

VARIABILIDAD MORFOLOGICA Y DISTRIBUCION EN EL GRUPO DE *ECHINO GAMMARUS BERILLONI*

A. Fernández Lop

Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.

Palabras clave: berilloni-group, morphological variability, sympatry.

ABSTRACT

MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND DISTRIBUTION IN THE *ECHINO GAMMARUS BERILLONI* GROUP

In this paper the distribution of the species of *Echinogammarus berilloni*-group is reviewed in comparison with those by Pinkster, 1973. The average of sympatric populations between Iberian amphipods is considered together with the distribution in a given basin. It has been found that *Echinogammarus echinosetosus* has a wider range and it overlaps completely with *E. longisetosus* (Tajo basin).

The morphological study of four species of the *berilloni* group has shown that *E. longisetosus* is the most variable. We can distinguish two forms in two specific areas. *E. echinosetosus*, *E. calvus*, t. *margalefi* have a higher morphological uniformity along the whole area. A new diagnostic character is proposed for *E. echinosetosus*: the presence of spines in the dorsal inetasome remains constant in the posterior dorsal corner of its segments.

The origin of the morphological variability in the *berilloni*-group and its comparison with that found in *Gammarus pulex*-group is also discussed.

INTRODUCCION

Tras los estudios de Pinkster (1969, 1973), Platvoet & Pinkster (1980), Pinkster & Stock (1971), ha quedado bien demostrado que el antiguo *Echinogammarus berilloni* no es más que un colectivo de al menos once especies, predominantemente endémicas de la Península Ibérica. Junto con las descripciones, Pinkster (1973) acompaña un mapa de distribución de las especies y comenta la zonación que algunas de éstas tienen, en los ríos del norte de la distribución, con *E. berilloni*, que queda relegado a los tramos inferiores. Margalef, en su libro de Limnología (1983), comenta la distribución de este grupo y la de otros gammáridos de la Península Ibérica y propone para el grupo *berilloni*, un modelo de distribución alopátrida para las especies más extendidas, y que ocupan el sur y suroeste del área de distribución. Además, ambos autores aportan datos cualitativos sobre la simpatria entre las especies del grupo. La profundización en el conocimiento del grado de simpatria entre las especies de éste y otros grupos de gammáridos nos ha llevado a la realización de un muestreo intensivo en amplias zo-

nas del sistema Ibérico y La Alcarria nunca antes prospectadas. También nos propusimos dar modelos de distribución de especies en las zonas de solapamiento entre las mismas y el carácter invasor que pudiesen presentar las especies estudiadas, comparando nuestros datos con los publicados en 1973 por Pinkster.

La enorme variabilidad morfológica que presentan las poblaciones del género *Gammarus* (Karanian & Pinkster, 1977) tiene un paralelismo en el género *Echinogammarus*. Esta circunstancia obliga al taxónomo a definir caracteres variables y constantes dentro del grupo, a la hora de diagnosticar las especies. La inconstancia de determinados caracteres morfológicos se debe, por una parte al crecimiento alométrico y al aumento de densidad de sedas y espinas con las sucesivas mudas (a pesar de haber llegado a la madurez sexual siguen mudando varias veces más) y a la propia variabilidad intrínseca de las especies que, en los gammáridos, ha demostrado ser muy alta (Goedmakers, 1972; Pinkster et al., 1970; Goedmakers et al., 1975). Se producen entonces fenómenos de variación local que atenden a diferentes caracteres según

RIO	ESPECIE	ACOMPAÑANTES
Guadalaviar	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. margalefi</i> <i>Eul. macrocarpus</i>
Tajo	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. echinosetosus</i>
Dulce	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. echinosetosus</i> <i>Eul. toletanus</i>
Dulce-2	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Eul. toletanus</i>
A.º Montuerga	<i>Ech. echinosetosus</i>	<i>Eul. toletanus</i>
Arando	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. echinosetosus</i>
Queiles	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. toletanus</i>
Cabra	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. echinosetosus</i>
Gallo	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. echinosetosus</i> <i>Eul. toletanus</i>
A.º Saúco	<i>Ech. echinosetosus</i>	<i>Eul. macrocarpus</i>
Mesa	<i>Ech. echinosetosus</i>	<i>Eul. macrocarpus</i>
Huerva	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Eul. cf. macrocarpus</i>
Rudrón	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. calvus</i>
Henares	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. echinosetosus</i>
Río San Juan	<i>Ech. calvus</i>	<i>Gammarus gauthirri</i>
Alhama	<i>Ech. longisetosus</i>	<i>Ech. calvus</i>
Duero	<i>Ech. calvus</i>	<i>Eul. toletanus</i>
A.º en Mazarete	<i>Eul. macrocarpus</i>	<i>Gammarus gauthieri</i>

Tabla 1.—Localidades con poblaciones de mas de una especie de anfípodos detectadas en nuestras muestras.
Localities with two or more species founded in our samples.

RIOS (RIVERS)	ESPECIES PINKSTER, 1973	ESPECIES PROPIOS, 1985
Oca	<i>E. Longisetosus</i>	<i>E. calvus</i>
Piedra	<i>E. longisetosus</i> <i>E. echinosetosus</i>	<i>E. echinosetosus</i>
Tajo	<i>E. margalefi</i>	<i>E. echinosetosus</i>
Jiloca	<i>E. longisetosus</i> <i>E. echinosetosus</i>	<i>E. echinosetosus</i>
Rambla Pinilla	<i>E. margalefi</i>	<i>E. echinosetosus</i>
Jalón	<i>E. echinosetosus</i>	<i>E. echinosetosus</i> <i>E. tarragonensis</i>

Tabla 2.—Cambios de especies del «grupo berilloni» detectados tras un periodo de once años
Substitutions of species of «berilloni group» after 11 years.

los grupos. En este trabajo nos hemos puesto como objetivo intentar definir patrones de variabilidad morfológica asociados a determinadas poblaciones locales y distinguir los caracteres que tienen una distribución irregular en toda área de distribución de cada especie.

