

Colecciones de ejercicios

Limnología

Grado de Recursos Hídricos



©2023 Javier Sánchez Hernández

Algunos derechos reservados

Este documento se distribuye bajo la licencia

“Atribución-CompartirIgual 4.0 Internacional” de Creative Commons,
disponible en <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/deed.es>

I) IDENTIFICACIÓN DE MACROINVERTEBRADOS: SISTEMAS LÉNTICOS

1. Objetivos

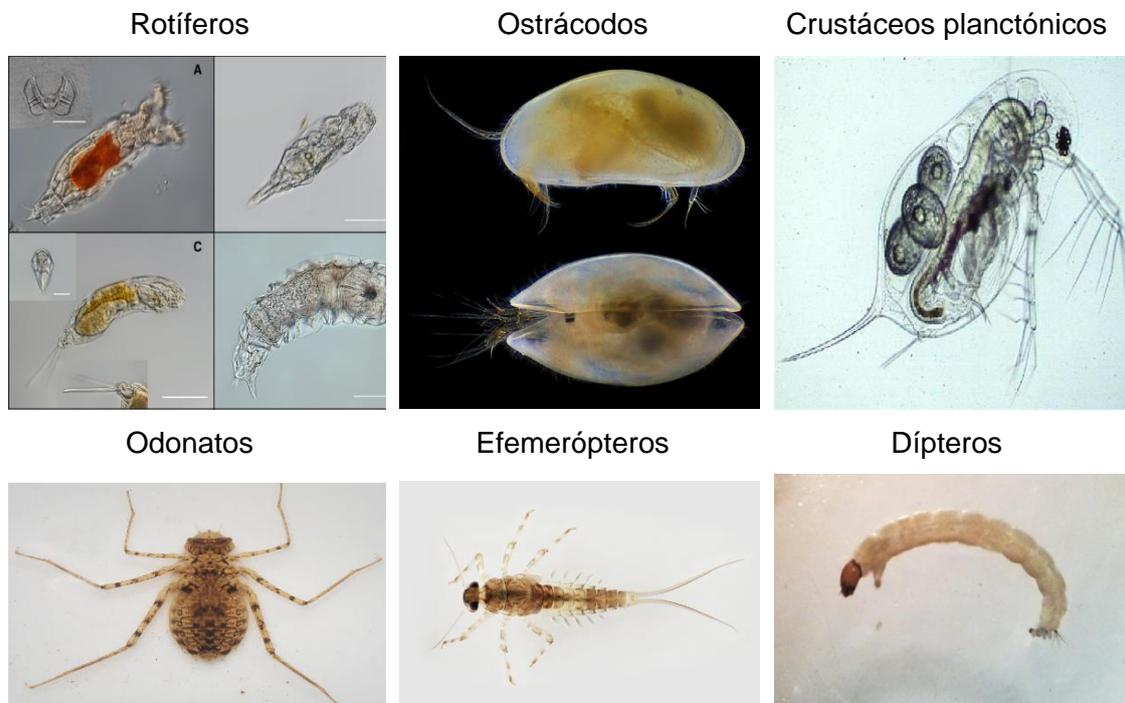
- 1) Identificar los macroinvertebrados acuáticos de sistemas lénticos.
- 2) Familiarizarse con las principales características diagnóstico que permiten reconocer los diferentes grupos taxonómicos.

2. Introducción

Por razones esencialmente prácticas y atendiendo a sus dimensiones, los invertebrados de las aguas continentales suelen dividirse en dos grandes grupos:

- Los microinvertebrados: animales de pequeño tamaño (<1 mm) como los Protozoos, Nematodos, Rotíferos, Crustáceos planctónicos, etc.
- Los macroinvertebrados: animales de mayor tamaño (>1 mm) que incluyen invertebrados no artrópodos (Esponjas, Cnidarios, Nemertinos, Briozoos, Plelmintos, Nematodos, Nematomorfos, Anélidos y Moluscos) y los artrópodos (Arácnidos, Crustáceos e Insectos).

Dentro del contexto general de los macroinvertebrados, esta primera sesión práctica está dedicada a los invertebrados de sistemas lénticos.



3. Desarrollo

3.a – Recolección material en la charca (Centro de Apoyo Tecnológico - CAT)

Se divide el grupo de prácticas en dos subgrupos. Antes de salir del laboratorio, cada subgrupo debe disponer de:

- Red de mano para la recolección de macroinvertebrados (*kick nets*).
- Bandejas de plástico.
- Recipientes (botes) para llevar los macroinvertebrados al laboratorio.

3.b – Identificación taxones animales

Se observan los invertebrados bajo la lupa binocular y se identifican con ayuda de las claves de identificación dicotómicas suministradas en el apartado 4 (Figuras 1 y 2) y el Aula Virtual.

3.c – Conservación de los taxones animales

Antes de marchar, guarda el material con alcohol (medio de conservación) en un bote y etiquétalo, ya que se utilizará en futuras sesiones prácticas.

4. Guías dicotómicas

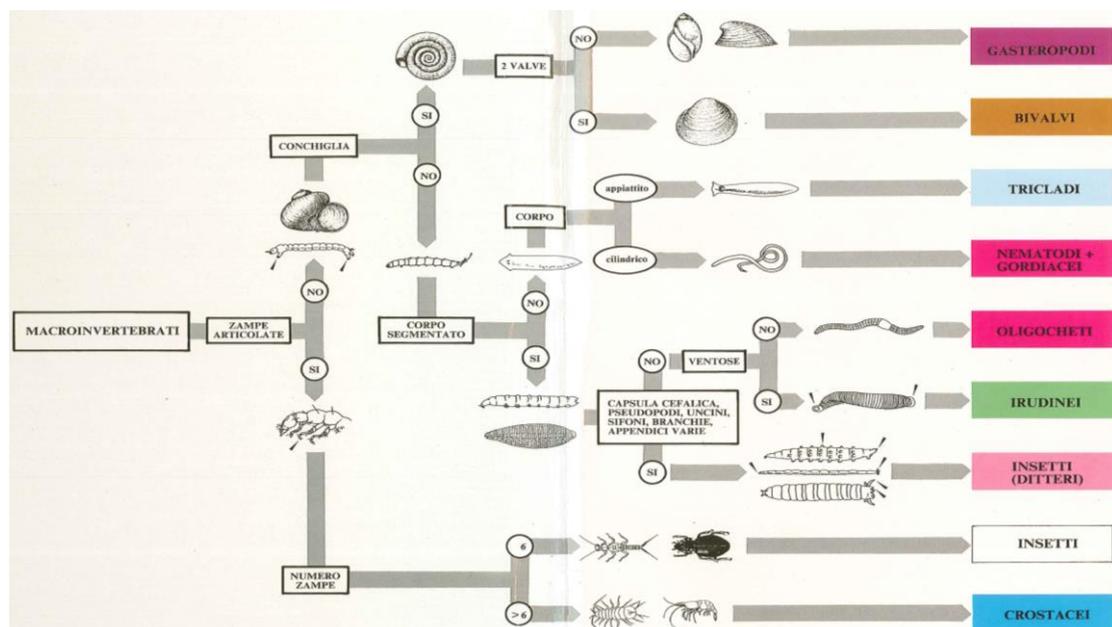


Figura 1. Clave dicotómica de los principales grupos taxonómicos (Sansoni, 1988).

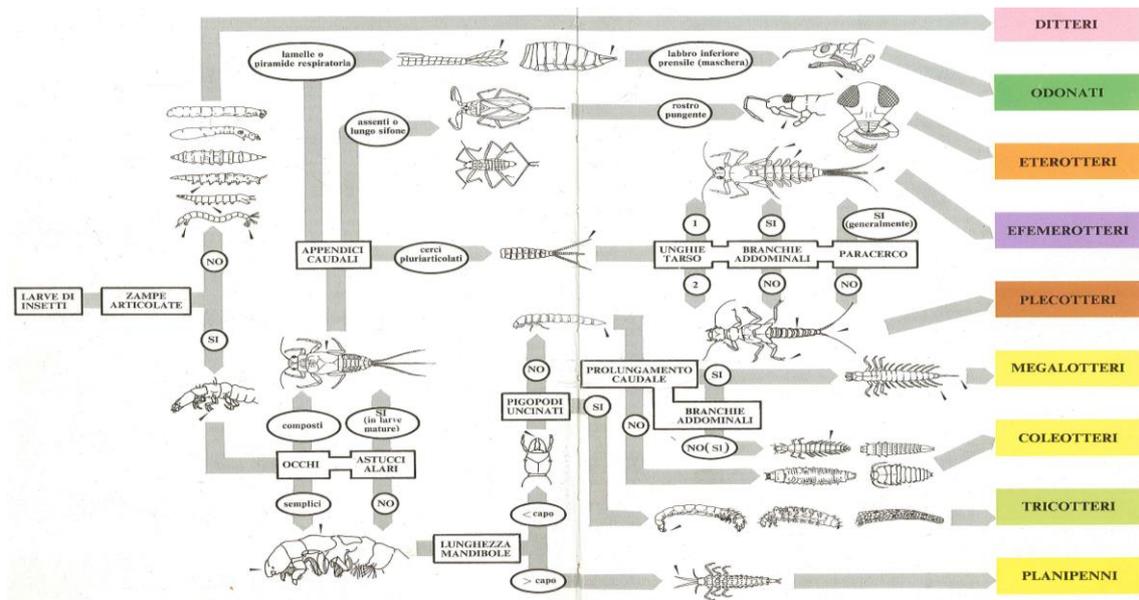


Figura 2. Clave dicotómica de los principales grupos taxonómicos de insectos (Sansoni, 1988).

5. Bibliografía

- Oscoz, J.; Galicia, D.; Miranda, R. (2011). Identification Guide of Freshwater Macroinvertebrates of Spain; Springer: Dordrecht, The Netherlands.
- Rodríguez-Capítulo, A.; Muñoz, I.; Bonada, N.; Gaudés, A. & Tomanova, S. (2009). La biota de los ríos: los invertebrados. En Elosegi, A. & S. Sabater (eds), Conceptos y técnicas en ecología fluvial. Fundación BBVA, Bilbao: 253–270.
- Sánchez-Hernández, J. (2011). Características biológicas y ecológicas de los macroinvertebrados en un sector del hiporitrón en el río Tormes (España Central). *Zoologica Baetica* 22: 51-67.
- Sansoni, G. (1988). Atlante per il riconoscimento dei macroinvertebrati dei corsi d'acqua italiani. Provincia Autonoma di Trento, CISBA
- Tachet, H., Richoux, P.; Bournaud M. & Usseglio-Polatera, P. (2002). Invertébrés d'eau douce. CNRS Éditions. Paris, 587 pp.

II) IDENTIFICACIÓN DE MACROINVERTEBRADOS: SISTEMAS LÓTICOS

1. Objetivos

- 1) Identificar los macroinvertebrados acuáticos de sistemas lóticos.
- 2) Familiarizarse con las principales características diagnóstico que permiten reconocer los diferentes grupos taxonómicos.
- 3) Reconocer las diferencias morfológicas de los insectos heterometábolos respecto de los holometábolos.

2. Introducción

Esta sesión práctica está dedicada a los invertebrados de sistemas fluviales, comúnmente representados por invertebrados artrópodos (arácnidos, crustáceos e insectos), pero en muchos tramos fluviales, los moluscos (bivalvos y gasterópodos) pueden llegar a ser grupos taxonómicos muy abundantes. En el caso particular de los insectos, se distinguen dos grandes grupos:

- **Holometábolos** (endopterigotas): insectos con metamorfosis completa y con un desarrollo compuesto por tres estadios: larva, pupa e imago o adulto.
 - Diptera
 - Trichoptera
 - Lepidoptera (poco frecuentes)
 - Coleoptera
 - Megaloptera (*Sialis* spp. - Sialidae)
 - Neuroptera (crisópidos - Chrysopidae)

- **Hemimetábolos** (exopterigotas): insectos con metamorfosis incompleta y con un desarrollo compuesto por dos estadios: ninfa o náyade e imago o adulto (los efemerópteros con una intermedia llamada subimago). Son fácilmente reconocibles de los insectos holometábolos porque las ninfas presentan rasgos morfológicos (ojos compuestos y esbozos alares) similares a los que observamos en los adultos. Los componen cuatro ordenes de insectos (Heteroptera, Plecoptera, Odonata y Ephemeroptera).
 - Hemiptera (heteroptera)
 - Plecoptera
 - Odonata
 - Ephemeroptera

Holometábolos (endopterigotas)

Orden Diptera



Orden Trichoptera



Orden Lepidoptera



Orden Coleoptera



Orden Megaloptera



Orden Neuroptera



Hemimetábolos (exopterigotas)

Orden Heteroptera



Orden Plecoptera



Orden Odonata



Orden Ephemeroptera

**3. Desarrollo**

El material con el que se trabajará en esta sesión procede de un sistema fluvial (río Tormes). Se observan los invertebrados bajo la lupa binocular y se identifican con ayuda de las claves de identificación dicotómicas suministradas en el apartado 4 (Figuras 1 y 2) y el Aula Virtual.

Antes de marchar, guarda el material con alcohol (medio de conservación) en un bote y etiquétalo, ya que se utilizará en futuras sesiones prácticas.

4. Guías dicotómicas

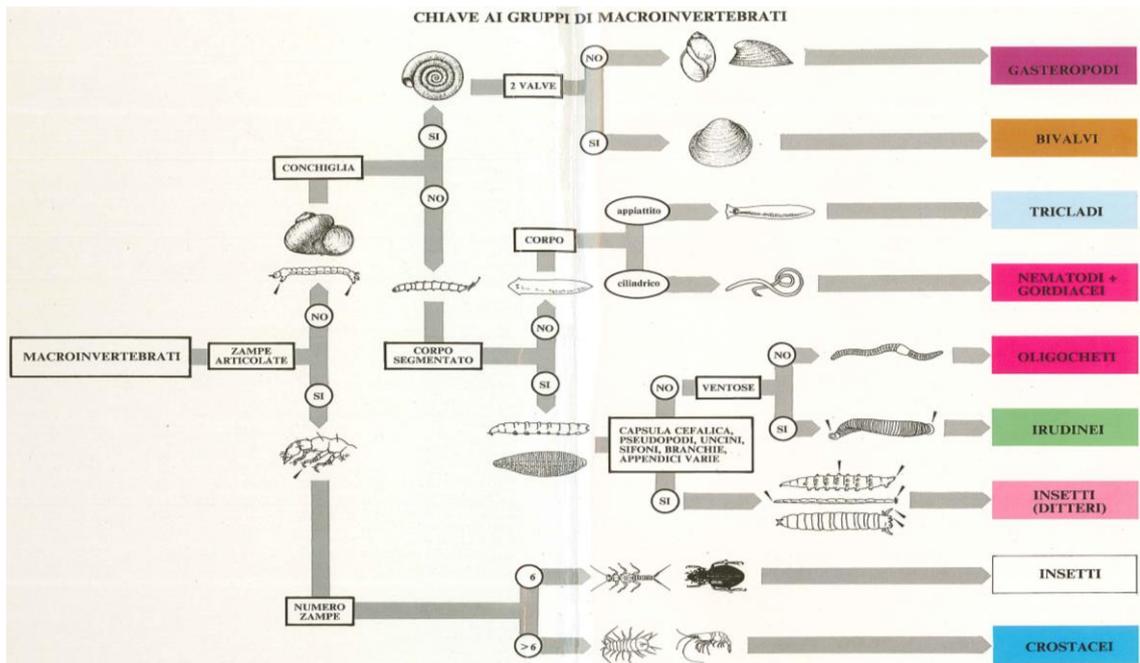


Figura 1. Clave dicotómica de los principales grupos taxonómicos (Sansoni, 1988).

