

## RESUMEN DE LOS ARTÍCULOS

---

En el presente apartado se reúnen los resúmenes en castellano de los 8 artículos que componen el cuerpo de la tesis presentada. Cada uno de los resúmenes consta de una breve descripción del objetivo principal de cada capítulo, una sección de material y métodos en la cual se explica de forma abreviada la metodología empleada (seguimiento de campo, diseño experimental, análisis estadísticos, etc.). Los resultados y la discusión se presentan conjuntamente en un solo apartado. En esta sección se han omitido los valores estadísticos, tablas y figuras, remarcando solamente los resultados más interesantes o objeto de discusión así como la interpretación de los mismos. Cada artículo resumido finaliza con unas conclusiones generales. En todo este apartado (resumen) se han omitido las referencias bibliográficas, con el fin de evitar repetir las citas, y la bibliografía, ya que, en cada uno de los capítulos respectivos viene referenciada toda la bibliografía utilizada.

---

Todo el estudio de campo se ha llevado a cabo en la sierra litoral catalana próxima a la ciudad de Barcelona, centrándose en la sierra de Collserola y el macizo del Garraf. Dos regiones muy próximas geográficamente separadas por el delta del Llobregat, pero con unas grandes diferencias geológicas entre ambas que condicionan la comunidad vegetal. Collserola es un espacio periurbano con dos ambientes bien contrastados, una cara norte dominada por un encinar litoral, pinares y bosques de ribera, y una cara meridional donde la comunidad vegetal dominante es de tipo maquia en un mosaico de campos cultivados. El macizo del Garraf es de naturaleza kárstica. La naturaleza del terreno proporciona a la vegetación unas condiciones de estrés hídrico constantes (debida a la poca retención de las precipitaciones) por lo cual la cobertura vegetal dominante es la maquia arbustiva en prácticamente la totalidad del parque. La comunidad de anfibios de las dos regiones es la misma, con 1 urodelo (*Salamandra salamandra*) y 7 anuros (*Alytes obstetricans*,

*Pelodytes punctatus*, *Pelobates cultripes*, *Bufo bufo*, *Bufo calamita*, *Hyla meridionalis* y *Rana perezi*). En el presente estudio sólo se ha considerado la comunidad larvaria de anuros por constituir un gremio bien diferenciado por su ecología del de las larvas de los urodelos. La especie *P. cultripes* no se ha incluido en el trabajo, al tratarse de una especie poco representada en la zona de estudio, reduciendo el estudio a 6 especies de 5 familias diferentes (Discoglossidae, Pelodytidae, Bufonidae, Hylidae y Ranidae).

### ARTÍCULO 1.

#### ***Fenología reproductiva de la comunidad de anuros en la zona de estudio***

##### ***Objetivos***

Describir la fenología reproductiva de las seis especies de anuros con el fin de definir la temporalidad de cada especie y averiguar que factores climáticos gobiernan los diferentes patrones. Así como evaluar si existe una segregación temporal, entre las especies, suficiente como para reducir el posible

impacto que pueden generar las interacciones entre las mismas.

### **Material y métodos**

Durante cinco años consecutivos (1999-2003) se ha llevado a cabo un seguimiento periódico de una serie de ambientes acuáticos a lo largo de todo el año. El tipo de ambientes acuáticos muestreados cubre todo el gradiente, incluyendo charcas efímeras y charcas permanentes. El número de localidades no se ha mantenido fijo en el tiempo, empezando con 42 en 1999 e incrementando el número de las mismas, hasta el 2001 donde se llegaron a supervisar 98 localidades, valor que se mantuvo hasta el 2003. En los censos de las charcas se contabilizaron el número de puestas de las diferentes especies por búsqueda activa de las mismas, marcándose cada vez las puestas mediante una señal natural con el fin de no contabilizar una misma puesta en futuras visitas. Paralelamente a la búsqueda de las puestas, en cada visita se realizaron una serie de pases de salabre con el fin de determinar la presencia de larvas y metamórficos de las diferentes especies. Como metamórficos se consideraron todos aquellos individuos que ya presentaban bien desarrolladas las cuatro extremidades, aunque quedase por reabsorber parte de la cola.

Como el esfuerzo de muestreo no se mantuvo constante a lo largo del tiempo, ya que varió el número de localidades así como el tiempo dedicado a las mismas (en función de la cantidad de agua y vegetación de cada charca), el esfuerzo reproductor de las especies no podía compararse entre años sin una previa estandarización de los datos.

Para ello dividimos el número de puestas contabilizado cada mes por el esfuerzo de muestreo del mes, el cual tiene en cuenta el número de localidades controladas y el tiempo dedicado a cada una de ellas. Para proceder a explorar la relación entre el esfuerzo reproductivo de cada especie y factores climáticos, se ha llevado a cabo regresiones múltiples entre el esfuerzo reproductor de cada especie y los factores climáticos considerados (temperatura media mensual, precipitación mensual acumulada y número de días mensual con precipitación registrada) recogidos por el observatorio Fabra localizado en la zona de estudio.

Se estimó también el pico estacional de cada periodo reproductor para cada especie, así como las posibles diferencias en el esfuerzo reproductor entre aquellas especies que presentan dos estaciones reproductoras.

### **Resultados y discusión**

Las especies difieren en cuanto a qué factores climáticos determinan el pico de la actividad reproductora (en cuanto al número de puestas contabilizadas). La reproducción de *B. bufo* es de tipo explosivo y el estímulo principal parece ser la ligera subida de las temperaturas a finales de invierno. La reproducción de *R. perezi*, también bastante sincronizada en el tiempo, tiene lugar a principios de verano y el estímulo primordial parece ser el incremento de la temperatura ambiente. Por el contrario la reproducción del resto de las especies (*A. obstetricans*, *P. punctatus*, *B. calamita* e *H. meridionalis*) no es tan sincronizada, y parece seguir una estrategia más oportunista, principalmente ligada a la precipitación. Las dos estrategias, parecen ir ligadas al tipo de ambiente utilizado

por las especies. La sincronización del periodo reproductor tiene lugar entre especies que ocupan ambientes preferentemente estables (charcas permanentes), mientras que la estrategia más oportunista es propia de especies que principalmente se reproducen en ambientes temporales e inestables, coincidiendo los picos del esfuerzo reproductor con los periodos más lluviosos. A pesar de las diferencias en los momentos de depositar las puestas, y la aparente segregación temporal de las especies, se ha detectado que, a nivel larvario, existe un gran solapamiento de especies, y que prácticamente todas ellas coinciden en el tiempo (a excepción de *B. bufo* y *R. perezii*) en mayor medida en función de las fluctuaciones climáticas del año en cuestión. En cuatro especies (*A. obstetricans*, *P. punctatus*, *B. calamita* e *H. meridionalis*) se ha observado segundas puestas tras el verano ligadas a las primeras lluvias otoñales. *A. obstetricans* es la especie con el periodo reproductor más dilatado, pudiendo llegar a reproducirse a lo largo de todo el año, a excepción de los meses más fríos de invierno. *P. punctatus* y *B. calamita* muestran dos picos estacionales bien determinados, Esta estrategia tal vez permitiría a estas especies tener una “segunda oportunidad” al reproducirse en ambientes temporales de nueva creación, libres de competidores y de grandes depredadores, condiciones que no encuentran durante la primavera cuando muchos de estos ambientes ya están ocupados por especies más tempranas (*B. bufo*), larvas invernantes de la misma u otra especie, y una comunidad de depredadores bien constituida. Se han detectado larvas invernantes de tres especies (*A. obstetricans*,

*P. punctatus* y *R. perezii*) capaces de pasar el invierno en las charcas e iniciar la metamorfosis a principios-medios de primavera.