MATERIAL Y METODOS

El material de gammáridos objeto de nuestro estu-

dio procede de un muestreo intensivo realizado en una amplia zona del Sistema Ibérico y Región Central de la Península Ibérica. comprendiendo las provincias de Cuenca, Guadalajara, Teruel, Zaragoza, Soria, Burgos y Madrid. Por otro lado, se ha estudiado también el material procedente de recolecciones de otros limnólogos en las cuencas del Duero, Llobregat, Besos y cursos fluviales riojanos.

El estudio morfológico se ha realizado mediante la observación de un número variable de ejemplares de cada población y de cada especie para cada una de las

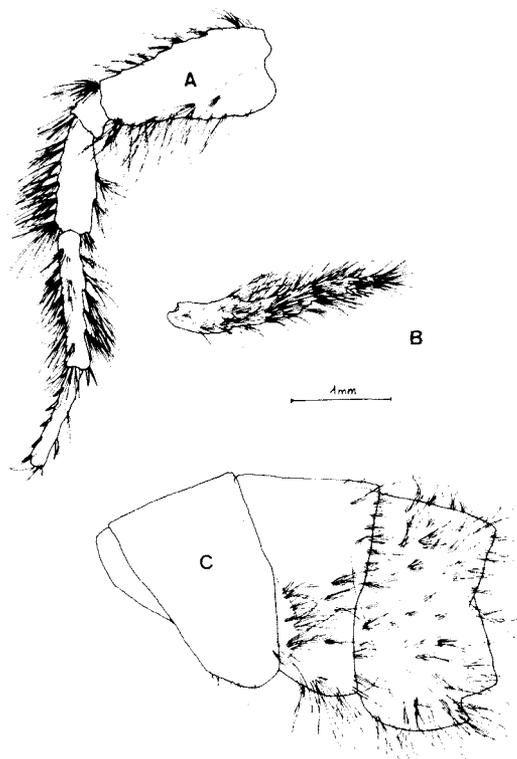


Figura 1.—*Echinogammarus longisetosus* del río Guadiela (Cuenca). A. pereiopodo siete (seventh penopod). B. tercer urópodo (third uropod). C. metasoma (metasome).

ESPECIE (Species)	N.º MUESTRAS (N.º of samples)	% POBL. SIMPATRIDAS (% Sympatric pop.)
<i>Echinogammarus longisetosus</i>	80	22
<i>Echinogammarus echinosetosus</i>	34	38
<i>Echinogammarus calvus</i>	40	0,05
<i>Echinogammarus margalefi</i>	13	15
<i>Echinogammarus berilloni</i> (1)	42	16
<i>Gammarus gauthieri</i>	48	4
<i>Eulimnogammarus toletanus</i>	11	45
<i>Eulimnogammarus macrocarpus</i>	10	80

Tabla 3.—Porcentaje de poblaciones simpátricas de anfípodos ibéricos con especies del grupo *berilloni*.

Percentage of sympatric populations of Iberian amphipods having species of the «berilloni group».

(1) Datos de Pinkster, 1973. (From Pinkster, 1973).

102 localidades estudiadas. Las especies analizadas son *Echinogammarus longisetosus*, *E. echinosetosus*, *E. calvus*, y *E. margalefi*, todas pertenecientes al grupo *berilloni*.

La variabilidad considerada fue la correspondiente a la disposición y longitud de sedas y espinas en di-

versos órganos. La relación de caracteres estudiados en cada ejemplar es como sigue: a) Longitud de las sedas de los pereiopodos P5 a P7; b) Longitud de las sedas de la 2.ª antena; c) Longitud y densidad de las sedas en las placas epimerales; d) Longitud y densidad de las sedas en la rama externa del tercer urópodo; e)



Figura 2.—(Izquierda) A & C *Echinogammarus echinosetosus*, Jiloca (Teruel). B. *Echinogammarus echinosetosus*, forma atípica (aberrant form). A. pereopodo siete (seventh pereopod). B & C metasoma (nietasome).

Figura 3.—(Derecha) *Echinogammarus margalefi*, Valdeganga (Cuenca). A. pereopodo siete (seventh pereopod). R. segundo gnatópodo (second gnathopod) C. metasoma (metasome)

Densidad de sedas y espinas en el metasoma; f) Densidad de sedas y espinas en el urosoma; g) Densidad de sedas y espinas en el telson; h) Relación entre longitud y anchura en el 2.º gnatópodo.

RESULTADOS

A. Morfología

Pinkster (1973) establece que las especies del grupo *berilloni* poseen caracteres constantes o fijos a lo largo del área de distribución (setación de las antenas, forma y armadura del 2.º gnatópodo, forma de las patas y, en menor medida setación del urosoma, placas epimerales y telson), mientras, por otro lado, otros

caracteres están sometidos a una clara variabilidad entre las poblaciones (número de segmentos del flagelo de la antena, forma de las placas epimerales del pleon, armadura del telson, metasoma y urosoma, y número de sedas en las patas). La existencia de esta variabilidad va a afectar a la taxonomía pues, los caracteres diagnósticos en este grupo, se encuentran principalmente en la setación de la segunda antena, patas, metasoma, y placas epimerales.

Mediante el estudio morfológico de cada una de las especies estudiadas han podido ser definidos:

- a) Caracteres que presentan variabilidad a lo largo del área de distribución, pero sin seguir un gradiente o patrón en localidades concretas.

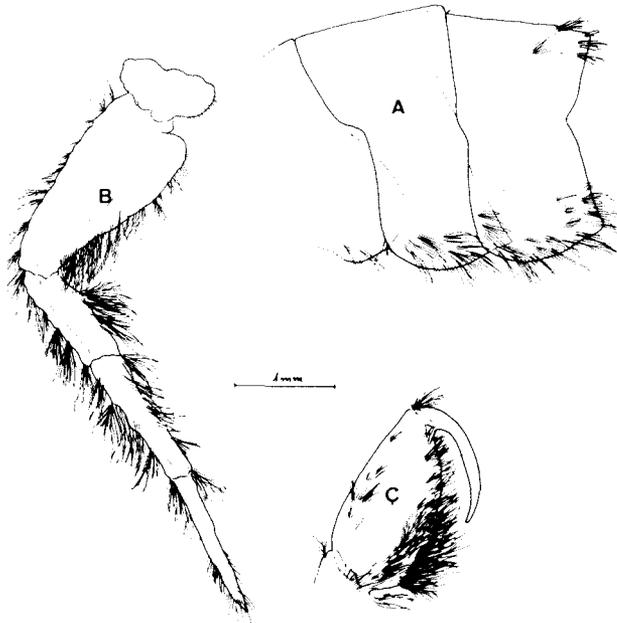


Figura 4.—(Izquierda) *Echinogammarus margalefi*. Guadalaviar (Teruel). A. metasoma (metasome). B. pereiópodo siete (seventh periópodo). C. segundo gnatópodo (second gnatópodo).