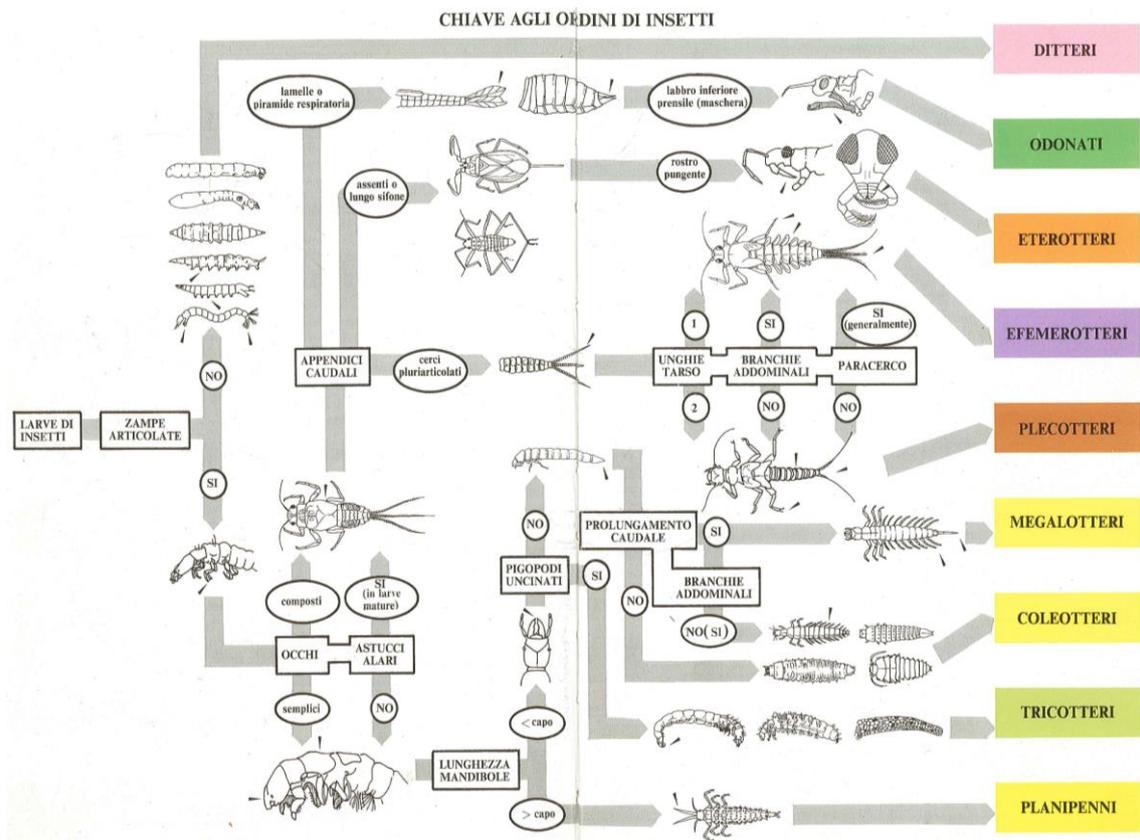


Figura 2. Clave dicotómica de los principales grupos taxonómicos de insectos (Sansoni, 1988).

5. Bibliografía

- Oscoz, J.; Galicia, D.; Miranda, R. (2011). *Identification Guide of Freshwater Macroinvertebrates of Spain*; Springer: Dordrecht, The Netherlands.
- Rodríguez-Capítulo, A.; Muñoz, I.; Bonada, N.; Gaudés, A. & Tomanova, S. (2009). La biota de los ríos: los invertebrados. En Elosegi, A. & S. Sabater (eds), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA, Bilbao: 253–270.
- Sánchez-Hernández, J. (2011). Características biológicas y ecológicas de los macroinvertebrados en un sector del hiporitrón en el río Tormes (España Central). *Zoologica Baetica* 22: 51-67.
- Sansoni, G. (1988). *Atlante per il riconoscimento dei macroinvertebrati dei corsi d'acqua italiani*. Provincia Autonoma di Trento, CISBA
- Tachet, H., Richoux, P.; Bournaud M. & Usseglio-Polatera, P. (2002). *Invertébrés d'eau douce*. CNRS Éditions. Paris, 587 pp.

III) ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS DE LOS MACROINVERTEBRADOS

1. Objetivos

- 1) Identificar las principales tipologías morfológicas de los macroinvertebrados.
- 2) Reconocer las diferencias morfológicas de las comunidades de invertebrados entre sistemas lénticos y lóticos.

2. Introducción

Por regla general, los macroinvertebrados que habitan sistemas fluviales presentan adaptaciones morfológicas encaminadas a utilizar la capa límite y evitar ser arrastrados por la corriente, entre estas adaptaciones se pueden destacar:

- Aplanamiento corporal dorsoventral.
- Reducción de estructuras salientes.
- Ventosas.
- Placas de fricción, ganchos o espinas.
- Seda o sustancias adhesivas.
- Lastrado.

Es por ello que diferencias en las condiciones hidromorfológicas entre estaciones de muestreo dentro de un mismo ecosistema o entre diferentes ecosistemas (por ejemplo, lacustres y fluviales) pueden determinar cambios en los morfotipos mayoritarios en las comunidades de macroinvertebrados acuáticos. De esta forma, comunidades de macroinvertebrados que habitan en tramos con un elevado hidrodinamismo (hábitats expuestos a elevadas velocidades de corriente) estarán compuestos mayoritariamente por invertebrados con tipos morfológicos adaptados a estos ambientes. Así, por ejemplo, Edwards, & Moore (2017) han observado que las ninfas de plecópteros (*Acroneuria lycorias*) en ríos con caudales elevados y constantes tienen morfologías alargadas e hidrodinámicas en comparación con ríos más someros (morfologías más cortas y anchas).

3. Desarrollo

El material con el que se trabajará en esta sesión es el mismo que el utilizado en la práctica 1 y 2.

1. Asignar las morfologías corporales (cilíndrica, esférica, cónica, aplanada y aerodinámica; véase figura 1) de cada uno de los taxones identificados en las prácticas 1 y 2. Los tipos morfológicos se anotan en la tabla 1.
2. Observar si presentan mecanismos de sujeción (ventosas, placas de fricción, ganchos o espinas) o lastrado (estuches, conches, etc.), simultáneamente se van anotando en la tabla 1.
3. Compara los tipos morfológicos entre los dos ecosistemas (lénticos *versus* lóticos).

Cilíndrica



Esférica



Cónica



Aplanada



Aerodinámica

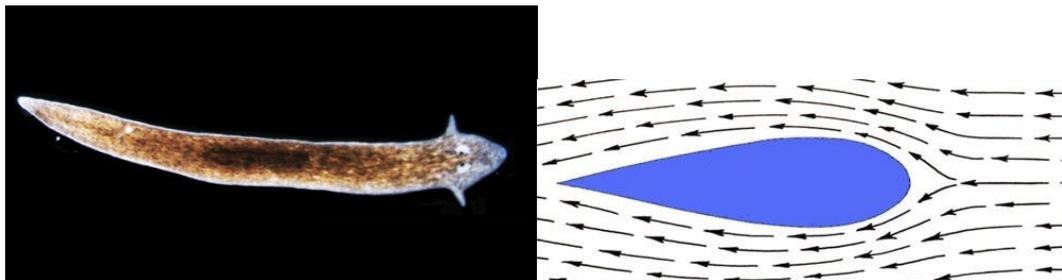


Figura 1. Morfologías corporales según de Crespín de Billy & Usseglio-Polatera (2002).

Tabla 1. Tipos morfológicos en función del ecosistema (lénticos *versus* lóticos).

Individuo	Ecosistema	Familia	Tipo de morfología corporal	Mecanismos de sujeción	Lastrado
1					
2					
3					
4					
5					
6					
7					
8					
9					
10					
11					
12					
13					
14					
15					
16					
17					
18					
19					
20					
21					
22					
23					
24					
25					
26					
27					
28					
29					
30					
31					
32					
33					
34					
35					
36					
37					
38					
39					
40					

4. Análisis comparativo

Realiza un análisis comparativo básico (por ejemplo, frecuencia de ocurrencia o porcentaje de invertebrados con un tipo morfológico respecto al total) en una hoja de Excel y contesta a las siguientes preguntas:

1. ¿Existen diferencias en la morfología dominante entre ecosistemas (lénticos versus lóticos)? ¿Cuál es la morfología dominante en cada caso?
2. ¿Todos los individuos que habitan un mismo ecosistema tienen la misma morfología corporal? ¿A qué puede deberse?

5. Bibliografía

de Crespin de Billy, V. & Usseglio-Polatera, P. (2002). Traits of brown trout prey in relation to habitat characteristics and benthic invertebrate communities. *Journal of Fish Biology*, 60: 687–714.

Edwards, D. D., & Moore, P. A. (2017). Body-shape variation of *Acroneuria lycorias* (Plecoptera: Perlidae) nymphs across magnitude and frequency stream flows. *Freshwater Science*, 36: 571–584.

Hynes, H.B.N. (1970). *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press. Toronto, 555 pp.

Margalef, R. (1983). *Limnología*. Omega. Barcelona, 1010 pp.

Statzner, B. & Holm, T.F. (1982). Morphological adaptations of benthic invertebrates to stream flow — An old question studied by means of a new technique (Laser Doppler Anemometry). *Oecologia*, 53: 290–292.

Statzner, B. & Holm, T.F. (1989). Morphological Adaptation of Shape to Flow: Microcurrents around Lotic Macroinvertebrates with Known Reynolds Numbers at Quasi-Natural Flow Conditions. *Oecologia*, 78: 145-157.

Tachet, H., Richoux, P.; Bournaud M. & Usseglio-Polatera, P. (2002). *Invertébrés d'eau douce*. CNRS Éditions. Paris, 587 pp.

IV) ESTADO ECOLÓGICO

1. Objetivos

- 1) Utilizar los macroinvertebrados acuáticos como bioindicadores.
- 2) Aplicar índices bióticos (IBMWP y ASPT) para determinar el estado ecológico de masas de agua.
- 3) Reconocer variaciones espacio-temporales en el estado ecológico de las masas de agua.

2. Introducción

Los macroinvertebrados tienen una elevada importancia ecológica ya que forman parte de la base de las cadenas tróficas en los ecosistemas acuáticos. Debido a que la duración de la fase acuática de los macroinvertebrados es relativamente duradera, y que la composición faunística de la comunidad del macroinvertebrados cambia en respuesta a los cambios ambientales naturales (ej. gradiente longitudinal) o antrópicos (ej. contaminación), se utilizan con frecuencia como indicadores de la calidad ecológica de los medios acuáticos epicontinentales. Así, los macroinvertebrados son considerados como una herramienta fundamental para la tipificación y el análisis del estado ecológico de los cursos de agua dulce y han sido incluidos en la Directiva Marco del Agua de la Unión Europea o el Plan Hidrológico Nacional.

Los índices bióticos están basados en la ordenación y ponderación de las especies de macroinvertebrados en función de su presencia o abundancia en las aguas según su grado de tolerancia frente a la contaminación. El índice biótico más ampliamente utilizado es el IBMWP (*Iberian Biomonitoring Monitoring Working Party*) y se trata de una versión del índice BMWP' (*Biological Monitoring Working Party*; desarrollado entre 1976 y 1978 por el "Department of the Environment" para ríos ingleses) por adaptada para la Península Ibérica por Alba-Tercedor & Sánchez-Ortega (1988). Tanto el BMWP', como el IBMWP, están basados en la mayor o menor tolerancia específica de los macroinvertebrados a la contaminación orgánica. Así, el dominio de taxones en un río con un fuerte carácter oligotrófico y que requieren una elevada calidad ecológica de las aguas como, por ejemplo, los representantes de las familias Heptagenidae (Ephemeroptero), Leuctridae (Plecoptero), Perlidae (Plecoptero), Aphelocheiridae (Heteroptero), Leptoceridae (Tricoptero) y Athericidae (Diptero) indica que el estado ecológico de un río es bueno y, por consiguiente, su presencia indica una buena calidad del agua.

3. Desarrollo

3.a – Asignación de las puntuaciones del índice IBMWP

El índice IBMWP está basado en el estudio de los macroinvertebrados y su identificación a nivel de familia (excepto Hydrachnidia y Oligochaeta). Una vez procesada la muestra e identificadas las familias de macroinvertebrados, el valor del índice se obtiene por la suma de las puntuaciones asignadas para cada uno de los taxones en función de su grado de tolerancia a la contaminación (véase apéndice I).

Siguiendo las normas de la Directiva Marco del agua 2000/60/CE y con la puntuación del IBMWP se puede conocer el estado ecológico de una masa de agua (Tabla 1). Esta asignación del estado ecológico es muy general y es necesario tener en cuenta los límites establecidos legalmente por la instrucción de planificación hidrológica (ORDEN ARM/2656/2008) para el indicador IBMWP según la tipología de la masa de agua en particular (Tabla 2).

Tabla 1. Clases de calidad en función de los valores del IBMWP según Alba-Tercedor & Sánchez-Ortega (1988) y Jáimez-Cuéllar et al. (2002).

Puntuación	Estado ecológico	Significado
<15	Malo	<i>Aguas fuertemente contaminadas</i>
16-35	Deficiente	<i>Aguas muy contaminadas</i>
36-60	Moderado	<i>Aguas contaminadas</i>
61-100	Bueno	<i>Son evidentes algunos efectos de contaminación</i>
≥101	Muy bueno	<i>Aguas no contaminadas o no alteradas de modo sensible.</i>

Tabla 2. Clases de calidad en función de la instrucción de planificación hidrológica (ORDEN ARM/2656/2008) para el indicador biológico IBMWP y la tipología 11 (ríos de montaña mediterránea silíceo).