### **Conclusiones**

En definitiva, las especies parecen encontrarse segregadas en el tiempo a la hora de reproducirse, si bien la fase larvaria de las mismas muestra un gran solapamiento de sus cohortes. El solapamiento larvario, y por tanto la ineficacia de la segregación temporal para reducir las interacciones entre las mismas, cuestiona si la segregación observada es consecuencia de las interacciones ecológicas entre las especies, o un simple reflejo de las diferencias fisiológicas específicas de cada especie a variables ambientales.

## **ARTÍCULO 2.**

### ***Estudio comparativo de la plasticidad fenotípica del desarrollo larvario ante el riesgo de desecación***

#### **Objetivos**

Comprobar la hipótesis según la cual la plasticidad fenotípica es una estrategia adaptativa propia de organismos que ocupan una gran diversidad de ambientes o ambientes con una gran variabilidad temporal. Desarrollar un estudio comparativo entre las seis especies y su plasticidad fenotípica ante el estrés hídrico generado por la desecación de los ambientes acuáticos. Mirar si la magnitud de plasticidad testada experimentalmente va en función de la

variabilidad del ambiente ecológico estimado en la naturaleza, o se encuentra en parte restringida por factores filogenéticos.

### **Material y métodos**

El trabajo consta de dos partes bien diferenciadas, una parte llevada a cabo en la naturaleza y otra desarrollada íntegramente en el laboratorio. La primera parte tiene como objetivo primordial cuantificar la amplitud del nicho ecológico de las especies (en función del tipo de hábitat acuático que ocupan) y la variabilidad temporal del mismo. Para ello, durante el primer periodo reproductor del año 2003, se visitaron 246 ambientes acuáticos repartidos por toda el área de estudio. Las charcas se visitaron varias veces de enero a julio para constatar la presencia de las diferentes especies por varios métodos (detección de puestas o detección de larvas que indiquen que la especie realmente utiliza aquella localidad para reproducirse). Se describieron tres categorías de ambientes acuáticos en función de su permanencia: (1) charcas efímeras con una duración no superior a los dos meses antes de su desecación, (2) charcas temporales; todas aquellas que conservan agua hasta el verano, secándose mínimo una vez al año, y (3) charcas permanentes que retienen agua durante todo el año. Todas las charcas controladas fueron incluidas en una de las tres categorías descritas en función de su temporalidad. Un seguimiento más continuo en el tiempo de una submuestra de 73 charcas desde 2001 nos permitió describir la variabilidad de la temporalidad de las charcas de un año para otro. Para cuantificar la amplitud del nicho ecológico de cada especie se ha tenido en cuenta la variación espacial

(tipo de ambientes que utiliza según los datos registrados en 2003) y la variación temporal de los ambientes (variabilidad registrada entre 2001-2003). Como los resultados de variabilidad temporal pusieron de manifiesto que los ambientes temporales son los de mayor variación, se estimó un índice para cuantificar la amplitud de nicho que otorgara mayor peso a estos ambientes, usándose el siguiente índice:  $p_e + 2p_t + p_p$  donde  $p_e$  es la proporción de ambientes efímeros ocupados por la especie,  $p_t$  la de ambientes temporales y  $p_p$  la de ambientes permanentes.

La segunda parte del trabajo se desarrolló íntegramente en los laboratorios de la Universidad de Barcelona en la primavera de 2001 y 2002. A lo largo de los dos años se llevó a cabo el mismo experimento con las seis especies con el fin de cuantificar la plasticidad fenotípica del desarrollo (capacidad de acelerar la metamorfosis) a la desecación de la charca. Para ello se diseñó un experimento simple con dos tratamientos: un tratamiento con un volumen constante de agua que simulara a un ambiente permanente, y un tratamiento que siguiese una curva de desecación simulando a una charca temporal. Cada tratamiento constaba de 20 réplicas, a excepción de los de *P. punctatus* que estaban replicados 38 veces. Cada réplica consistía en pequeños recipientes de plástico de dos litros de capacidad. Los del tratamiento constante mantenían este volumen durante todo el experimento, mientras que el resto veían reducido su volumen hasta el día 110 del experimento (momento en el cual el volumen se igualaba a cero). Cada réplica contenía tres individuos de la especie en cuestión, las cuales eran alimentadas con pienso para

conejo y comida para peces. De cada réplica se registró el porcentaje de supervivencia, la masa de los metamórficos (gramos) y el periodo de desarrollo (días). Comparamos mediante análisis de la varianza las diferencias entre tratamientos tras ajustar los datos a una normal (transformación logarítmica del peso y el periodo), excepto la supervivencia que se analizó con estadística no paramétrica (Mann-Whitney U-test). Los análisis se llevaron a cabo con todos los datos, y con solo el 40% de la muestra de cada especie para evitar el problema del truncamiento de los datos impuesto en un tratamiento (límite de 110 días) y no en el otro. Para comparar entre especies calculamos unos valores estandarizados que nos aportaban la magnitud de plasticidad de cada especie mediante la fórmula:  $([\text{tratamiento de desecación} - \text{tratamiento constante}] / \text{tratamiento constante})$ , para las tres variables consideradas. Dichos valores estandarizados permiten la comparación entre ellos. El análisis estadístico llevado a cabo fue un análisis de la varianza anidada en el cual cada especie era anidada en una de las dos categorías posibles en función del nicho ecológico analizado en la naturaleza: (1) especies de ambientes predecibles y (2) especies de ambientes impredecibles. Finalmente para evaluar si la respuesta fenotípica era consecuencia de una adaptación al ambiente o consecuencia de una inercia filogenética, se aplicó el método comparativo para averiguar si se apreciaba el componente histórico sobre las variables analizadas. Para ello se ha reconstruido la filogenia de las seis especies basándonos en la secuencias de tres genes (12S, 16S y cyt b). Con la topología y las distancias genéticas

entre ellas, se ha evaluado si existe algún tipo de autocorrelación entre las especies por diferentes métodos. El análisis se llevó a cabo mediante el test de Mantel que contempla la correlación entre matrices (distancias genéticas, diferencias en la magnitud de plasticidad fenotípica), y usando el programa "Phylogenetic Independence 2.0" contrastando el valor obtenido de autocorrelación con el de 2000 simulaciones aleatorias.

### **Resultados y discusión**

Los datos de campo han confirmado que las especies no usan los tres hábitats considerados con la misma frecuencia, y que cada especie tiene tendencia a ocupar un tipo de hábitat concreto. En función de la frecuencia de uso de cada hábitat y de la variabilidad temporal de los mismos, el índice de amplitud de nicho ecológico nos permite considerar dos conjuntos de especies: especies de ambientes predecibles y con poca variabilidad y especies sometidas a una gran variabilidad. En el primer grupo encontramos a las especies que ocupan los extremos del gradiente de permanencia. En un extremo encontramos a *B. calamita* que ocupa ambientes efímeros, y por el otro a *B. bufo* y *R. perezi* que ocupan preferentemente ambientes permanentes y constantes. En el otro grupo encontramos especies que ocupan un mayor rango de hábitats (desde ambientes efímeros hasta ambientes permanentes) y de mayor variabilidad (las frecuencias más altas se encuentran en los ambientes temporales). Estas especies son: *A. obstetricans*, *P. punctatus* y *H. meridionalis*. Esta distribución de las especies coincide con la recogida por la mayoría de la bibliografía.

