separó en el campo. Se reservaron unos pocos individuos de cada taxón diferenciado, con el fin de identificarlos en el laboratorio al mayor nivel taxonómico posible, y el resto se devolvió vivo al río. El material se conservó en alcohol al 70% o absoluto (para las muestras que se usaron en análisis moleculares). Como la identificación a nivel de especie de algunos grupos es difícil en estadio larvario, también se colectaron larvas y pupas vivas que se llevaron al laborato-

rio en un dispositivo de pequeños contenedores conectados a aireadores para su cría y posterior emergencia hasta adulto, lo que permitía una determinación taxonómica fiable. Además, se capturaron adultos en el campo, manguendo la vegetación de ribera mediante una red entomológica o usando trampas de luz actínica y ultravioleta.

Análisis de muestras biológicas

En el laboratorio se identificaron, bajo una lupa binocular MOTIC modelo SMZ-168-BL, todos los ejemplares colectados hasta nivel de especie mediante el uso de claves (WARINGER & GRAF 1997; WILLIAMS & WIGGINS 1981; VIEIRA-LANERO 2000; WALLACE *et al.* 2003; MALICKY 2004; LECHTHACER & STOCKINGER 2005) o trabajos científicos de grupos taxonómicos concretos (principalmente LEPNEVA 1966; HIGLER & SOLEM 1986; CAMARGO &

GARCÍA DE JALÓN 1988; ZAMORA-MUÑOZ & ALBA-TERCEDOR 1992b, 1995; ZAMORA-MUÑOZ *et al.* 1995, 1997, 2002; PANZENBÖCK & WARINGER 1997; VIEIRA-LANERO *et al.* 2003; RUIZ-GARCÍA *et al.* 2004; RUIZ-GARCÍA & FERRERAS-ROMERO 2007; MÚRRIA *et al.* 2010).

El listado completo de especies de tricópteros de Sierra Nevada se obtuvo no sólo a partir de los muestreos realizados, sino también tras revisar material de colección (ver Material y métodos de objetivo 2) y tras realizar una exhaustiva revisión bibliográfica tanto de material publicado como inédito. La mayoría de estos datos inéditos provienen de varios estudios ecológicos sobre macroinvertebrados realizados en la Universidad de Granada, en torno a tesis doctorales, tesinas e informes científicos con localidades en Sierra Nevada (ALBA-TERCEDOR *et al.* 1986; SÁINZ-CANTERO 1989; ZAMORA-MUÑOZ 1992; ZAMORA-MUÑOZ & ALBA-

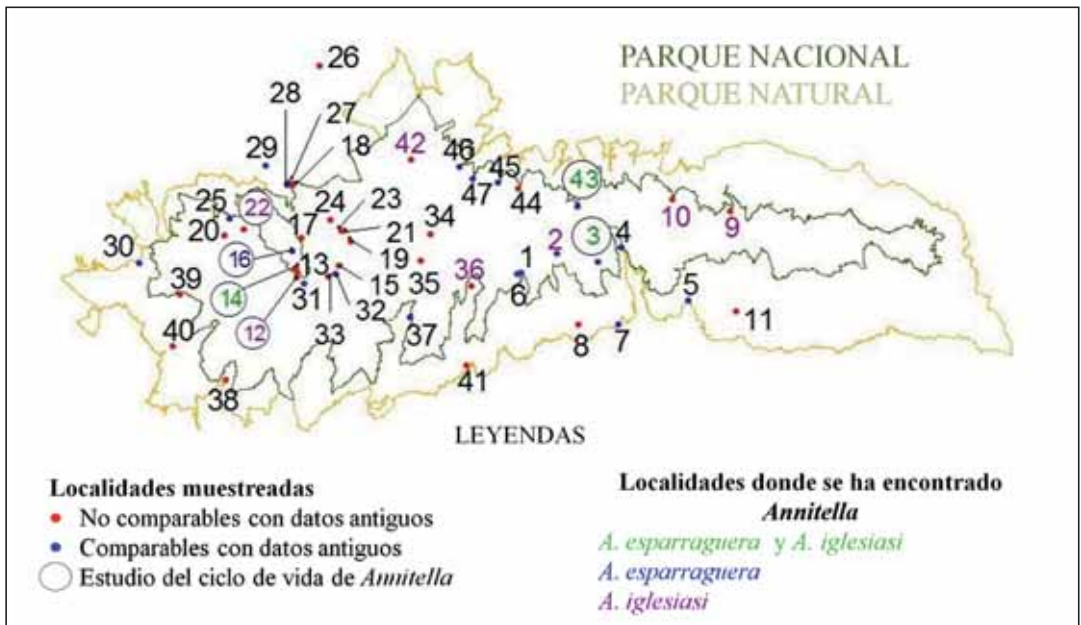


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo y de la zona muestreada. Se señalan en distinto color las localidades utilizadas para el estudio comparativo (1986-1987 vs. 2008-2009) y donde se capturaron las especies del género *Anitella*. Ver Apéndice 1 para la correspondencia de las localidades.

Figure 1. Site location and sampling area. The localities used for the comparative study (1986-1987 vs. 2008-2009) and where the species of *Anitella* were recorded are shown in different colours. See Appendix 1 for corresponding localities.



Figura 2. A. Muestreo cualitativo estacional (primavera, verano y otoño) con red de mano. B. Muestreo semicuantitativo para el estudio de ciclo de vida de *Annitella* con cilindro de Hess.

Figure 2. A. Qualitative seasonal sampling (spring, summer and autumn) with hand-net. B. Semiquantitative sampling for the study of the life cycle of *Annitella* with Hess sampler.

TERCEDOR 1992a; TIERNO DE FIGUEROA 1998; JÁIMEZ-CUÉLLAR 2004; POQUET 2007). En total, se recopiló información de aproximadamente 100 localidades.

Toma de datos y análisis de muestras medioambientales

A la vez que se realizaba la toma de muestras biológicas, se midieron *in situ* los siguientes parámetros físico-químicos (medidos mediante sensores, indicados entre paréntesis): Temperatura en °C y pH (Waterproof pHTestr 10, 20 y 30, Eutech Instruments, Oakton), Conductividad

(Eutech Conductivímetro Eco-Scan Con6 Agua), Oxígeno en ppm y porcentaje (WTW Oximeter Oxi 320/set) y caudal (velocímetro MiniWater Mini 20 Probe, Omni Instruments). Además se tomaron datos de la anchura máxima y mínima del río y se calcularon distintos índices que caracterizaran el hábitat. La calidad del hábitat fluvial se midió mediante el índice IHF (PARDO *et al.* 2002) y la calidad de la vegetación de ribera se evaluó con el índice QBR (MUNÉ *et al.* 2003). Por último, para evaluar la estabilidad del canal se cuantificó el índice Pfankuch-Rosgen (PFANKUCH 1975).

También se tomaron muestras de agua estacionalmente (primavera, verano y otoño) para medir los siguientes nutrientes y cationes en el laboratorio según la metodología descrita en RODIER (1998): amonio (mg/l); fosfatos (mg/l); nitritos (mg/l); nitratos (mg/l); sulfatos (mg/l), calcio (mg/l), magnesio (mg/l) y cloruros (mg/l).

Objetivo 2: Comparación de fauna actual e histórica de tricópteros en Sierra Nevada

Toma de datos y análisis de muestras biológicas

De las 47 localidades fijadas para el estudio, 21 pudieron ser escogidas para realizar el estudio comparativo entre décadas (1986-1987 vs. 2008-2009) ya que se habían muestreado anteriormente durante el periodo 86-87 (Apéndice 1, Fig. 1). Sin embargo, dos de ellas, correspondientes a tramos medios (Río Nechite a 840 m s.n.m. y Grande de los Bérchules a 1797 m s.n.m.), tuvieron que ser excluidas por encontrarse secas durante el verano y el otoño de los muestreos actuales. Esto es un primer indicativo de que las condiciones ambientales pueden haber cambiado desde los 80 hasta ahora.

El material histórico para poder realizar el trabajo comparativo procedía de muestreos realizados previamente en Sierra Nevada (ALBA-TERCEDOR *et al.* 1986; SAINZ-CANTERO 1989; ZAMORA-MUÑOZ & ALBA-TERCEDOR 1992a). La metodología de muestreo seguida en ambos pe-

riodos (1986-87 y 2008-09) fue la misma y descrita en el objetivo anterior. Este material se encontraba en la colección de tricópteros del Dpto. de Zoolo-gía de la Universidad de Granada y se identificó hasta nivel de especie siempre que fue posible.

Análisis estadísticos

Se calcularon las curvas de acumulación de riqueza de especies en ambas épocas para comprobar si el esfuerzo de muestreo fue similar en los periodos estudiados (1986-1987 y 2008-2009; Fig. 3). Para su realización se utilizó el programa EstimateS (COLWELL 1997, 2000). Las curvas se ajustaron mediante la ecuación de Clench (FAGAN & KAREIVA 1997; MORENO & HALFFTER 2000). La proporción de fauna registrada en los muestreos antiguos fue del 80% y del 89% en los actuales.

Las diferencias de temperatura entre épocas se calcularon mediante Modelos Generales Lineales (GLM) tomando como factor aleatorio la localidad y como factores fijos la estación del año, la década estudiada y las interacciones de primer y segundo orden.

Las diferencias de riqueza entre épocas se calcularon mediante GLMs tomando como variable independiente la estación del año y como covariables las diferencias de temperatura entre épocas, la altitud y la altitud². La relación entre diferencias de riqueza y de temperatura para las distintas estaciones se estimó con una ANCOVA (mismo modelo anterior más la interacción entre diferencias en temperatura y estación del año).

Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el programa STATISTICA v.7©.

Objetivo 3: Estrategias vitales de tricópteros endémicos

Toma de datos de muestras biológicas

Debido al escaso conocimiento previo de la distribución de especies en Sierra Nevada, los muestreos encaminados al estudio del ciclo de vida de las especies endémicas se realizaron el segundo año de campaña (2009), eligiendo 6 localidades dónde el año anterior se encontraron las especies objeto de estudio (Apéndice 1, Fig. 1). En estas localidades se realizaron muestreos cuantitativos

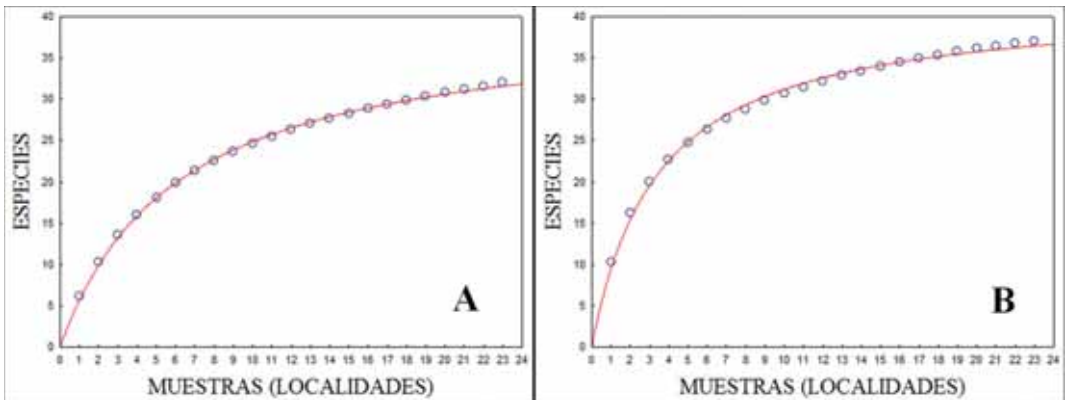


Figura 3. Curvas de acumulación de especies para el inventario de tricópteros en Sierra Nevada efectuadas con EstimateS 5.01 (COLWELL 1997). A: campaña de muestreo 1986-1987. B: campaña de muestreo 2008-2009. Se ha utilizado la ecuación de Clench para ajustar ambas curvas de colecta (A: Sobs=32; R²= 0,999; a/b=40; pendiente=0,3; Sobs / (a/b)=80%; B: Sobs=37; R²=0,998; a/b=42; pendiente=0,2; Sobs / (a/b)=89%).

Figure 3. Species accumulation curves for the inventory of caddisflies in the Sierra Nevada made with EstimateS 5.01 (COLWELL 1997). A: sampling campaign 1986-1987. B: sampling campaign 2008-2009. Both curves were adjusted by the Clench equation (A: Sobs = 32, R² = 0.999, a/b = 40, slope = 0.3; Sobs / (a/b) = 80%, B: Sobs = 37; R² = 0.998; a/b = 42, slope = 0.2; Sobs / (a/b) = 89%).

mensuales o quincenales. Para ello, se tomaron seis muestras de material bentónico con un cilindro de Hess de superficie conocida (17 cm de diámetro; Fig. 2B). Las muestras colectadas en el primer muestreo se fijaron y se identificaron en el laboratorio (especies endémicas más especies acompañantes). En los muestreos sucesivos, las muestras fueron separadas en campo, se tomaron datos correspondientes al estadio larvario en el que se encontraban y se devolvieron sin daño a la comunidad. Algunas pupas maduras (próximamente a la emergencia) fueron llevadas vivas al laboratorio para conseguir la emergencia del adulto. Algunos ejemplares colectados se fijaron en alcohol absoluto y se conservaron a -24 °C en un congelador para posteriores estudios moleculares (objetivos 4 y 5).