Estado ecológico	Condición de referencia	Puntuación
Límite muy bueno/bueno	180	0,78 (140)
Límite bueno/moderado		0,59 (106)
Límite moderado/deficiente		0,39 (70)
Límite deficiente/malo		0,20 (36)

Tabla 3. Clases de calidad en función de la instrucción de planificación hidrológica (ORDEN ARM/2656/2008) para el indicador biológico IBMWP y la tipología 12 (Ríos de montaña mediterránea calcárea).

Estado ecológico	Condición de referencia	Puntuación
Límite muy bueno/bueno	150	0,89 (134)
Límite bueno/moderado		0,67 (101)
Límite moderado/deficiente		0,45 (68)
Límite deficiente/malo		0,22 (33)

3.b – Índice ASPT

El índice ASPT es el cociente entre el valor IBMWP y la riqueza específica (número de familias). Este índice informa de la sensibilidad media de los taxones a la contaminación y tendrá valores más elevados en masas de agua de mejor calidad.

3.c – Actividad: cálculo de los índices bióticos (IBMWP y ASPT) y determinación del estado ecológico

El material con el que se trabajará en esta sesión es el mismo que el utilizado en las prácticas 1 y 2.

4. Asignar las puntuaciones de cada uno de los taxones identificados en las prácticas 1 y 2 en función de su grado de tolerancia a la contaminación (apéndice I).
5. Calcular los valores de los índices IBMWP (suma de las puntuaciones parciales de cada valor para cada taxón) y ASPT para cada masa de agua.
6. Establecer el estado ecológico en función de los valores de referencia (Tablas 1-3) para cada tipología de la masa de agua.

4. Caso práctico: variaciones a escala espacial y temporal

En este caso se va a trabajar con una matriz de datos de macroinvertebrados de la cuenca del río Ebro (Figura 1) y accesible en repositorios públicos (MZNA, 2017; Escribano et al., 2018). Por simplicidad, se trabajará con cuatro estaciones de muestreo del río Arga en las que hay que determinar su estado ecológico desde una perspectiva temporal y espacial:

3. Calcula el estado ecológico en la estación “Ororbia” en el intervalo de tiempo comprendido entre 2005 y 2015 (apéndice 2). A continuación, contesta a la siguiente pregunta: ¿el estado ecológico es constante en el tiempo?
4. Calcula el estado ecológico de las cuatro estaciones del río Arga correspondiente al año 2007 (apéndice 3). A continuación, contesta a las siguientes preguntas: ¿cambia el estado ecológico entre las estaciones?, ¿identificas algún patrón altitudinal/longitudinal?

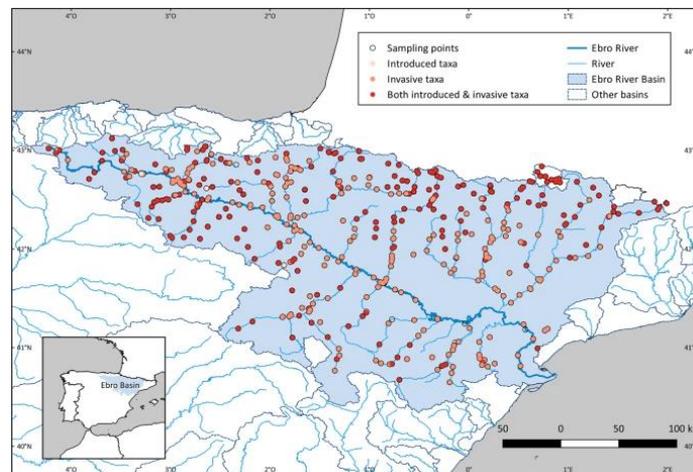


Figura 1. Localidades de muestreo en la cuenca del Ebro (Escribano et al., 2018).

5. Bibliografía

- Alba-Tercedor, J., Jáimez-Cuéllar, P., Bonada, N., Robles, S., Mellado, A., Álvarez, M., Avilés, J., Casas, J., Ortega, M., Pardo, I., Prat, N., Rieradevall, M., Sáinz-Cantero, C., Sánchez-Ortega, A., Suárez, M., Toro, M., Vidal-Abarca, Vivas, S., M. & Zamora-Muñoz, C., (2002). Caracterización del estado ecológico de ríos mediterráneos ibéricos mediante el índice IBMWP (antes BMWP'). *Limnetica*, 21: 175-185.
- Alba-Tercedor, J. & Sánchez-Ortega, A. (1988). Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basado en el de Hellawell. (1978). *Limnetica*, 4: 51-56.
- Escribano, N., Oscoz, J., Galicia, D., Cancellario, T., Durán, C., Navarro, P. & Ariño A. H. (2018). Freshwater macroinvertebrate samples from a water quality monitoring network in the Iberian Peninsula. *Scientific Data* 5:180108.
- Jáimez-Cuéllar, P., Vivas, S., Bonada, N., Robles, S., Mellado, A., Álvarez, M., Avilés, J., Casas, J., Ortega, M., Pardo, I., Prat, N., Rieradevall, M., Sáinz-Cantero, C., Sánchez-Ortega, A., Suárez, M., Toro, M., Vidal-Abarca, M., Zamora-Muñoz, C. & Alba-Tercedor, J. (2002). Protocolo GUADALMED (PRECE). *Limnetica*, 21: 187-204.
- MZNA (2017): Freshwater samples in MZNA-INV-FRW: Macroinvertebrates samples from the water quality monitoring network from the Ebro Basin. v1.2. University of Navarra, Museum of Zoology. Dataset/Samplingevent. <http://doi.org/10.15470/gkiznu>
- Orden ARM/2656/2008 por la que se aprueba la Instrucción de Planificación Hidrológica. BOE, 229: 38472-38582.

Apéndice 1. Puntuaciones para el cálculo del IBMWP para cada uno de los taxones en función de su grado de tolerancia a la contaminación.

ARÁCNIDOS	Valor	Nº	EFEMERÓPTEROS	Valor	Nº	ODONATOS	Valor	Nº
Hydracarina	4		<i>Siphonuridae</i>	10		<i>Lestidae</i>	8	
			<i>Heptageniidae</i>	10		<i>Calopterygidae</i>	8	
COLEÓPTEROS			<i>Leptophlebiidae</i>	10		<i>Gomphidae</i>	8	
<i>Dryopidae</i>	5		<i>Potamanthidae</i>	10		<i>Cordulegasteridae</i>	8	
<i>Elmidae</i>	5		<i>Ephemeridae</i>	10		<i>Aeshnidae</i>	8	
<i>Helophoridae</i>	5		<i>Ephemerellidae</i>	7		<i>Corduliidae</i>	8	
<i>Hydrochidae</i>	5		<i>Prosoptomatidae</i>	7		<i>Libellulidae</i>	8	
<i>Hydraenidae</i>	5		<i>Oligoneuriidae</i>	5		<i>Platycnemididae</i>	6	
<i>Clambidae</i>	5		<i>Polymitarcidae</i>	5		<i>Coenagrionidae</i>	6	
<i>Haliplidae</i>	4		<i>Baetidae</i>	4				
<i>Curculionidae</i>	4		<i>Caenidae</i>	4		OLIGOQUETOS		
<i>Chrysomelidae</i>	4					Todos	1	
<i>Helodidae</i>	3		HETERÓPTEROS					
<i>Hydrophilidae</i>	3		<i>Aphelocheiridae</i>	10		PLECÓPTEROS		
<i>Hygrobiidae</i>	3		<i>Veliidae</i>	3		<i>Taeniopterygidae</i>	10	
<i>Dytiscidae</i>	3		<i>Mesoveliidae</i>	3		<i>Leuctridae</i>	10	
<i>Gyrinidae</i>	3		<i>Hydrometridae</i>	3		<i>Capniidae</i>	10	
			<i>Gerridae</i>	3		<i>Perlodidae</i>	10	
CRUSTÁCEOS			<i>Nepidae</i>	3		<i>Perlidae</i>	10	
<i>Astacidae</i>	8		<i>Naucoridae</i>	3		<i>Chloroperlidae</i>	10	
<i>Corophiidae</i>	6		<i>Pleidae</i>	3		<i>Nemouridae</i>	7	
<i>Atyidae</i>	6		<i>Notonectidae</i>	3				
<i>Gammaridae</i>	6		<i>Corixidae</i>	3		TRICÓPTEROS		
<i>Asellidae</i>	3					<i>Phryganeidae</i>	10	
<i>Ostracoda</i>	3		HIRUDÍNEOS			<i>Molannidae</i>	10	
			<i>Piscicolidae</i>	4		<i>Beraeidae</i>	10	
DÍPTEROS			<i>Glossiphoniidae</i>	3		<i>Odontoceridae</i>	10	
<i>Athericidae</i>	10		<i>Hirudidae</i>	3		<i>Leptoceridae</i>	10	
<i>Blephariceridae</i>	10		<i>Erpobdellidae</i>	3		<i>Goeridae</i>	10	
<i>Tipulidae</i>	5					<i>Lepidostomatidae</i>	10	
<i>Simuliidae</i>	5		MEGALÓPTEROS			<i>Brachycentridae</i>	10	
<i>Tabanidae</i>	4		<i>Sialidae</i>	4		<i>Sericostomatidae</i>	10	
<i>Stratiomyidae</i>	4					<i>Psychomyiidae</i>	8	
<i>Empididae</i>	4		MOLUSCOS			<i>Philopotamidae</i>	8	
<i>Dolichopodidae</i>	4		<i>Neritidae</i>	6		<i>Glossosomatidae</i>	8	
<i>Dixidae</i>	4		<i>Viviparidae</i>	6		<i>Ecnomidae</i>	7	
<i>Ceratopogonidae</i>	4		<i>Ancylidae</i>	6		<i>Rhyacophilidae</i>	7	
<i>Anthomyiidae</i>	4		<i>Unionidae</i>	6		<i>Polycentropodidae</i>	7	
<i>Limoniidae</i>	4		<i>Thiaridae</i>	6		<i>Limnephilidae</i>	7	
<i>Psychodidae</i>	4		<i>Valvatidae</i>	3		<i>Helicopsychidae</i>	8	
<i>Sciomyzidae</i>	4		<i>Hydrobiidae</i>	3		<i>Hydroptilidae</i>	6	
<i>Rhagionidae</i>	4		<i>Lymnaeidae</i>	3		<i>Hydropsychidae</i>	5	
<i>Chironomidae</i>	2		<i>Physidae</i>	3				
<i>Culicidae</i>	2		<i>Planorbidae</i>	3		TURBELARIOS		
<i>Thaumaleidae</i>	2		<i>Bithyniidae</i>	3		<i>Planariidae</i>	5	
<i>Ephydriidae</i>	2		<i>Bythinellidae</i>	3		<i>Dugesidae</i>	5	
<i>Syrphidae</i>	1		<i>Sphaeriidae</i>	3		<i>Dendrocoelidae</i>	5	

Apéndice 2. Variación temporal en la composición faunística de macroinvertebrados en la estación “Ororbía” correspondiente al río Arga (2005-2015).

Taxón	Número de individuos (n)									
	2005	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Ancylidae	1	3	7	4	36	61	35	5	2	4
Annelida	1	2925	3596	4689	1892	2170	6084	3120	1642	4163
Anthomyiidae	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
Asellidae	-	1	48	41	80	162	127	92	80	10
Atyidae	-	-	-	1	-	2	1	-	-	-
Baetidae	1	5312	1527	3624	3509	1684	1483	4641	4927	8334
Branchiobdellidae	-	-	-	-	-	-	9	150	-	-
Bryozoa	-	-	-	1	-	-	1	1	-	1
Caenidae	1	44	1704	2527	600	1845	1041	3045	1721	642
Calopterygidae	-	-	-	1	22	1	-	-	-	1
Ceratopogonidae	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Chironomidae	1	2665	743	1243	925	1041	1521	3284	2762	2890
Coenagrionidae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Corixidae	-	-	-	1	50	208	1	1	1	-
Dryopidae	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Dugesiiidae	-	-	-	-	5	-	3	-	-	-
Elmidae	-	-	-	-	-	1	-	5	-	-
Empididae	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
Erpobdellidae	-	67	66	203	24	8	168	562	86	321
Gammaridae	-	1	1	-	-	-	-	1	1	-
Gerridae	-	2	8	5	9	4	14	2	1	43
Glossiphoniidae	1	43	122	335	3	82	40	17	-	179
Gordiidae	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Hydracarina	-	-	82	201	10	46	160	-	281	-
Hydrobiidae	-	2	2	20	171	160	1	160	5	40
Hydrometridae	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Hydrophilidae	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-
Hydropsychidae	1	1432	1786	2014	2183	4976	3107	5055	4486	42
Hydroptilidae	1	-	2	60	1	1	3	-	-	-
Leptoceridae	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Lymnaeidae	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
Nepidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ostracoda	-	40	1	20	201	321	11	1	20	1
Pacifastacus	-	-	-	-	-	2	1	2	-	-
Physidae	1	5	48	182	25	-	-	1	-	49
Planariidae	-	-	-	-	-	-	-	15	-	-
Platycnemididae	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Polycentropodidae	-	-	1	-	-	-	-	1	1	-
Procambarus	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-
Psychodidae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Psychomyiidae	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Sciomyzidae	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
Simuliidae	1	123	103	62	533	886	380	725	91	14
Sisyriidae	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-
Sphaeriidae	-	1	-	1	11	400	920	-	-	-
Spongillidae	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
Succineidae	-	-	-	-	-	-	1	-	1	3
Tipulidae	-	1	-	-	-	-	-	1	-	2

Apéndice 3. Variación espacial en la composición faunística de macroinvertebrados en el río Arga para el año 2007.

Taxón	Huarte (445 m)	Ororbia (395 m)	Etxauri (379 m)	Funes (280 m)
Ancylidae	25	3	11	-
Annelida	1083	2925	432	22
Asellidae	-	1	1	5
Athericidae	1	-	-	-
Atyidae	-	-	4	-
Baetidae	2281	5312	393	179
Caenidae	2	44	283	875
Chironomidae	7907	2665	1743	632
Corixidae	-	-	53	1449
Dolichopodidae	-	-	1	-
Elmidae	220	-	-	-
Empididae	40	-	1	-
Ephemerellidae	20	-	2	-
Erpobdellidae	3	67	3	28
Gammaridae	42	1	1	792
Gerridae	2	2	3	8
Glossiphoniidae	42	43	4	-
Gomphidae	-	-	-	1
Gordiidae	-	2	1	-
Helophoridae	-	-	1	-
Heptageniidae	101	-	1	35
Hydracarina	1	-	41	363
Hydrobiidae	3	2	41	-
Hydrometridae	1	1	2	-
Hydropsychidae	15	1432	1013	40
Hydroptilidae	-	-	1	-
Leptophlebiidae	-	-	-	691
Leuctridae	423	-	-	-
Limoniidae	22	-	1	-
Neritidae	2	-	-	-
Ostracoda	-	40	-	28
Physidae	-	5	3	-
Planariidae	-	-	-	-
Platycnemididae	-	-	1	419
Polycentropodidae	1	-	-	-
Rhyacophilidae	1	-	-	-
Simuliidae	444	123	163	-
Sphaeriidae	-	1	1	-
Tipulidae	-	1	-	-

V) ALIMENTACIÓN Y FLUJOS DE ENERGÍA

1. Objetivos

- 1) Reconocer los mecanismos de alimentación de los macroinvertebrados en función de los diferentes aparatos bucales y modificaciones alimentarias.
- 2) Identificar los flujos de energía a través de los diferentes niveles tróficos.