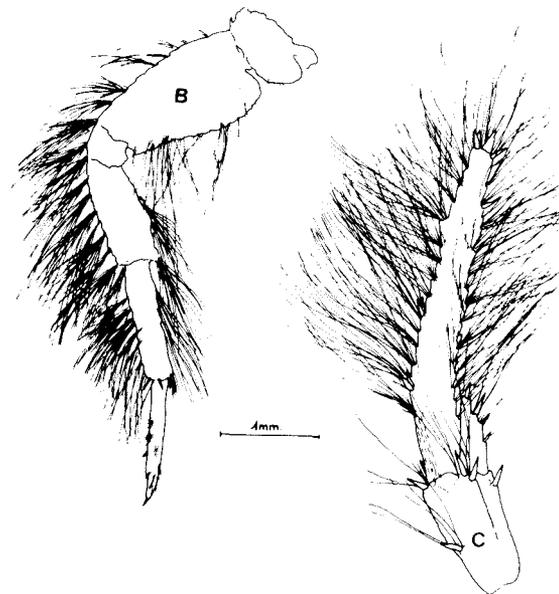


Figura 5.—(Derecha) *Echinogammarus longisetosus*. Río Guadalopillo (Teruel). A. metasoma (nietasome). B. pereiópodo siete (seventh periópodo). C. tercer urópodo (thirth uropod). Forma típica de la especie.

- b) Caracteres que presentan variabilidad sólo en una determinada área.
- c) Caracteres constantes para todo el área de distribución.

A continuación se señalan estos caracteres para las especies consideradas.

Echinogammarus longisetosus, Pinkster, 1973. Ha resultado ser la especie de morfología más variable a lo largo de su distribución. Los caracteres variables que no siguen un patrón concreto o una clina, han resultado ser la longitud de las sedas de los segmentos basales de la segunda antena y el número de espinas que participan en la armadura del telson y urosoma. La densidad de espinas del metasoma es también bastante variable, siendo en general más bien baja. Sin embargo, de forma esporádica, aparecen en gran número en algunas poblaciones (Llobregat, Tajo. Ti-

rón). La relación entre longitud y anchura del segundo gnatópodo varía entre 0,47 y 0,6 pero su forma y armadura se mantienen bastante constantes.

Determinados caracteres morfológicos presentan una variación importante en áreas muy concretas de la distribución de la especie. La gran longitud que presentan las sedas de los periópodos P5 a P7 es un carácter diagnóstico para esta especie; sin embargo no hemos encontrado uniformidad entre las poblaciones estudiadas; así los individuos procedentes de la cuenca del Ebro poseen un diseño semejante al de la descripción del holotipo. Sin embargo, los ejemplares estudiados en diferentes afluentes de la cuenca del Tajo (Tajuña, Dulce, Güadiela) presentan las sedas más cortas, aproximadamente la mitad de lo que aparece en la descripción de la especie (figura 1-A). De forma análoga, la densidad y longitud de las sedas dorsales

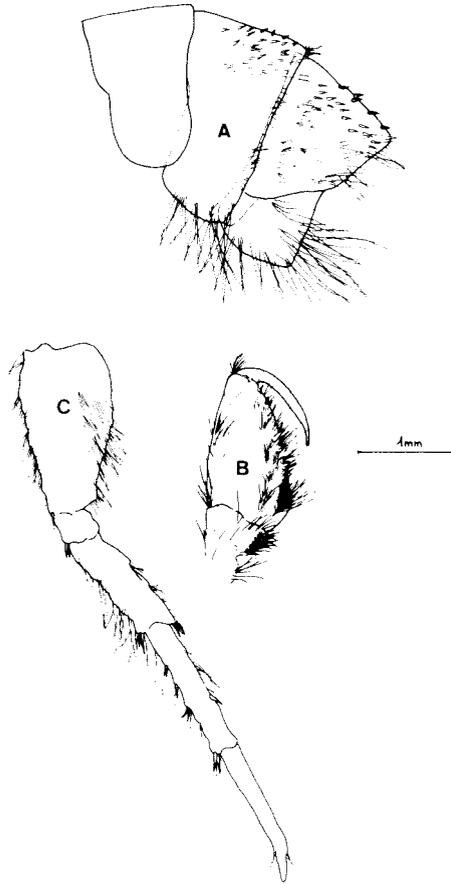


Figura 6.—A. *Echinogammarus longisetosus*, Gallo (Teruel); metasoma (metasome). B. *Echinogammarus margalefi*, Guadalaviar (Teruel); segundo gnatópodo (second gnathopod). C. *Echinogammarus echinosetosus*, Tajo (Madrid); pereiópodo siete (seventh pereopod).

del metasoma permite diferenciar claramente las poblaciones de la cuenca del Ebro de las del Tajo. Las primeras poseen baja densidad de sedas en el tercer segmento del metasoma, recubriéndose en un 10% y en las segundas este segmento está cubierto en más de un 60% (figura 1-C). Esta elevada densidad de sedas solo se ha observado también en una única localidad de la cuenca del Ebro (río Huerva).

La longitud de las sedas del tercer urópodo es un carácter constante para las especies del grupo *berilloni*. Sin embargo, el análisis de un gran número de poblaciones de *E. longisetosus* ha permitido descubrir variaciones notables de este carácter. Si consideramos individuos de una misma edad, las poblaciones de la cuenca del Tajo y Turia (figura 1-B) presentan una longitud de las sedas claramente menor que las que se observan en la cuenca del Ebro y que se corresponden con las descritas para la especie. Figura 5-C.