En general todas las especies han demostrado la misma respuesta al estrés hídrico causado por el tratamiento de desecación. Una mayor mortalidad (no significativa en todas las especies a excepción de *R. perezii*), una reducción de los periodos larvarios o aceleración de la metamorfosis y como consecuencia unos metamórficos resultantes más pequeños. La aceleración de la metamorfosis a la desecación de la charca es un fenómeno bien documentado en otras especies que ocupan ambientes temporales, con el presente trabajo se constata que es una respuesta generalizada en los anuros de diferentes familias. Al mirar si existe alguna correlación entre la amplitud del nicho ecológico y la magnitud de la plasticidad fenotípica, observamos que las especies del segundo grupo (las expuestas a una mayor variabilidad ambiental) son las que presentan valores de plasticidad fenotípica más alta. Estos resultados concuerdan con la hipótesis, según la cual, la plasticidad se ve favorecida (como estrategia) en ambientes muy variables y poco predecibles. En los dos extremos encontraríamos organismos especialistas (*B. calamita* adaptado a ambientes efímeros con un periodo larvario muy corto (posiblemente por efecto de la selección natural), y en los ambientes permanentes especies de periodos largos como *R. perezii* o *B. bufo* (la duración del periodo larvario de *B. bufo* en la naturaleza se debe a su reproducción temprana a finales de invierno, cuando las aguas están frías y pobres en recursos), y en el centro especies con una estrategia plástica. Ésta interpretación se ve reafirmada por el hecho de no haber detectado, por ninguno de los

dos métodos empleados, efectos vinculados a la posición filogenética de las especies. Cabe sin embargo tomar estos últimos resultados con precaución ya que se han usado para el análisis tan sólo seis especies, y a pesar que el programa “Phylogenetic Independence 2.0” está diseñado para trabajar con muestras pequeñas, la ausencia de inercia puede ser debida a una falta de potencia estadística.

Otra posible crítica al estudio es la aplicación del mismo estrés de desecación a todas las especies. Es posible que para algunas especies la curva de reducción de volumen diseñada no sea interpretada como un riesgo (p.e. para *B. calamita*), y que por tanto no haya desencadenado en estas especies una respuesta tan grande como en aquellas para las cuales la tasa de desecación coincide con la apreciada en sus hábitats por las especies (p.e. especies de ambientes temporales).

El uso de todos los datos o los datos “truncados” no han alterado prácticamente los resultados, si bien la comparación de ambos resultados parecen poner de manifiesto que el uso de los valores truncados nos puede aportar una imagen más real de la respuesta plástica (capacidad de acelerar la metamorfosis, sobredimensionada cuando usamos todos los datos), pero por el contrario infravalorar el coste de dicha plasticidad (entendido el coste como la variación del peso entre tratamientos) respecto al uso de los datos completos.

### **Conclusiones**

En general todos los resultados parecen indicar que las diferencias específicas en la capacidad de acelerar la metamorfosis en ambientes de desecación, son fruto de procesos adaptativos vinculados al tipo de

ambientes ocupados por las especies. Los factores ecológicos parecen tener más peso que los históricos, habiéndose producido unas adaptaciones rápidas de los organismos a sus respectivos ambientes.

### **ARTÍCULO 3.**

#### ***Efectos de la plasticidad fenotípica larvaria sobre los juveniles en *P. punctatus*.***

##### ***Objetivos***

Analizar diferentes aspectos de la plasticidad fenotípica al riesgo de desecación del ambiente, y comprobar si los costes asumidos de la plasticidad se arrastran de una fase a otra (de la fase larvaria a la fase juvenil), sin que la metamorfosis suponga una desvinculación de ambos desarrollos, tal y como sugieren algunos modelos.

##### ***Material y métodos***

Con este fin se ha llevado a cabo un experimento de laboratorio con larvas de *P. punctatus* de tres puestas diferentes recogidas en la zona de Garraf. El experimento consta de los mismos dos tratamientos descritos en el artículo anterior: un tratamiento con un volumen de agua constante, y otro de desecación con reducción constante del volumen de agua. El número inicial de réplicas por tratamiento fue de 50. Cada réplica consistía en un recipiente de dos litros, con tres individuos alimentados con pienso de conejo y comida de peces. La respuesta de la especie a la desecación de la charca se ha evaluado a dos niveles: (1) plasticidad

fenotípica de las larvas, y (2) la plasticidad fenotípica de los metamórficos.

Se ha estudiado la morfología de las larvas de ambos tratamientos. Para ello se escogieron al azar 12 réplicas de cada tratamiento, a los 25 días de iniciar el experimento, y se estudio la morfología de sus larvas. Se pesaron las larvas, se anotó su estadio de desarrollo Gosner, y se fotografiaron para posteriormente analizar digitalmente la morfología de las mismas. Las medidas analizadas fueron la longitud y altura del cuerpo, la longitud y altura de la banda muscular de la cola, y la longitud y la altura máxima de la cresta. De las restantes 38 réplicas por tratamiento se anotó el periodo larvario (días), la masa en el momento de la metamorfosis (gramos) y el porcentaje de individuos supervivientes.

De todos los individuos metamórficos se registraron una serie de medidas morfológicas (longitud corporal, anchura de la cabeza, longitud de las tres secciones de las extremidades posteriores, y la anchura de las dos primeras secciones de las extremidades como medidas de la masa muscular), y posteriormente se evaluó la capacidad de desplazamiento de los mismos (longitud máxima de salto, longitud máxima recorrida hasta mostrar signos de fatiga).

La supervivencia, el peso en el momento de la metamorfosis y el periodo larvario fueron analizados mediante análisis de la varianza entre tratamientos. La morfología de larvas y juveniles también se ha comparado entre tratamientos, si bien previamente se corrigieron las variables respecto al tamaño de los individuos. En el caso de las larvas los cálculos se han llevado a cabo con los residuales de las variables respecto al

“centroid size” utilizado como estima del tamaño de las mismas. En los metamórficos los residuales de las variables se han obtenido respecto a la masa de los individuos. La capacidad de locomoción se ha analizado en términos absolutos (comparando entre grupos) y en términos relativos (usando los residuales de la capacidad de salto respecto a la masa del individuo).

### **Resultados y discusión**

Como ya se ha visto en el trabajo anterior, la respuesta de la especie al estrés de desecación da lugar a que las larvas aceleren el desarrollo metamórfico y como resultado de ésta aceleración los individuos metamórficos resultantes sean más pequeños. Un resultado sorprendente ha sido encontrar diferencias morfológicas en las larvas de ambos tratamientos. La plasticidad morfológica en las larvas de anuros se ha descrito en muchas especies, pero siempre como respuesta a otros factores, principalmente como respuesta a la presencia de un depredador, y recientemente también como respuesta a la competencia. En este caso se describe por primera vez una plasticidad morfológica al estrés hídrico. La morfología observada se caracteriza principalmente por una extraordinaria reducción de la cresta y altura corporal, así como un ligero incremento de masa muscular en la cola. Dicha morfología concuerda con la observada con la morfología de especies que habitan aguas muy poco profundas, y podría pensarse que una morfología de este tipo podría ser adaptativa en ambientes donde la columna de agua se vuelve inexistente. Varios estudios de biomecánica demuestran

que la cresta es principalmente funcional para mantener la estabilidad en la columna de agua, si ésta desaparece al irse secarse la charca, los individuos podrían reajustar su morfología a las nuevas condiciones. Tal vez, una reducción de la cresta también facilite una reabsorción de la cola más rápida durante la metamorfosis permitiendo al individuo abandonar el ambiente acuático con más celeridad. La morfología está descrita, y haría falta ahora desarrollar una serie de experimentos para testar estas hipótesis y analizar si es realmente una morfología adaptativa o un subproducto del estrés.

Los metamórficos también difieren entre ellos en cuanto a su morfología. Los individuos del tratamiento de desecación aparecen con las cabezas más anchas y las extremidades posteriores más cortas y con menor masa muscular. Ambos caracteres se han descrito en otras especies, y en la misma especie, tanto en respuesta al estrés hídrico como a otro tipo de alteraciones (reducción de alimento, presencia de depredador, temperatura, etc.). La anchura de la cabeza podría ser debida a procesos heterocrónicos, en los cuales la metamorfosis de las estructuras del cráneo no se han completado del todo en el momento de abandonar el medio acuático, completando su desarrollo durante los primeros días de vida de la fase terrestre. Algo parecido podría suceder con las extremidades posteriores, de manera que las diferencias encontradas en los primeros días entre individuos de los dos tratamientos pueden diluirse con el tiempo mediante algún tipo de crecimiento compensatorio. Durante estos primeros días posteriores a la metamorfosis se han detectado diferencias en la capacidad de salto, siendo menor la



longitud recorrida y la potencia de salto en los individuos del tratamiento de desecación. Dichas diferencias se atribuyen al menor desarrollo de las extremidades posteriores. Sin embargo al mirar la capacidad locomotora ajustada al tamaño de los individuos las diferencias entre tratamientos desaparecen, de manera que las diferencias no parecen ser debidas a las diferencias de las extremidades, sino al tamaño de los individuos. Sin embargo hay que pensar que la selección actúa sobre los caracteres absolutos y no los corregidos, de manera que un individuo que, por las razones que sea, tenga menor capacidad de desplazamiento (bien para buscar refugio, como para huir de un depredador), puede considerarse en desventaja respecto a un individuo con una mayor capacidad de desplazamiento.