2. Introducción

El conocimiento de los hábitos alimentarios es fundamental para comprender el papel ecológico de cada una de las especies o grupos taxonómicos en el contexto del funcionamiento de los ecosistemas. La comprensión del papel específico de cada una de las especies en los flujos de energía y nutrientes es especialmente importante para comprender la dinámica de las cadenas y redes tróficas a través de las interacciones depredador-presa. Además, la capacidad productiva (producción) de un sistema, junto con la comprensión de los mecanismos que determinan las dinámicas de las cadenas tróficas, son fundamentales para tener una comprensión integral del funcionamiento de las comunidades, lo cual es esencial para la realización de planes de conservación y gestión de los recursos naturales.

Dentro del contexto general de los macroinvertebrados, los insectos acuáticos han suscitado siempre un especial interés por varios motivos: su enorme importancia en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y los aspectos concernientes a su distribución biogeográfica y diversidad. Así, los macroinvertebrados tienen una elevada importancia ecológica ya que forman parte de la base de las cadenas tróficas en los ecosistemas fluviales y en los dominios bentónicos de los sistemas lénticos (plancton en el dominio pelágico de los sistemas lénticos). Así, la importancia de ciertos taxones como los efemerópteros, plecópteros, tricópteros y dípteros en la alimentación de diferentes consumidores (ej. trucha común, mirlo acuático y desmán ibérico) ubicados en niveles tróficos superiores es capital.

Como hemos visto en clase de teoría, los macroinvertebrados se pueden clasificar en cuatro grupos tróficos o funcionales en función de los diferentes mecanismos de alimentación (véase Apéndice 1):

- **Desmenuzadores (trituradores):** se alimentan de tejidos de plantas vasculares y materia orgánica particulada gruesa de madera.
- **Colectores:** se alimentan de materia orgánica particulada fina ya sea en deriva (filtradores) como depositada en el fondo/sedimentos (colectores de depósito).
- **Raspadores (ramoneadores):** se alimentan de perifiton y el material asociado.
- **Depredadores:** son animales carnívoros que consumen otros animales (presas), perforan tejidos o chupan líquidos corporales. A su vez, la contribución de los depredadores a la comunidad de macroinvertebrados, en términos de abundancia, es de aproximadamente el 10%, independientemente del orden del río estudiado.

3. Desarrollo

3.a – Asignación de los grupos tróficos o funcionales

El material con el que se trabajará en esta sesión es el mismo que el utilizado en la práctica 1 y 2.

7. Reconocer si presentan estructuras específicas para la alimentación (estructuras, succionadoras, cortadoras, filtradoras, etc.).
8. Asignar los mecanismos de alimentación (desmenuzadores, colectores, raspadores y depredadores) con ayuda de claves dicotómicas (véase apéndice 1) de cada uno de los taxones identificados en las prácticas 1 y 2.
9. Simultáneamente se va anotando la información en la tabla 1.
10. Compara los grupos tróficos entre los dos ecosistemas (lénticos *versus* lóticos).

3.b – Simulación de circulación de nutrientes en ecosistemas acuáticos

Se pretende reconocer los principales compartimentos de los ecosistemas lénticos y los acoplamientos en los flujos de energía entre ellos.

- (1) Abre el ejecutable “a14.2”.
- (2) El ejecutable requiere valores de:
 - a. Los parámetros que controlan los flujos (cajas de texto centrales).
 - b. Las concentraciones iniciales de nutrientes en todos los compartimentos (cajas de texto de la derecha). DIS = nutrientes minerales disueltos, FITO = Fitoplancton, ZOO = Zooplancton, DETR = material detrítico y SEDIM = sedimento del lago.
 - c. La profundidad del epilimnion (EPI; parte superior o zona fótica) y del hipolimnion (HIPO; parte inferior o zona afótica) (cajas de texto de la derecha).
- (3) Realizar una simulación anual de un lago monomíctico con una mezcla de aguas (1/2 año) a una profundidad de 15m y relativamente eutrofizado, es decir, con aporte de nutrientes o entradas de 10 mg/m²/sem. Especifica una densidad de fitoplancton de 5mg/l y un coeficiente de consumo entre zooplancton y fitoplancton (“consumo”) de 0,1 L(mg/sem), El resto de parámetros deja los que vienen por defecto.

Controlar	vMáx	0.1	mg/l/sem.	Km	0.01	mg/l	EPI dis.	0.1	mg/l
Esquema	Entrada	10	mg/m ² /sem.	Prof. mezcla	15	m	EPI fito.	5	mg/l
Inicializar	Out EPI	0.1	1/sem.	Out HIPO	0.01	1/sem.	EPI zoo.	0.1	mg/l
1 semana	Consumo	0.1	L(mg/sem.)	Mineral.	0.1	1/sem.	HIPO destr.	0.2	mg/l
1 mes	Sedim. EPI	0.1	1/sem.	Sedim. HIPO	0.1	1/sem.	HIPO dis.	0.2	mg/l
1/2 año	Excr. ZOO	0.1	1/sem.				EPI prof.	10	m
Mezclar							HIPO prof.	50	m
- (4) Comprueba si todos los parámetros introducidos se encuentran dentro de los rangos permitidos con el botón “Comprobar”.
- (5) Obtén un diagrama de los flujos con el botón “Esquema”. Este diagrama representa los contenidos iniciales de los compartimentos.
- (6) Inicializa la modelización con el botón “Inicializar”. Como se quiere modelizar el sistema a lo largo de un año con un solo periodo de mezcla a mitad de año, pulsa “1/2 año”, “Mezclar” y “1/2 año”.
- (7) Observa cómo evoluciona el reparto y el balance de nutrientes.
- (8) Repite los pasos anteriores, pero considerando que el lago es amíctico y una modelización de un ciclo anual.
- (9) Repite los pasos anteriores, pero considerando que el lago es dimíctico (primavera y otoño) y una modelización de un ciclo anual.
- (10) ¿Los valores del reparto y el balance de nutrientes son iguales para los dos casos (monomíctico y dimíctico)?

Tabla 1. Tipos de mecanismos de alimentación en función del ecosistema (lénticos *versus* lóuticos).

Individuo	Ecosistema	Familia	Tipo de mecanismo de alimentación	Estructuras		
				Succionadoras	Cortadoras	Filtradoras
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						
16						
17						
18						
19						
20						
21						
22						
23						
24						
25						
26						
27						
28						
29						
30						
31						
32						
33						
34						
35						
36						
37						
38						
39						
40						

4. Análisis comparativo

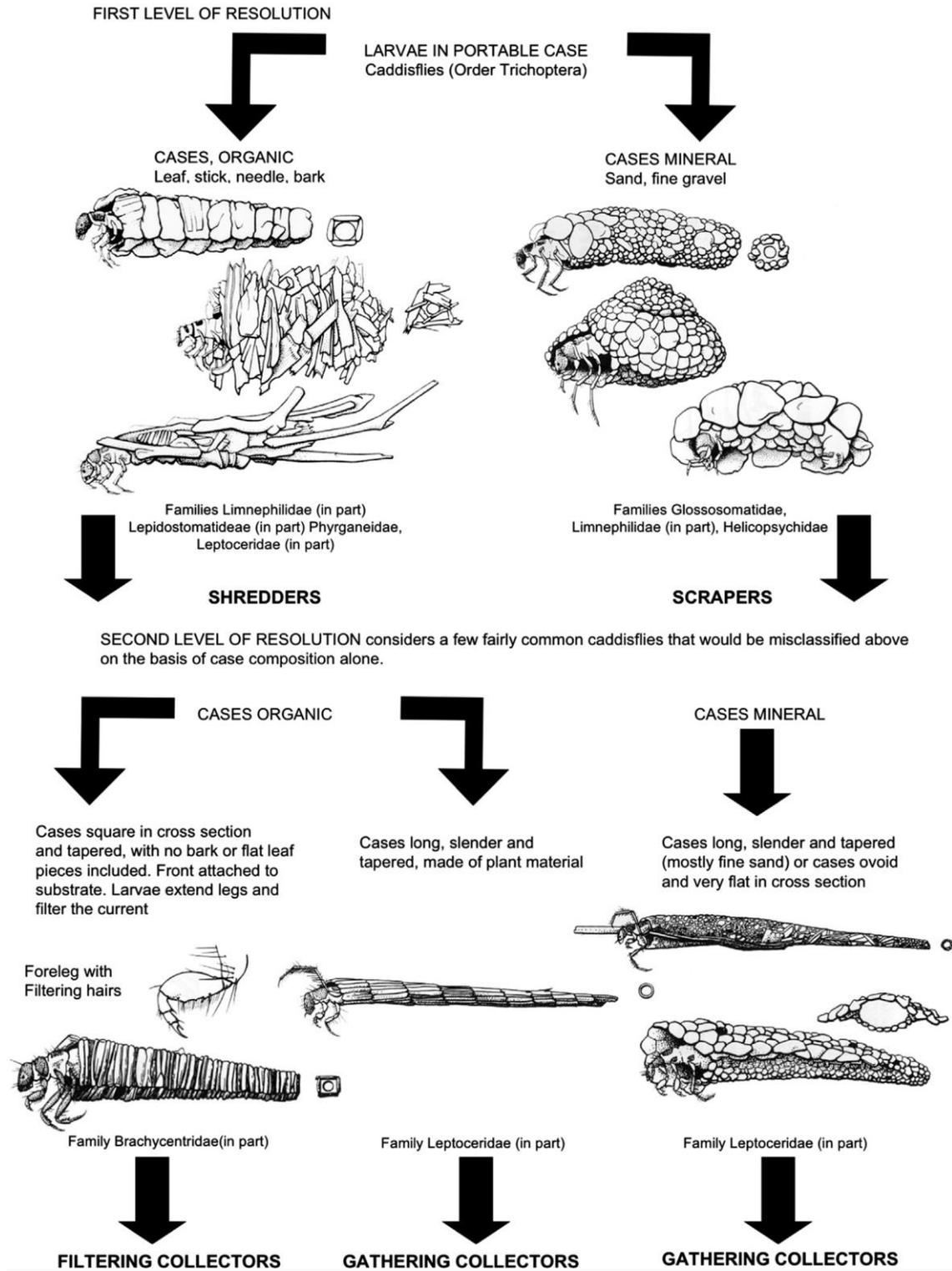
Realiza un análisis comparativo básico en una hoja de Excel y contesta a las siguientes preguntas:

5. ¿Qué mecanismos de alimentación son los dominantes en cada ecosistema (léntico versus lóutico)?
6. ¿Todos los individuos que habitan un mismo ecosistema tienen el mismo mecanismo de alimentación? ¿A qué puede deberse?

5. Bibliografía

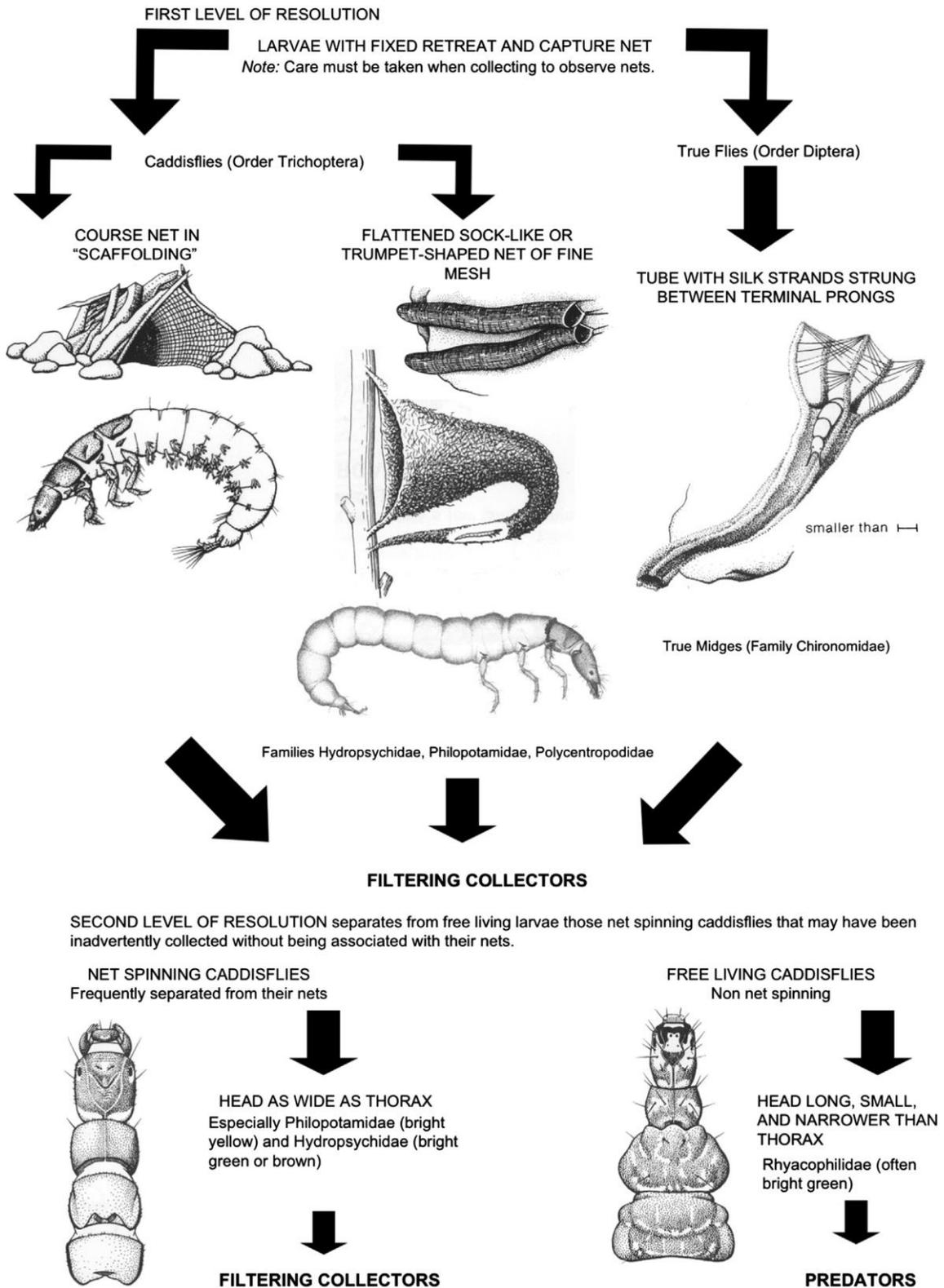
- Cummins, K.W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18: 183–206.
- Lindeman, R. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399–418.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W. & Berg, M.B. (2017). Trophic relationships of macroinvertebrates (Chapter 20). En: *Methods in Stream Ecology - Volume 1* (Third Edition). Academic Press: 413–433 pp.
- Sánchez-Hernández, J. (2020). Reciprocal role of salamanders in aquatic energy flow pathways. *Diversity* 12: 32.
- Sánchez-Hernández, J., Cobo, F. & Amundsen P.-A. (2015). Food web topology in high mountain lakes. *PLoS ONE* 10: e0143016.
- Teixeira, A. & Cortes, R. M. V. (2006). Diet of stocked and wild trout, *Salmo trutta*: is there competition for resources? *Folia Zoologica* 55: 61–73.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Dedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130–137.

