



Structure of an Anuran community in a Mediterranean Area



Alex Richter Boix
2005



Structure of an Anuran community in a Mediterranean Area

Estructura de una comunidad de anuros en una región
Mediterránea



Memòria presentada per a optar al títol de Doctor en Biologia
per la Universitat de Barcelona.

Dr. Gustavo A. Llorente
Professor Titular del
Departament de Biologia Animal de la
Facultat de Biologia de la
Universitat de Barcelona

Alex Richter Boix
Octubre-2005



**Al meu avi
und
meinem Opa**

El regalo más grande que le puedes dar a los demás es el ejemplo de
tu propia vida.

Bertolt Brecht

...El meu estel és massa petit perquè te'l pugui assenyalar. És millor
així. El meu serà per a tu un d'entre els estels. Així t'agradarà
contemplar-los tots...

Antoine de Saint-Exupéry
El Petit Princep

Agraïments

La investigació no és mai el resultat de la tasca desenvolupada per un sol individu, existint darrera de qualsevol projecte l'esforç de tot un equip. En aquest sentit em considero un gran privilegiat per poder haver format part d'un "petit-gran" equip de recerca que m'ha aportat els recursos necessaris per poder dur a terme aquesta tesi. En primer lloc, seguint les tradicions, m'agradaria agrair al meu director de tesis en Gustavo A. Llorente. Per confiar en mi i donar-me l'oportunitat des de un principi de desenvolupar un projecte d'aquest tipus. Igualment donar les gràcies al meu "co-director", l'Albert Montori pel mateix. Tots dos m'han aportat un munt de coneixements al llarg d'aquests darrers anys, tant en l'aspecte científic, en el naturalista com en el cultural (sis anys donen per moltes converses i dinars junts on s'ha parlat de història, cultura, gastronomia, política i fins i tot de tant en tant de futbol!). Moltes gràcies per tot.

També vull expressar els meus agraïments als altres membres del grup. Començaré pels "veteranos" que hi són des de qui sap quan: en Xavi per la seva il·lusió en tot el que fa (algun dia aconseguirà publicar el treball dels *Bufo* hi tot!), en Mikele per estar sempre disposat a parlar i donar-li voltes a tot (preferentment si el tema té quatre potes i cua) i en Pere per les seves visites i disposició a fer coses. I els "nous" membres amb qui he compartit despatx, ordinadors i laboratori aquests anys. A la Núria per la seva ajuda incondicional al laboratori cuidant els capgrossos i resta de bitxos de tothom, així com per la seva paciència amb el meu desordre, i el de la resta de l'equip, que s'estén generalment pel seu escriptori, tant pel de fusta com pel digital. A l'altre banda de la taula, impedit l'avançament dels meus pilons de papers s'hi troben els del Marc creixent amb força entre mig de cables i CD. Gràcies per estar sempre disposat a ajudar en qualsevol problema informàtic (o crear-los) o "perdre el temps" en les coses dels altres tot i anar gairebé sempre de cul (però mai estressat). A la Gladys per la seva alegria i per introduir-nos en el llenguatge i cultura argentina (un helecho es un helecho). L'Antogoni per la seva passió per les sargantanes i les seves visites al despatx des del seu exili a l'altre banda del departament, així

com a la resta de la gent que han col·laborat en alguns dels projectes duts a terme aquests anys. En Santi per ajudar-me en la cerca de noves basses per Collserola i bars on menjar unes bones patates braves i una cervesa a mitja jornada, en Rafa per les cites i sortides nocturnes a escoltar granotes, a la Judith i en Guillem per cuidar dels capgrossos, i a la Sabina per decidir-se a tirar a endavant el seu petit projecte.