### **Conclusiones**

A la vista de los resultados del experimento, parece que la metamorfosis no es un “volver a empezar” como se sugiere muchas veces, sino que aquello que afecta a la fase larvaria puede tener repercusiones sobre la fase juvenil, e incluso prolongarse hasta la fase adulta. El estudio de los costes asociados a la plasticidad fenotípica por tanto debería extenderse más allá de la fase larvaria, ya que es posible que sus efectos se manifiesten en fases posteriores.

## **ARTÍCULO 4.**

### ***Competencia jerárquica en una comunidad larvaria de anuros de un área mediterránea.***

### **Objetivos**

El objetivo de esta investigación es estudiar si la competencia interespecífica entre las especies que conforman la comunidad de anuros estudiada es asimétrica, tal y como sucede en otras comunidades estudiadas. Estudios previos sugieren que las especies de ambientes temporales son más competitivas. Debido a su mayor actividad como adaptación a los ambientes temporales. Se quiere comprobar si ésta asunción se cumple en la comunidad estudiada, así como analizar que factores determinan la capacidad competitiva de las especies: el tamaño o la actividad de las larvas.

### **Material y métodos**

El trabajo se llevó a cabo en los laboratorios de la Universidad de Barcelona, entre los meses de abril y junio de 2001 y 2002. Para ellos se diseñó un experimento de competencia clásico que nos permitiera diferenciar entre los efectos de la competencia intra- e interespecífica. En total se usaron 27 tratamientos cada uno de ellos replicados 12 veces (6 en 2001 y 6 en 2002). Seis tratamientos de baja densidad con 15 individuos por cubeta (1 por especie). Seis de alta densidad con 30 individuos (1 por especie). Y todas las combinaciones de parejas de especies con 15 individuos de cada especie (un total de 15 tratamientos). Cada réplica consistía en una cubeta de plástico con 30 litros de agua desclorada. Las larvas se alimentaron con una mezcla de pienso de conejo y comida para peces (4:1). El alimento proporcionado a todos los tratamientos fue el mismo, incrementándose la proporción las primeras semanas en función del crecimiento

de las larvas. El experimento concluyó cuando todos los individuos alcanzaron la metamorfosis. Las variables registradas para su posterior análisis fueron: el peso de los metamórficos, su periodo larvario, la tasa de crecimiento y el porcentaje de supervivencia por cubeta. Todas las variables se transformaron logarítmicamente para su análisis, a excepción de la supervivencia que sufrió una transformación angular. Para establecer comparaciones entre especies, se estandarizaron los efectos para que los valores fuesen comparables. Para comparar el impacto de la competencia intraespecífica se usaron valores estandarizados [(alta densidad – baja densidad) / baja densidad]. Para evaluar la competencia interespecífica la estandarización fue [(tratamiento mixto – alta densidad) / alta densidad]. Los valores estandarizados se compararon entre tratamientos mediante análisis de la varianza, con sus sucesivos post-hoc y correcciones de Bonferroni. La relación entre los efectos de la competencia causados sobre las otras especies y el tamaño de las larvas o su tasa de actividad se analizaron mediante análisis de correlaciones. El tamaño de las larvas de cada especie se obtuvo de individuos medidos en charcas naturales, y la actividad del experimento de depredación (ver más adelante).

### **Resultados y discusión**

Todas las especies padecieron los efectos de la competencia intraespecífica como era de esperar, sin embargo los efectos variaron entre las especies. En aquellas especies que suelen desarrollarse en altas densidades como los bufónidos, los efectos observados fueron principalmente una reducción de la

“eficacia” de los individuos. En alta densidad se desarrollaron más lentamente y con unas tasas de crecimiento menor, dando lugar a unos metamórficos más pequeños, pero sin diferencia en ningún momento en la supervivencia entre los dos tratamientos. Por el contrario, en especies de mayor tamaño que no suelen desarrollarse en grandes agregaciones, los efectos más importantes se manifestaron bajo forma de una mayor mortalidad y una reducción del tamaño de los metamórficos en el tratamiento de alta densidad.

La competencia interespecífica, al igual que en estudios previos se mostró altamente asimétrica, pudiendo establecer una jerarquía competitiva entre las seis especies. Esta jerarquía parece venir marcada en función del tamaño de las larvas, donde la actividad de las larvas no parece ser muy relevante a la hora de determinar que especie afectará más a la otra. A diferencia de otros estudios llevados en comunidades de desiertos en Norteamérica, aquí no se cumple la hipótesis que las especies de ambientes más temporales sean más competitivas (si bien sí más activas) que las de ambientes estables. Estas diferencias es posible que se deban a que las especies generalmente estudiadas en dichos ambientes de desierto pertenecen a un linaje muy especializado en ambientes efímeros, con una tasa de desarrollo y crecimiento muy elevada, y con mecanismos muy especializados para completar la metamorfosis en estos ambientes. Entre estos mecanismos se encuentra el desarrollo de un morfotipo preparado para el canibalismo intra- e interespecífico. Esto no sucede en la comunidad estudiada, y en general los

resultados parecen indicar que las especies que aquí ocupan los ambientes más inestables lo hacen como refugio libre tanto de depredadores como de competidores, sin unas adaptaciones tan extremas. Otros estudios llevados a cabo con especies europeas coinciden con nuestros resultados, siendo las especies de ambientes temporales las que padecen más efectos en condiciones de competencia. Sin embargo hay que ir con precaución en el momento de interpretar los resultados de laboratorio, e intentar extrapolar a lo que realmente puede estar sucediendo en la naturaleza. Es posible que la jerarquía descrita pueda variar en función del ambiente en el cual tengan lugar las interacciones, de manera que en ambientes temporales la jerarquía se invierta en función de las adaptaciones de las especies que ocupan estos ambientes (fisiológicas, morfológicas, etc.).

### **Conclusiones**

Todos los estudios indican que las interacciones entre renacuajos son generalmente asimétricas. Sin embargo los mecanismos intrínsecos de la asimetría entre las interacciones continúan sin resolverse ya que varían entre las comunidades estudiadas, siendo explicadas en ocasiones por la actividad de las especies, y en otras por el tamaño de las mismas o bien por el tipo de hábitat utilizado. Futuros estudios deberían incorporar otras variables para investigar los posibles mecanismos involucrados en las interacciones.

## **ARTÍCULO 5.**

### ***Respuesta a los efectos de la competencia de dos especies de anuros en función de sus estrategias vitales.***

#### **Objetivos**

Estudiar las interacciones de competencia intra- e interespecífica de las larvas de dos especies: *B. bufo* y *P. punctatus*, desde un punto de vista mecanicista. Explorar si la competencia comporta cambios conductuales de las larvas, tanto en el uso del espacio como en los ritmos de actividad.