KEY 2



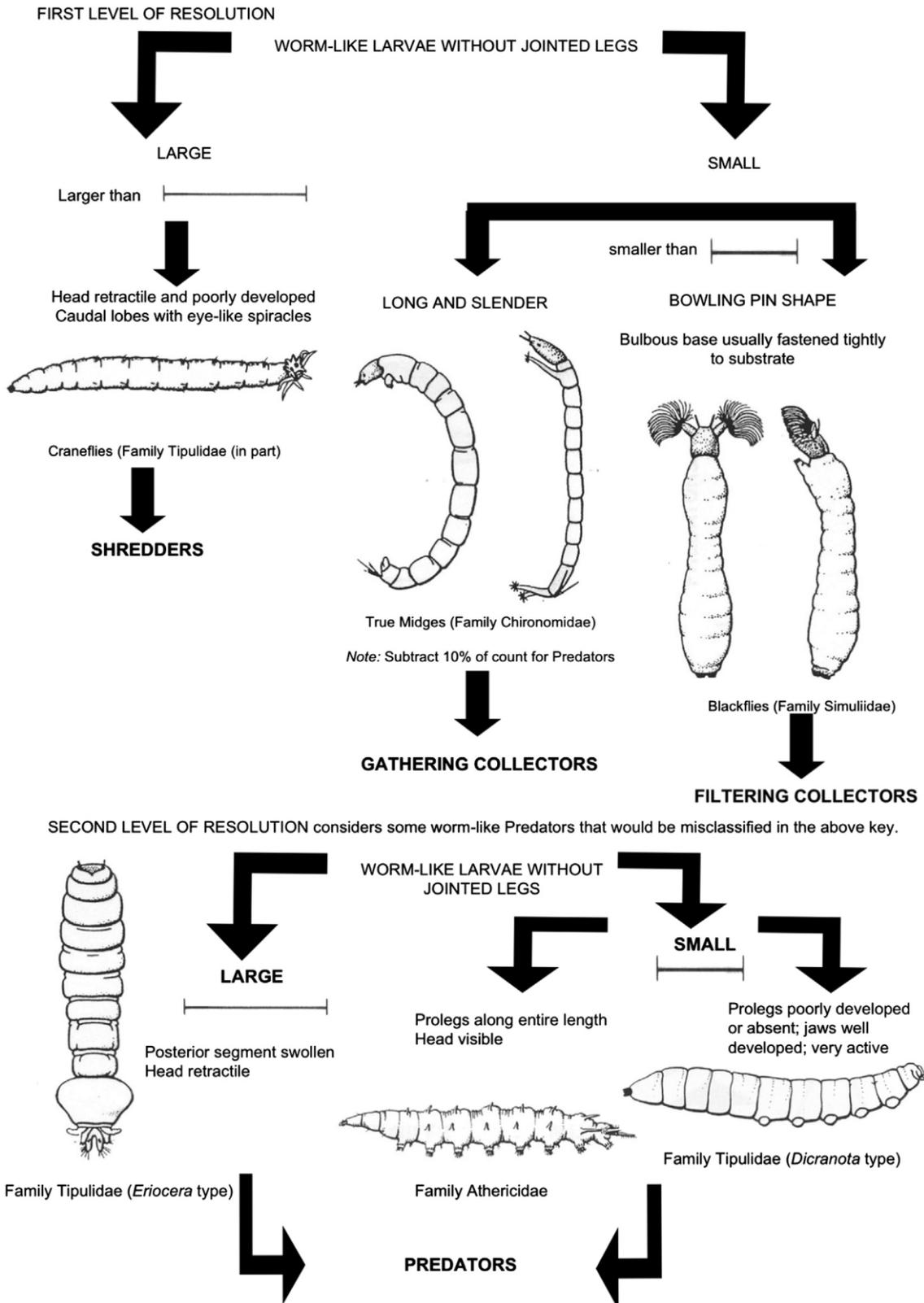
Fuente: Merritt et al. (2017) - <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00020-2>

KEY 3

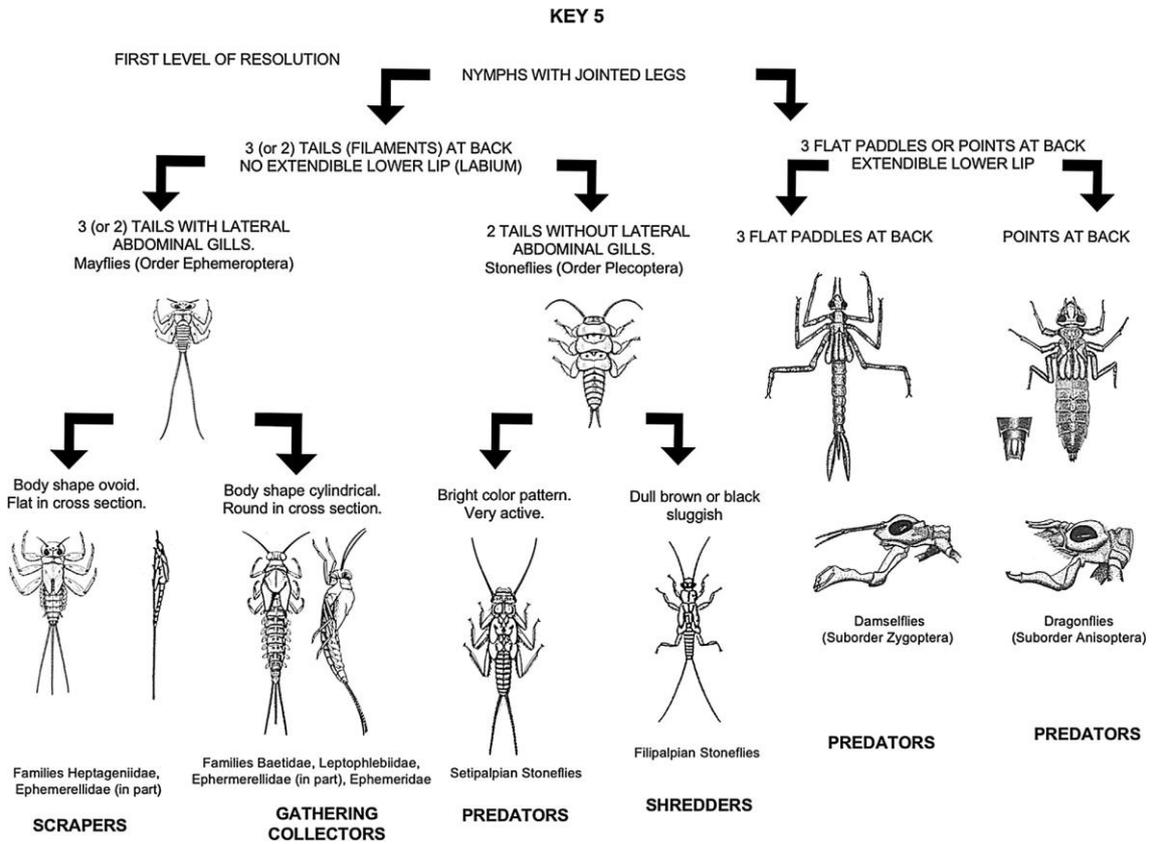


Fuente: Merritt et al. (2017) - <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00020-2>

KEY 4



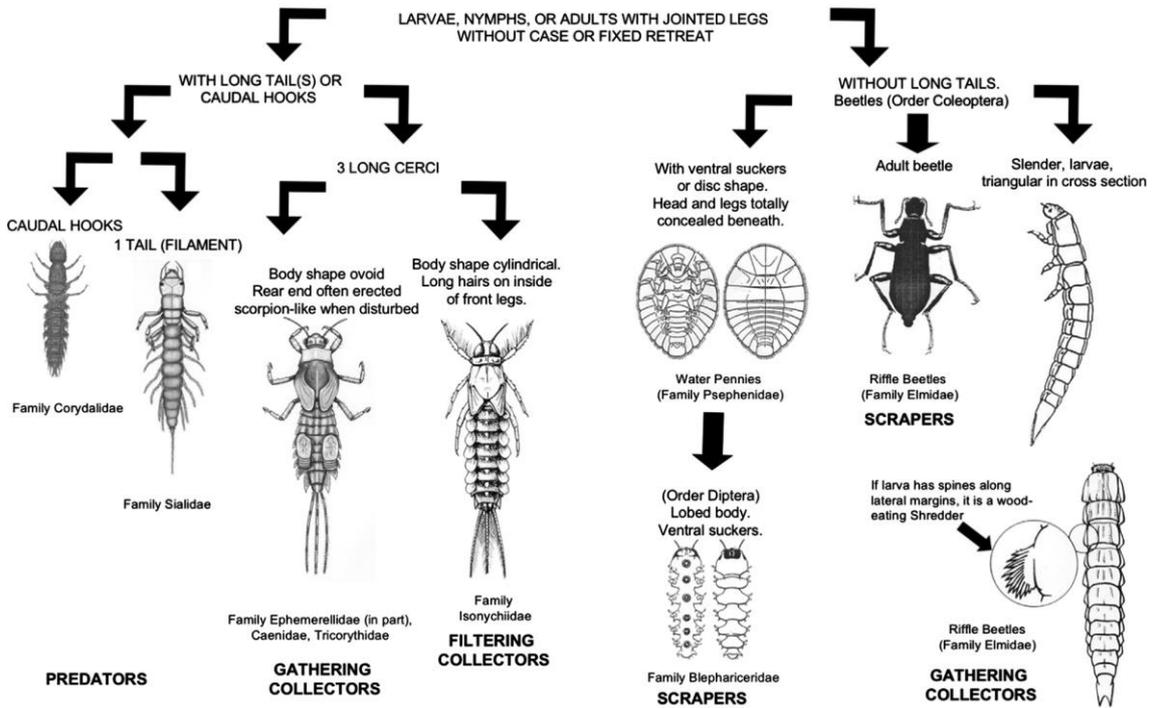
Fuente: Merritt et al. (2017) - <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00020-2>



Fuente: Merritt et al. (2017) - <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00020-2>

KEY 6

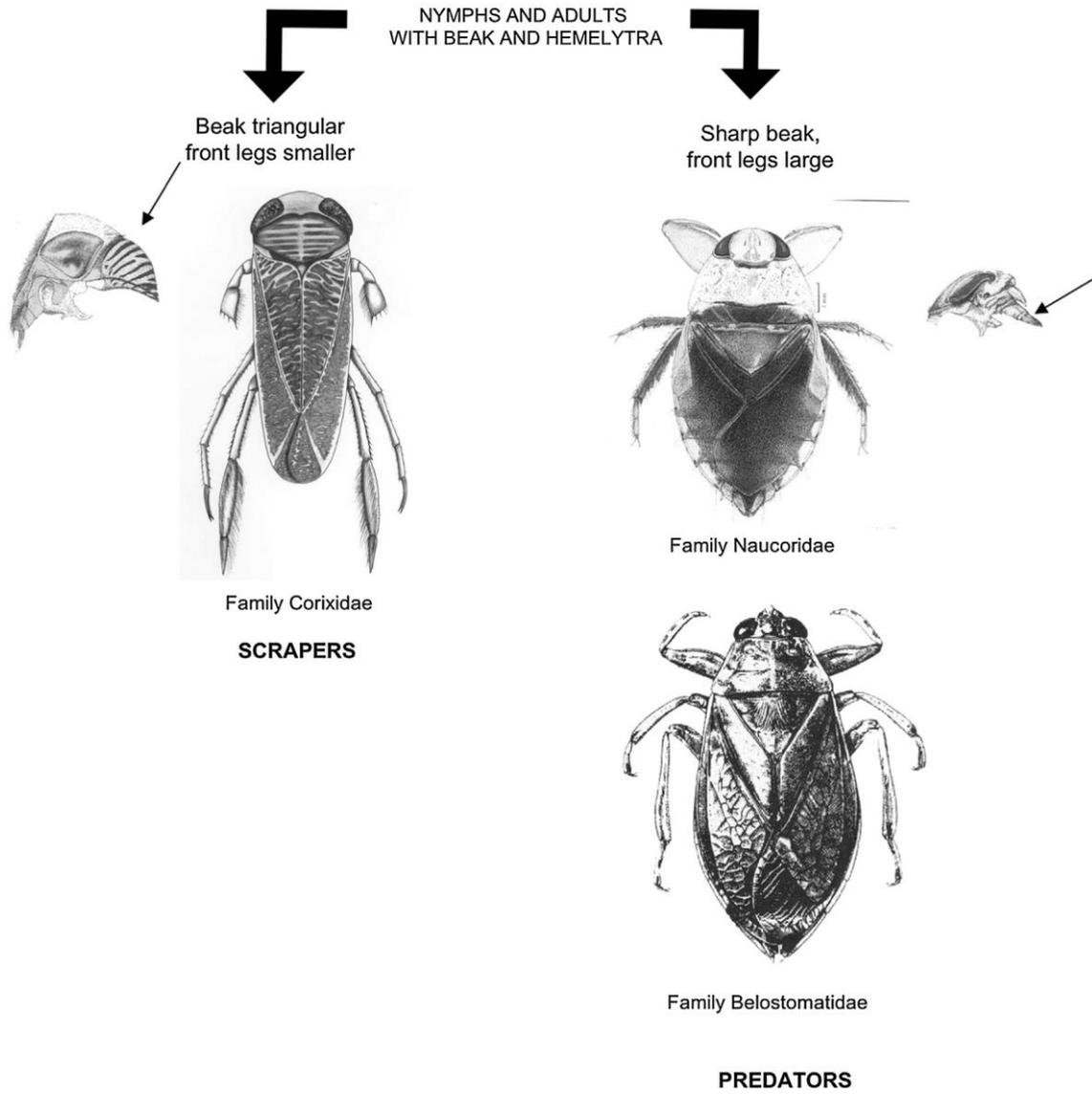
SECOND LEVEL OF RESOLUTION considers some fairly common insects that do not fit in the above key or would be misclassified on the basis of body shape alone.