La presencia de otros determinados caracteres permanece constante para todas las poblaciones y pode-

mos definirlos como diagnósticos para la especie. La presencia de largas sedas en el borde ventral, y sobre todo posterior, de las placas epimerales es el carácter que se presenta como más constante junto con la forma y armadura del segundo gnatópodo. Las sedas dorsales del urosoma son siempre largas (carácter diagnóstico) aunque su densidad puede variar entre poblaciones.

Resumiendo, podemos decir que las poblaciones de los afluentes del Tajo (salvo las del Gallo) presentan diferencias notables con las del resto del área de distribución de la especie en algunos caracteres de los denominados constantes (Pinkster, 1973). Por otro lado, destacar que la longitud de las sedas del tercer urópodo ha resultado ser muy variable, al contrario de lo observado en las especies del grupo *berilloni*.

Echinogammarus echinosetosus, Pinkster, 1973. Al contrario que la anterior, esta especie posee una mayor uniformidad en cuanto a sus características morfológicas. La densidad y longitud de las sedas en

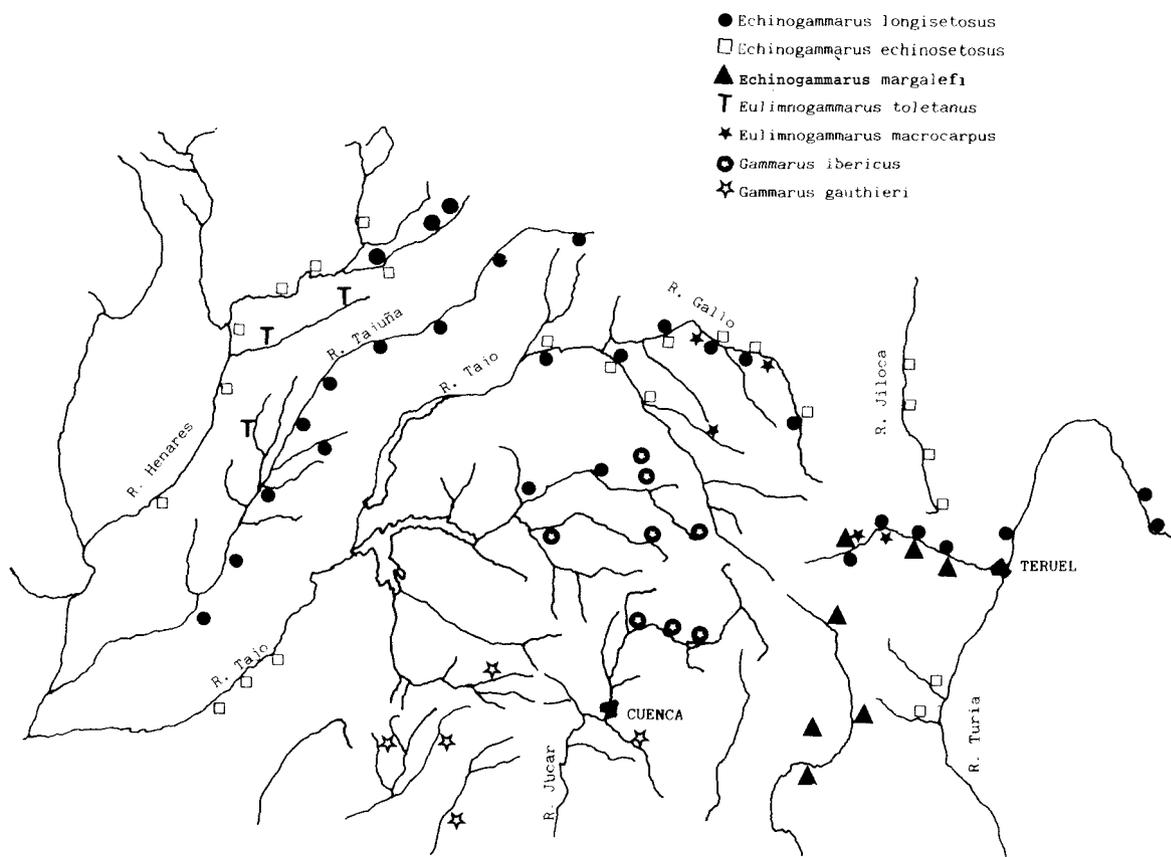


Figura 7.—Distribución de las especies de *Echinogammarus*, *Gammarus*, *Eulimnogammarus*, en la región Central de la Península Ibérica.

Distribution of species of *Echinogammarus*, *Gammarus*, *Eulimnogammarus* in Central Spain.

el urosoma, metasoma, placas epimerales, antenas y tercer urópodo permanece constante. La presencia de espinas en el margen posterior dorsal de cada uno de los segmentos del metasoma, y que se acompañan de sedas espiniformes, se presenta como un carácter muy constante en toda el área de distribución. Únicamente, los ejemplares de un pequeño arroyo aislados por las barreras de contaminación del resto de 12 cuenca, carecen de espinas, aunque se mantienen las sedas (figura 2-B).

La presencia de sedas en el primer urópodo, situadas tanto dorsal como ventralmente, es un carácter no anotado en la descripción de la especie; sin embargo no es totalmente constante ni su presencia (ausente en un 15% de los casos) ni su longitud y número. Este carácter no ha sido observado ni en *E. longisetosus* ni en *E. calvus* y sí en *E. margalefi*, confirmando la estrecha relación con esta última especie. *E. echinosestosus* ocupa la región más central de la Península Ibérica invadiendo ríos de la cuenca del Tajo (afuentes de la margen derecha del Tajo) y afluentes de la mar-

gen derecha del Ebro. La única diferencia encontrada entre las poblaciones de ambas cuencas es la relativa mayor longitud de las sedas de las patas PS a P7 en la cuenca del Ebro (figuras 2-A y 6-C).

Echinogammarus margalefi, Pinkster, 1973. Es la especie más pequeña del grupo *berilloni* y las precópulas pueden darse entre individuos de tamaño inferior a 10 mm. Pinkster da para la especie un tamaño máximo de 11 mm. Sin embargo, hemos podido recoger en dos localidades ejemplares de más de 15 mm. (ríos Guadalaviar y Júcar).