#### **Material y métodos**

El estudio se ha desarrollado completamente en los laboratorios de la Universitat de Barcelona. Se han utilizado varias puestas de *P. punctatus* y de *B. bufo* recogidas en la zona de Garraf en 1999. Para el trabajo se ha diseñado un experimento con siete tratamientos, cuatro tratamientos monoespecíficos (baja (15 individuos) y alta (30 individuos) densidad de *P. punctatus* (Pp), y baja y alta densidad de *B. bufo* (Bb)) así como tres tratamientos mixtos (25Pp-5Bb; 15Pp-15Bb; 5Pp-25Bb). Cada tratamiento ha sido replicado tres veces. Las larvas se han alimentado con lechuga hervida *ad libitum* y en acorde con el número y el tamaño de los individuos. Para estimar los efectos de la competencia se ha contabilizado el porcentaje de supervivencia por replica, el tamaño de los metamórficos, su periodo larvario desde el inicio del experimento y la tasa de crecimiento (peso/periodo). Durante el transcurso del experimento se ha cuantificado la conducta de las larvas de

ambas especies en todos los tratamientos, dividiendo las categorías de conducta en dos grupos: las de actividad y las del uso del espacio. Para cuantificar la conducta llevamos a cabo un seguimiento focal de los individuos, siguiendo a un individuo al azar durante dos minutos y registrando en un programa la frecuencia y duración de las categorías conductuales definidas. Se hicieron un mínimo de 40 registros focales por réplica. Las categorías de actividad registradas fueron las siguientes: tiempo de reposo, tiempo de desplazamiento y tiempo dedicado a alimentarse, definiendo seis tipos de técnicas alimenticias (aspirar detritos, raspar fondo, filtrar en la columna de agua, raspar las paredes, roer la comida y bombear en la superficie). El uso del espacio se redujo a definir tres regiones en la columna de agua y registrar el tiempo que el individuo se localizaba en cada una de ellas. Las tres zonas definidas eran: el fondo del acuario, la columna de agua y la superficie. Las larvas de cada réplica fueron medidas semanalmente para tener una secuencia temporal del crecimiento de las mismas. En los análisis, como en todos los estudios previos, se utilizó la media de cada réplica para evitar problemas de pseudoreplicación. Dentro de una misma especie se compararon los tratamientos entre ellos mediante un test de la varianza no-paramétrico (Kruskal-Wallis ANOVA). Para comparar entre especies, se estandarizaron los efectos para que los valores entre especies fuesen comparables. Para comparar el impacto de la competencia intraespecífica se usó la estandarización  $[(\text{alta densidad} - \text{baja densidad}) / \text{baja densidad}]$ . Para evaluar la competencia

interespecífica la estandarización fue  $[(\text{tratamiento mixto} - \text{alta densidad}) / \text{alta densidad}]$ . Los valores estandarizados se compararon entre ellos mediante un test de Kolmogorov-Smirnov. Las variables conductuales se analizaron mediante análisis de la varianza una vez que las proporciones de tiempo dedicadas a cada actividad se transformaron angularmente para ajustarse a una distribución normal. Las medidas semanales de los tratamientos se compararon para cada especie mediante un ANOVA no-paramétrico (Friedman ANOVA).

### **Resultados y discusión**

Ambas especies sufren los efectos de la competencia intraespecífica, con una respuesta semejante e igual a la observada en otras especies. En condiciones de alta densidad los periodos larvarios de las especies se prolongan, seguramente debido a una reducción de las tasas de crecimiento originadas por las interacciones entre los individuos (puesto que el alimento en nuestro caso no era un factor limitante), y los metamórficos resultantes son de menor tamaño que en condiciones de baja densidad. Los efectos de la competencia intraespecífica son más fuertes en el caso de *P. punctatus* que en *B. bufo*. Mientras que los bufónidos sufren una prolongación del periodo larvario y una ligera reducción de masa, sin ver alterados los valores de supervivencia, en *P. punctatus* los efectos individuales (prolongación del periodo, reducción de masa) no son tan fuertes, pero si que hay una gran mortalidad asociada al aumento de densidad. Por el contrario los efectos interespecíficos tienen peores consecuencias sobre *B. bufo*, siendo ésta la especie que padece una mayor

mortalidad en los tratamientos mixtos. La respuesta de *B. bufo* es la esperada según la bibliografía existente hasta el momento: reducción de la supervivencia, prolongación del periodo larvario y reducción de masa de los metamórficos. Los resultados más sorprendentes se han observado en *P. punctatus*, ésta especie no ve afectada su mortalidad en los tratamientos mixtos, sin embargo el periodo larvario muestra una tendencia a acortarse (al revés que la otra especie) dando lugar a unos metamórficos más pequeños. Cuando miramos la conducta de ambas especies también apreciamos cambios entre ambas especies. Existe una clara variación en el uso del espacio entre los tratamientos monoespecíficos y los mixtos. *B. bufo* en los mixtos parece verse desplazado del fondo del acuario por *P. punctatus* y obligado a pasar más tiempo en la columna de agua y la superficie. Estos cambios se traducen automáticamente en cambios de actividad, reduciendo el tiempo de reposo de los individuos en el fondo y aumentando su actividad en la columna de agua y la superficie (estas zonas según algunos trabajos de biomecánica requieren un mayor desgaste energético especialmente para larvas sin una cresta bien desarrollada como es el caso de los bufónidos). Además el cambio de región también implica un mayor uso de otras técnicas alimenticias que se dan en la columna de agua, como por ejemplo el aspirar detritus en la columna o bombear en la superficie. El aparato filtrador de *B. bufo* no es muy eficaz en estas técnicas, de manera que puede ser que el desplazamiento ocasionado por *P. punctatus* de lugar a un balance energético negativo (mayor gasto de desplazamiento y una menor tasa de

ingestión) que se traduce en una prolongación del periodo larvario y una reducción de masa en los metamórficos. La conducta de *P. punctatus* no muestra cambios sustanciales entre tratamientos, sugiriendo que la presencia de *B. bufo* no altera su comportamiento. La pregunta que surge entonces es, ¿por qué metamorfosea antes, con el coste que ello comporta (reducción de masa en los metamórficos) en los tratamientos mixtos? Una posible respuesta puede suponer que se trata de una adaptación de la especie en base al tipo de ambientes que ocupa en la naturaleza. En una charca temporal, como las que suele ocupar, prolongar el periodo larvario tiene el riesgo de aumentar el riesgo de mortalidad por desecación del ambiente. La presencia de larvas de otra especie puede ser entendida como una señal de un futuro deterioramiento del ambiente (por una reducción de recursos) y por tanto de mayor riesgo de perecer si la charca empieza a secarse. Las puestas de *B. bufo* son mucho más numerosas que las de *P. punctatus*, y sus larvas más activas, así que a nivel poblacional es posible que en las charcas naturales el consumo de recursos sea mucho mayor por parte de los bufónidos que no por *P. punctatus*. Cabe esperar que ante esta expectativa la respuesta observada en *P. punctatus* sea una respuesta de huida de un ambiente de riesgo potencial. Obviamente esta hipótesis debería contrastarse experimentalmente en un futuro tanto en laboratorio, como en la naturaleza.

### **Conclusiones**

La competencia observada entre ambas especies es claramente asimétrica, sin embargo los efectos entre especies varían en

función de las variables analizadas. Una especie sufre mayores consecuencias a nivel poblacional (mayor mortalidad), mientras que la otra lo hace a nivel individual (metamórficos más pequeños). Estas diferencias pueden explicarse mejor mediante el análisis mecanicista de las interacciones, y la biología de las especies.

## **ARTÍCULO 6.**

### ***Distribución y plasticidad fenotípica de las especies en un gradiente de riesgo de depredación.***

#### ***Objetivos***

Estudiar en condiciones naturales la distribución de las especies en función de la distribución de sus depredadores potenciales a lo largo del gradiente hídrico previamente descrito. Al mismo tiempo evaluar la plasticidad morfológica y conductual de las especies ante un tipo de depredador. Estudios previos sugieren que las especies de ambientes temporales en presencia de depredadores se enfrentan a un dilema: mantener una actividad alta para acelerar el desarrollo y huir así de un ambiente que puede secarse, o reducir la actividad para así reducir el riesgo de ser depredado. Una alternativa es desarrollar una morfología que reduzca el riesgo de captura de la presa por el depredador permitiéndole mantener una actividad elevada. Las especies de ambientes permanentes se espera que reduzcan su actividad, además de modificar su morfología, pues con ello se reduce la probabilidad de ser depredado.