Fuente: Merritt et al. (2017) - <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00020-2>

KEY 7

SECOND LEVEL OF RESOLUTION considers some fairly common insects that do not fit in the above key or would be misclassified on the basis of body shape alone.



Fuente: Merritt et al. (2017) - <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00020-2>

VI) DEPRDACIÓN

1. Objetivos

- 1) Ejecutar un experimento, interpretar sus resultados e identificar sus debilidades.
- 2) Evaluar la influencia de las características de las presas (abundancia y coloración) para la probabilidad de supervivencia de los depredadores.
- 3) Evaluar los efectos de la adquisición de la imagen de búsqueda en las dinámicas depredador-presa.

2. Introducción

La capacidad de aprendizaje de los depredadores se manifiesta en la adquisición de la imagen de búsqueda para incrementar la eficiencia en la búsqueda de alimento. Consiste en que el depredador, tras repetidas exposiciones a presas potenciales, aprende a interpretar determinados estímulos (formas, colores, sonidos, olores, etc.) como señales de presencia de organismos de los que pueden alimentarse. De hecho, según la teoría del forrajeo óptimo, los depredadores adquieren la estrategia depredadora más rentable posible desde el punto de vista energético para maximizar la ganancia de energía.

El comportamiento animal bajo este tipo de situaciones no es siempre fácil de estudiar. No obstante, existe la posibilidad de realizar simulaciones de la búsqueda de alimento en sistemas experimentales simplificados que pueden ayudar mucho a entender el funcionamiento de las situaciones reales. Esta práctica trata de estudiar el comportamiento animal utilizando este tipo de metodología. Por ejemplo, la dificultad con la que se detecta el alimento puede depender de la complejidad y estructura del hábitat (ej. cobertura de la vegetación), ya que, en principio, es menos probable encontrar las presas en una zona de vegetación más densa donde se pueden ocultar que en zonas más abiertas. A este factor se pueden añadir otros factores tales como la abundancia de las presas y su disposición en el espacio (agregadas o dispersas), el grado de camuflaje (cripsis) de las presas respecto a su entorno, el nivel de especialización del depredador y la capacidad de aprendizaje del depredador.

3. Desarrollo

Se realizarán dos experimentos (A y B) con dos tipos de presas (macarrones o espirales de colores), uno más visible que el otro (color verde o amarillo; Figura 1):

- **En el experimento A**, la mitad de los componentes del grupo utiliza presas de color verde y la otra mitad de color amarillo. De esta forma, cada mitad del grupo habrá adquirido la imagen de búsqueda de un tipo diferente de presas.
- **En el experimento B**, todos los componentes del grupo tiene que sobrevivir explotando una población de presas compuesta al 50% por cada uno de los tipos de presas. Evaluaremos si sus experiencias previas influyen sobre la supervivencia de los depredadores.

3.a Preparación en el laboratorio

Se divide el grupo de prácticas en varios subgrupos (ej. 6 personas). Antes de salir del laboratorio, cada subgrupo debe tener en su posesión:

- 100 presas de un color (macarrones/espirales amarillos), dentro de una bolsa.
- 100 presas de otro color (macarrones/espirales verdes), dentro de una bolsa.
- 50 presas de cada color, dentro de otra bolsa.
- Presas adicionales para reponer en caso de pérdida.
- Cinta métrica.
- Lápiz y papel para anotar los resultados, conforme a lo mostrado en el apéndice del guion.

3.b Experimento A: Búsqueda de alimento en un periodo invernal sin renovación de presa.

Se simula la búsqueda de presas en un periodo invernal (como duración del periodo invernal vamos a establecer un tiempo arbitrario de **18 días**) en el que no hay renovación de presas, de manera que se pueda estudiar la evolución temporal del tiempo de búsqueda de alimento y la supervivencia de los depredadores y las presas.

Para realizar la práctica se han de tener en cuenta los siguientes pasos:

1. Una vez en el campo, cada grupo ha de preparar con una cinta métrica un cuadrado de 4 x 4 m² que simula ser el territorio donde los individuos se refugian y buscan alimento.
2. La mitad del grupo utiliza presas de un color (macarrones/espirales amarillos) y la otra mitad las del otro color (macarrones/espirales verdes) (Tabla 1).
3. Uno de los miembros del grupo será el controlador del tiempo (el controlador después hará también de depredador) y todos los demás como los depredadores que buscan sus presas. El controlador coge 100 presas (macarrones) y los dispersa en la parcela al azar.
4. El primer depredador se sitúa en una esquina fija del cuadrado que funciona como guarida. Desde allí, una vez que el controlador da la salida, se ha de desplazar por la parcela hasta que haya recogido **5 presas** y regrese a su refugio.
5. El controlador ha de anotar en la Tabla 1 el tiempo que necesita el depredador para conseguir cinco presas, que es la cantidad fijada arbitrariamente para cubrir sus necesidades alimenticias diarias.
6. En el caso de que el depredador consiga las presas en **20 segundos** o menos, se repiten los pasos del 3 al 5 tantas veces como sea necesario.
7. Si el depredador no consigue las 5 presas en 20 segundos o menos, se considera que ha muerto por inanición. Una vez muerto el primer depredador, otro de los miembros del grupo pasa a ser el nuevo depredador. El proceso se repite hasta que todos los miembros del grupo han sido depredadores (incluido el controlador) y han muerto o han logrado sobrevivir el periodo de 18 días.

3.c Experimento B: Efecto del aprendizaje

Este experimento se realiza en una zona adyacente a donde se hizo el experimento A y se distribuye en un área cuadrada de 36 m², 50 presas de cada color (50 amarillas y 50 verdes). Para que los resultados sean comparables entre las dos partes, deben de

ser similares y los pasos a seguir son los mismos que para el experimento A. Los datos obtenidos se incorporan en la Tabla 2.

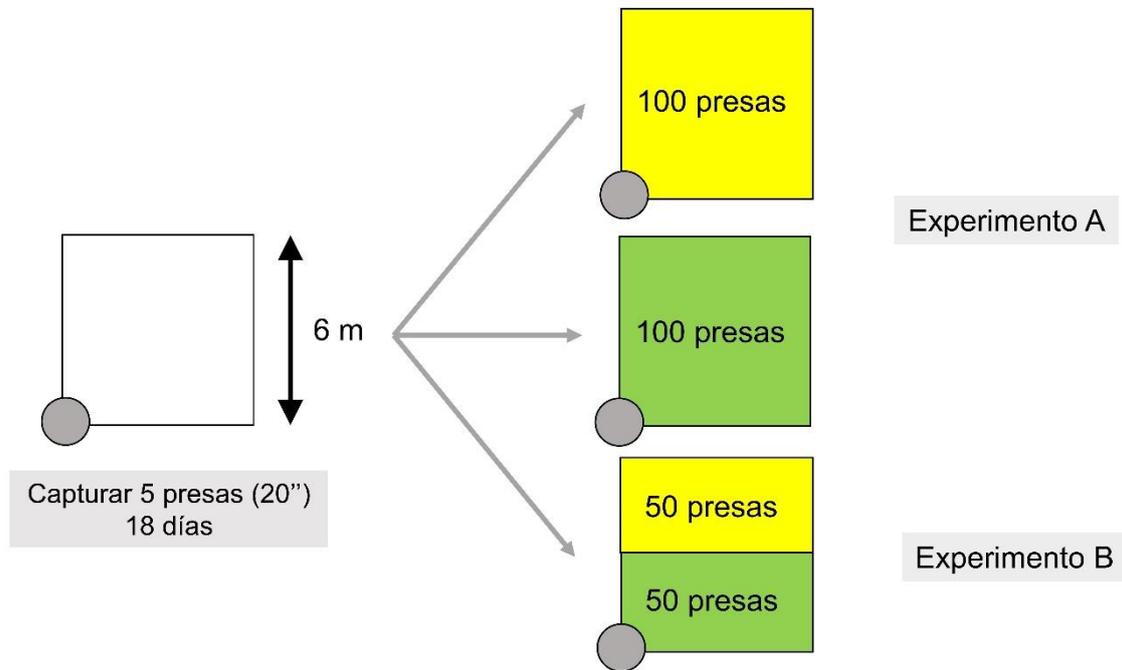


Figura 1. Experimentos para el desarrollo de la actividad.

4. Análisis de los resultados

Una vez tomados los datos, es necesario resumirlos para que puedan ser interpretados. Los estadísticos que se han de calcular son los siguientes (se han de incluir en la Tabla 3 del apéndice 2):

1. Tiempo medio que invierten cada día los depredadores en la búsqueda de alimento.
2. Número (y porcentaje) de depredadores supervivientes que quedan cada día.
3. Número (y porcentaje) acumulado de presas consumidas cada día. Es importante recordar que cada depredador vivo consume 5 presas al día.

Una vez realizados los cálculos, se han de representar los valores en figuras que os darán una visión completa de vuestros resultados. Más concretamente, necesitáis:

1. Construir una figura que represente los cambios a lo largo de la simulación en el tiempo medio que necesitaron los depredadores para capturar 5 presas en cada experimento.
2. Construir otra figura con los cambios a lo largo de las simulaciones en la cantidad de depredadores que sobrevivieron en cada experimento.
3. Calcular la cantidad total de presas capturadas a lo largo de todo el invierno en cada experimento en función del experimento.

Tras realizar los cálculos y las figuras, completa de manera correcta las siguientes cuestiones:

1. Descripción de los patrones observados en las figuras y cálculos anteriores. Si detectas algún patrón inesperado, señálalo y busca una explicación.
2. Utilizando las figuras y cálculos realizados, responde a las siguientes preguntas:
 - a. ¿Qué tipo de presa favorece la supervivencia de los depredadores? ¿Se mantiene esa respuesta a lo largo de todo el experimento? ¿Por qué?
 - b. ¿La adquisición de la imagen de búsqueda, influye sobre los resultados del experimento B? ¿Por qué?

5. Bibliografía

- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, 100: 603-609.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523–575.
- Pyke, G. H. (2019). Optimal foraging theory: An introduction. En J. C. Choe (Ed.), *Encyclopedia of animal behavior* (2nd ed., pp. 111–117). Academic Press: Elsevier.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R. & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52, 137–154.
- Smith, C. 1993. Foraging and flocking behavior. Beiswenger, J.M. (ed.), *Experiments to teach ecology. A project of the Education Committee of the Ecological Society of America*. Ecological Society of America, Washington DC.

Apéndice 1. Tablas para anotar vuestros resultados del experimento A (tabla 1) y B (tabla 2).

Tabla 1. Tiempos de búsqueda de 5 presas para cada uno de los depredadores en el experimento A (mitad del grupo utilizará presas de color verde y la otra mitad de color amarillo).

Día	Depredador					
	1 (presa verde)	2 (presa verde)	3 (presa verde)	4 (presa amarilla)	5 (presa amarilla)	6 (presa amarilla)
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						
16						
17						
18						

Tabla 2. Tiempos de búsqueda de 5 presas para cada uno de los depredadores en el experimento B (todo el grupo utilizará 50% presas de color verde y 50% de color amarillo).

Día	Depredador					
	1 (presa mixta)	2 (presa mixta)	3 (presa mixta)	4 (presa mixta)	5 (presa mixta)	6 (presa mixta)
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						
16						
17						
18						

Apéndice 2. Estadísticos que calcular.

Tabla 3. Tiempo medio de búsqueda de presas, número y porcentaje de depredadores supervivientes y número y porcentaje acumulado de presas consumidas en el experimento.

Experimento A:

Día	Tiempo medio	Nº depredadores supervivientes	% depredadores supervivientes	Nº acumulado de presas consumidas	% acumulado de presas consumidas
1					
2					
3					
4					
5					
6					
7					
8					
9					
10					
11					
12					
13					
14					
15					
16					
17					
18					

Experimento B:

Día	Tiempo medio	Nº depredadores supervivientes	% depredadores supervivientes	Nº acumulado de presas consumidas	% acumulado de presas consumidas
1					
2					
3					
4					
5					
6					
7					
8					
9					
10					
11					
12					
13					
14					
15					
16					
17					
18					

VII) MODELOS DE INTERACCIONES ENTRE ESPECIES

1. Objetivos

- 1) Familiarizarse con el modelo de Lotka-Volterra (ecuaciones depredador-presa) que permiten describir dinámicas entre dos especies que interactúan en sistemas biológicos.
- 2) Evaluar la importancia de la competencia en las dinámicas poblacionales.

2. Introducción

Las distintas especies interactúan unas con otras de múltiples maneras. Por ejemplo, un bosque de ribera denso y maduro limita la entrada de luz al cauce (disminuye la disponibilidad de luz para las algas epibentónicas), pero también bloquean la mayor parte de la luz que llega al suelo, evitando o ralentizando el crecimiento de las plántulas de otras especies que podrían crecer en la ribera de los ríos. Así mismo, la interacción entre un pez depredador (por ejemplo, trucha común) y los insectos acuáticos (macroinvertebrados) supone un beneficio para el primero y un perjuicio los segundos. En algunos casos, puede ser de interés conocer el grado de estabilidad que tienen estas interacciones, de manera que se pueda dilucidar en qué condiciones se pueden mantener a largo plazo y en cuáles no. Para ello se han de utilizar simulaciones o modelos que contemplen las distintas interacciones entre las especies. Entre los más básicos se encuentran los diseñados por Lotka y Volterra para la competencia y la depredación, en la que se circunscribe esta práctica.

Competencia

El modelo logístico de crecimiento contempla los efectos de la **competencia intraespecífica** (dentro de especies), incorporando una retroalimentación negativa del tamaño de la población en el crecimiento de esta. A medida que la población con crecimiento logístico incrementa su densidad, los individuos sufren más competencia por parte de otros miembros de la misma población (competencia intraespecífica) y sus tasas de natalidad y mortalidad per cápita se reducen. La **competencia interespecífica** (entre especies) es un proceso análogo. Por ejemplo, todas las plantas necesitan agua, luz y nutrientes, y el consumo de estos recursos por organismos vecinos pueden limitar el crecimiento del individuo, su supervivencia y reproducción, incluso cuando los individuos que viven en el mismo lugar pertenezcan a otras especies. En esta práctica se desarrolla un modelo basado en las interacciones de competencia dentro y entre dos especies.