Entre los caracteres variables de esta especie se han encontrado la densidad de sedas en el metasoma y patas 5 a 7 y el tamaño máximo de los machos en las poblaciones. Como caracteres constantes hemos encontrado, aparte de los diagnósticos (Pinkster, 1973), la ausencia en todas las poblaciones de espinas en el metasoma y la forma y armadura del gnatópodo. No podemos diferenciar morfotipos regionales debido al pequeño número de poblaciones estudiadas. Destacamos sin embargo dos localidades en las que el tamaño

máximo para los machos es mayor que el hasta ahora encontrado.

Así la población del río Guadalaviar, en Albarra-cín, tiene machos de gran tamaño, que se caracterizan por tener el segundo gnatópodo grande y claramente mayor que el primero, al igual que el resto de las especies del grupo *herilloni*, en contra de lo que describe Pinkster (1973) de *E. margalefi*, considerando que ambos gnatópodos son pequeños y casi de igual tamaño.

La población del río Júcar (Valdeganga) tiene también machos de mayor longitud, tanto total del cuerpo como del segundo gnatópodo, siendo también la longitud de las sedas del metasoma, placas epimerales, y patas claramente mayor que las del holotipo, y semejante a la encontrada en algunas poblaciones de *E. longisetosus* (figura 3-C).

E. calvus (Margalef, 1956) es la especie que presenta mayor uniformidad morfológica de las estudiadas. La variabilidad encontrada corresponde a la longitud de las sedas anteriores de los periópodos 5 a 7, que ha resultado ser mayor en las poblaciones del Ebro respecto de las del Duero. La relación entre la longitud y anchura del segundo gnatópodo es muy variable entre poblaciones, oscilando entre el 0,46 y 0,55 y permaneciendo bastante constante su armadura. La armadura dorsal del metasoma, que es pobre en esta especie, consiste en un número escaso y muy variable entre poblaciones, de espinas en el último segmento. Por lo general, los caracteres diagnósticos de la especie (sedas ventrales de las placas epimerales y otros) permanecen muy constantes.

B. Distribución

En la figura 8-A puede observarse que *E. longisetosus* es la especie más extendida y ocupa las 3/4 partes del área de distribución del grupo *berilloni* en la Península Ibérica. Se extiende en los afluentes de ambas márgenes de toda la cuenca del Ebro, afluentes del Tajo, que proceden de La Alcarria, Bajo Aragón y las cuencas mediterráneas, tanto catalanas (Llobregat, Besós) como valencianas (Turia). *E. calvus* ocupa una estrecha franja de la cordillera Cantábrica (País Vasco y Santander) y parte alta de la cuenca del Ebro y se extiende hasta La Rioja (figura 9-B). Aquí solapa ampliamente su área de distribución con *E. longisetosus* con el que se le ha encontrado en simpatria en varias muestras (ver tabla 1). Esta especie salta a la cuenca del Duero donde se distribuye ampliamente en ambas vertientes (ver figura 9-B).

E. echinosetosus se encuentra en los ríos alcarreños afluentes del Alto Tajo y el propio Tajo, como ha podido deducirse de nuestros muestreos, y límite sur del Bajo Aragón y sur de las provincias de Zaragoza, Soria y gran parte de Teruel (Pinkster, 1973). Figura 8-B.

Su área de distribución solapa de forma completa

con la de *E. longisetosus* con el que convive en numerosas localidades (ver tabla 1) como hemos podido comprobar, al contrario de lo encontrado por otros autores.

E. margalefi tiene una distribución típicamente mediterránea ocupando las cuencas del Turia, Júcar y algunos ríos de la cuenca del Guadiana (figura 9-A). Su área de distribución está situada más al sur que *E. longisetosus* con el que coexiste en algunas localidades. Esta especie ha sido sustituida en algunos ríos por *E. echinosetosus* (tabla 2) en el curso de los últimos años.

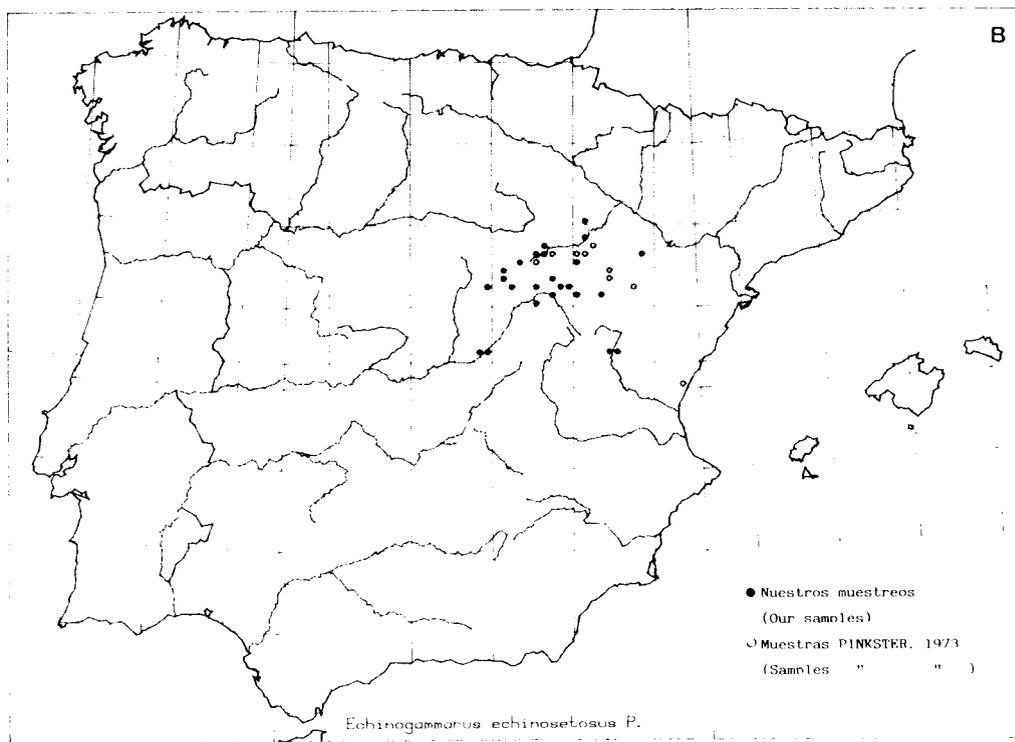
Tenemos por tanto, que *E. longisetosus* ocupa un gran área, con el Ebro como eje de distribución, comportándose como una especie más eurioica. En el País Vasco y Navarra se encuentra parcialmente solapada con *E. berilloni* y *E. aquilifer*. Al noroeste se solapa parcialmente con *E. calvus*, al sur lo hace totalmente con *E. echinosetosus* y parcialmente con *E. margalefi*.