Toma de datos y análisis de muestras medioambientales

En las localidades seleccionadas, además de la toma de datos medioambientales descritos para el objetivo 1, se instalaron medidores en continuo de temperatura iBTag modelo iBCod G1 que tomaron la T^a cada hora durante los meses de estudio, para determinar el rango de tolerancia térmica de las especies endémicas. Se midió también la granulometría de cada muestra utilizando un granulómetro con 13 tamaños distintos de tamiz, desde 1 a 120 mm. Para calcular la biomasa de productores primarios, se midió la cantidad de clorofila bentónica en tres momentos del año (primavera, verano, otoño) siguiendo la metodología descrita en GÓMEZ *et al.* (2009). Se midieron también la cantidad y calidad de la materia orgánica particulada gruesa y fina para conocer la disponibilidad de alimento. En cada localidad se tomaron tres muestras de material bentónico al azar con un core de metacrilato de 20 cm, en tres momentos del año (primavera, verano y otoño) tras extraer los macroinvertebrados. Se separaron la materia orgánica particulada gruesa (>1 mm) y fina (0,05-1 mm) mediante tamices y se calculó la cantidad de cada una siguiendo la metodología general descrita en POZO *et al.* (2009). Tras homogeneizar las muestras por triturado, el contenido en Carbono y Nitrógeno de todas las fracciones se midió con un

análisis orgánico elemental CHNS. Se calculó la razón C/N para conocer la calidad de la materia orgánica.

Objetivos 4 y 5: Filogenia de la subfamilia Linnephilinae y análisis genéticos poblacionales de tres especies europeas del género *Annitella* y *Allogamus mortoni*

Recogida de material de otras localidades

La filogenia se realizó con un total de 44 individuos secuenciados pertenecientes a 27 especies morfológicas de dos tribus de la subfamilia Linnephilinae: Chaetopterygini con los dos subgéneros de *Annitella* y los géneros *Chaetopteryx* y *Chaetopterygopsis*, y Stenophylacini con los géneros *Allogamus*, *Halesus*, *Potamophylax* y *Stenophylax*, y se usó el grupo externo del género *Drusus* de la subfamilia Drusinae. Por su distribución y rareza, este estudio se focalizó especialmente en el género *Annitella* que en Europa consta de 13 especies. Los ejemplares de estas especies se obtuvieron por muestreos en Sierra Nevada, otras regiones de la Península Ibérica y Noruega, y se solicitó material a varios colaboradores europeos. Al tratarse de especies raras, muy difíciles de localizar por su restringida distribución, dos de las especies ibéricas, *A. cabeza* Siphahiler, 1998 y *A. lalomba* Siphahiler, 1998, finalmente no pudieron ser capturadas. Sin embargo, en la localidad tipo de *A. cabeza* se encontró *A. amelia* Siphahiler, 1998 que previamente había sido citada sólo en Portugal (SÁINZ-BARIÁIN & ZAMORA-MUÑOZ, 2012). En la Figura 4 se muestra un mapa donde se sitúan las localidades de procedencia del material de las distintas especies: *A. amelia* y *A. sanabriensis* (González & Otero, 1985) en la cordillera Cantábrica; *A. iglesiasi* y *A. esparraguera* en Sierra Nevada, ésta última también se colectó en la Sierra de Cazorla y en la Sierra de Baza; *A. apfelbecki* (Klapálek 1899) y *A. triloba* (Marinković & Gospodnetić 1957) en los Balcanes; *A. chomiacensis* (Dziedzielewicz 1908), *A. lateroproducta* (Botosaneanu 1952), *A. thuringica* (Ulmer 1909) y *A. obscurata* (McLachlan, 1876) en los Cárpatos, ésta última también procedente de dos localidades de Noruega; y *A. pyrenaica* (Navás, 1930) en Pirineos. También se colectaron las especies *Chaetopteryx*

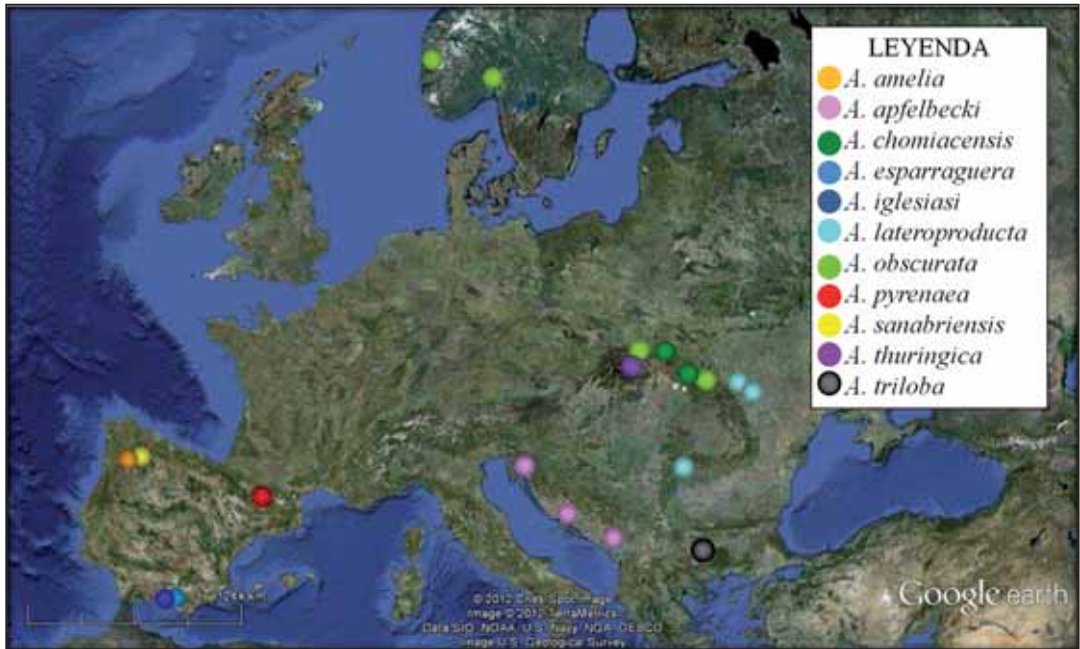


Figura 4. Mapa donde se sitúan las localidades de procedencia del material de las distintas especies del género *Annitella* utilizadas en los estudios genéticos.

Figure 4. Map where it is indicated the origin of the material from the different species of *Annitella* used in the genetic studies.

villosa (Fabricius, 1798) en Noruega y *Chaetopteryx lusitanica* Malicky, 1974 en Cabeza de Manzaneda, dentro de la tribu Chaetopterygini. Para la tribu Stenophylacini, dentro del género *Allogamus*, se colectó en Sierra Nevada y sistema montañosos cercanos la especie *A. mortonii* (Navás, 1907), *A. gibraltarius* González & Ruiz, 2001 en la Sierra del Aljibe, *A. liganifer* (McLachlan, 1876) en Albacete, *A. laureatus* (Navás, 1918) en Cabeza de Manzaneda y *A. auricollis* (Pictet, 1834) en Pirineos. De esta tribu también se colectaron *Potamophylax* sp., *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834) y *Halesus tessellatus* Rambur, 1842 en Sierra Nevada y *Stenophylax sequax* (McLachlan, 1875) en Cabeza de Manzaneda.

Para aquellos grupos taxonómicos que no se pudieron encontrar durante los muestreos, pero eran importantes para la filogenia, se descargaron secuencias del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa subunidad I (cox1) de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>):

GQ470609 *Drusus bosnicus* Klapalek, 1899
 DbsVMIM1, FJ799804 *Allogamus uncatus* (Brauer, 1857) F, FJ799824 *A. uncatus* X, FJ799819 *A. uncatus* O, FJ799812 *A. uncatus* H, FJ799807 *A. uncatus* E, FJ799801 *A. uncatus* B, HM005185 *Chaetopterygopsis maclachlani* Stein, 1874 H21, FJ002688 *Chaetopteryx fusca* Brauer, 1857, EU215083 *Chaetopteryx rugulosa* Kolenati, 1848.

Los análisis de genética de poblaciones se desarrollaron con 4 especies que tienen una distribución diferenciada. Por un lado, *A. iglesiasi* y *A. esparraguera* son endémicas de Sierra Nevada y de las Sierras Béticas, respectivamente, tienen una distribución muy estrecha y se supone que poca capacidad de vuelo (se han descrito especímenes braquípteros, ver Resultados). Por otro lado se usaron dos especies ampliamente distribuidas y con mayor capacidad de vuelo: *A. mortonii* endemismo iberomagrebí que habita, además de en Sierra Nevada, en macizos próximos del sur peninsular y del Rif marroquí (BO-

NADA *et al.* 2008) y *A. obscurata* distribuida por el centro y norte de Europa (MALICKY 2011). Los ejemplares procedieron de Sierra Nevada, otras localidades del sur peninsular, un par de localidades del Parq Nacional de Talassantane en el Rif marroquí y dos de Noruega (ver Tabla 1 y Material y métodos de objetivos anteriores).

Análisis genéticos y filogenéticos

La extracción de ADN se realizó a partir de 352 organismos conservados previamente en alcohol absoluto. Obtuvimos secuencias parciales del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa subunidad I (*cox1*, 541 pb) y dos genes nucleares: factor de elongación 1- α (*ef1 α* ; 483 pb) y el ribosomal 28S de su subunidad D3 (28S; 645 pb). El DNA se extrajo con el kit comercial Promega WizardSV. Estos genes se amplificaron siguiendo el protocolo desarrollado en MÚRRIA *et al.* (2012) donde se modificaron los cebadores de *cox1* según PAULS *et al.* (2003). Todos los segmentos de ADN amplificados fueron secuenciados en ambas direcciones con el secuenciador ABI Prism 377 (Applied Biosystems) usando Big Dye Terminator ver. 3.1. Todas las secuencias ABI fueron editadas con Sequencer ver. 4.6 (Gene Codes Corp, Ann Harbor, MI, USA).

Por su alta variabilidad intraespecífica y su distribución en grupos que coinciden mayoritariamente a especies, el gen *cox1* es ampliamente usado para estudios de taxonomía molecular y genética de poblaciones. Ambas aproximaciones han sido usadas en este trabajo. Las secuencias de *cox1* se colapsaron en haplotipos y solo se usó una copia de cada haplotipo para obtener un árbol filogenético de máxima verosimilitud con RAxML v.7.3.0 (STAMATAKIS 2006) con el modelo de sustitución GTR + γ . Con este árbol se obtuvo una primera aproximación de la diversidad de especies y se escogieron uno o dos individuos de cada una para secuenciar los genes *ef1 α* y 28S usados en la filogenia (objetivo 4). Todos los genes tuvieron muy poca variabilidad y no se detectó ninguna inserción o deleción, por esto se alinearon visualmente. Con los tres genes encadenados se obtuvo un árbol de máxima verosimilitud realizados en RAxML v.7.3.0

Especies	Sitio	Cuenca	Huso	X_UTM	Y_UTM	Región	n	h (hd)	S	Pi	Snn (p-value)
<i>Annitella</i> <i>esparaguera</i>	Río Alhama	Guadiana Menor	30	477554	4112204	Sierra Nevada	2	2 (5,11)	2	0.0037	
	Borreguiles Monachil	Genil	30	465816	4103202	Sierra Nevada	14	3 (2,3,4)	4	0.00246	
	Borreguiles Dilar	Genil	30	466148	4104564	Sierra Nevada	2	2 (7,8)	1	0.00185	
	Río Gor	Guadiana Menor	30	513147	4133118	Sierra de Baza	16	5 (1,6,10,12,13)	5	0.0037	
	Nacimiento Guadalquivir	Guadalquivir	30	505475	4194974	Sierra de Cazorla	8	2 (9,10)	1	0.00185	
TOTAL							42	13	10	0.00481	0.38 (0.036*)
<i>Annitella</i> <i>iglesiasi</i>	Río Alhama	Guadiana Menor	30	477554	4112204	Sierra Nevada	4	4 (1,2,6,8)	5	0.00555	
	Río Gor	Guadiana Menor	30	513147	4133118	Sierra de Baza	1	1 (2)	-	-	
	Río Laroles	Adra	30	495909	4102162	Sierra Nevada	6	4 (5,6,7,10)	5	0.0037	
	Manuel Casas	Genil	30	460987	4105369	Sierra Nevada	19	5 (2,3,4,6,9)	5	0.00481	
	Barranco de las moscas	Andarax	30	504076	4107093	Sierra Nevada	1	1 (7)	-	-	
	Barranco Pasillos	Guadiana Menor	30	493948	4107674	Sierra Nevada	2	2 (6,7)	1	0.00185	
TOTAL							33	10	8	0.00444	0.7750 (->0.05)

(Continúa)