Ejemplos empíricos

La variación ambiental y las oscilaciones o retardos en los ciclos de vida de las especies hacen difícil demostrar la presencia de retroalimentaciones densodependientes con las observaciones de la dinámica poblacional en condiciones naturales. Por esta razón, las mejores evidencias de la competencia provienen de manipulaciones experimentales y, de hecho, existe una larga tradición de experimentos de competencia en Ecología. La Figura 1 ilustra uno de los experimentos clásicos

realizados por Tilman *et al.* (1981), en el que las diatomeas *Asterionella formosa* y *Synedra ulna* competían en un cultivo de laboratorio. Los cultivos mixtos se realizaban en condiciones de temperatura controlada y eran semicontinuos, es decir, una fracción de cada cultivo se decantaba periódicamente y se reemplazaba con medio fresco. El único nutriente limitante en el medio era el silicato, un componente esencial de la pared celular de las diatomeas.

Los cultivos se inoculaban con una o ambas especies. En ausencia de competidores interespecíficos, tanto *Synedra* como *Asterionella* presentaban un crecimiento logístico, incrementando el tamaño poblacional hasta alcanzar una densidad constante en equilibrio (capacidad de carga). El crecimiento poblacional per cápita se reducía al incrementarse la abundancia de las diatomeas, siendo un claro ejemplo de competencia intraespecífica. Cuando crecían las dos especies juntas, inicialmente incrementaban en número, pero una vez que *Asterionella* llegaba a ser abundante, *Synedra* comenzaba su declive y finalmente se producía su extinción. Bajo estas condiciones experimentales, *Asterionella* era competitivamente superior, excluyendo a *Synedra*.

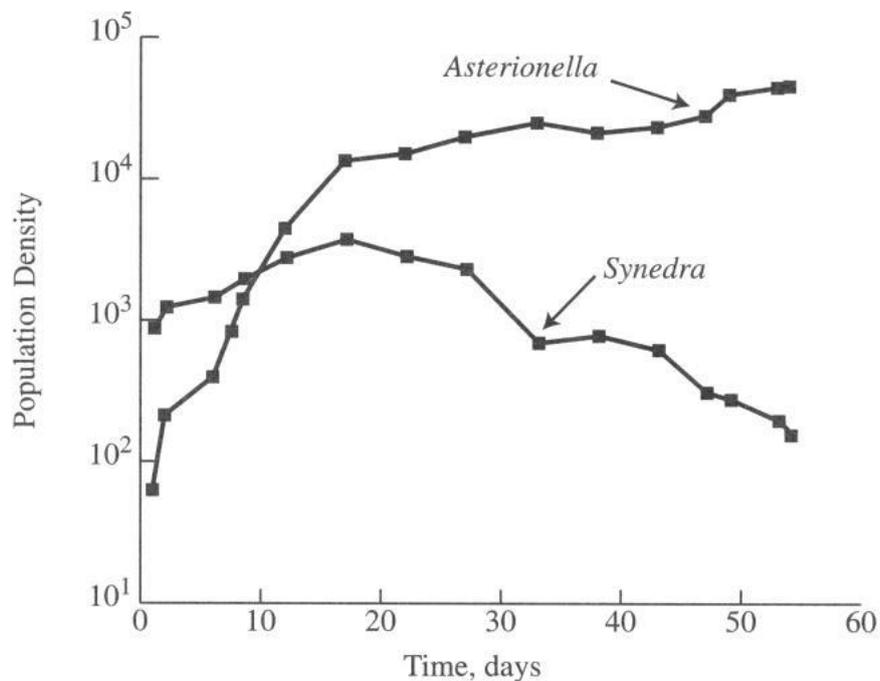


Figura 1. Experimento de competencia entre las diatomeas *Asterionella formosa* y *Synedra ulna*, con limitación de recursos impuesta por la concentración de silicato en el cultivo. La densidad inicial (en células/ml) de *S. ulna* fue superior a la de *A. formosa*. Las dos poblaciones aumentaron de tamaño al inicio del experimento. Sin embargo, una vez que *A. formosa* se hizo abundante, *S. ulna* comenzó a disminuir en densidad hasta desaparecer del cultivo (tomado de Alstad, 2001).

Se han realizado también experimentos similares con poblaciones naturales. Brown *et al.* (1986) estudiaron las plantas y las especies de hormigas y roedores que se alimentaban de sus semillas en los desiertos de Sonora y Chihuahua en Arizona. Para ello vallaron cuadrados experimentales y establecieron tratamientos a largo plazo incluyendo la eliminación parcial y completa de roedores y de hormigas, el incremento

de semillas, junto con cuadrados control sin manipular. Siguiendo los cambios en la abundancia de las especies en cada tratamiento, los investigadores demostraron la presencia directa de competencia entre roedores de distinta talla, entre hormigas y roedores, y entre plantas con semillas de diferente tamaño. Las conclusiones de su trabajo mostraron que la competencia puede tener un efecto muy importante en la composición de las comunidades biológicas y que no siempre da lugar a una exclusión competitiva, pues las especies pueden coexistir, aunque la competencia sea elevada. Las interacciones competitivas tienen, por tanto, dos posibles resultados:

- I. Coexistencia del competidor inferior.
- II. Exclusión del competidor inferior.

Uno de los objetivos de esta práctica será determinar qué condiciones conducen a uno u otro resultado.

El modelo de competencia de Lotka-Volterra

El modelo de competencia de Lotka-Volterra es una extensión sencilla del modelo logístico de crecimiento. En el modelo logístico, la interferencia mutua entre individuos de la misma población se introduce con el término $(K - N)/K$, que representa la fracción de la capacidad de carga ambiental que no es usada por una población de tamaño N , medida en número de individuos. El efecto de este término origina en el modelo de crecimiento logístico, una regulación del tamaño de la población hasta llegar a una densidad estable en equilibrio, K , o **capacidad de carga**.

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

Utilizando subíndices para diferenciar a las dos especies competidoras (1 y 2), podemos añadir tanto efectos intra- como interespecíficos a este término de denso-dependencia, $(K_1 - (N_1 + N_2))/K_1$. Ahora tanto N_1 , el tamaño de población de la especie 1, como N_2 , el tamaño de población de la especie 2, se restan de K_1 , la capacidad de carga de la especie 1. Ya que 1 y 2 son especies diferentes con distintas características, es poco probable que tengan exactamente los mismos requerimientos de hábitat, por lo que en el modelo se suele incluir un factor α para considerar dichas diferencias, $(K_1 - (N_1 + \alpha N_2))/K_1$. Por ejemplo, si la especie 1 es un ave que se alimenta principalmente de semillas y algunos insectos, mientras que su competidor, la especie 2, se alimenta principalmente de insectos y algunas semillas, cada competidor interespecífico causará menos interferencia que un competidor de la misma especie (intraespecífico), y en consecuencia $\alpha < 1$. Este factor α se denomina **coeficiente de competencia**, y cuantifica la reducción *per cápita* en el tamaño de la población de la especie 1 causado por la especie 2. Se puede construir una versión de la ecuación logística continua con el nuevo término de denso-dependencia que incluye tanto los efectos de la especie 1 y de la especie 2 sobre la tasa de crecimiento de la especie 1:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1} \right) \text{ ecuación 1}$$

Debido a que α es una medida del efecto *per cápita* de la especie 2 sobre la tasa de crecimiento de la población de la especie 1, si $\alpha = 1$, entonces los individuos de las dos especies son intercambiables; es decir, los individuos de las dos especies tienen el mismo efecto de disminución de la tasa de crecimiento de la especie 1. Si en cambio $\alpha = 4$, cada individuo de la especie 2 que se va añadiendo a la población disminuye el crecimiento de la especie 1 en la misma cantidad que 4 individuos de la especie 1. Así, α se puede interpretar como una medida de la importancia relativa por individuos de la competencia interespecífica respecto a la intraespecífica:

- Si $\alpha < 1$, la competencia intraespecífica es más importante que la interespecífica.
- Si $\alpha > 1$, la competencia interespecífica es más importante que la intraespecífica.
- Si $\alpha = 1$, ambas competencias tienen la misma magnitud.
- Si $\alpha = 0$, no hay competencia interespecífica y el crecimiento se reduce a uno de tipo logístico.

Como la competencia es una interacción entre dos especies, hay que formular una ecuación análoga para la dinámica poblacional de la especie 2:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2} \right) \text{ ecuación 2}$$

En un principio, no hay un motivo para pensar que la interferencia recíproca de dos especies sea igual, por lo que se define β , un segundo coeficiente de competencia que cuantifica el efecto per cápita de la especie 1 sobre el crecimiento de la población de la especie 2. En la realidad, **los efectos competitivos suelen ser asimétricos**, en los que una de las especies suele tener un efecto más negativo sobre la otra que en el caso contrario.

Las ecuaciones 1 y 2 juntas constituyen el **modelo de competencia de Lotka-Volterra**, nombrado en honor a dos ecólogos que lo propusieron de forma independiente.

Dinámica del modelo de competencia de Lotka-Volterra

Al aparecer tanto N_1 como N_2 en la ecuación diferencial de la especie 1 y de la especie 2, las dinámicas están interconectadas. Cualquier tamaño poblacional que alcance la especie 1 afecta la tasa de crecimiento poblacional de la especie 2 y viceversa. Un método posible para estudiar las dinámicas del modelo de competencia de Lotka-Volterra es determinar el equilibrio de las dos ecuaciones. En el equilibrio, el resultado de las ecuaciones 1 y 2 es:

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \text{ y } \frac{dN_2}{dt} = 0$$

Se puede también caracterizar la estabilidad de ese equilibrio. Las densidades de las especies competidoras convergen hacia la densidad estable de equilibrio y divergen de las densidades de equilibrio inestables. Los equilibrios estables son los que muestran el resultado final de una interacción competitiva.

Primeramente, se van a examinar las condiciones que conducen al equilibrio para la especie 1. Igualando la ecuación 1 a 0:

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1} \right)$$

que hay 3 términos en el producto del lado derecho de la ecuación, existen 3 soluciones posibles. Dos de ellas corresponden a $r_1 = 0$ o $N_1 = 0$. Estas son soluciones triviales, ya que indican, respectivamente, que la población no tiene crecimiento intrínseco positivo o que está extinta. La solución más interesante desde el punto de vista biológico es aquella en la que el valor dentro del paréntesis (el término de denso-dependencia o de competencia) se iguala a 0:

$$0 = \left(\frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1} \right)$$

Reordenando algebraicamente:

$$0 = K_1 - N_1 - \alpha N_2$$

$$N_2 = \frac{K_1}{\alpha} - \frac{1}{\alpha} N_1$$

Esta ecuación corresponde a una línea recta. Si se representa N_1 en el eje x y N_2 en el eje y, el punto de corte en el eje y es K_1/α , el punto de corte en el eje x es K_1 y la pendiente es $-1/\alpha$. Esta línea es la **isoclina** para la especie 1 y es el conjunto de todas las combinaciones de N_1 y N_2 para las que $dN_1/dt = 0$. Es decir, son las combinaciones para las que **la tasa de natalidad y mortalidad per cápita de la especie 1 son iguales**. Los puntos que quedan a la izquierda de la isoclina cero de la especie 1 son aquellas combinaciones de los tamaños poblacionales de las dos especies que son demasiado bajas para frenar el crecimiento de la especie 1 y por lo tanto su **tasa de crecimiento es positiva** (Figura 2): el término $N_1 + \alpha N_2 < K_1$ en la ecuación 1. Por el contrario, los puntos que quedan a la derecha de la isoclina cero de la especie 1 suponen una **tasa de crecimiento negativa** y por lo tanto el tamaño de población de la especie 1 disminuye en esa situación.

Para entender la dinámica del sistema se ha de hacer un análisis similar para la especie 2. Si se iguala la ecuación 2 a 0:

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2} \right)$$

y se sigue el mismo proceso que para la ecuación 1, se obtiene la siguiente ecuación, que corresponde también a una línea recta:

$$N_2 = K_2 - \beta N_1$$

Si se representa N_2 en el eje y y N_1 en el eje x, el punto de corte en y es K_2 y en el x es K_2/β y la pendiente es $-\beta$. Esta línea es la isoclina cero de la especie 2, es decir, aquella que contiene todas las combinaciones de N_1 y N_2 para las que la tasa de crecimiento de la especie 2, $dN_2/dt = 0$. Siguiendo el mismo razonamiento que para la especie 1, los puntos que quedan por debajo de la isoclina cero de la especie 2 suponen un crecimiento de la población de dicha especie, y los que quedan por encima una disminución (Figura 2).

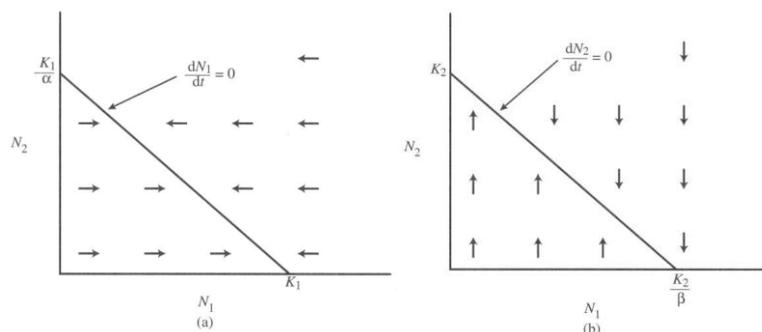


Figura 2. Isoclinas cero de la especie 1 (a) y la especie 2 (b). Los vectores indican el sentido del crecimiento de cada una de las especies dependiendo de la posición respecto a las isoclinas cero. En (a) los vectores son horizontales debido a que el tamaño de población de la especie 1 (N_1) se representa en el eje x y en (b) son verticales debido a que el de la especie 2 (N_2) se representa en el eje y (tomado de Alstad, 2001).

Resolución gráfica del modelo de competencia de Lotka-Volterra

El equilibrio de la interacción competitiva entre las especies 1 y 2 se puede estudiar proyectando ambas isoclinas cero en el mismo plano. Aunque dos rectas podrían tener infinitas disposiciones en el espacio, únicamente existen cuatro posiciones relativas que definen los casos I a IV del modelo de competencia de Lotka-Volterra. Estas cuatro posibilidades aparecen representadas en la Figura 3. En la práctica se pretende identificar las características que conducen a cada uno de los casos.