#### ***Material y métodos***

Durante la primavera y verano de 2002, se muestrearon 193 masas de agua que cubrían todo el rango de ambientes en función de su temporalidad (desde ambientes efímeros, hasta ambientes permanentes). Durante estas visitas se pasó el salabre por todos los microambientes susceptibles de ser ocupados por larvas de anuros. Las larvas se identificaron a nivel de especie, se contabilizaron y se fotografiaron para su posterior medición en el laboratorio. Todos los invertebrados, previamente descritos por la literatura como depredadores de larvas de anfibios, también se identificaron, cuantificaron y se fotografiaron. Posteriormente todos los organismos fueron liberados allí donde habían sido capturados. Los depredadores se agruparon en dos categorías, en función del tamaño. Un grupo de taxones pequeños (menos de 15 mm de longitud), y un grupo de depredadores grandes (más de 15 mm) que principalmente incluía ninfas de aeshnidos, larvas de coleópteros acuáticos y notonéctidos adultos. Este segundo grupo se considera de mayor peligrosidad por su capacidad depredadora sobre larvas de anuros de dimensiones considerables. Para poder agrupar y comparar entre localidades, las abundancias se estimaron en función del esfuerzo de captura. La comparación de las abundancias por unidad de esfuerzo (de depredadores y presas) entre categorías de ambientes (efímeros, temporales y permanentes) se realizó mediante un análisis de la varianza. La plasticidad fenotípica de las especies a la presencia de un depredador se estudió en experimentos de laboratorio. Para ello se utilizó el mismo tipo de diseño experimental

testado en otros muchos trabajos anteriores. El diseño consta de dos tratamientos, uno sin depredador, y otro con depredador para inducir la respuesta plástica. La unidad experimental consistió en unos contenedores de 30 litros, en los cuales se introducían 30 larvas de una misma especie. Cada contenedor tenía dos pequeñas celdas cilíndricas, una en cada extremo. En el tratamiento sin depredador, las celdas permanecieron vacías. Mientras que en el tratamiento con depredador se introdujo una larva de *Aeshna* sp. que se alimentó con un reservorio de renacuajos de la especie estudiada en cada caso. La celda permite a las larvas captar la presencia del depredador y de sus presas (visual y químicamente) pero impide su captura. La actividad de las especies se cuantificó mediante un conteo visual del número de individuos activos en un momento dado (porcentaje de individuos activos). Para su análisis los porcentajes de actividad se transformaron angularmente. La plasticidad morfológica se analizó a las cuatro semanas del inicio del experimento, fotografiando a los renacuajos lateralmente para su posterior medición con la ayuda de un programa informático. Se usaron las mismas seis variables morfológicas que se han descrito en el capítulo 3 (2 referentes al cuerpo, 2 a la musculatura de la cola y 2 a la cresta). Las variables morfológicas se corrigieron para el tamaño de las mismas. Usando como valor de tamaño, el valor del “centroid size” obtenido a partir de una serie de “landmarks” situados sobre las imágenes digitalizadas. Para los cálculos se usaron los residuales de las variables transformadas logarítmicamente respecto al “centroid size”. Para comparar entre especies se estandarizaron los valores siguiendo la

ecuación:  $[(\text{presencia depredador} - \text{ausencia del depredador}) / \text{ausencia del depredador}]$  para cada uno de las variables utilizadas, incluso las de actividad. Las comparaciones entre tratamientos y la respuesta entre especies se llevaron a cabo mediante análisis de la varianza. Puesto que las especies no pueden considerarse variables independientes debido a su filogenia, se analizó si las diferencias registradas entre las especies presentaban inercia filogenética o no. Para ello se ha usado el mismo procedimiento comentado previamente (ver capítulo 2).

### **Resultados y discusión**

La abundancia de larvas de cada especie ha vuelto a poner de manifiesto que las especies, a pesar de encontrarse a lo largo de todo el gradiente, muestran una preferencia por una porción del mismo. *P. punctatus* y *B. calamita* son las especies más abundantes en las charcas efímeras, en las temporales siguen siendo abundantes pero es éstos ambientes donde se encuentran las abundancias máximas de otras especies como por ejemplo *H. meridionalis*. Las charcas permanentes registran los valores más altos para *R. perezii*, *B. bufo* y *A. obstetricans*. La distribución de los depredadores también sigue el gradiente hídrico descrito en otros trabajos, de manera que los grandes depredadores son más abundantes en los ambientes temporales y los permanentes, y prácticamente inexistentes en las charcas efímeras. De manera que las especies de anfibios que se desarrollan principalmente en las charcas permanentes están expuestas a un mayor riesgo de depredación respecto a aquellas que se reproducen principalmente en ambientes temporales y efímeros.

Al estudiar la respuesta de las seis especies a la presencia de los depredadores, se ha observado una respuesta generalizada en cuanto a reducir la actividad. Las únicas especies que no han reducido significativamente su actividad en presencia del depredador han sido los dos bufónidos. Este dato coincide con trabajos previos, y hace pensar que este grupo disponga de otros mecanismos para enfrentarse a la depredación. Entre estos mecanismos se encuentra la conducta gregaria de sus larvas, que aumenta en presencia del depredador, con un efecto dilución para el individuo. Y la presencia de toxinas, efectiva para los depredadores vertebrados, pero de eficacia dudosa ante los invertebrados. La totalidad del resto de especies reducen considerablemente su actividad al detectar la presencia de un depredador, minimizando así las posibilidades de detección y encuentro con el mismo. Sin embargo la reducción no es igual entre especies. Después de los bufónidos, la especie que reduce menos su actividad es *P. punctatus* (ambientes temporales) y luego ya encontramos un grupo de especies formado por *A. obstetricans*, *H. meridionalis* y *R. perezii*, especies que reducen su actividad hasta un 40% en presencia del depredador. Estas especies ocupan principalmente ambientes permanentes o temporales pero de larga duración, con una composición de depredadores similar a la de las charcas permanentes. En cuanto a los cambios morfológicos, los resultados son más variados y de más difícil interpretación. Los trabajos de autores previos han descrito que los cambios en la cresta son los más importantes para reducir la eficacia de

captura del depredador. Un aumento de la cresta incrementa las probabilidades de ser capturado por dicha estructura, de la cual las larvas pueden prescindir y salir así ilesas del ataque del depredador. Un mayor desarrollo de la cresta se ha observado en *P. punctatus*, *H. meridionalis* y *R. perezii*. Las otras especies apenas muestran cambios en la cresta de la cola. Los resultados concuerdan con la bibliografía existente. El conjunto de trabajos pone de manifiesto que existe una gran variedad de respuestas morfológicas. A pesar que tanto los trabajos anteriores como el presente no han detectado que exista un patrón filogenético, es muy posible que la gran variación observada se deba, en parte, a constricciones morfológicas de las diferentes líneas filogenéticas. La observación de que ambas especies de bufónidos, a pesar de ocupar dos ambientes completamente diferentes, coincidan en su respuesta, o el hecho de que varios arqueobatracios no presenten una respuesta morfológica (*Pelobates* y *Alytes*) hace sospechar que algún factor histórico está influyendo.

### **Conclusiones**

En términos generales puede decirse que la respuesta de las especies a la presencia del depredador coincide con lo esperado, especialmente en los caracteres conductuales. Las especies de ambientes permanentes, sometidas a una mayor presión por parte de los depredadores, reducen su actividad en una proporción mayor a la de las especies de ambientes efímeros. Los cambios morfológicos son de difícil interpretación. La variación de los mismos parece indicar que estos cambios se deben tanto a variaciones de las diferentes líneas filogenéticas como



dónde se han desarrollado las larvas (influencia filogenética y ambiental). La rápida evolución de los caracteres conductuales permite establecer una relación más clara entre la respuesta y el ambiente ocupado por la especie.