Especies	Sitio	Cuenca	Huso	X_UTM	Y_UTM	Región	n	h (Id)	S	Pi	Snn (p-value)
<i>Annitella obscurata</i>	Bergsvika (Lake Mjosa)	Glomma	32	588838	6761585	Noruega	13	3 (1,3,5)	3	0.0037	
	Vollen	Atna	32	553888	6872801	Noruega	10	2 (1,2)	1	0.00185	
TOTAL							23	4	4	0.00296	1 (>0.05)
<i>Allogamus mortoni</i>	Río Laroles	Adra	30	495909	4102162	Sierra Nevada	13	2 (5,7)	2	0.0037	
	Río Nechite	Adra	30	491880	4102947	Sierra Nevada	1	1 (5)	-	-	
	Barranco de Dólar	Andarax	30	502043	4106938	Sierra Nevada	5	2 (5,6)	1	0.00185	
	Barranco de las moscas	Andarax	30	504076	4107093	Sierra Nevada	6	1 (5)	-	-	
	Río Nacimiento	Andarax	30	508956	4107159	Sierra Nevada	1	1 (5)	-	-	
	Arroyo Añales	Genil	30	420532	4086141	Sierra Almiñara	18	3 (1,4,14)	26	0.03204	
	Arroyo Cerezal	Genil	30	412159	4087244	Sierra Almiñara	4	1 (14)	-	-	
	Borreguiles Dílar	Genil	30	466148	4104564	Sierra Nevada	4	2 (7,10)	10	0.01848	
	Leguillos de la Virgen	Genil	30	466213	4100626	Sierra Nevada	3	1 (7)	-	-	
	Río Darro	Genil	30	454650	4122600	Sierra de Huétor	1	1 (25)	-	-	
	Benamahoma	Guadalete	30	279000	4072000	Sra. Grazalema	12	1 (14)	-	-	
	Grande de los Bérchules	Guadalefo	30	483524	4099759	Sierra Nevada	3	2 (5,7)	2	0.0037	
	Gor	Guadiana Menor	30	513147	4133118	Sierra de Baza	2	2 (7,9)	3	0.00557	
	Nacimiento Guadalquivir	Guadalquivir	30	503687	4196786	Sierra de Cazorla	10	4 (11,12,13,17)	4	0.0037	
	Barranco Pasillos	Guadiana Menor	30	493948	4107674	Sierra Nevada	3	2 (5,7)	2	0.0037	
	Prado Negro	Guadiana Menor	30	459100	4130900	Sierra de Huétor	31	8 (1,4,15,16,17,18,24,25)	32	0.02429	
Río Alhama	Guadiana Menor	30	477554	4112204	Sierra Nevada	12	3 (5,7,8)	2	0.0038		
Río Fardeles	Guadiana Menor	30	461115	4128569	Sierra de Huétor	1	1 (4)	-	-		
Canuto del Aljibe	Guadlario	30	264000	4047000	Sierra del Aljibe	11	3 (20,22,23)	2	0.00246		
La Saucedá	Guadlario	30	268000	4045000	Sierra del Aljibe	10	5 (14,19,20,21,22)	4	0.00464		
Madisouka	Laou	30	304607	3893702	Rif, Marruecos	3	2 (2,3)	1	0.00185		
Maggo	Laou	30	300922	3886531	Rif, Marruecos	9	1 (3)	-	-		
TOTAL							163	25	39	0.02293	0.20045 (0.002**)

Tabla 1. Localidad, cuenca y localización geográfica de los sitios donde se han secuenciado individuos de *Amitella esparaguera*, *A. iglesiisi*, *A. obscurata* y *Allogamus mortoni* para el análisis de genética de poblaciones. Para cada localidad se indican los individuos secuenciados (n), el número de haplotipos (h) y su identificación (Id), la diversidad nucleotídica π y el estadístico Snn usado para calcular la diferenciación genética y el p-valor asociado.

Table 1. Site name, basin and geographical localization of the sites included in the population genetic analysis for the species *Amitella esparaguera*, *A. iglesiisi*, *A. obscurata* y *Allogamus mortoni*. For each site sample size (n), haplotype diversity (h) and haplotype code (Id), nucleotide diversity (π), and the statistic Snn used for testing genetic differentiation (p-value) is indicated.

(STAMATAKIS 2006) con un modelo de sustitución GTR + γ usado separadamente para cada uno de los genes. El mejor árbol fue seleccionado con 100 inferencias múltiples y el soporte para cada clado se estimó con la media de 1000 bootstraps no paramétricos replicados sobre la matriz original usando un modelo GTRCAT.

Para los análisis genéticos poblacionales se secuenciaron hasta un máximo de 19 individuos de *A. iglesiasi*, *A. esparaguera*, *A. obscurata* y de 31 individuos de *A. mortoni* en cada una de las poblaciones donde se localizaron (Tabla 1). Para cada población se calculó el número de haplotipos, los nucleótidos segregados y la diversidad nucleotídica π (NEI 1987) y para cada especie se calculó la diferenciación genética basada en la secuencia de nucleótidos con el índice Snn (HUDSON 2000) que permite inferir el flujo genético entre sus poblaciones (objetivo 5). Estos cálculos se realizaron con el programa DNA.SP v5 (LIBRADO & ROZAS 2009). Debido a que el número de poblaciones con más de cuatro individuos por especie de *Annitella*

fue muy reducido, no se pudo analizar la distribución de la varianza molecular (AMOVA), que es un estadístico ampliamente utilizado para estimar flujo genético entre poblaciones, y éste solo se pudo inferir con el índice Snn. Esto es un indicador de la reducida distribución y abundancia de las especies de *Annitella* en Sierra Nevada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad de Tricópteros de Sierra Nevada

Listado faunístico

Tras la identificación de más de 2000 ejemplares confirmamos la presencia de 42 especies de tricópteros en cotas medio-altas de Sierra Nevada (ver Tabla 2). En SÁINZ-BARIÁIN *et al.* (en prensa) se detallan las preferencias ecológicas (zona fluvial, altitud, microhábitat o preferencia de sustrato, velocidad de corriente, temperatura y estación de emergencia) de las especies presen-

Nombre	Distribución altitudinal en Sierra Nevada	Distribución mundial	Categoría corológica
<i>Rhyacophila meridionalis</i> E. Pictet, 1865	1000-2900	Sur de Europa	EUROPEA
<i>Rhyacophila munda</i> McLachlan, 1868	800-1800	Sur de Europa y norte de África	PALEÁRTICA
<i>Rhyacophila nevada</i> Schmid, 1952	800-2600	Endemismo ibérico	IBÉRICA
<i>Rhyacophila occidentalis</i> McLachlan, 1879	1200-2100	Sur de Europa	EUROPEA
<i>Glossosoma boltoni</i> Curtis, 1834	1000-1500	Europa	EUROPEA
<i>Glossosoma privatum</i> McLachlan, 1884	700-900	Endemismo ibérico	IBÉRICA
<i>Agapetus fuscipes</i> Curtis, 1834	1000-1800	Europa central y occidental	EUROPEA
<i>Stactobia furcata</i> Mosely, 1930	1700-1800	Sur de Europa	EUROPEA
<i>Oxyethira unidentata</i> McLachlan, 1884	800-1000	Mediterráneo y norte de África	PALEÁRTICA
<i>Hydroptila vectis</i> Curtis, 1834	800-1800	Suroeste de Asia, Europa y norte de África	PALEÁRTICA
<i>Philopotamus montanus</i> (Donovan, 1813)	1000-2100	Europa	EUROPEA

(Continúa)

Nombre	Distribución altitudinal en Sierra Nevada	Distribución mundial	Categoría corológica
<i>Wormaldia occipitalis</i> (Pictet, 1834)	1100-1200	Centro y sur de Europa	EUROPEA
<i>Hydropsyche iberomaroccana</i> González y Malicky, 1993	500-700	Península Ibérica y norte de África	IBEROMAGREBÍ
<i>Hydropsyche incognita</i> Pitsch, 1993	800-1700	Centro y sur de Europa	EUROPEA
<i>Hydropsyche infernalis</i> Schmid, 1952	800-1900	Endemismo ibérico	IBÉRICA
<i>Hydropsyche instabilis</i> (Curtis, 1834)	800-1900	Europa	EUROPEA
<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)	1100-1300	Europa	EUROPEA
<i>Hydropsyche tibialis</i> McLachlan, 1884	1000-2100	Endemismo ibérico	IBÉRICA
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	1300-2900	Europa	EUROPEA
<i>Plectrocnemia geniculata almoravida</i> McLachlan, 1871	1200-1800	Centro y sur de Europa y norte de África	PALEÁRTICA
<i>Polycentropus kingi</i> McLachlan, 1881	1000-1900	Europa y norte de África	PALEÁRTICA
<i>Tinodes assimilis</i> McLachlan, 1865	900-1900	Europa occidental	EUROPEA
<i>Brachycentrus maculatum</i> (Fourcroy, 1785)	700-1350	Asia y Europa	PALEÁRTICA
<i>Micrasema longulum</i> McLachlan, 1876	1200-2500	Centro y sur de Europa	EUROPEA
<i>Micrasema cf. minimum</i> McLachlan, 1876	1400-1500	Sur de Europa	EUROPEA
<i>Micrasema maestum</i> (Hagen, 1868)	1000-2150	Sur de Europa y norte de África	IBEROMAGREBÍ
<i>Lepidostoma basale</i> (Kolenati, 1848)	1000-1900	Europa excepto Escandinavia	EUROPEA
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	1200-1300	Europa	EUROPEA
<i>Anomalopterygella chauviniana</i> (Stein, 1874)	1000-2900	Sur de Europa	EUROPEA
<i>Limnephilus obsoletus</i> Rambur, 1842	2700-2900	Endemismo ibérico	IBÉRICA
<i>Potamophylax latipennis</i> (Curtis, 1834)	1200-2900	Siberia y Europa	PALEÁRTICA
<i>Halesus tessellatus</i> Rambur, 1842	1000-2800	Siberia y Europa	EUROPEA
<i>Stenophylax crossotus</i> McLachlan, 1884	1200-1300	Mediterráneo y Europa occidental	EUROPEA
<i>Stenophylax nycterobius</i> (McLachlan, 1875)	2400-3100	Centro y sur de Europa y norte de África	PALEÁRTICA
<i>Stenophylax cf. permistus</i> McLachlan, 1895	1400-1500	Asia y Europa	PALEÁRTICA

(Continúa)

Nombre	Distribución altitudinal en Sierra Nevada	Distribución mundial	Categoría corológica
<i>Mesophylax aspersus</i> (Rambur, 1842)	1100-1200	Europa occidental, región mediterránea y Asia sudoccidental	PALEÁRTICA
<i>Allogamus mortoni</i> (Navás, 1907)	1000-1500	Sur Península Ibérica y norte de África	IBEROMAGREBÍ
<i>Annitella esparraguera</i> Schmid, 1952	1600-2800	Endemismo ibérico	IBÉRICA
<i>Annitella iglesiasi</i> González y Malicky, 1988	1600-2900	Endemismo ibérico	IBÉRICA
<i>Athripsodes albifrons</i> (Linnaeus, 1758)	1000-1700	Europa	EUROPEA
<i>Adicella reducta</i> (McLachlan, 1865)	800-1900	Europa	EUROPEA
<i>Sericostoma vittatum</i> Rambur, 1842	1000-2900	Endemismo ibérico	IBÉRICA

Tabla 2. Listado de especies de tricópteros conocidas para Sierra Nevada y su rango altitudinal en el macizo. Las especies están ordenadas según MALICKY (2005). También se detalla su distribución mundial en base a los trabajos de BONADA *et al.* (2004; 2008) y de GRAF *et al.* (2008) y su categoría corológica.

Table 2. Checklist of the known Trichoptera species for Sierra Nevada and altitudinal range in the massif. Taxa are listed according to MALICKY (2005). The global distribution of the species according to BONADA *et al.* (2004, 2005) and GRAF *et al.* (2008) and chorology are indicated.

tes en el macizo. Dicha información derivó del presente estudio y de GRAF *et al.* (2008).