El % de poblaciones simpátricas para cada especie con el resto se expresa en la tabla 3.

El grado de simpatria, que puede ser en algunos casos elevada, refleja un comportamiento diferente del que ocurre en muchos ríos del norte de la distribución del grupo (Pinkster, 1973). Allí hay una zonación de especies en donde *E. berilloni* suele ocupar los tramos inferiores de los ríos. En el sur y resto del área hay una coexistencia de las especies a lo largo de toda la longitud de algunos cursos fluviales del área de solapamiento.

Otro resultado ha podido sacarse de la comparación de los datos de Pinkster (op. cit.) y los nuestros y observar sustituciones de especies en determinados ríos. En este sentido *E. calvus* y *E. echinosetosus* se comportan como invasores como puede verse en la tabla 2. En caso de existir más de una especie en un río, la dominante en un punto determinado de un curso fluvial se sustituye también a lo largo del año como ha podido constatarse tras varias campañas de prospección continuada. Es el caso de los ríos Jalón, en el que *E. tarraconensis* desplaza temporalmente a *E. echinosetosus*, Guadalaviar con *E. margalefi* y *E. longisetosus* sustituyéndose mutuamente, y el Gallo en el que *E. echinosetosus* desplaza a *E. longisetosus*.

El estudio de zonas nunca antes prospectadas como la cuenca alta y media del Tajo, ha podido mostrar un modelo complejo de distribución (figura 7). Así tenemos ríos en que sobrevive *E. echinosetosus* (Henares), otros en que sólo vive *E. longisetosus* (Tajuña), casos en que hay coexistencia como en el Gallo o Tajo y casos en que *E. echinosetosus* invade un río ocupado por *E. longisetosus*, compartiendo con esta especie el curso inferior (Dulce). En el caso de la cuenca del Ebro, los ríos de la margen derecha van siendo alternativamente poblados por *E. calvus* y *E.*



-Area de distribución de: (distribution area of) A. *Echinogammarus longisetosus*, B. *E. echinosetosus*.

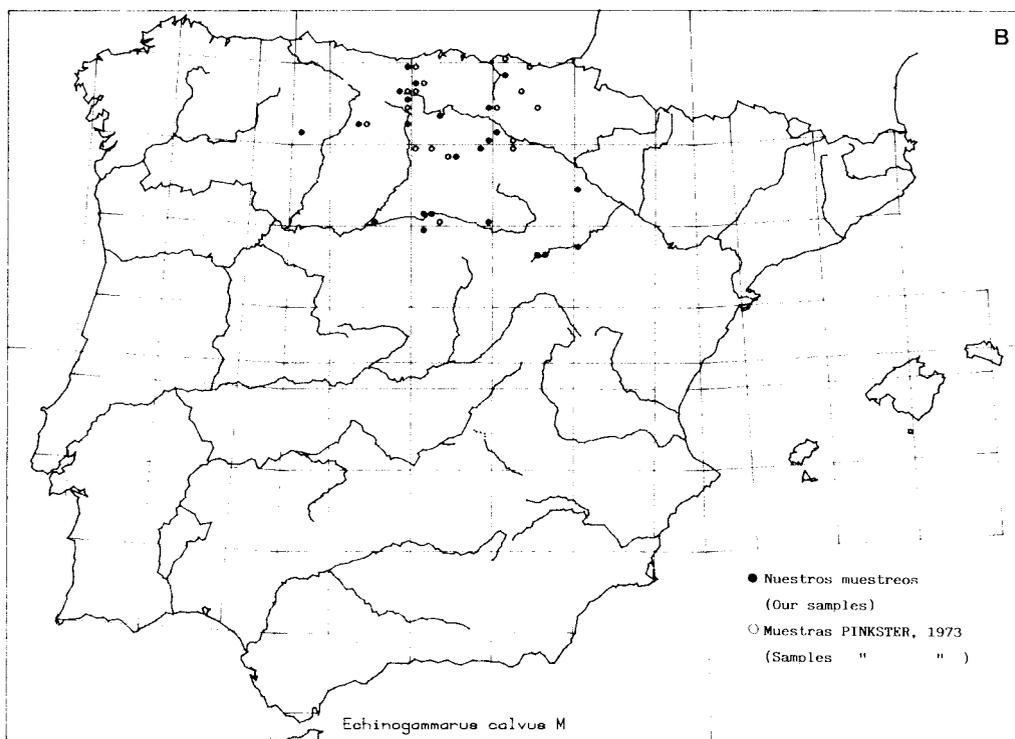


Figura 9.—Area de distribución de: (distribution area of) A. *Echinogammarus margalefi*, B. *Echinogammarus calvus*.

longisetosus. Pasada La Rioja, los ríos poseen alternativamente *E. echinosetosus* y *E. longisetosus* siendo éste el predominante en la parte inferior de la cuenca. Los afluentes de la margen izquierda del Ebro poseen *E. herilloni* y *E. calvus* en la parte alta, y por fin *E. longisetosus* desde Navarra a Cataluña.

La cuenca del Duero está ocupada por *E. calvus* y *Gammarus gauthieri*. Ambas especies se reparten los ríos de la cuenca sin coexistir (G. del Jalón com. pers.) y sólo se conocen dos localidades en que ha habido simpatria. Este modelo se repite igualmente en los afluentes del Guadiana, Tajo, Júcar y Ebro en el que las áreas de distribución de *G. gauthieri* son coincidentes pero no hay simpatria con las especies del grupo *berilloni*.