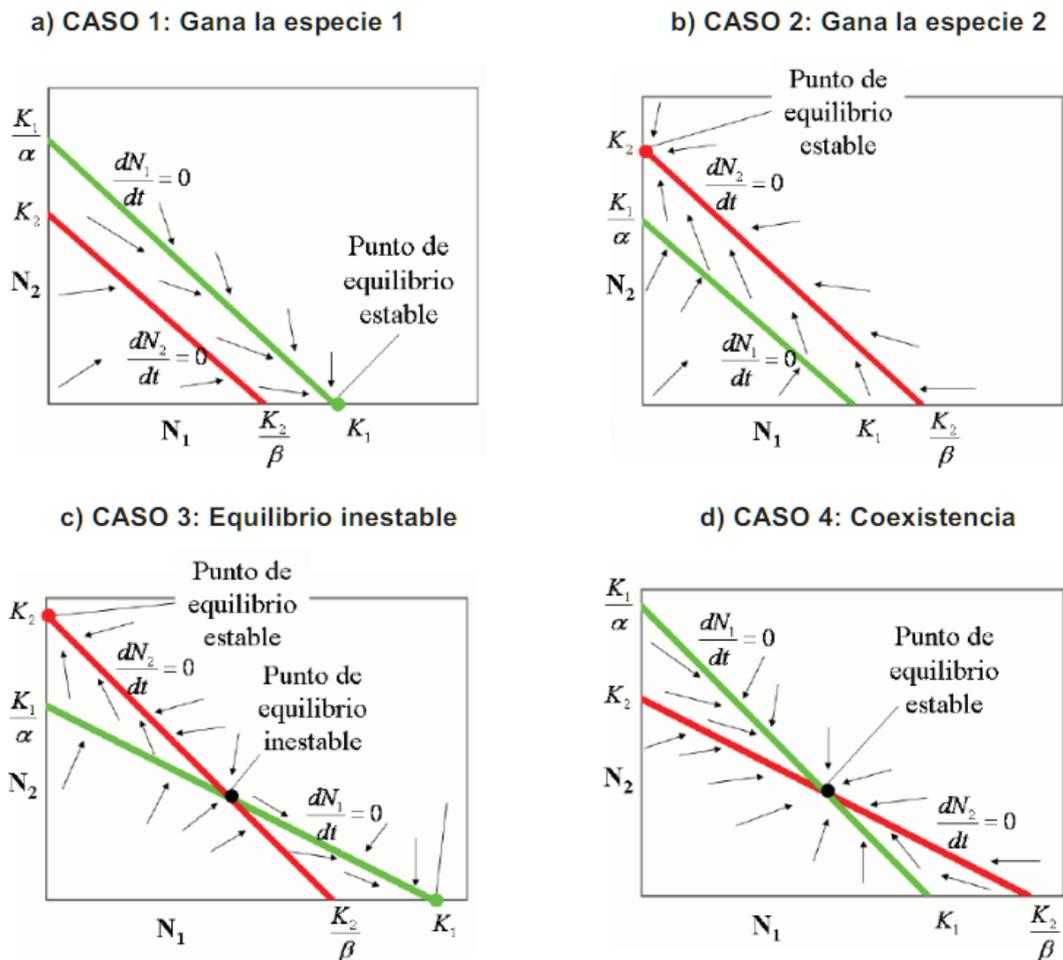


Figura 3. Los casos I a IV de competencia del modelo de Lotka-Volterra. Los casos se definen de acuerdo con las posiciones relativas de las isoclinas cero de las especies 1 y 2 (tomado de Alstad, 2001).

Interpretación:

a) La isoclina de la especie 1 queda por encima de la isoclina de la especie 2. La especie 1 siempre gana, teóricamente podría provocar la extinción de la especie 2.

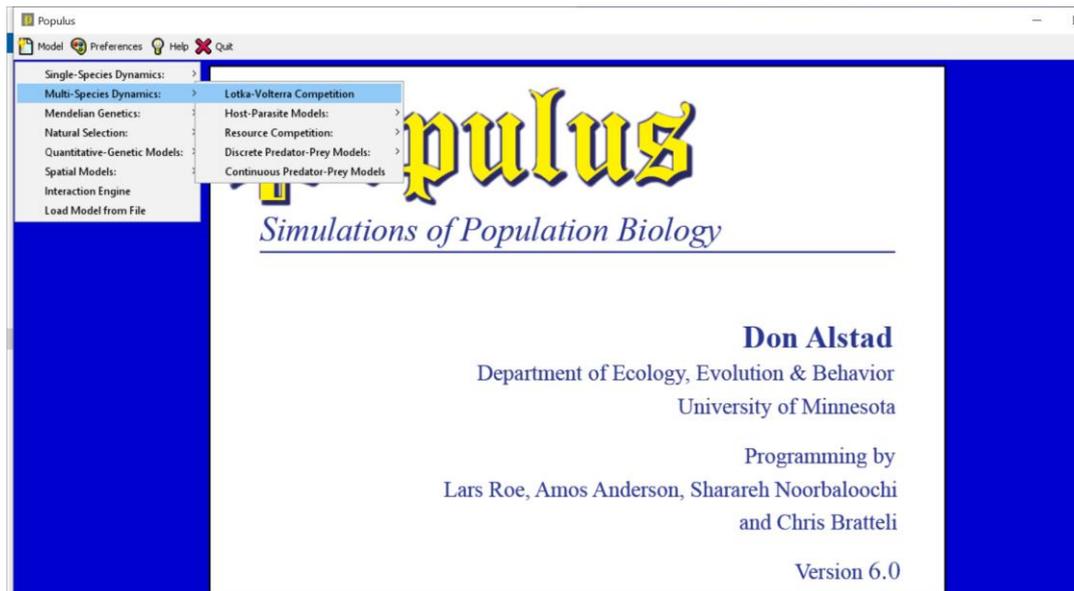
b) La situación es inversa al caso 1.

c) Las isoclinas se cruzan. Cada especie inhibe el crecimiento de la otra más que su propio crecimiento. En ocasiones la especie más abundante es la que gana, pero las especies suelen coexistir.

d) Cada especie inhibe el crecimiento de su propia población por competencia intraespecífica en mayor grado que el de la otra. Las especies coexisten.

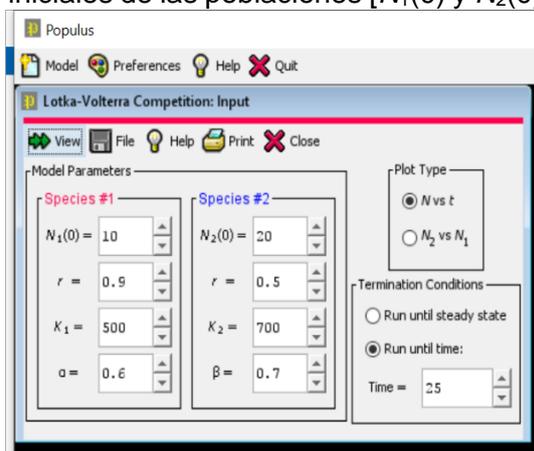
3. Simulación con modelos

- 1) Abre el programa “*Populus*” (también lo podéis descargar e instalar en vuestro ordenador: <https://cbs.umn.edu/populus/download-populus>).
- 2) Selecciona el modelo de competencia de Lotka-Volterra del menú de modelos multiespecíficos de *Populus* para abrir la ventana correspondiente. “Model > Multi-Species Dynamics > Lotka-Volterra Competition”.

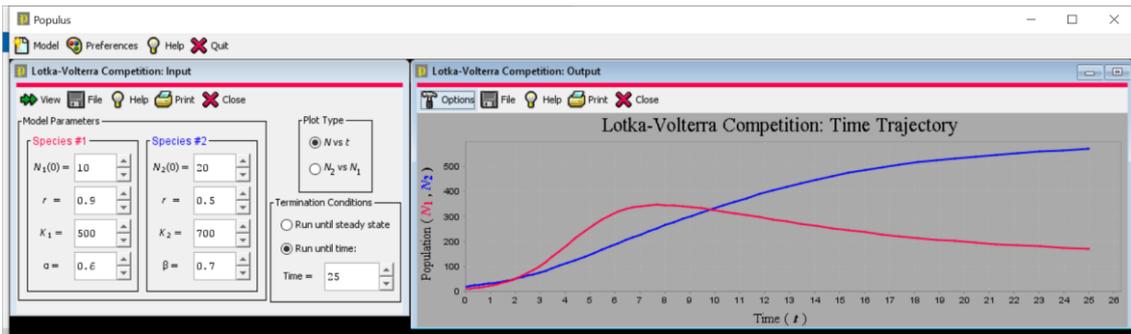


- 3) La simulación requiere unos tamaños iniciales de las poblaciones [$N_1(0)$ y $N_2(0)$], tasas intrínsecas de incremento (r_1 y r_2), capacidades de carga (K_1 y K_2) y coeficientes de competencia para cada especie (α y β). Se puede fijar que la simulación finalice después de un tiempo predeterminado (“Run until time”) o se puede permitir que la simulación corra hasta llegar a un equilibrio (“Run until steady state”), cuando N_1 y N_2 tengan una tasa de crecimiento igual a cero.

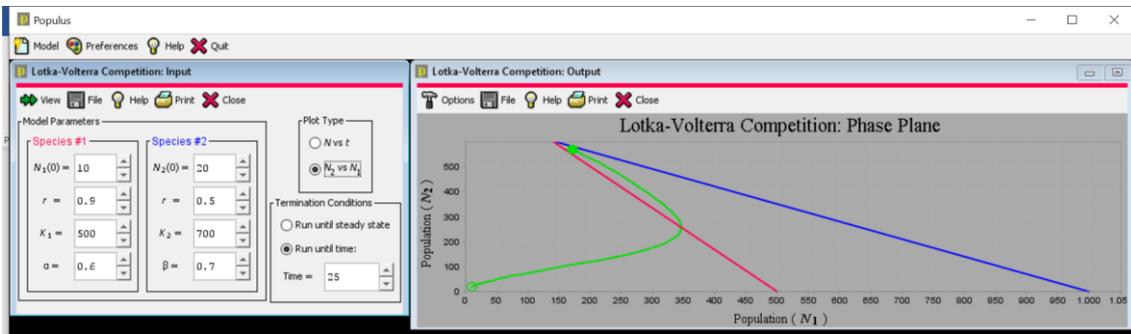
- 4) El módulo de competencia de Lotka-Volterra del programa *Populus* ofrece dos salidas gráficas que se activan al pulsar “View” y fíjate en “plot type”:



- Trayectoria del tamaño de las poblaciones a lo largo del tiempo (“**plot type**” > “**N vs t**”): la especie 1 aparece como una línea roja y la especie 2 como una línea azul.



- Tamaño de población de la especie 2 (N_2) en el eje y frente al de la especie 1 (N_1) en el eje x (“plot type” > “ N_2 vs N_1 ”): En esta gráfica aparecen representadas las isoclinas cero de las dos especies (especie 1 en rojo y especie 2 en azul, no confundirlas con las trayectorias de las poblaciones) así como la trayectoria conjunta de sus tamaños de población como una línea verde. En este último caso, la situación inicial aparece como un círculo vacío y la final como uno relleno.



- 5) Realiza la simulación con los siguientes parámetros que aparecen por defecto:
- Especie 1: $N_1(0) = 10$, $r_1 = 0,9$, $K_1 = 500$ y $\alpha = 0,6$
 - Especie 2: $N_2(0) = 20$, $r_2 = 0,5$, $K_2 = 700$ y $\beta = 0,7$

Fija el tiempo de simulación en 100 unidades. Representa N frente a t y N_2 frente a N_1 .

Ejercicio: Incluye en la tabla de abajo las dos figuras correspondientes (N frente a t y N_2 frente a N_1) e interpreta las dos gráficas.

N frente a t
N_2 frente a N_1

- 6) Fija la abundancia inicial de la especie 2 $N_2 = 0$ para que solamente la especie 1 esté presente y reduce la tasa de intrínseca de incremento de la especie 1 a $r_1 = 0,1$. Presiona “View” para desplegar la gráfica N frente a t .

Ejercicio: Incluye en la tabla de abajo las dos figuras correspondientes (N frente a t y N_2 frente a N_1) y contesta a la siguiente pregunta: ¿Cómo se denomina el tipo de crecimiento poblacional que aparece representado en la gráfica?

N frente a t
N_2 frente a N_1

- 7) Vuelve a los parámetros que aparecen por defecto y abre los dos tipos de gráficas (N vs t y N_2 vs N_1). Activa la opción que realiza simulación hasta alcanzar el equilibrio (“Run until steady state”).

Ejercicio: El resultado obtenido con los parámetros que aparecen por defecto en *Populus*, ¿a qué caso de los posibles del modelo de Lotka-Volterra corresponde (Casos I, II, III o IV)? Utiliza como referencia la Figura 3.

N frente a t
N_2 frente a N_1

- 8) Deja el valor de $K_1 = 500$ y cambia el de $K_2 = 500$. De esta forma las capacidades de carga de ambas especies son iguales y así es más fácil entender los efectos de los cambios en los coeficientes de competencia. Comprueba si esta modificación supone un cambio de la situación de equilibrio final de las dos especies.

Ejercicio: Incluye en la tabla de abajo las dos figuras correspondientes (N frente a t y N_2 frente a N_1) y contesta a la siguiente pregunta: ¿la modificación supone un cambio de la situación de equilibrio final de las dos especies?

N frente a t
N_2 frente a N_1

- 9) Considera el caso particular en el que $K_1 = K_2$ y $\alpha = \beta = 1$.

Preguntas:

- 1) ¿Cuál es la disposición de las isoclinas?
- 2) ¿Qué dinámica se esperaría en un sistema competitivo con esos parámetros?

4. Trabajo con datos empíricos

Una vez familiarizados con el modelo de Lotka-Volterra, el siguiente paso es trabajar con datos empíricos. Los datos que se van a utilizar corresponden al experimento ficticio entre dos especies de cladóceros (*Daphnia magna* y *D. pulex*) que se cultivan en solitario (cultivo control) y en conjuntamente (cultivo en competencia) en acuarios de 20L con las mismas condiciones de luz, temperatura y densidad poblacional. Cada 30 días, se contabilizaban los individuos en los dos cultivos:

- Cultivos control, con individuos de una sola de las especies, *D. magna* y *D. pulex*.
- Cultivos en competencia, con individuos de las dos especies en igual proporción inicial.

Se va a tratar de ver si hay evidencias de competencia interespecífica entre las dos especies de *Daphnia*. Para ello carga la hoja Excel denominada "Datos experimentos Daphnia.xls".

Ejercicio: Dibuja en Excel las gráficas de N frente a t para los cultivos en solitario y conjunto, y de N_2 frente a N_1 para el cultivo conjunto. De acuerdo con los resultados gráficos obtenidos, responde a las siguientes cuestiones:

<i>N</i> frente a <i>t</i> para los cultivos en solitario
<i>N</i> frente a <i>t</i> para los cultivos en conjunto
<i>N</i> ₂ frente a <i>N</i> ₁ para el cultivo conjunto

Preguntas:

- 1) ¿Cuál es la capacidad de carga aproximada de cada una de las especies?
- 2) ¿A cuál de los casos del modelo de Lotka-Volterra (Figura 3) se corresponde el experimento con las dos especies de *Daphnia*?

5. Bibliografía

- Alstad, D.N. 2001. *Basic Populus Models of Ecology*. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Brown, J.H., Davidson, D.W., Munger, J.C. & Inouye, R.S. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. En: Diamond, J. & Case, T.J. (eds), *Community ecology*, pp. 41-62. Harper and Row, New York.
- Tilman, D., Mattson, M. & Langer, S. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography* 26: 1020-1033.