La fauna de tricópteros es relativamente pobre en comparación con la de otros macizos montañosos de la Península Ibérica, especialmente de la mitad norte peninsular. Estas diferencias se han achacado a factores ecológicos e históricos y a la falta de estudios exhaustivos sobre este orden de insectos en el sur peninsular (GONZÁLEZ *et al.* 1987). La mayoría de las especies presentes en Sierra Nevada son de amplia distribución, propias de las regiones montañosas de Europa occidental (57%, 24 especies, Tabla 2). Sin embargo, los elementos más originales de su fauna pertenecen al conjunto de los endemismos ibéricos (19%, 8 especies, Tabla 2), especialmente algunas especies meridionales tales como: *Rhyacophila nevada* Schmid, 1952, *Hydropsyche infernalis* Schmid, 1952, *Plectronemia geniculata almoravida* McLachlan, 1871, *Limnephilus obsoletus* Rambur, 1842, *A. esparraguera* y *A. iglesiasi*, especies todas ellas cuyas series tipo proceden de localidades de Sierra Nevada. A partir de los datos de este trabajo se amplía la distribución de dos de las tres espe-

cies de limnefilidos endémicas (Fig. 1). *A. esparraguera*, citada anteriormente en Sierra Nevada (SCHMID 1952), en la Sierra de Cazorla (SIPAHILER 1998) y recientemente en la Sierra de Baza (BONADA *et al.* 2008), parece tener una amplia distribución en las Sierras Béticas. Además de en las proximidades de sus localidades tipo (Laguna de las Yeguas y Valle del Lanjarón) en la vertiente norte de Sierra Nevada, se localizó en la vertiente sur, concretamente en la cabecera del Río Laroles (3; Fig. 1). *A. iglesiasi* fue capturada, además de en la localidad tipo (Barranco de Manuel Casas; GONZÁLEZ & MALICKY 1988), situada en la vertiente norte de Sierra Nevada, en varias localidades tanto de la vertiente norte como sur (Fig. 1). Gracias a los muestreos de este proyecto es la primera vez que se cita desde su descripción, por lo que se la había catalogado con datos insuficientes (DD) en el Libro Rojo de Invertebrados de Andalucía (en SÁINZ-BARIÁIN *et al.* en prensa). Hasta el momento sólo se conocía el holotipo, que era un ejemplar braquíptero (GONZÁLEZ & MALICKY 1988). *L. obsoletus* presentó una distribución restringida a la vertiente norte de Sierra Nevada, sólo en la zona de Borreguiles del río

Dílar y Borreguiles del río Monachil (entre los 2900-2700 m) en las proximidades de su localidad tipo (Laguna de las Yeguas, SCHMID 1952).

El 24% de las especies (10 especies) colectadas en este trabajo se han citado por primera vez en Sierra Nevada gracias a la revisión del material de colección y a los nuevos muestreos. El 21% (9 especies) corresponden a citas publicadas en trabajos posteriores a la lista faunística de GONZÁLEZ *et al.* (1992). Casi un 10% (4 especies) corresponde a especies que fueron citadas, pero que no se han vuelto a capturar en este estudio (Tabla 2 y SÁINZ-BARIÁIN *et al.* en prensa).

Descripción de fases larvarias

En general, las larvas de la familia Limnephilidae son un grupo muy complicado de distinguir taxonómicamente, ya que los estadios juveniles de algunas especies son bastante similares. Para poder diferenciar las larvas de las dos especies de *Annitella* presentes en Sierra Nevada (*A. esparaguera* y *A. iglesiasi*), se han utilizado, como herramienta complementaria al trabajo descriptivo, los análisis genéticos realizados para estudio de su genética de poblaciones. Una vez diferenciadas las especies genéticamente ha sido más fácil encontrar caracteres morfológicos relevantes para distinguirlas. En el género *Annitella* sólo se ha descrito por el momento la larva de *A. obscurata* (LEPNEVA 1966; WARINGER & GRAF 1997) caracterizada por la ausencia de sedas tras la protuberancia dorsal del segmento abdominal I y la disposición de los escleritos anteromedianos del metanoto, separados por una distancia menor que su longitud y con los bordes divergentes hacia la parte posterior. En el caso de las dos especies de Sierra Nevada, ambas presentan 1 o más sedas en la parte posterior de la protuberancia dorsal del segmento abdominal I y la disposición de los escleritos anteromedianos del metanoto es similar a la de *A. obscurata*. Aún siendo bastante similares, se ha observado un patrón de coloración característico en cada una. La cabeza de *A. esparaguera* es de color marrón oscuro distribuido homogéneamente,

mientras que *A. iglesiasi* presenta máculas amarillas marcadas sobre un fondo de color marrón caramelo. Lo mismo ocurre con las patas ya que *A. esparaguera* presenta una coloración más oscura en la parte dorsal del trocánter, que no se aprecia en *A. iglesiasi*. También se ha completado la descripción de la larva de *Stenophylax nycterobius* (McLachlan, 1875) ya que la realizada en 1966 por LEPNEVA era muy escueta y de escasa utilidad (SÁINZ-BARIÁIN & ZAMORA-MUÑOZ en prensa). Además se ha realizado una clave para poder distinguir las especies ibéricas de este género ya que, aunque *S. nycterobius* se incluía en las claves de WARINGER & GRAF (1997) y LECHTHALER & STOCKINGER (2005), como *Micropterna nycterobia* McLachlan, 1875, los caracteres incluidos no eran suficientes para diferenciarla de las otras especies conocidas de la Península Ibérica.

Comparación de fauna actual e histórica de tricópteros en Sierra Nevada

La temperatura de las localidades estudiadas aumentó en promedio más de 2,5 °C en las últimas décadas (Media en 1986-1987= 11,39, SE= 0,54, n= 57; Media en 2008-2009= 13,02, SE= 0,38, n= 57; GLM, $F_{1,18} = 13,69$, $p = 0,002$). Este incremento se observó en todas las estaciones del año, sobre todo en otoño y primavera (GLM, $F_{2,36} = 31,17$, $p = 0,000$).

Al comparar la riqueza de especies entre ambas épocas, ésta resultó ser significativamente mayor en el periodo actual que hace 20 años (Tabla 3), efecto que se observó sobre todo en las estaciones de primavera y verano (Fig. 5). Las diferencias en temperatura para los mismos puntos de muestreo en distintas épocas de estudio no explicaron los cambios detectados en riqueza, aunque en otoño en las localidades en las que incrementó la temperatura tendía a aumentar el número de especies, mientras que en primavera la tendencia era la contraria (interacción estación del año * diferencias en temperaturas en Tabla 3 y Fig. 6). Dichas tendencias pueden estar indicando que la fenología de algunas especies se esté viendo afectada, mediante un adelanto de la emergencia de adultos en las

	g.l.	F	p
Estación del año	2	3,97	0,025
Altitud	1	19,35	<0,0001
Altitud ²	1	19,56	<0,0001
Diferencia en Temperatura	1	0,09	0,766
Estación año*Dif. Temp	2	2,23	0,118
Error	49		

Tabla 3. Resultados del Modelo Linear General en el que se muestra el efecto de la estación del año, la altitud, altitud² y las diferencias en temperatura de las localidades comparadas en ambas épocas (1986-1987 vs. 2008-2009) sobre la diferencia de riqueza de especies de tricópteros.

Table 3. Results of General Linear Model showing the effect of the season, altitude, altitude² and differences in temperature for studied localities between decades (1986-1987 vs. 2008-2009) on differences in caddisfly species richness.

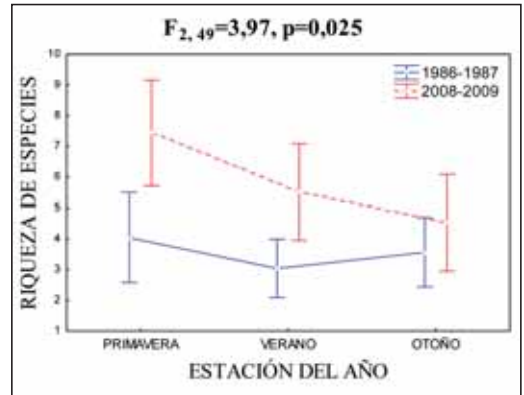


Figura 5. Diferencias en riqueza de especies de tricópteros entre las dos décadas estudiadas (1986-1987 vs. 2008-2009) tras controlar por periodo de estudio y estación del año mediante análisis GLM (ver Tabla 3).

Figure 5. Differences in caddisfly species richness between decades (1986-1987 vs. 2008-2009) after controlling for sampling period and season in GLM (see Table 3).

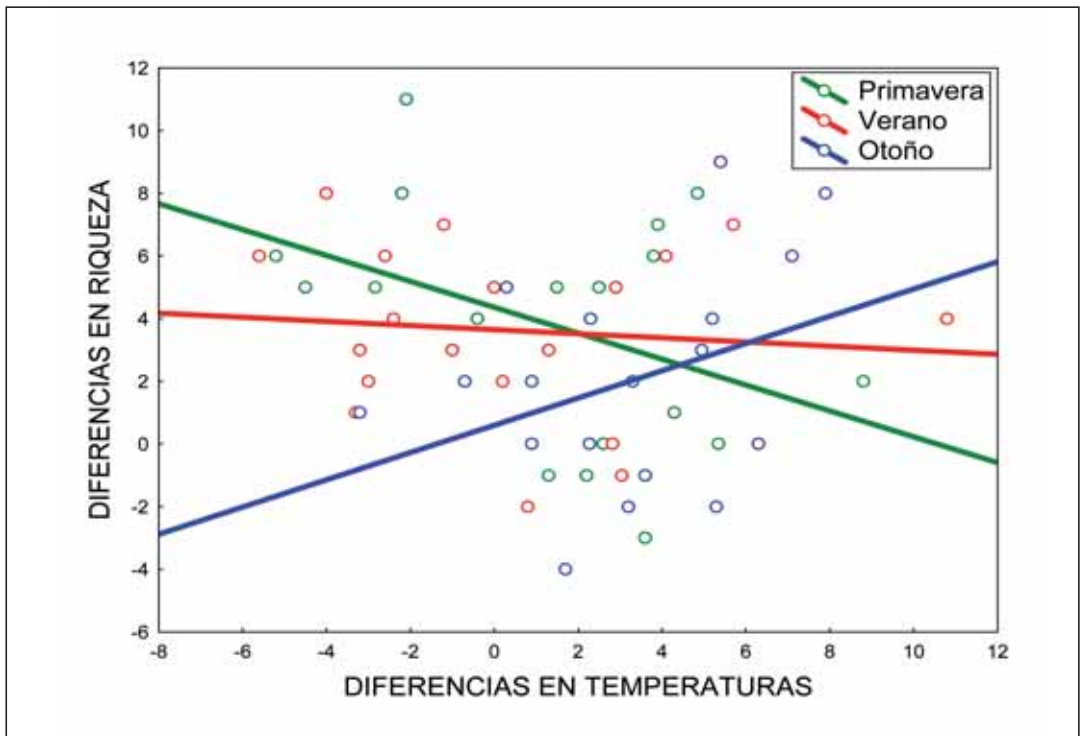


Figura 6. Tendencia de la riqueza de especies de tricópteros con respecto a la temperatura para las distintas estaciones del año entre las dos décadas estudiadas (1986-1987 vs. 2008-2009).

Figure 6. Trend in Trichoptera species richness with respect to temperature for different seasons between the two decades studied (1986-1987 vs. 2008-2009).

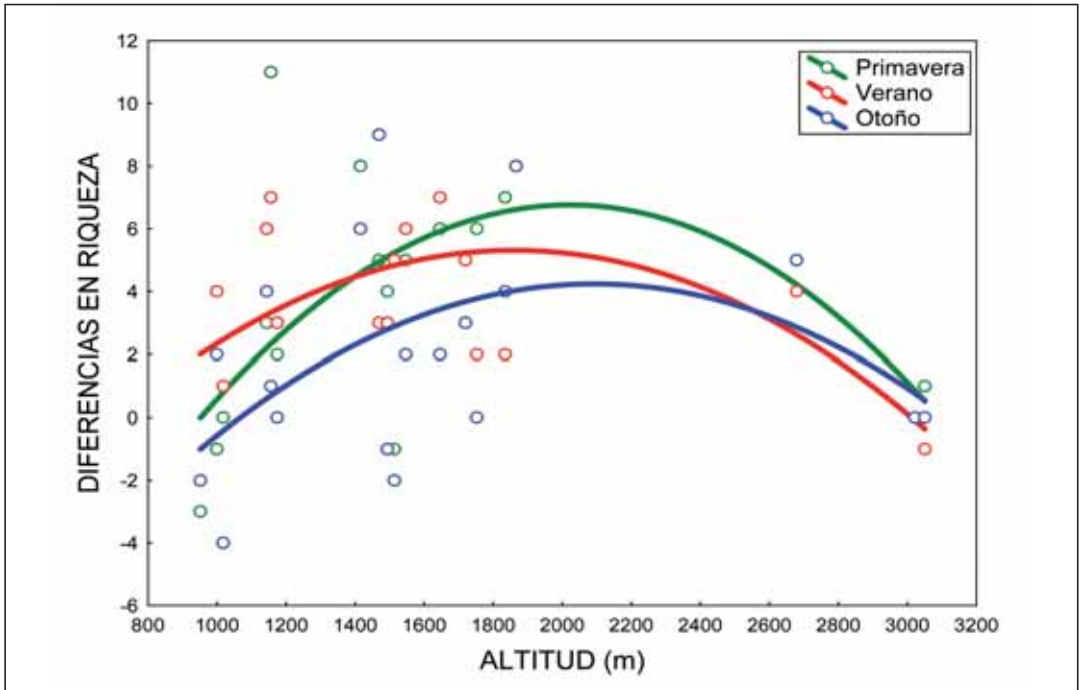


Figura 7. Tendencia de la riqueza de especies de tricópteros con respecto a la altitud para las distintas estaciones del año entre las dos décadas estudiadas (1986-1987 vs. 2008-2009).