Distribución de otras especies de gammáridos de la mitad norte de la Península Ibérica

Aparte del género *Echinogammarus* las especies de *Gammarus* y *Eulimnogammarus* se reparten las aguas corrientes mineralizadas de la Península Ibérica. Como ya vimos, *G. gauthieri* tiene una amplia distribución en la submeseta norte y el Sistema Ibérico y no suele coexistir en el mismo río con ninguna especie. Figura 11-A.

Otro tanto ocurre con *Gammarus ibericus* que confirma su carácter relictico y de endemismo tras los trabajos de Pinkster & Scholl (1984) que demuestran el aislamiento reproductivo de esta forma de la Serranía de Cuenca y la del Macizo Central francés (ahora *Gammarus orinos*). Figuras 7 y 11-B.

Un muestreo intensivo de la Serranía de Cuenca nos ha permitido encontrar esta especie en seis localidades más de las únicas conocidas hasta ahora (Goedmakers, 1974). Vive en pequeños manantiales, arroyos y cursos de agua que no superan los 15°C. de temperatura en el verano y no bajan de 10°C. en el invierno. Son aguas muy ricas en carbonatos procedentes de manantiales Cársticos. Se encuentra asociado principalmente a musgos y *Cladophora* en cursos de agua, tanto semiestancada como corriente, siempre bien oxigenadas.

El género *Eulimnogammarus* presenta dos especies. *E. toletanus* se extiende por la cuenca del Duero, Jalón y Tajo, mientras que *E. macrocarpus* ocupa la parte más baja de la cuenca del Ebro y otras cuencas mediterráneas así como el Alto Tajo. No se ha detectado simpatria entre ellas. Figuras 10-A y 10-B.

Destacamos aquí su grado de coexistencia elevado con las especies del grupo *berilloni* (ver tabla 1), y que nunca había sido considerado. La distribución de estas especies es de tipo relictico, al aparecer dispersas en unos pocos ríos de cada cuenca (Pinkster, 1973). En el río Jalón se ha encontrado una zonación ocupada por *E. toletanus* la parte del nacimiento (aguas frías de temperatura constante) y las especies de grupo *berilloni* aguas inmediatamente más abajo.

DISCUSION

El estudio intensivo de amplias zonas no muestreadas con anterioridad (La Alcarria) ha puesto de manifiesto un grado de solapamiento entre las especies de gammáridos ibéricos mayor que el que puede sacarse de los datos bibliográficos de distribución (Pinkster, 1973; Margalef, 1983). La figura 7, que muestra la distribución de gammáridos del Alto Tajo, da una idea de la situación actual, en cuanto al reparto de las corrientes fluviales, por las especies del «grupo *berilloni*». Podría postularse que, sobre una distribución relictica de las especies del género *Eulimnogammarus* hay un reparto de ríos entre *E. echinosetosus* y *E. longisetosus* en unos casos, simpatria en otros e introducción de una especie a través de una confluencia, en el área de otra. Pero nunca existe una zonación como ocurre entre las especies de la parte alta de la cuenca del Ebro y Cantábrico (*E. herilloni*, *E. aquilifer*, *E. calvus*).

La tabla 2 aporta datos para considerar a *E. echinosetosus* como especie invasora en la zona central sobre *E. longisetosus* y *E. margalefi*, ambas especies de menor tamaño que la primera. Estos cambios se han podido detectar también a corto plazo tras muestreos en años consecutivos en los ríos Gallo y Jalón. Estas sustituciones de especies en determinados ríos podrían producir fácilmente un aislamiento de determinadas poblaciones de una especie concreta, que quedaría aislada de la distribución general en un área geográfica dada. Las barreras estarían formadas por simple presión de competencia, por la especie que actúa conio invasora (Goedmakers, 1981). Se producirían entonces fenómenos de diferenciación alopátrica entre poblaciones como ya han detectado autores holandeses en el río Slack (Goedmakers, 1980), encontrando «razas microgeográficas» en un mismo río.

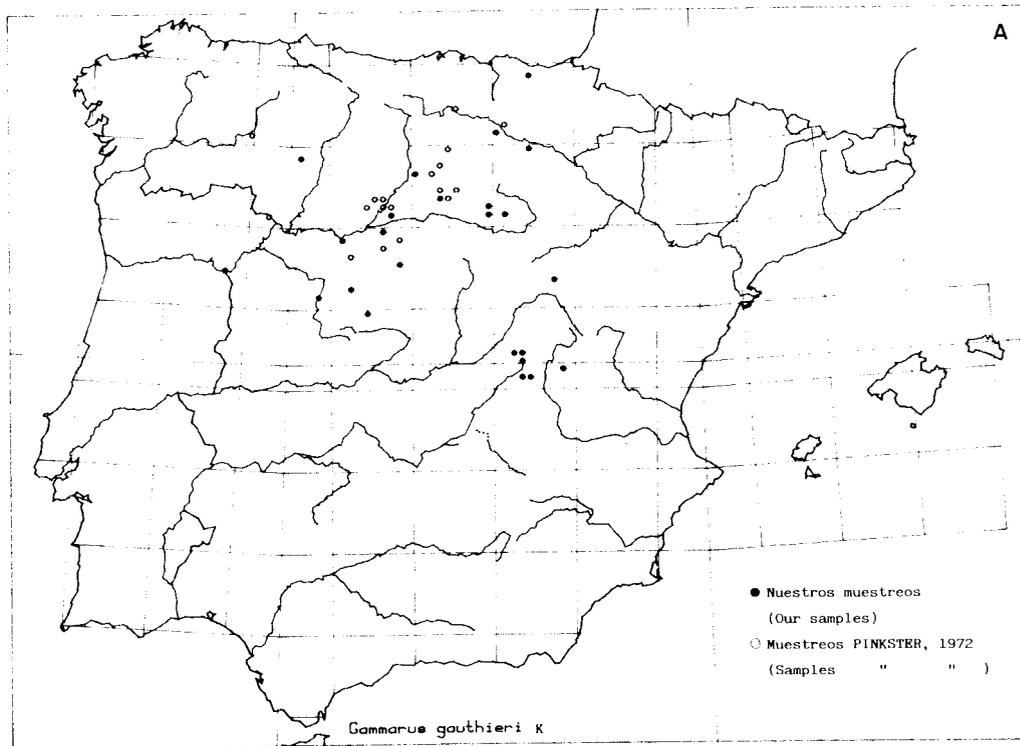
En cuanto a la asociación de las especies del género *Eulimnogammarus* y las del grupo *berilloni* parece ser un fenómeno bastante frecuente (tabla 3) y que atendería a un reparto posiblemente de los substratos de estructura más finamente dividida (*Cladophora*, *Fontinalis*), por su pequeño tamaño, evitando la competencia con los individuos reproductores del género *Echinogammarus* (observación personal).

