

Las redes tróficas en las lagunas salinas temporales de Los Monegros (Zaragoza, España).

P. Alcorlo

Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid. 28049 Cantoblanco, Madrid. España

Los factores que condicionan la estructura de las redes tróficas y el funcionamiento de sus comunidades asociadas han sido muy discutidos durante las dos últimas décadas. Existen dos teorías que han tenido especial relevancia en este contexto. Una propone que las restricciones dinámicas del sistema, es decir, el comportamiento de la dinámica de las poblaciones ante las perturbaciones ambientales, son la clave para entender la estructura de las comunidades. La otra sostiene que son las restricciones energéticas, de modo que cuánta más energía entre en el sistema más complejas serán sus redes tróficas. Las lagunas salinas son ecosistemas que, por sus características de ambientes estresados de una duración determinada, se pueden considerar magníficos laboratorios naturales para abordar estudios sobre los factores que condicionan el ensamblaje de las comunidades y sus redes tróficas. Los factores que operan a una escala regional (duración de fase acuática y composición química del agua) son los que ejercen una mayor influencia en la estructura de las redes. A escala local, se distinguen dos modelos de funcionamiento. Por un lado, los sistemas en los que la energía es canalizada desde las especies basales hacia niveles superiores, manejados por los productores primarios (tapetes microbianos); y por otro lado, los sistemas en los que los consumidores canalizan el metabolismo general desde arriba hacia abajo.

Introducción

Las redes tróficas describen los hábitos alimenticios y las interacciones bióticas que existen entre los organismos que forman una comunidad (Cohen, 1989). Desde hace algunas décadas, muchos investigadores han recopilado información sobre redes de diferentes tipos de sistemas describiendo su topología (Cohen, 1977; Pimm, 1982; Briand 1983; Briand y Cohen 1984; Cohen *et al.*, 1986; Cohen *et al.*, 1990). Su principal objetivo era el encontrar patrones que facilitaran la elaboración de modelos y teorías que nos ayuden a explicar la estructura y funcionamiento de las comunidades, que se aglutinan bajo la denominada 'teoría de las redes tróficas'. Hoy en día, se considera que las generalizaciones propuestas por esta teoría deben tomarse con cautela dadas las condiciones particulares de los estudios en los que se basaron (número pequeño de especies, pocas interacciones descritas, pocos omnívoros, pocos ciclos tróficos, escaso número de especies caníbales, etc.) (Winemiller y Polis, 1996).

Existen distintas teorías respecto a la importancia relativa de los procesos responsables de la estructura de las redes tróficas, aunque sujetas a debate. Por un lado, existen punto de vista que consideran que las cadenas de longitud corta, al poseer tiempos de recuperación menores tras una perturbación ambiental, son más estables que las cadenas largas debido a la propia dinámica de las poblaciones (*restricciones dinámicas*), de modo que las redes tróficas se estructuran en función de la dinámica de las densidades de las poblaciones de las especies (Pimm y Lawton, 1977; Pimm *et al.*; 1991). Así, la complejidad de las redes reflejará los cambios ambientales, ya que durante el tiempo que tardan en ensamblarse están sujetas a las perturbaciones que existan en el ambiente, a menudo impredecibles, y cuanto más frecuentes sean éstas, más cortas serán las redes (Havens, 1994). Por otro lado, están las ideas que apoyan las *restricciones energéticas* como el factor determinante de la estructura de las redes, en las que la disponibilidad de energía que entra en la cadena trófica determinará la cantidad de energía disponible para los eslabones superiores y, en consecuencia, su longitud. Por ejemplo, se espera que en los sistemas más productivos, las cadenas sean más largas (Hutchinson, 1959; Slobodkin, 1961; Fretwell, 1977, 1987; Oksanen, 1983, 1991; Oksanen, *et al.*, 1981; Yodzis, 1981, 1984).

Los lagos salinos son sistemas que experimentan un amplio rango de restricciones dinámicas y energéticas. Las perturbaciones aparecen como episodios de alta salinidad y/o desecación que suceden con un grado de predecibilidad

variable (Comín *et al.*, 1991; Florín y Montes, 1998). La producción primaria es también muy variable entre los distintos tipos de lagos, en tipo y en magnitud (Hammer, 1986; Javor, 1989). A menudo, cada tipo de restricción está asociada a factores que operan a distinta escala (local o regional). El clima, la geología y la litología son los factores que determinan las restricciones relacionadas con la salinidad a una escala regional. En cambio, factores como la microtopografía del relieve, la granulometría del sedimento, la dinámica de los nutrientes o las interacciones agua-sedimento, están relacionados con las restricciones energéticas que se manifiestan a una escala local.

El presente trabajo tiene como objetivo explorar la contribución de las restricciones energéticas sobre las redes tróficas cuando las restricciones dinámicas son parecidas. Para ello se han escogido dos lagunas salinas que representan los dos tipos funcionales de las lagunas de la comarca de Los Monegros (Zaragoza, NE España). Estas lagunas están muy próximas entre sí, por lo que comparten muchos de los factores determinados a una escala regional y que condicionan sus restricciones dinámicas (duración del hidropериодо, composición iónica y fluctuación de la salinidad). Sin embargo, a escala local, difieren en casi dos órdenes de magnitud en sus restricciones energéticas porque tienen distintos tipos de productores primarios (Díaz-Palma, 1998). De acuerdo con las teorías expuestas más arriba, cabe esperar que existan redes tróficas más largas y complejas en la laguna más productiva.