Figure 7. Trend in Trichoptera species richness with respect to altitude for different seasons between the two decades studied (1986-1987 vs. 2008-2009).

especies primaverales y un retraso en las otoñales. Cambios en las estrategias vitales de los organismos, como los cambios fenológicos, son uno de los efectos ecológicos observados en varios grupos animales, como consecuencia del reciente cambio climático (PARMESAN 2006), aunque hay aún pocos trabajos en invertebrados acuáticos en los que se haya documentado (FILIPE *et al.* en prensa).

Además, el cambio en riqueza dependió de la altitud de las estaciones de muestreo. En general, en los muestreos actuales existió un mayor número de especies conforme la altitud de la localidad de muestreo era más elevada, aunque se encontró un efecto cuadrático, indicando que el cambio máximo se obtuvo en localidades de muestreo de altitudes intermedias (i.e., 2000 m s.n.m.; Tabla 3, Fig. 7). Este efecto de la altitud

no varió en las distintas estaciones del año (interacción altitud * estación del año: $F_{2,47} = 0,49$, $p = 0,614$; interacción altitud² * estación del año; $F_{2,47} = 0,44$, $p = 0,644$). Todos estos resultados indican que la riqueza de especies de tricópteros ha aumentado en Sierra Nevada en los últimos 20 años, que estos cambios han sido más acentuados al aumentar la altitud, pero no de una forma lineal, sino con un máximo en altitudes intermedias.

Si se estudia la distribución altitudinal de las especies de tricópteros para ambas épocas (Fig. 8), se observa que la mayoría de las especies (68%) se encuentran actualmente a altitudes más elevadas o se han capturado por primera vez en el periodo actual. Sin embargo, sólo un 7% de las especies se han encontrado a cotas más bajas o no han sido capturadas en los nue-

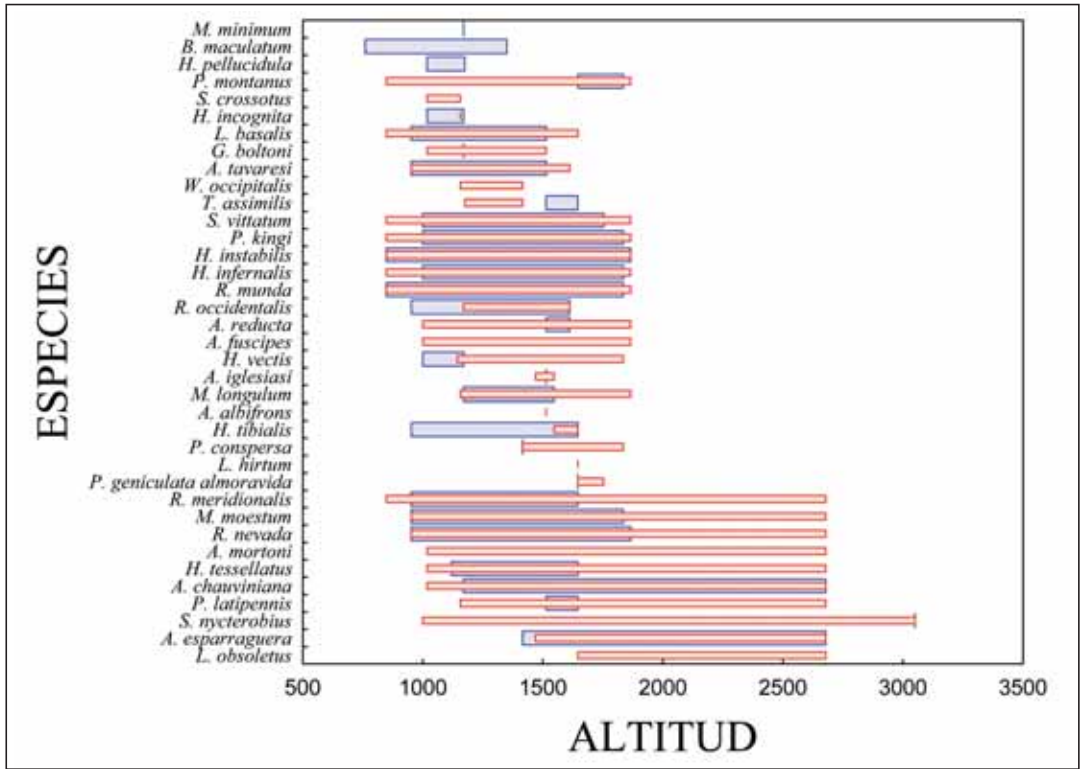


Figura 8. Distribución de especies en altitud en las localidades utilizadas para el estudio comparativo entre las dos épocas estudiadas (1986-1987 vs. 2008-2009). Las especies se ordenaron de menor a mayor rango altitudinal.

Figure 8. Altitudinal distribution of species in the localities used for the comparative study between the two periods studied (1986-1987 vs. 2008-2009). Species are ordered from lowest to highest elevation range.

vos muestreos. Esto hace pensar que el hecho de encontrar una mayor riqueza de especies de tricópteros en la actualidad a cotas elevadas que hace 20 años se deba a que se hayan visto obligadas a desplazarse en altitud. La migración latitudinal y altitudinal como respuesta ante el cambio climático se ha estudiado en muchas especies (GRABHERR *et al.* 1994; KONVICKA *et al.* 2003; KULLMAN 2001, 2002; LAVERGNE *et al.* 2006; PARMESAN *et al.* 2000; PARMESAN 2006; WILSON *et al.* 2005, 2007) pero son escasos los estudios en invertebrados acuáticos en los que se haya puesto de manifiesto un desplazamiento altitudinal de la comunidad, y menos en ambientes Mediterráneos (FILIFE *et al.* en prensa). Las especies que han aumentado su rango de distribución en altitud

o se han capturado por primera vez en la actualidad en el rango altitudinal estudiado pertenecen principalmente a las familias Limnephilidae y Rhyacophilidae (Fig. 8), grupos con especies con buena capacidad de dispersión (HOFFSTEN 2004). Ante el cambio climático se prevé un desplazamiento en el rango de distribución de aquellas especies que presenten adaptaciones fisiológicas ante las nuevas condiciones ambientales y capacidades dispersivas hacia nuevos hábitats más favorables (HOFFMAN & PARSONS 1997). Especies como *A. mortoni* y *S. nycterobius* no presentaban hace 20 años una distribución tan amplia en las cotas estudiadas de Sierra Nevada. En la región Mediterránea estas especies son típicas de cabeceras y tramos medios de sistemas montaño-

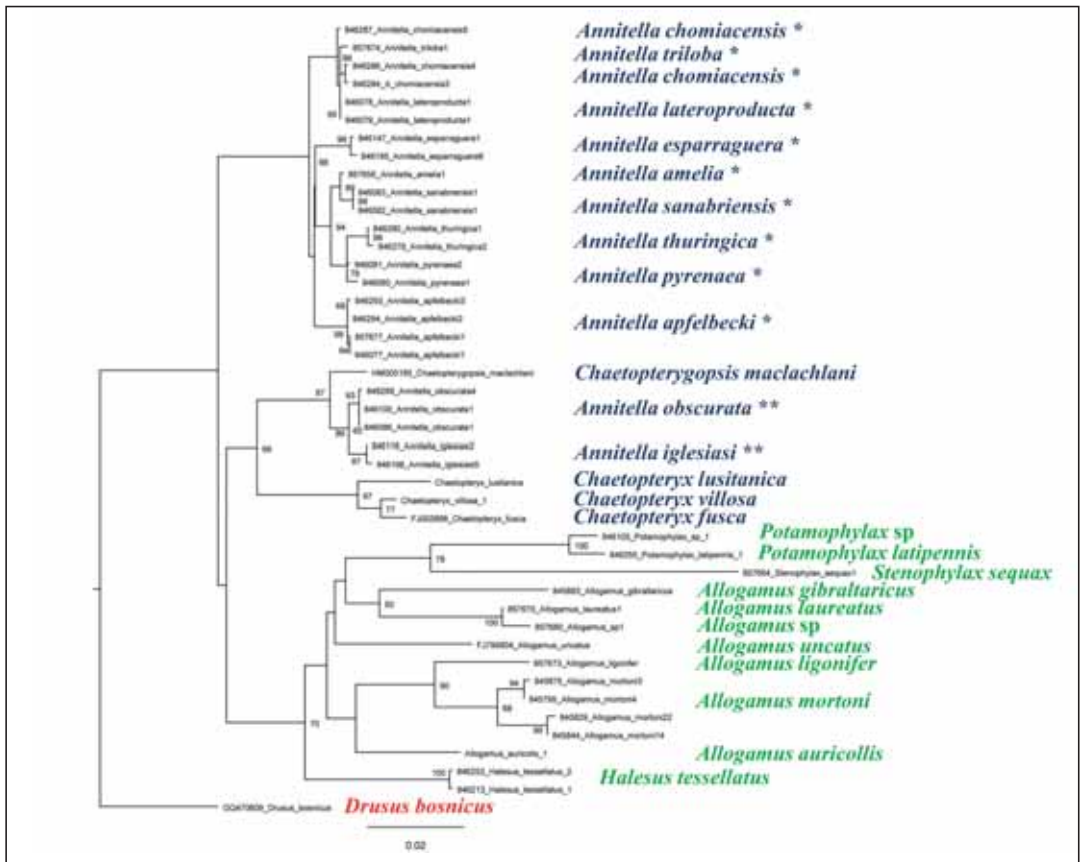


Figura 9. Relación filogenética de 27 especies morfológicas de dos tribus de la subfamilia Limnephilinae: Chaetopterygini (género *Annitella*) y Stenophylacini (géneros *Allogamus*, *Halesus*, *Potamophylax* y *Stenophylax*), y el grupo externo *Drusus* (subfamilia Drusinae) basado en análisis de máxima verosimilitud de los tres genes *cox1*, *28S* y *ef1a*. El soporte de las ramas indica los valores de bootstrap (> 50). En azul se marcan las especies de la tribu Chaetopterygini y en verde las de la tribu Stenophylacini. Con un * el subgénero *Annitella* y con ** el subgénero *Praeannitella*.

Figure 9. Phylogenetic relationship among 27 morphological species within the two tribes of the subfamilies Limnephilinae: Chaetopterygini (genus *Annitella*), and Stenophylacini (genera *Allogamus*, *Halesus*, *Potamophylax* and *Stenophylax*), and outgroup taxa *Drusus* (subfamily Drusinae) based on maximum likelihood inference analysis of the three genes *cox1*, *28S* and *ef1a*. Branch support indicated as maximum likelihood bootstrap (> 50). Species of tribe Chaetopterygini were marked in blue and those of tribe Stenophylacini in green colour. * = subgenus *Annitella* and ** = subgenus *Praeannitella*.

esos calcáreos donde se distribuyen a altitudes más bajas de las encontradas actualmente en Sierra Nevada (BONADA *et al.* 2004, 2008). El estudio del ciclo de vida de *S. nycterobius* ha puesto además de manifiesto un cambio en la estrategia vital de esta especie que le permite sobrevivir en localidades como las lagunas de Sierra Nevada (ver apartado siguiente).

Estrategias vitales de tricópteros de Sierra Nevada

Se ha estudiado el ciclo de vida de *S. nycterobius*, una especie de amplia distribución que en otras regiones europeas se distribuye por debajo de los 1000 m (GRAF *et al.* 2008). Pero, particularmente en Sierra Nevada, puede localizarse en

arroyos de cabecera hasta los 3000 m de altitud (Fig. 8). En Sierra Nevada se han observado cambios fenológicos y comportamentales en relación con el ciclo de vida descrito en otras localidades europeas e ibéricas a menor altitud (ej. BOUVET 1971, 1974). Los adultos emergen en septiembre y no migran a cuevas ni sufren diapausa estival (SÁINZ-BARIÁIN & ZAMORA-MUÑOZ en prensa). Las condiciones de los ríos de alta montaña en Sierra Nevada influyen en el desarrollo de estrategias vitales particulares adecuadas para sobrevivir y reproducirse en este tipo de hábitats (LENCIONI 2004) y pueden verse favorecidas por el cambio climático (FILIPE *et al.* en prensa).

L. obsoletus presenta un ciclo univoltino con emergencia primaveral o estival temprana. Se encuentran pupas de esta especie a mediados del mes de junio. La dos especies de *Annitella* son también univoltinas pero con emergencia otoñal o a finales de verano. En las localidades de mayor altitud (por encima de los 2500 m) la emergencia fue en agosto y septiembre, mientras que a menor altitud se capturaron adultos en octubre y noviembre.

Hasta este estudio de la especie *A. iglesiasi* sólo se conocía el holotipo, que era un ejemplar braquíptero (GONZÁLEZ & MALICKY 1988). Según el material aparecido en las nuevas localidades existe variabilidad en este carácter, con ejemplares braquípteros, como el holotipo, y otros que no lo son. El braquipterismo es un carácter común en la tribu Chaetopterygini, a la que pertenece esta especie, y que limita el vuelo (SCHMID 1955).