Las especies de los géneros *Gammarus* y *Eulimnogammarus* no se han encontrado en simpatria salvo en una localidad cercana a Molina de Aragón (un caso entre 60 considerados), a pesar de solaparse las áreas de distribución de ambos géneros.

El estudio de la variabilidad morfológica podría dar pistas para detectar el posible grado de aislamiento de determinadas poblaciones (Pinkster, 1972). Así, *E. longisetosus* y *E. margalefi* presentan una diferenciación morfológica clara en las poblaciones del sur de su distribución, dando idea de la dificultad que su-



Figura 10.-Arca de distribución de: (distribution area of:) A. *Eulimnogammarus macrocarpus*, B. *E. toletanus*



I.—Area de distribución de: (distribution area of:) A. *Gammarus gauthieri*. B. *Gammarus ibericus*.

pondría la divisoria de aguas en el mantenimiento de un flujo genico entre poblaciones. Un tipo semejante de diferenciación ha sido estudiada en especies de *Gammarus* del grupo *pulex*, (Pinkster, 1972; Goedmakers, 1972) en los que los factores variables entre poblaciones de diferentes áreas, atienden a la setación del flagelo de la segunda antena, longitud corporal máxima, contorno del urosoma y número de segmentos de la primera antena.

Estos caracteres son a veces diagnósticos en el grupo *pulex*, lo mismo que ocurre con la variabilidad encontrada por nosotros, en caracteres diagnósticos del grupo *berilloni* (tercer urópodo, sedas de P5 a P7 y sedas de la segunda antena).

Al contrario, *E. calvus* y *E. echinosetosus*, que presentan mayor uniformidad morfológica, coinciden en ser las especies actualmente invasoras (Margalef, 1983 y tabla 2), presumiblemente (?) no habrían tenido tiempo aún de diferenciarse morfológicamente las poblaciones. El estudio morfológico de las cuatro especies consideradas en este trabajo ha puesto de manifiesto que el grado de variabilidad es diferente para cada una de ellas.

Por otro lado queremos proponer desde aquí un nuevo carácter diagnóstico para *E. echinosetosus* y que se mantiene muy estable a lo largo del área de distribución: presencia de cortas sedas y espinas en el margen posterior dorsal de los segmentos del metasoma (ver figura 2-C). Señalar este carácter como diagnóstico nos parece importante, como diferenciador frente a *E. margalefi* ya que dos poblaciones (Guadalaviar y Júcar), al presentar un tamaño mayor, que el descrito por Pinkster y tener un 2.º gnatópodo de forma muy similar a *E. echinosetosus*, pueden prestarse a confusión. Figuras 3 y 4. *E. margalefi* se distingue por tanto, por poseer únicamente sedas (en número variable en cada población) en los segmentos 2 y 3 del metasoma, cuando no está totalmente desprovisto de ellas (población del Guadalaviar).

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer, en primer lugar, a todas aquellas personas que me han facilitado parte del material estudiado: D. G. Jalón; Gloria González; M.^a Angeles Puig; J. Manuel y otros. También al profesor E. Ortiz y C. Montes que me han facilitado información y alentado en mi trabajo. También agradecer a M.^a Angeles Ramos y Cecilio Montañés por su ayuda en la

traducción y a todas aquellas personas que me han acompañado en los viajes.

BIBLIOGRAFIA

- Goedmakers, A. 1972. *Gammarus fossarum* Kock, 1836: redescription based on neotype material and note on its local variation. (Crustacea-Amphipoda). *Bij. tot Dierk.* 42 (2): 124-138.
- Goedmakers, A. 1974. Les *Gammaridae* (Crustacea-Amphipoda) du Massif Central. *Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam* 3(23): 211-220.
- Goedmakers, A. 1980. Microgeographic races of *Gammarus fossarum* Kock, 1836. *Crustaceana suppl.* 6:216-224.
- Goedmakers, A. 1981. Population dynamics of three *gammarid* species (Crustacea-Amphipoda) in a french chalk stream. Part IV review and implications. *Bij. tot Dierk.* 51(2): 181-190.
- Goedmakers, A. & Rus, A. 1., 1975. Essais d'hybridation entre plusieurs populations de *ganiniars* de groupe *pulex* (Amphipoda). *Crustaceana* 29: 100-109.
- Karaman, G.S. & Pinkster, S. 1977. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea-Amphipoda) *Bij. tot Dierk.* 47(1): 1-97.
- Margalef, R. 1983. *Limnologia .Omega.* Barcelona. 1010 págs.
- Pinkster, S. 1969. A new *Echinogammarus* of the *berilloni*-group: *E. aquilifer* nov. sp., from the Pyrenees. (Crustacea-Amphipoda). *Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam* 1 (11)137-150
- Pinkster, S. 1973. The *Echinogammarus berilloni*-group. A number of predominantly Iberian amphipods species (Crustacea). *Hij. tot. Dierk.* 43 (1): 1-38.
- Pinkster, S. & Scholl, A. 1984. *Gammarus orinos* n. sp. from the Massif Central (France): its genetic and morphological distinction from *Gammarus Ibericus* Margalef, 1951. (Crustacea-Amphipoda). *Bij. tot. Dierk.* 54 (1): 139-146.
- Pinkster, S. & Stock, J.H. 1970. Western European species of the presumed Raical-genus *Eulimnogammarus*. (Crustacea-Aniphipoda). *Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam* 1 (9):205-219.
- Platvoet, D. & Pinkskeer, S. 1980. A new species of *Echinogammarus* from Northern Spain, *Echinogammarus pseudoaquilifer* nov. sp. (Crustacea-Amphipoda). *Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam* 7(2): 13-19.