## **ARTÍCULO 7.**

### ***La importancia de la respuesta a los conflictos ecológicos en la estructura de la metacomunidad de anfibios.***

#### ***Objetivos***

Los conflictos ecológicos (“trade-offs”) en algunos sistemas son considerados una de las principales fuerzas a la hora de estructurar las comunidades. Varios de éstos se han considerado para explicar la distribución de los organismos en los ambientes acuáticos continentales (ver la introducción). (1) Una interacción entre la capacidad de competir de las especies y su capacidad de dispersión, (2) la capacidad de desarrollarse en ambientes temporales y la capacidad de competir, y (3) la de desarrollarse en ambientes temporales y la capacidad de evitar a los depredadores. El presente estudio tiene como objetivo mirar si se cumplen las expectativas de los diferentes modelos a partir de datos experimentales y de campo, y si alguno de los modelos explica mejor que los otros la distribución de las especies.

#### **Material y métodos**

Se han usado los datos de todos los experimentos anteriores para “describir” las cualidades de cada especie: su capacidad de responder a un ambiente que se seca, su

respuesta a la presencia de especies competidoras, así como su respuesta a la presencia de un depredador. A partir de los datos de los 87 ambientes que se muestrearon desde 1999 hasta 2003, se han calculado unas tasas de colonización y extinción de cada especie, que nos permiten hacernos una idea de la capacidad de movimiento o la dinámica de cada una de las especies estudiadas en el conjunto de ambientes. Al mismo tiempo se ha vuelto a mirar la posición que ocupa cada especie dentro del gradiente definido (entre ambientes efímeros, temporales y permanentes), así como un índice de riesgo de depredación evaluado a partir de los datos obtenidos de abundancia de depredadores contados en cada uno de los ambientes. Mediante análisis de la varianza no-paramétricos (Kruskal-Wallis), se ha estudiado si la distribución de las especies a lo largo del gradiente se mantiene a lo largo de los años, así como si la co-ocurrencia de las especies es estable también entre años o varía entre años. La co-ocurrencia se ha investigado mediante un modelo nulo que se ha elaborado mediante la generación de 10.000 matrices al azar con el programa EcoSim v.7.6. El índice “C-score” de las matrices de presencia-absencia de los diferentes años, se ha comparado con el de las matrices generadas al azar. La existencia de “trade-offs” se ha explorado estudiando la correlación existente entre las características de cada especie. Las correlaciones entre los parámetros que se incluyen en los “trade-offs” se han comparado entre sí mediante el análisis que estudia la equivalencia entre correlaciones.

**Resultados y discusión**

Los resultados han vuelto a poner en evidencia que el número de especies a lo largo del gradiente es más elevado en la zona media del mismo (ambientes temporales) evidenciando que en los extremos diferentes factores limitan la presencia de algunas especies. La corta duración de los ambientes efímeros resulta un factor limitante para muchas especies, tanto por la época en la cual se reproducen, como por la duración del periodo larvario. En el otro extremo encontramos que la abundancia de depredadores aumenta junto con la permanencia de los ambientes, aumentando también el riesgo de ser depredado. La ausencia de mecanismos eficaces para reducir el riesgo de depredación parece limitar que algunas especies ocupen estos ambientes más estables. La preferencia de las especies por un rango del gradiente se ha mantenido más o menos estable durante los cuatro años de seguimiento. La preferencia por un tipo de hábitats por parte de las especies sugiere que la selección natural ha podido ir canalizando los caracteres más adecuados de cada especie a los diferentes ambientes, originándose así “trade-offs” entre los caracteres de las diferentes especies. A pesar de ello, el análisis de co-ocurrencia nos indica que las especies no se encuentran bien segregadas en diferentes ambientes evitándose entre ellas, sino que presentan una distribución al azar en la cual todas las combinaciones de especies se han detectado. La plasticidad fenotípica de muchos de los caracteres evaluados puede permitir a las especies desarrollarse con cierto éxito en ambientes no óptimos para la especie, permitiéndoles

ocupar una mayor variabilidad de ambientes. El análisis de correlaciones ha puesto de manifiesto que muchos de los parámetros evaluados están correlacionados, si bien su valor estadístico desaparece en la mayoría de los casos tras aplicar las correspondientes correcciones post-hoc. Sin embargo los elevados valores observados en muchas de las correlaciones sugieren que las combinaciones de caracteres no son al azar sino fruto de las características de los ambientes ocupados y la propia historia evolutiva de las especies, y que por tanto las especies se distribuyen lo largo de los gradientes en función de dichas características. Las características detectadas coinciden con lo que predecían los diferentes modelos. En los ambientes efímeros e inestables, encontramos a especies con una gran capacidad de desarrollarse en ambientes con estrés hídrico, con poca plasticidad frente a los depredadores (y por tanto mayor probabilidad de ser depredados), les afecta bastante la presencia de las especies competidoras, y presentan generalmente valores elevados en sus tasas de extinción, lo cual contrarrestan con una elevada capacidad de colonizar nuevos ambientes. Podría decirse que estas especies se comportan como especies fugitivas que se han especializado en colonizar nuevos espacios antes que lleguen otras especies, e incluso ocupar ambientes con pocas garantías de éxito para evitar a las otras especies y a los depredadores. Por el contrario, en el extremo más estable del gradiente encontramos especies con una gran capacidad de respuesta a la presencia de depredadores y competidores, pero poca capacidad de reacción al estrés ocasionado

por la desecación de la charca. Las especies de ambientes estables muestran unos valores de colonización más bajos respecto a las especies de ambientes inestables. El test de equivalencia entre correlaciones no ha permitido valorar si alguno de los tres modelos explica más que los otros, entendiéndose que seguramente sea la combinación de todos ellos lo que permita la convivencia de las especies a lo largo de los gradientes detectados. De manera que sobre la estructura de la comunidad actúan fenómenos a escala local como a escala regional.

La posesión de una serie de características por especie en función al tipo de ambiente que ocupa preferentemente, hace pensar que las extinciones locales en muchas ocasiones sean deterministas y no estocásticas. De manera que la comunidad se organice como un modelo de metacomunidad tipo “source-sink”, donde cada especie tiene unos ambientes óptimos con un crecimiento positivo, y unas localidades subóptimas donde el crecimiento generalmente es negativo dadas las características del ambiente. Reconocer una estructura de este tipo tiene un gran interés para la gestión de las comunidades, ya que reconoce el valor específico de cada localidad para las diferentes especies. La gestión correcta debería contemplar el mantenimiento de un conjunto de ambientes que cubriera todo el gradiente, y que permitiese el mantenimiento a largo plazo de la comunidad a nivel regional.

### **Conclusiones**

Cada una de las especies presenta unas características específicas que se ajustan bastante a las esperadas por los diferentes modelos de “trade-offs”. Ninguno de los

modelos destaca sobre los otros, de manera que puede considerarse que tanto los procesos locales como los regionales determinan la estructura y la dinámica de la comunidad a lo largo del gradiente estudiado.

## **ARTÍCULO 8.**

### ***Efectos del hábitat terrestre en la estructura y dinámica de la metacomunidad en dos regiones diferentes.***

#### ***Objetivos***

Estudiar la influencia que puede ejercer la matriz entre localidades (ambiente terrestre) sobre la estructura y dinámica de la metacomunidad de anfibios estudiados. Como organismos con un ciclo de vida complejo, con una fase acuática y otra terrestre, es de esperar que la estructura del ambiente terrestre modifique o restrinja los movimientos entre localidades de los adultos a aquellos ambientes terrestres que contengan los requerimientos ecológicos apropiados para la especie. Por tanto la composición de dicha matriz puede alterar la dispersión de las especies y con ello la dinámica de la metacomunidad.