Filogenia de la subfamilia Limnephilinae y análisis genéticos poblacionales de tres especies europeas del género *Annitella* y *Allogamus mortoni*

La filogenia de la subfamilia Limnephilinae se muestra en la figura 9. Los genes 28S y *ef1a* presentan una reducida divergencia genética y sólo se encontraron 7 y 34 nucleótidos polimórficos, respectivamente. Aunque estos genes han mostrado una buena resolución para resolver filoge-

nias de otros grupos de tricópteros (MÚRRIA *et al.*, 2012; KJER *et al.* 2001), en el presente análisis la resolución basal del árbol filogenético no se soporta y su topología tiene una fuerte influencia del gen *cox1* que ofrece una buena resolución en la ramas finales del árbol. Aún así, la filogenia obtenida en base a caracteres moleculares concuerda con la sistemática en base a caracteres morfológicos (ver Trichoptera World Checklist: <http://www.clemson.edu/cafls/departments/esps/database/trichopt/hierarch.htm>) en el sentido de que se confirma la subdivisión del género *Annitella* en 2 subgéneros: *Praeanitella* (con 2 especies, *A. iglesiasi* y *A. obscurata*) y *Annitella*, con especies separadas geográficamente (ver localización en Fig. 4): *A. chomiacensis*, *A. triloba*, *A. lateroproducta* (Cárpatos y este de los Balcanes), *A. esparraquera*, *A. amelia*, *A. sanabriensis*, *A. pyrenaea* (distintos sistemas montañosos de la Península Ibérica), *A. thuringica* (Cárpatos) y *A. apfelbecki* (Balcanes). A pesar de la diferenciación morfológica basada principalmente en la genitalia masculina (SCHMID 1955; MALICKY 2004; SIPAHILER 1998), la escasa divergencia molecular de los genes estudiados para las especies de *Annitella* sugiere una reciente separación, probablemente relacionada con el aislamiento en cada sistema montañoso. Esta divergencia para las secuencias de *cox1* es tan baja que la filogenia sugiere la existencia de sólo dos especies moleculares para *Annitella* correspondientes a sus dos subgéneros morfológicos. Así *A. iglesiasi* sería una población aislada en Sierra Nevada de *A. obscurata* distribuida por el centro y norte de Europa (subgénero *Praeanitella*), y *A. esparraquera* sería una población aislada del otro complejo taxonómico (subgénero *Annitella*), con poblaciones molecularmente muy similares distribuidas en Pirineos (*A. pyrenaea*), los sistemas montañosos del norte peninsular (*A. amelia*, *A. sanabriensis*) y muy emparentada con las otras poblaciones de *Annitella* europeas. Es decir, las especies morfológicas no concuerdan con las especies moleculares. En contraposición, la tribu Stenophylacini presenta una divergencia interespecífica mayor, con una topología del árbol filogenético caracterizada con ramas de mayor longitud y con especies moleculares que concuerdan con las especies morfológicas.

En total se secuenció el gen *cox1* de 261 individuos de las especies: *A. esparraquera* (42 individuos, 5 poblaciones), *A. iglesiasi* (33 individuos, 6 poblaciones), *A. obscurata* (23 individuos, 2 poblaciones) y *A. mortoni* (163 individuos, 22 poblaciones) (Tabla 1). Esta secuenciación masiva de las tres especies localizadas en Sierra Nevada fue especialmente útil para diferenciar estadios iniciales de las larvas, concretamente especímenes que inicialmente se consideraban pertenecientes al género *Annitella* resultaron ser *Allogamus*, hecho que aumentó la secuenciación de esta última especie y evidenció su mayor abundancia y distribución en la región. A pesar del esfuerzo realizado no fue posible encontrar un mayor número de individuos y poblaciones de *Annitella*. Por lo tanto, una primera exploración de los resultados indican una distribución muy restringida y una baja abundancia de las dos especies de *Annitella* de Sierra Nevada. No obstante, aunque la diversidad nucleotídica sea similar en ambas especies (*A. esparraquera* $\pi = 0.00481$, *A. iglesiasi* $\pi = 0.00444$), su capacidad dispersiva difiere ya que la limitación de flujo genético solo se detectó para *A. esparraquera* ($S_{nn} = 0.38$, $p = 0.036$), y se puede predecir que la vulnerabilidad de ambas especies de *Annitella* frente a cambios climáticos no sería igual. Esto es esperable considerando la sistemática del grupo ya que *A. esparraquera* pertenece al subgénero *Annitella* de distribución localizada y restringida en cada sistema montañoso europeo, mientras que el subgénero *Praeannitella* de *A. iglesiasi* contiene la especie *A. obscurata* distribuida por todo Europa (Figs. 4 y 9). Las tres especies estudiadas en Sierra Nevada pueden coexistir en algunas localidades, como en el caso del Río Gor o Río Alhama, hecho que indicaría poca competencia entre ellas a pesar de ocupar el mismo microhábitat fluvial, probablemente debido a que los recursos disponibles son muy abundantes. La mayor diversidad genética entre y intra-poblacional se detectó para *A. mortoni* ($\pi = 0.02293$) debido a su mayor distribución, que llega al Rif marroquí (BONADA *et al.* 2008), y que se interpreta como consecuencia de su historia evolutiva y actual dispersión. *A. mortoni* presenta una clara estructuración con tres grupos diferenciados de haplotipos: unos distribuidos en el Rif y sur peninsular (los haplotipos del 1 al 6), otros haplotipos pro-

prios ibéricos (del haplotipo 11 al 25) y otros haplotipos de transición entre ambos (haplotipos 7, 8, 9 y 10) (ver Tabla 1), que serían resultado del aislamiento en la zona bética o rifeña durante la historia evolutiva de la región (BONADA *et al.* 2009, MÚRRIA *et al.* 2012) en un primer momento, y contacto posterior debido a su buena dispersión. Esto consecuentemente aumenta mucho la diversidad genética detectada para este grupo, ya que en una misma localidad del sur peninsular coexisten haplotipos de los tres grupos. Por el contrario, y como era de esperar, la menor diversidad genética ($\pi = 0.00296$) y diferenciación genética ($S_{nn} = 1$, $p > 0.05$) se encontró en *A. obscurata* debido a la capacidad dispersiva de esta especie que se encuentra en diferentes zonas montañosas de Europa.

Aplicando los resultados moleculares a estudios de vulnerabilidad y conservación de la diversidad, todo indica que la divergencia molecular es mucho menor de la esperada en las tribus y géneros estudiados, especialmente para *Annitella*, pero paradójicamente la diversidad dentro de cada población es muy elevada, especialmente en el caso de *A. esparraquera* (Tabla 1). La poca divergencia genética entre grupos taxonómicos a cualquier nivel explicaría los potenciales problemas taxonómicos en estos grupos, ya que resulta difícil diferenciar estadios iniciales larvarios, y especies morfológicas se agrupan en el mismo clado filogenético. La elevada diversidad poblacional indicaría menor dispersión de la esperada y fuertes endemismos y a nivel nucleotídico hablaríamos de localismos, ya que cada localidad comúnmente tiene una configuración haplotípica única, especialmente para *A. esparraquera* y *A. iglesiasi*. En potenciales escenarios de cambio climático adversos con reducción del hábitat potencial de este grupo de tricópteros, aumentaría la vulnerabilidad del grupo estudiado a todos los niveles organizativos, ya que la pérdida de una localidad (tramo de río) implica perder una configuración genética poblacional única.

CONCLUSIONES

Las investigaciones realizadas muestran que las condiciones ambientales de los ríos de Sierra Ne-

vada están cambiando y que estos cambios se reflejan en la diversidad de tricópteros que habitan en sus aguas. El aumento de la temperatura del aire y el descenso de caudal observado en todas las estaciones de año, especialmente en verano y otoño, pueden ser la causa de que las aguas sean ahora más cálidas que hace 20 años. Este aumento de temperaturas está favoreciendo la colonización de Sierra Nevada por especies presentes en sistemas montañosos cercanos, típicas de cabeceras y tramos medios de sierras calizas de menor altitud y con ríos intermitentes, y el desplazamiento de muchas otras especies de tramos medios hacia cotas más altas. Dado que las especies de tricópteros endémicas tienen un limitado rango de distribución (por encima de los 1500 hasta los 2700 aproximadamente) podrían verse amenazadas por la expansión de otras especies con requerimientos ecológicos similares. A su vez, que las diferencias en riqueza de especies entre décadas sean mayores en primavera y otoño podrían estar indicando un cambio en la fenología de algunas especies.

La vigilancia y protección de las lagunas, cabeceras y tramos altos de los ríos de Sierra Nevada, principalmente controlando la detención del agua, es de vital importancia para proteger a dichas especies.

El estudio del ciclo de vida de algunas especies pone de manifiesto que las condiciones climáticas de los ríos de Sierra Nevada influyen en la fenología de las especies desarrollando estrategias vitales diferentes a las descritas para otras localidades europeas. Por otro lado, el estudio morfológico y genético de las larvas de varias especies endémicas permitió encontrar caracteres fiables para poder realizar la descripción de las mismas y distinguirlas fácilmente de especies cercanas. La información obtenida en este estudio sobre la diversidad de especies de tricópteros en Sierra Nevada, y que aparecerá publicada en una monografía sobre insectos de Sierra Nevada, puede ser de gran utilidad para posteriores estudios sobre el efecto del cambio climático en el macizo.

Como conclusión complementaria a los trabajos de diversidad de las especies de tricópteros de Sierra Nevada y el ciclo de vida de algunas espe-

cies endémicas, el análisis molecular resalta cómo de importante es conocer el nivel molecular para inferir la vulnerabilidad de las especies, ya no sólo para conocer la dispersión o la conectividad entre poblaciones, como han apuntado trabajos previos de genética de poblaciones (AVISE 2009), sino para preservar la historia evolutiva del grupo. Con la previsible alteración de los cursos fluviales a consecuencia del cambio global se corre el riesgo no sólo de perder poblaciones de especies endémicas, exclusivas de un macizo con una idiosincrasia tan particular como Sierra Nevada, sino también un acúmulo importante de diversidad genética e información para entender la historia evolutiva del grupo por la alta diversidad local de dichas especies.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto se ha financiado principalmente con el proyecto concedido por el Organismo Autónomo Parques Nacionales del Ministerio de Medio Ambiente (ref. 039/2007), aunque también se ha visto favorecido por proyectos del Ministerio de Ciencia e Innovación, CGL2007-61856/BOS y la Junta de Andalucía RNM-02654/FEDER, una beca predoctoral concedida por el Gobierno de Navarra a M. S.-B., y una ayuda concedida a M. S.-B. por el «Research Council of Norway» (Programa: Yggdrasil) para realizar el proyecto «Life history strategies of *Annitella obscurata* (Trichoptera: Limnephilidae) in Norway» en el NHM de Oslo (1/4/2010-31/7/2010). János Oláh financió parcialmente los muestreos de material de *Annitella*. Nuestro agradecimiento a los miembros del grupo de investigación RNM-102 del Plan Andaluz de Investigación (Junta de Andalucía) que nos proporcionaron material de colección de tricópteros incluidos en esta revisión y que se colectó durante la vigencia de varios proyectos de investigación financiados por el Ministerio de Ciencia y Tecnología/FEDER (HID98-0323-C05-05, REN2001-3438-C07-06). Asimismo, queremos agradecer a Alejandra Fernández, Modesto Berbel y a todos los que nos acompañaron al campo su ayuda en las labores de muestreo, a Juan J. Soler en los análisis estadísticos, a Anna Papadopoulou en los análisis filogenéticos, a

Susana Hitos por su ayuda con los análisis de muestras medioambientales, a los investigadores que nos facilitaron ejemplares: Alain Dohet, Ana Previsi, Bronislaw Szczesny, Ivan Vukovic, János Oláh, Jesús Martínez, Antonio Ruiz y Miklós Bálint y a Alfried P. Vogler por facilitar la logística necesaria para los análisis moleculares

en el Natural History Museum London. A los técnicos y guardas del Parque Nacional de Sierra Nevada, por facilitarnos la información y medios técnicos necesarios para el buen desarrollo del proyecto. A John E. Brittain por su inestimable ayuda durante los muestreos en Noruega.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBA-TERCEDOR, J., SÁNCHEZ-ORTEGA, A. & GUIASOLA, I. 1986. Caracterización de los cursos permanentes de agua de la cuenca del río Adra: Factores físico-químicos, macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas. En: Estudio integrado del medio físico de la Cuenca del Río Adra. Proyecto LUCDEME. Monografía del ICONA. Universidad de Granada. Granada. 54 pp.
- AVISE, J.C. 2009. Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36: 3-15.
- BONADA, N., DOLÉDEC, S. & STATZNER, B. 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology* 13: 1658-1671.
- BONADA, N., DOLÉDEC, S. & STATZNER, B. 2012. Spatial autocorrelation patterns of stream invertebrates: exogenous and endogenous factors. *Journal of Biogeography* 39: 56-68.
- BONADA, N., MÚRRIA, C., ZAMORA-MUÑOZ, C., EL ALAMI, M., POQUET, J.M., PUNTÍ, T., MORENO, J.L., BENNAS, N., ALBA-TERCEDOR, J., RIBERA, C. & PRAT, N. 2009. Using community and population approaches to understand how contemporary and historical factors have shaped species distribution in river ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 18, 202-213.
- BONADA, N., ZAMORA-MUÑOZ, C., EL ALAMI, M., MÚRRIA, C. & PRAT, N. 2008. New records of Trichoptera in reference mediterranean-climate rivers of the Iberian Peninsula and north of Africa: Taxonomical, faunistical and ecological aspects. *Graellsia* 64: 189-208.
- BONADA, N., ZAMORA-MUÑOZ, C., RIERADEVALL M. & PRAT, N. 2004. Trichoptera (Insecta) collected in Mediterranean river basins of the Iberian Peninsula: taxonomic remarks and notes on ecology. *Graellsia* 60: 41-69.
- BLONDEL, J. & ARONSON, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press. New York.
- BOUVET, Y. 1971. La diapause des trichoptères cavernicoles. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 96(4): 375-383.
- BOUVET, Y. 1974. Ecologie et reproduction chez les Trichoptères cavernicoles du groupe *Stenophylax* (Limnephilidae, Stenophylacini). En: G.P. MORETTI (ed.) *Proceedings of the First International Symposium on Trichoptera*. pp. 105-109. Dr. W. Junk Publishers. The Hague.
- CAMARGO, J.A., & GARCÍA DE JALÓN, D. 1988. Principales características morfológicas de los géneros ibéricos de la familia Limnephilidae (Trichoptera), en sus últimos estadios larvarios. *Boletín de la Asociación española de Entomología* 12: 239-258.
- COLWELL, R.K. 2000. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Versión 6.0. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- COLWELL, R.K. 1997. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Versión 5.01. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