I ara toca canviar de taxó i no oblidar-me dels companys de despatx que treballen amb "*little mammals*". Han estat una bona companyia aquests últims anys tot i les seves peculiaritats. La Vera per acabar de despertar-nos a tots cada dia en arribar amb energia i els seus *bom dia* a lo teletubi. En l'Àlex i el Francesc per ficar-se l'un amb l'altre contínuament quedant d'aquesta manera la resta exclosos dels seus atacs. Moltes gràcies també pels vespres compartits, que li permeten a un de tant en tant desfogar-se. A la Mari pels seus ànims i empena, així com l'ajut proporcionat davant de qualsevol problema o dubte estadístic. A la Carmiña pel seu coneixement de la fosca naturalesa de la burocràcia de la casa i els seus consells en aquests temes. Incloure en els agraïments a tota la gent del departament i de la facultat amb qui he compartit part de la docència aquests últims quatre anys, així com a aquelles persones amb qui he compartit molts dels migdies gaudint els frankfurts de Casa Juan. Y hablando de comidas, agradecer a Miguel Tejedo sus múltiples comentarios sobre metamorfosis, tasas de crecimiento, cabezas y patas durante éste último año,

casi siempre cuando las tripas de los compañeros ya rugían reclamando su bocadillo. Gracias Miguel por permitirme trabajar en algunas de tus ideas.

Donar-li les gràcies en Toni Serra per donar-me l'oportunitat de treballar amb ell i entrar així al món de la Universitat de Barcelona per primer cop i descobrir de pas una vall prepirinenca desconeguda per mi fins aleshores. En Marc d'antropologia, l'Eva, la Silvia, la Fanny i la Tana pels migdies i vespres al "campus" de la UB durant el meu primer any en aquesta casa. Del pis d'invertebrats no em vull deixar en Salvi Carranza que ha perdut part del seu temps per ajudar-me a reconstruir l'arbre filogenètic de les espècies amb les que he treballat.

I tirant enrere m'agradaria agrair especialment en Jordi Moya-Laraño i en Miquel Ninyerola per ser les primeres persones en motivar-me en això de la ciència, tant amb les seves tasques com amb les seves converses pseudo-científiques, així com per la seva amistat. Estendre aquest agraïment als meus companys de carrera en Dani, Sonia, Jordi i Magda per la seva amistat i la seva companyia durant aquesta descoberta conjunta de la biologia en totes les seves formes,...des de sota l'aigua, fins als pixels des del cel. A alguns professors pèssims que vaig tenir durant la carrera que m'han permès valorar la tasca dels bons professors.

Gràcies al equip d'Uppsala per la seva acollida. Al professor Anssi Laurila i Cèline Teplitsky per donar-me l'oportunitat de treballar amb ells, així com a tots aquells que em van acollir en aquelles fredes terres: Mattias (i el seu campamento gitano), en Fredrik i l'Anne per ajudar-me en tot, a l'Anneli per la seva hospitalitat a casa seva, i als companys de laboratori: Bea, Simon, Jonas i Katrine. Tack sa mycket!

A Francesc Llimona i Santi Llacuna per permetrem treballar al Parc de Collserola i del Garraf en tot moment, i mostrar el seu interès per aquests organismes.

Als capgrossos per aguantar tot el que han hagut d'aguantar sense protestar (si ho heu fet ho sento però no us he entés). Assumixo tota la responsabilitat de les molesties que us pogui haver ocasionat la meva tasca. Tasca que no hagués estat possible sense l'ajut de la beca de "Recerca i Docència de la UB" i les aportacions de projectes subvencionats per l'àrea de Parcs Naturals de la Diputació de Barcelona.

Un no pot treballar bé sense l'ajut de grans amics, i és aquí on l'Enric i la Sonia Malo han estat una peça clau tot i no ser conscients. Han aguantat hores i hores de converses interminables de tot tipus, pels bars de Gràcia, Ciutat Vella i el Raval, sempre i quan hi hagués al davant un got de vi o una mitjana. En Gustavo per la seva amistat incondicional des de la infància i per preguntar sempre per la meua feina, tot i que els capgrossos se la repampumflan (com a la majoria de gent!). A tots aquells amb qui durant aquest temps he tingut la sort de compartir hores de música i sorolls (molt soroll), que m'han permès evadir-me de la feina i de mi mateix. Gràcies: David, Maur, Antonio, Raul, Pablo i Helena.