#### ***Material y métodos***

Para evaluar los efectos que el ambiente terrestre puede tener sobre la estructura y dinámica de la metacomunidad, se han estudiado dos metacomunidades en dos regiones bien diferenciadas y aisladas la una de la otra: la comunidad de Collserola y la de Garraf. Ambas comunidades de anfibios

están formadas por las mismas especies, los ambientes acuáticos también son similares en ambas regiones con el mismo gradiente de permanencia, pero los ambientes terrestres de ambas regiones son muy diferentes a pesar de su proximidad geográfica (separadas por 20 km). La región de Collserola presenta una mayor variedad de ambientes terrestres, con unas laderas al norte cubiertas por densos bosques de encinas, pinos y robles, así como bosques de ribera, alternados con campos cultivados, mientras que la cara sur está dominada por una vegetación arbustiva alternada con cultivos. Garraf es un macizo de geología kárstica con poca retención de agua que ha dado lugar a que la vegetación predominante en todo el macizo sea la arbustiva, con pequeñas manchas boscosas y algunos cultivos. El estudio investiga si la abundancia de larvas en las localidades de ambas regiones viene explicada por los factores abióticos y bióticos locales de la charca, o por los factores paisajísticos del ambiente terrestre circundante a las charcas. Para ello se han utilizado los datos de los muestreos de abundancia de 2003, tanto de larvas de cada especie como de depredadores. Cada localidad se ha caracterizado en función de su permanencia (cuantos meses al año retiene agua), la cantidad de cobertura o sombra que recibe (porcentaje), y la vegetación acuática (porcentaje). Sobre fotos aéreas y con la ayuda de un programa de SIG se ha calculado la distancia a la charca más próxima, la densidad de charcas en un tampón ("buffer") en un radio de 1 km, y el porcentaje en éste "buffer" de una serie de categorías de ambientes terrestres. Las categorías terrestres definidas han sido tres:

masas forestales, zonas abiertas y soleadas (que incluye los cultivos y las zonas de matorrales) y las superficies alteradas (zonas urbanizadas y carreteras). Todos estos datos se han utilizado para diseñar una serie de modelos para evaluar el efecto de los factores abióticos locales (permanencia, cobertura, vegetación acuática), factores bióticos locales (abundancia de competidores y abundancia de depredadores) y los factores regionales o de ambiente terrestre (tipo de ambiente terrestre dominante alrededor, densidad de charcas, proximidad de charcas). Los diferentes modelos se han desarrollado mediante modelos logísticos, una vez llevada a cabo las transformaciones de las variables implicadas y correcciones necesarias para cumplir los requisitos del análisis. Además se ha evaluado el valor de co-ocurrencia entre las dos regiones con los datos de 2003, cuando la muestra de puntos era la más alta. El procedimiento ha sido el mismo al del artículo anterior. Con los índices de diversidad calculados para cada localidad, se ha construido una matriz de similitud entre las localidades de ambas regiones. También se ha construido una matriz con las distancias entre todas las localidades. Y una matriz de similitud de los ambientes terrestres entre localidades para ambas regiones. Mediante el test de Mantel se ha calculado la correlación entre matrices. Primero se ha mirado si la similitud entre localidades varía en función de la distancia de las localidades, y posteriormente se ha usado como covariante la matriz de similitud entre ambientes terrestres, para evaluar el efecto de la misma. Todos los modelos logísticos se han valorado mediante el procedimiento de selección de modelos. Dicho procedimiento consiste

valorar los diferentes modelos testados en función de su ajuste y el número de variables que contempla, buscando los modelos más parsimoniosos. Si tras las consecuentes valoraciones, son varios, y no uno solo, los modelos que explican el ajuste de los datos, con las variables de todos los modelos seleccionados se construye un modelo en el cual cada variable es ponderada en función de la importancia del modelo que la contenga a la hora de explicar los resultados. El procedimiento se ha llevado a cabo para cada especie en cada una de las dos regiones.

### **Resultados y discusión**

El análisis de co-ocurrencia ha evidenciado que ambas regiones presentan una organización diferente. En Garraf no se observa segregación de las especies, siendo los valores observados semejantes a los generados al azar, mientras que en Collserola la co-ocurrencia entre especies no se da al azar denotando que existe cierta segregación y que por tanto no todas las combinaciones posibles se dan por igual. El estudio de las matrices también muestra diferencias entre las dos regiones, en Garraf la similitud de las comunidades no varía en función de la distancia, ni tan sólo cuando está interviniendo el factor ambiente terrestre. En Collserola, la similitud se pierde al aumentar la distancia entre localidades, evidenciando una limitación geográfica de dispersión, incrementando las diferencias cuando se tiene en cuenta la variable de hábitat terrestre. Estos datos sugieren que las diferencias entre los ambientes terrestres pueden contribuir a restringir los movimientos de dispersión de las especies. En el ambiente homogéneo (Garraf) las especies se moverían sobre un

ambiente terrestre con las mismas propiedades no siendo éste un factor limitante para el movimiento de los individuos, mientras que en la zona heterogénea (Collserola) la variedad del hábitat terrestre limitaría los movimientos de los adultos a aquellas zonas donde el ambiente terrestre le es favorable. Esta selección del ambiente terrestre por parte de los adultos sería una posible explicación a la segregación entre especies observada en Collserola. Los modelos logísticos no se contradicen con la hipótesis planteada. En términos generales en ambas regiones los factores que más explican la abundancia de las especies, son los factores locales: abióticos o bióticos en función de las especies. Hay especies a las cuales la cobertura local les afecta, con preferencia por los ambientes bien soleados, mientras que otros se ven principalmente afectados por fenómenos bióticos: competencia y depredación. La competencia siempre tiene valores negativos, expresando que al aumentar la abundancia de los competidores disminuye la abundancia de la especie analizada (factor negativo de la competencia), mientras que la depredación presenta en algunas especies valores positivos, indicando que las especies de ambientes permanentes son más abundantes en los ambientes con un mayor número de depredadores (ambos grupos presentan los mismos requisitos de permanencia o capacidad de carga del sistema). Los factores paisajísticos que hacen referencia a los ambientes terrestres tienen poco peso, si bien difiere entre regiones. En la región de Collserola la mayoría de especies se ven influenciadas en parte por estos factores, con una serie de especies que prefieren zonas abiertas y soleadas (*B.*

*calamita*, *A. obstetricans*, *P. punctatus*), y otras preferentemente distribuidas por las zonas boscosas (*B. bufo*, *H. meridionalis*). Los resultados de los modelos coinciden con la bibliografía existente de las especies. Las diferencias de la matriz terrestre entre charcas parecen por tanto influir en la estructura de la comunidad, generando una segregación espacial de los adultos en función de sus preferencias, los cuales a su vez determinan la co-ocurrencia de las larvas con sus movimientos dentro o en las proximidades del hábitat terrestre óptimo disponible.

La estructura y dinámica de las metacomunidades en las dos regiones son diferentes. En Collserola la estructura detectada concuerda con un modelo de tipo “sorting-species”, donde la dispersión de las especies no es suficientemente alta como para suplir las extinciones locales en función de las características de las especies, apreciándose una segregación de las especies a nivel regional. Por el contrario en la región de Garraf la dispersión parece ser suficientemente alta como para suplir las continuas extinciones locales, con efectos “rescate” de las subpoblaciones menos estables. Estas observaciones se aproximan a las predichas por el modelo “mass-effect” en el cual se mantiene una mayor diversidad local en un sistema más dinámico que el anterior.

### **Conclusiones**

La composición de la matriz terrestre entre localidades puede originar que dos metacomunidades con las mismas especies sigan dos modelos estructurales diferentes

al afectar la movilidad de los adultos en función de sus preferencias. El trabajo pone en evidencia la importancia de considerar en futuros estudios metapoblacionales tanto los ambientes acuáticos como los terrestres en organismos con ciclos de vida complejos, definiendo un “patch” (entorno) que incorpore todos los ambientes para completar su ciclo biológico.











**LA INFORMÁTICA  
ES ASÍ!!!**