- EEA (European Environment Agency). 2008. Impacts of Europe's changing climate—2008 indicator-based assessment. Joint EEA-JRC-WHO report, Copenhagen.
- ELLIOTT, J.A., JONES, I.D. & THACKERAY, S.J. 2006. Testing the sensitivity of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake. *Hydrobiologia* 559: 401-411.
- FAGAN, W.F. & KAREIVA, P.M. 1997. Using compiled species lists to make biodiversity comparisons among regions: a test case using Oregon butterflies. *Biology Conservation* 80: 249-259.
- FILIFE, A.F., LAWRENCE, J.E. & BONADA, N. En prensa. Vulnerability of biota in Mediterranean streams to climate change: a synthesis of ecological responses and conservation challenges. *Hydrobiologia*.
- GIBSON, C.A., MEYER, J.L., POFF, N.L., HAY, L.E. & GEORGAKAKOS, A. 2005. Flow regime alterations under changing climate in two river basins: Implications for freshwater ecosystems. *River Research and Applications* 21: 849-864.
- GOBBI, M., FONTANETO, D. & DE BERNARDI, F. 2007. Influence of climate changes on animal communities in space and time: the case of spider assemblages along an alpine glacier foreland. *Global Change Biology* 12: 1985-1992.
- GÓMEZ, N., DONATO, J.C., GIORGI, A., GUASCH, H., MATEO, P. & SABATER, S. 2009. La biota de los ríos: los microorganismos autótrofos. En: A. ELOSEGI & S. SABATER (eds.) *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. pp 219-243. Fundación BBVA. Bilbao.
- GONZÁLEZ, M. A., GARCÍA DE JALÓN, D. & TERRA, L.S.W. 1987. Faunistic studies on Iberian Trichoptera: a historical survey and present state of knowledge. En: D. BOURNAUD & H. TACHET (eds.) *Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera*. pp. 85-90. Junk Publishers. The Hague.
- GONZÁLEZ, M. A. & MALICKY, H. 1988. Description de quatre nouvelles espèces de Trichoptères de l'Espagne et du Maroc (Trichoptera). *Mitteilungen aus der Entomologischen Gesellschaft* 38: 66-71.
- GONZÁLEZ, M.A. & MARTÍNEZ-MENENDEZ, J. 2011. Checklist of the caddisflies of the Iberian Peninsula and Balearic Islands (Trichoptera). *Zoosymposia* 5: 115-135.
- GONZÁLEZ, M. A., TERRA, L.S.W., GARCÍA DE JALÓN, D. & COBO, F. 1992. Lista faunística y bibliográfica de los Tricópteros (Trichoptera) de la Península Ibérica e Islas Baleares. Asociación española de Limnología, Madrid. Publicación n° 11. 200 pp.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448.
- GRAF, W., MURPHY, J., DAHL, J., ZAMORA-MUÑOZ, C. & LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M.J. 2008. Distribution and Ecological Preferences of European Freshwater Organisms. Vol. 1. TRICHOPTERA. Pensoft. Sofía (Bulgaria). 388 pp.
- GURALNICK, R. 2007. Differential effects of past climate warming on mountain and flatland species distributions: a multispecies North American mammal assessment. *Global Ecology and Biogeography* 16: 14-23.
- HERING, D., SCHMIDT-KLOIBER, A., MURPHY, J., LÜCKE, S., ZAMORA-MUÑOZ, C., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M.J., HUBER, T. & GRAF, W. 2009. Potential impact of climate change on aquatic insects: A sensitivity analysis for European caddisflies (Trichoptera) based on distribution patterns and ecological preferences. *Aquatic Sciences* 71: 3-14.
- HIGLER, L.W.G & SOLEM, J.O. 1986. Key to the larvae of north-west European *Potamophylax* species (Trichoptera, Limnephilidae) with notes on their biology. *Aquatic Insects* 8(3): 159-169.
- HOFFMAN, A.A. & PARSONS, P.A. 1997. *Extreme Environmental Change and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HOFFSTEN, P.O. 2004. Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology* 49: 810-817.
- HUDSON, R. 2000. A new statistic for detecting genetic differentiation. *Genetics* 155: 2011-2014.

- JÁIMEZ-CUÉLLAR, P. 2004. Caracterización físico-química, macroinvertebrados acuáticos y valoración del estado ecológico de dos cuencas mediterráneas de influencia nival (Ríos Guadalfeo y Adra), según los criterios de la Directiva Marco del Agua. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada. 226 pp., 87A.
- JÁIMEZ-CUÉLLAR, P., VIVAS, S., BONADA, N., ROBLES, S., MELLADO, A., ÁLVAREZ, M., ALBATERCEDOR, J., AVILÉS, J., CASAS, J., ORTEGA, M., PARDO, I., PRAT, N., RIERADEVALL, M., SÁINZ-CANTERO, C.E., SÁNCHEZ-ORTEGA, A., SUÁREZ, M.L., TORO, M., VIDAL-ABARCA, M.R. & ZAMORA-MUÑOZ, C. 2002. Protocolo GUADALMED (PRECE). *Limnetica* 21(3-4; 2004): 187-204.
- KJER, K.M., BLAHNIK, R.J. & HOLZENTHAL, R.W. 2001. Phylogeny of Trichoptera (Caddisflies): Characterization of signal and noise within multiple datasets. *Systematic Biology* 50: 781-816.
- KONVICKA, M., MARADOVA, M., BENES, J., FRIC, Z. & KEPKA, P. 2003. Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology & Biogeography* 12: 403-410.
- KULLMAN, L. 2001. 20th Century Climate Warming and Tree-limit Rise in the Southern Scandes of Sweden. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 30(2): 72-80.
- KULLMAN, L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* 90: 68-77.
- LAVERGNE, S., MOLINA, J., & DEBUSSCHE, M. 2006. Fingerprints of environmental change on the rare mediterranean flora: a 115-year study. *Global Change Biology* 12: 1466-1478.
- LECHTHALER, W. & STOCKINGER, W. 2005. Trichopteras-key to larvae from Central Europe. DVD-Edition, Vienna. www.entaxa.com
- LENCIONI, V. 2004. Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *Journal of Limnology* 63: 45-55.
- LEPNEVA, S.G. 1966. Fauna of the U.S.S.R. TRICHOPTERA Vol. II Larvae and pupae of Integripalpia, Jerusalem: Zoological Institute of the Academy of Science of the USSR, Scientific translation 1971. 638 pp.
- LIBRADO, P. & ROZAS, J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452. doi: 10.1093/bioinformatics/btp187.
- MALICKY, H. 2004. Atlas of European Trichoptera, Dordrecht: Springer. 359 pp.
- MALICKY, H. 2011. Fauna Europaea: Trichoptera, Limnephilidae. Fauna Europae version 2.4, <http://www.faunaeur.org>.
- MORENO, C.E. & HALFFTER, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149-158.
- MUNNÉ, A., PRAT, N., SOLA, C., BONADA, N. & RIERADEVALL, M. 2003. A simple field method for assessing the ecological quality of riparian habitat in rivers and streams. QBR index. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 147-164.
- MÚRRIA, C., ZAMORA-MUÑOZ, C., BONADA, N., RIBERA, C. & PRAT, N. 2010 Genetic and morphological approaches to the problematic presence of three *Hydropsyche* species of the *pellucidula* group (Trichoptera, Hydropsychidae) in the Western Mediterranean Basin. *Aquatic Insects* 32(2): 85-98.
- MÚRRIA, C., BONADA, N., ARNEDO, M.A., ZAMORA-MUÑOZ, C., PRAT, N. & VOGLER, A.P. 2012. Phylogenetic and ecological structure of Mediterranean caddisfly communities at various spatio-temporal scales. *Journal of Biogeography*. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02729.x
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NEI, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York.
- PANZENBÖCK, M. & WARINGER, J. 1997. A key to fifth instar larvae of *Halesus radiatus* Curtis 1834, *Halesus digitatus* Schrank 1781 and *Halesus tessellatus* Rambur 1842 (Trichoptera: Limnephilidae), base on Austrian material. *Aquatic Insects* 19(2): 65-73.

- PARDO, I., ÁLVAREZ, M., MORENO, J.L., VIVAS, S., BONADA, N., ALBA-TERCEDOR, J., JÁIMEZ-CUÉLLAR, P., MOYA, G., PRAT, N., ROBLES, N., TORO, M. & VIDAL-ABARCA, M.R. 2002. El hábitat de los ríos mediterráneos. Diseño de un índice de diversidad de hábitat. *Limnetica* 21(3-4; 2004): 115-134.
- PARMESAN, C., ROOT, T.L. & WILLING, M.R. 2000. Impacts of Extreme Weather and Climate on Terrestrial Biota. *Bulletin of the American Meteorological Society* 81: 443-450.
- PARMESAN, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
- PASCUAL, F. & TINAUT, A. 2001. Insectos. Parque Nacional de Sierra Nevada. pp. 149-168. Canseco editores, Talavera de la Reina.
- PAULS, S., LUMBSCH, H.T. & HAASE, P. 2003. Genetische Isolation von *Drusus discolor* Rambur 1842 (Trichoptera: Limnephilidae) in montanen Mittelgebirgen Mitteleuropas – Erste Ergebnisse. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie. Tagungsbericht 2002*: 378- 379.
- PFANKUCH, D.J. 1975. Stream Reach Inventory and Channel Stability Evaluation. USDA Forest Service R1-75-002, U.S. Government Printing Office 696-260-200, Washington, D.C. 26 pp.
- POQUET, J.M. 2007. Modelos de predicción de las Comunidades de Macroinvertebrados Acuáticos en ríos mediterráneos ibéricos. Medpacs. Mediterranean prediction and classification system. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada. 207 pp.
- POZO, J., ELOSEGI, A., DÍEZ, J. & MOLINERO, J. 2009. La biota de los ríos: los microorganismos autótrofos. En: A. ELOSEGI & S. SABATER (eds.) *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. pp 141-167. Fundación BBVA. Bilbao.
- RESH, V. H. 1992. Recent trends in the use of Trichoptera in water quality monitoring. En: C. OTTO (ed.) *Proceedings of the 7th International Symposium on Trichoptera*: 285-291. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- RODIER, J. 1998. *Análisis de las aguas*. Ed. Omega. 1058 pp.
- RUANO, F., TIerno DE FIGUEROA, J.M. & TINAUT, A. En prensa. Los Insectos de Sierra Nevada. 200 años de historia. Editorial Asociación española de Entomología.
- RUIZ-GARCÍA, A. & FERRERAS-ROMERO, M. 2007. The larva and life history of *Stenophylax crosso-tus* McLachlan, 1884 (Trichoptera: Limnephilidae) in an intermittent stream from the southwest of the Iberian Peninsula. *Aquatic Insects* 29(1): 9-16.
- RUIZ-GARCÍA, A., SALAMANCA-OCAÑA, J.C. & FERRERAS-ROMERO, M. 2004. The larva of *Allogamus gibraltarius* González & Ruiz, 2001 and *Allogamus mortoni* (Navás, 1907) (Trichoptera, Limnephilidae), two endemic species of the Iberian Peninsula. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 40(4): 343-349.
- SÁINZ-BARIÁIN, M., ZAMORA-MUÑOZ, C. & GONZÁLEZ, M.A. En prensa. Los Tricópteros (Insecta, Trichoptera) de Sierra Nevada. En: F. RUANO, J.M. TIerno DE FIGUEROA & A. TINAUT (eds.) *Los Insectos de Sierra Nevada. 200 años de historia*. Editorial Asociación española de Entomología.
- SÁINZ-BARIÁIN, M. & ZAMORA-MUÑOZ, C. 2012. New record of *Annitella amelia* Sipahiler, 1998 (Trichoptera, Limnephilidae) in the Iberian Peninsula. *Boletín de la Asociación española de Entomología* 36(1-2): 203-205.
- SÁINZ-BARIÁIN, M. & ZAMORA-MUÑOZ, C. En prensa. Larval description and life history of *Stenophylax nycteroibius* (McLachlan, 1875) (Trichoptera: Limnephilidae) in high mountain streams from the southeast of Iberian Peninsula. *Zootaxa*.
- SÁINZ-CANTERO, C.E. 1989. Coleópteros acuáticos de Sierra Nevada. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada. 237 pp.
- SCHMID, F. 1952. Contribution a l'étude des Trichoptères d'Espagne. *Pirineos* 26: 627-695.
- SCHMID, F. 1955. Contribution à l'étude des Limnephilidae (Trichoptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 28(1): 1-245.