Finalment, però no per això menys important agrair a tota la meua família. Especialment als meus pares per donar-me el seu suport en tot el que he fet, tot i no tenir-ho molt clar en moltes ocasions. Amb el temps s'han adonat i han après a apreciar aquesta vocació com una feina, i ja enrere queda allò de: "*a ver cuando te buscas un trabajo de verdad*". Moltes gràcies per la vostra confiança! A les meves germanes per ser com són. Als macarrons de l'avia per alimentar-me en hores baixes. I per acabar..., gràcies Laura per tota la teua ajuda inconscient durant tot aquest temps, per acompanyar-me a buscar bitxos, tenir la paciència d'esperar cada cop que m'aturo en un toll d'aigua a mirar si veig alguna cosa interessant, escoltar els meus problemes de cues i potes (entre d'altres) amb paciència, i sobre tot per les empentes que m'has donat en tots els àmbits. Per animar-me en cadascuna de les meves decisions, i per la teua actitud positiva davant tots els problemes,...moltes gràcies en definitiva per ser-hi al meu costat.



This thesis is based on the following papers.

- 1** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area. **Manuscript** submitted.
 - 2** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. **Evolutionary Ecology Research**, accepted in press.
 - 3** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. (2005) Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus*. **Evolutionary Ecology Research** (<http://www.evolutionary-ecology.com/forthcoming.html>.)
 - 4** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Hierarchical competition in a pond-breeding anuran larvae community in a Mediterranean area. **Manuscript** submitted.
 - 5** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. (2004) Responses to competition effects of two anuran tadpoles according to life-history traits. **Oikos** 106: 39-50.
 - 6** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Anuran larvae species distribution across a predation risk gradient and anti-predator phenotypic plasticity. **Manuscript**.
 - 7** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Pond breeding amphibian metacommunity structure: the importance of trade-offs. **Manuscript**.
 - 8** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Habitat matrix effects on the structure and dynamic of the metacommunity in two different regions. **Manuscript**.
-

Papers accepted for publication are reproduced with the permission from the publishers. First authorship reflects the main contributor to the papers. I have personally developed the ideas, written, designed and performed experiments and analysed data for papers in close collaboration with Gustavo A. Llorente and Albert Montori.

La tesis está compuesta por los siguientes artículos.

- 1** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area. **Manuscript** submitted.
- 2** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. **Evolutionary Ecology Research**, accepted in press.
- 3** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. (2005) Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus*. **Evolutionary Ecology Research** (<http://www.evolutionary-ecology.com/forthcoming.html>.)
- 4** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Hierarchical competition in a pond-breeding anuran larvae community in a Mediterranean area. **Manuscript** submitted.
- 5** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. (2004) Responses to competition effects of two anuran tadpoles according to life-history traits. **Oikos** 106: 39-50.
- 6** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Anuran larvae species distribution across a predation risk gradient and anti-predator phenotypic plasticity. **Manuscript**.
- 7** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Pond breeding amphibian metacommunity structure: the importance of trade-offs. **Manuscript**.
- 8** Richter-Boix, A., Llorente, G.A. and Montori, A. Habitat matrix effects on the structure and dynamic of the metacommunity in two different regions. **Manuscript**.

Los artículos aceptados para su publicación se reproducen con el permiso de los respectivos editores. El orden de autoría en la firma de los artículos se corresponde con la correspondiente contribución de los autores al mismo. En todos los trabajos presentados, me he encargado de desarrollar las ideas, diseñar los experimentos y el trabajo de campo, así como analizar los datos y redactar los textos en estrecha colaboración con Gustavo A. Llorente y Albert Montori.

En el 2004 *Oikos* tenía un Factor de Impacto de 2.9, y *Evolutionary Ecology Research* de 1.5.

Índice

| | |
|--|-----|
| Introducción | 1 |
| Study Area: the massif of Collserola and the massif of Garraf | 9 |
| Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area. | 15 |
| A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. | 31 |
| Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran <i>Pelodytes punctatus</i> . | 53 |
| Hierarchical competition in a pond-breeding anuran larvae community in a Mediterranean area. | 71 |
| Responses to competition effects of two anuran tadpoles according to life-history traits. | 93 |
| Anuran larvae species distribution across a predation risk gradient and anti-predator phenotypic plasticity. | 115 |
| Pond breeding amphibian metacommunity structure: the importance of trade-offs. | 135 |
| Habitat matrix effects on the structure and dynamic of the metacommunity in two different regions. | 161 |
| Discusión general | 193 |
| Conclusiones | 205 |
| Resúmenes de los artículos en castellano | 209 |