- SHUTER, B.J. & POST, J.R. 1990. Climate, population viability and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 314-336.
- SIPAHILER, F. 1998. Studies on the genus *Annitella* Klapálek (Trichoptera: Limnephilidae: Chaetopterygini) in the Iberian Peninsula. *Aquatic Insects* 20(3): 149-164.
- SKOV, F. & SVENNING, C. 2004. Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography* 27: 827-828.
- STAMATAKIS, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688-2690.
- SWEENEY, B.W., JACKSON, J.K., NEWBOLD, J.D. & FUNK, D.H. 1992. Climate change and the life histories and biogeography of aquatic insects in eastern North America. En: P. FIRTH & S.G. FISHER (eds.) *Global Climate Change and Freshwater Ecosystems*. pp. 143-176. Springer-Verlag. New York.
- TIERNO DE FIGUEROA, J.M. 1998. *Biología imaginal de los plecópteros (Insecta, Plecoptera) de Sierra Nevada (Granada, España)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada. 310 pp.
- TIERNO DE FIGUEROA, J.M., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M.J., FENOGLIO, S., SÁNCHEZ-CASTILLO, P. & FOCHETTI, R. En prensa. Freshwater biodiversity in the rivers of the Mediterranean Basin. *Hydrobiologia*.
- TIERNO DE FIGUEROA, J.M., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M.J., LORENZ, A.W, GRAF, W., SCHMIDT-KLOIBER, A. & HERING, D. 2010. Vulnerable taxa of European Plecoptera in the context of climate change. *Biodiversity and Conservation* 19: 1269-1277.
- VIEIRA-LANERO, R. 2000. *Las larvas de los Tricópteros de Galicia (Insecta: Trichoptera)*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela. 611 pp.
- VIEIRA-LANERO, R., GONZÁLEZ, M.A. & COBO, F. 2003. The larva of *Plectrocnemia laetabilis* McLachlan, 1880 (Trichoptera; Polycentropodidae; Polycentropodinae). *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 39(2): 135-139.
- WALLACE, I.D., WALLACE, B. & PHILIPSON, G.N. 2003. *A Key to the Case-Bearing Caddis Larvae of Britain and Ireland*. Freshwater Biological Association Scientific Publication 61: 1-259, Liverpool.
- WARINGER, J. & GRAF, W. 1997. *Atlas der Österreichischen Köcherfliegenlarven: Unter Einschluss der Angrenzenden Gebiete*. Facultas-Universitätsverlag. Vienna. 286 pp.
- WIGGINS, G.B. 2004. *Caddisflies. The Underwater Architects*. University of Toronto. Press Incorporated, Toronto, Buffalo, London. 291 pp.
- WILLIAMS, D.D. & FELTMATE, B.W. 1992. *Aquatic insects*. Cab International, Wallingford, U.K. 358 pp.
- WILLIAMS, N. & WIGGINS, G. 1981. A proposed setal nomenclature and homology for larval Trichoptera. En: G.P. MORETTI (ed.) *Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk publishers, The Hague. pp. 421-429.
- WILSON, R.J., GUTIERREZ, D., GUTIERREZ, J., MARTINEZ, D., AGUDO, R. & MONSERRAT, V.J. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8: 1138-1146.
- WILSON, R.J., GUTIERREZ, D., GUTIERREZ, J. & MONSERRAT, V.J. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13: 1873-1887.
- WOODWARD, G., PERKINS, D.M. & BROWN, L.E. 2010. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2093-2106.
- WRONA, F.J., PROWSE, T.D. & REIST, J.D. 2006. Climate change impacts on Arctic freshwater ecosystems and fisheries. *AMBIO* 35, 325.
- XENOPOULOS, M.A., LODGE, D.M., ALCAMO, J., MARKER, M., SCHULZE, K. & VAN VUUREN, D.P. 2005. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology* 11: 1557-1564.

- ZAMORA-MUÑOZ, C. 1992. Macroinvertebrados acuáticos, caracterización y calidad de las aguas de los cauces de la cuenca alta del río Genil. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada. 364 pp.
- ZAMORA-MUÑOZ, C. & ALBA-TERCEDOR, J. 1992a. Caracterización y calidad de las aguas del río Monachil (Sierra Nevada, Granada). Factores físico-químicos y comunidades de macroinvertebrados acuáticos. Agencia del Medio Ambiente. Ed. Anel, Granada. 171 pp.
- ZAMORA-MUÑOZ, C. & ALBA-TERCEDOR, J. 1992b. Description of the larva of *Rhyacophila* (*Rhyacophila*) *nevada* Schmid, 1952 and key to the species of *Rhyacophila* of the Iberian Peninsula (Trichoptera: Rhyacophilidae). Aquatic Insects 14: 65-71.
- ZAMORA-MUÑOZ, C. & ALBA-TERCEDOR, J. 1995. Primera cita de *Halesus tessellatus* Rambur, 1842 (Trichoptera: Limnephilidae) en la Península Ibérica. Boletín de la Asociación Española de Entomología 19: 200-201.
- ZAMORA-MUÑOZ, C., ALBA-TERCEDOR, J. & GARCÍA DE JALÓN, D. 1995. The larvae of the genus *Hydropsyche* (Hydropsychidae; Trichoptera) and keys for the identification of species of the Iberian Peninsula. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 68: 189-210.
- ZAMORA-MUÑOZ, C., GONZÁLEZ, M.A., PICAZO, J. & ALBA-TERCEDOR, J. 2002. *Hydropsyche fontinalis*, a new species of the *instabilis*-group from the Iberian Peninsula (Trichoptera, Hydropsychidae). Aquatic Insects 24(3): 189-197.
- ZAMORA-MUÑOZ, C., PICAZO, J. & ALBA-TERCEDOR, J. 1997. New Findings on the Larval Pattern Variability in *Rhyacophila meridionalis* Pictet, 1865 (Trichoptera: Rhyacophilidae). Aquatic Insects 19(1): 1-8.

Mapa	Río	Localidad	Altitud	X_UTM	Y_UTM	Cuenca	Vertiente	Provincia	CG	Annitella
1	Río Mecina	Área Recreativa Las Chorreras	1866	488336	4101049	ADRA	SUR	Granada	NO	NO
2	Río Nechite	Las Piedras de Márquez	1835	491880	4102947	ADRA	SUR	Granada	SI	SI
3	Río Laroles	Área Recreativa Laroles	1753	495909	4102162	ADRA	SUR	Granada	SI	SI*
4	Arroyo Palancón	Posada de los Arrieros	1720	498151	4103605	ADRA	SUR	Almería	SI	NO
5	Río Paterna	Paterna del Río	1175	504844	4098391	ADRA	SUR	Almería	SI	NO
6	Río Mecina	Mecina-Bombarón	1140	488000	4101000	ADRA	SUR	Granada	SI	NO
7	Río Laroles	Laroles	1020	498000	4096000	ADRA	SUR	Granada	SI	NO
8	Río Nechite	Mecina-Alfahar	840	494000	4096000	ADRA	SUR	Granada	SI	NO
9	Río Nacimiento	Refugio El Ubeire	1631	508956	4107159	ANDARAX	SUR	Almería	NO	SI
10	Río Isfalada	Cruce con Barranco de Dólar	1509	503303	4108381	ANDARAX	SUR	Almería	NO	SI
11	Río Andarax	A 2 Km del Área Recreativa El Nacimiento	1035	509641	4097329	ANDARAX	SUR	Almería	NO	NO
12	Lagunillos de la Virgen	Lagunillos de la Virgen	2945	466213	4100626	GENIL	NORTE	Granada	NO	SI*
13	Laguna de las Yeguas	Laguna de las Yeguas	2900	466302	4101268	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
14	Río Dólar	Borreguiles	2855	466148	4101564	GENIL	NORTE	Granada	NO	SI*
15	Laguna Larga	Laguna Larga	2790	470400	4101800	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
16	Río Monachil	Borreguiles	2679	465816	4103202	GENIL	NORTE	Granada	SI	SI*
17	Río San Juan	Cabecera	2498	466684	4104484	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
18	Río San Juan	Hoya de la Mora	2421	465905	4109739	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
19	Río Valdecasillas	Majada del Real	1900	471600	4104200	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
20	Arroyo de Benalcázar	Cortijuela	1889	459118	4104769	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
21	Río Valdeinfiernos	Majada del Palo	1780	470900	4105200	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
22	Barranco de Manuel Casas	Carril del Robledal. Extracción de serpentina	1704	460987	4105369	GENIL	NORTE	Granada	NO	SI*
23	Río Real	Junta de los dos ríos	1690	470600	4105200	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
24	Río Guarnón	Minas de La Estrella	1500	469602	4106375	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
25	Río Monachil	Central de Díechar	1416	459643	4106471	GENIL	NORTE	Granada	SI	NO
26	Río Aguas Blancas	Arroyo de Tocón	1300	468550	4121550	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO

Mapa	Río	Localidad	Altitud	X_UTM	Y_UTM	Cuenca	Vertiente	Provincia	CG	Annitella
27	Río San Juan	Confluencia Genil-San Juan	1178	465444	4110007	GENIL	NORTE	Granada	NO	NO
28	Río Genil	Vereda de la Estrella	1156	465349	4109791	GENIL	NORTE	Granada	SI	NO
29	Río Maitena	Desembocadura	1018	463140	4111624	GENIL	NORTE	Granada	SI	NO
30	Río Dílar	Central Eléctrica	952	450669	4102077	GENIL	NORTE	Granada	SI	NO
31	Laguna de Aguas Verdes	Laguna de Aguas Verdes	3050	467000	4100000	GUADALFEO	SUR	Granada	SI	NO
32	Laguna La Caldera	Al pie de la Caldera	3040	470000	4101000	GUADALFEO	SUR	Granada	SI	NO
33	Laguna de Río Seco	Laguna de Río Seco	3033	469304	4100740	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	NO
34	Río Trevélez	Albaudi	2546	479419	4104892	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	NO
35	Río Trevélez	Juntillas	1975	478452	4102297	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	NO
36	Río Grande de Bérchules	Cortijo de Las Jeromillas	1797	483524	4099759	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	SI
37	Río Trevélez	Poqueira	1540	477400	4096700	GUADALFEO	SUR	Granada	SI	NO
38	Río Lanjarón	Cortijo de Los Pílonos	1500	459200	4090500	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	NO
39	Río Dúrcal	Cortijo La Magara	1270	454759	4098938	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	NO
40	Río Torrente	Nigüelas, Tajo Bernal	1100	454000	4093800	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	NO
41	Río Grande de Bérchules	Las Fuentes de Narilla	1100	483000	4092000	GUADALFEO	SUR	Granada	NO	NO
42	Río Alhama	Dehesa del Camarate	2150	477554	4112204	GUADIANA MENOR	NORTE	Granada	NO	SI
43	Barranco de los Pasillos	Los Pasillos	1646	493948	4107674	GUADIANA MENOR	NORTE	Granada	SI	SI*
44	Barranco de la Venta	Área Recreativa Lanteira	1612	488072	4109422	GUADIANA MENOR	NORTE	Granada	NO	NO
45	Río del Pueblo	La Cabañuela	1547	486104	4110050	GUADIANA MENOR	NORTE	Granada	SI	NO
46	Arroyo del Alhori	Central eléctrica	1514	482323	4111526	GUADIANA MENOR	NORTE	Granada	SI	NO
47	Arroyo del Alcázar	Área Recreativa La Tizná	1494	483531	4110396	GUADIANA MENOR	NORTE	Granada	SI	NO

Apéndice 1. Localización geográfica y altitud de las estaciones de muestreo en el Espacio Natural de Sierra Nevada. La columna CG indica si la localidad había sido muestreada en campañas antiguas y se utilizó para el estudio del cambio global. En la última columna se señalan las localidades donde se capturaron las especies del género *Annitella*. Se señala con un * aquellas donde se llevaron a cabo los estudios del ciclo de vida. Para cada estación se presenta el número asignado en la Figura 1.

Appendix 1. Geographical location and altitude of the sampling stations in the Natural Area of Sierra Nevada. Column CG shows if the locality was sampled in old field campaigns and was used to the study of the global change. The localities where the species of *Annitella* were recorded are shown in the last column. *= localities where the life cycle of *Annitella* was studied. For each site it is indicated the number assigned in the Figure 1.