Material y métodos

Área de estudio

Las lagunas objeto de estudio se localizan en el núcleo endorreico de Bujaraloz-Sástago de la comarca de Los Monegros, y son la laguna de Piñol ($41^{\circ}26'36''\text{N } 0^{\circ}15'42''\text{W}$) y la laguna de La Muerte ($41^{\circ}26'05''\text{N } 0^{\circ}16'04''\text{W}$) (Fig. 1, Fig. 2 y Fig. 3).

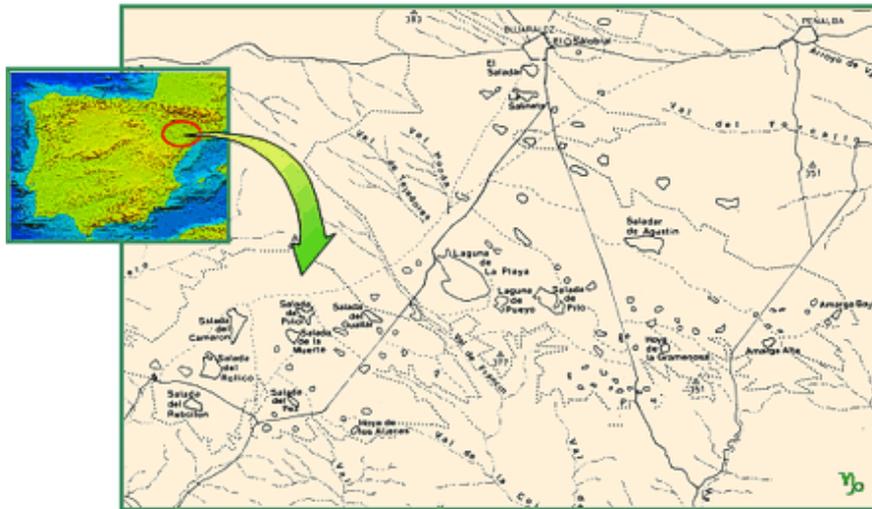


Figura 1. Localización del área de estudio.



Figura 2. Laguna de Piñol, en fase de retención de agua.



Figura 3. Laguna de La Muerte, en fase de sequía.

Ambas cubetas son pequeñas (11,9 y 11,5 ha, respectivamente), de fondo plano, que cuando se llenan son muy someras (profundidad < 40 cm). Están localizadas, junto a otras 99 depresiones (Balsa *et al.*, 1991), sobre la superficie de una muela de origen terciario, cuyos materiales litológicos, ricos en margas y yesos, están recubiertos por una parte superior caliza que constituye una extensa plataforma horizontal de relieve muy suave, a una altitud media de 300-360 m sobre el nivel del mar (Quirantes, 1971).

El clima de la zona es mediterráneo muy seco de tendencia continental. La precipitación anual apenas supera los 300 mm. La evapotranspiración media es de 778 mm (Pueyo e Inglés, 1987). Las épocas en las que se suelen llenar las lagunas coinciden con los máximos en las precipitaciones de finales de la Primavera (Mayo) y en Otoño (Octubre-Diciembre). El hidropereodo suele ser de corta duración (3-4 meses) y durante los años de sequía la mayor parte de las lagunas del área permanecen secas. El viento es un elemento constante en la zona que ejerce una fuerte influencia como agente modelador y dinamizador del paisaje (Pueyo, 1980).

El agua presente en las lagunas procede mayoritariamente de la precipitación directa sobre su superficie o a través de pequeñas escorrentías superficiales e hipodérmicas (Sánchez Navarro *et al.*, 1989). También existen aportes aguas subterráneas, cuyos flujos ascendentes restituyen los materiales solubles de naturaleza evaporítica que la acción del viento retira recurrentemente de las cubetas. La composición del agua es principalmente *clorurado-sódica*.

Los sedimentos son de naturaleza limo-arcillosa y presentan una granulometría muy fina, en la laguna de Piñol, mientras que en la laguna de la Muerte son más gruesos. La composición de las comunidades de las dos lagunas difiere en el nivel de los productores primarios pero no en el de los consumidores.

Muestreos

El trabajo de campo cubre dos ciclos hidrológicos completos consecutivos: Noviembre 1994-Febrero 1995 y Enero-Marzo 1996. El objetivo del seguimiento del primer hidropereodo fue determinar la composición de las comunidades biológicas y sus abundancias relativas. Mensualmente, se recogieron muestras de la columna de agua y sedimento utilizando un corer de plástico (Δ interno=5.4 cm) en 10 estaciones (3 réplicas) de cada laguna.

Durante el segundo periodo se realizó una aproximación experimental. En cada laguna se colocaron aleatoriamente 30 mesocosmos (cilindros de plástico de Δ interno de 19 cm). Para analizar el efecto de una entrada extra de energía la mitad de los mesocosmos fue inoculada con una disolución de KH_2PO_4 de modo que la concentración final de P?PO_4^{3-} en el agua presente en cada tubo fuese de $100 \mu\text{g} \times \text{l}^{-1}$ (la concentración inicial de fósforo en ambas lagunas oscilaba entre 20 y $30 \mu\text{gP- PO}_4^{3-x} \text{l}^{-1}$). Se escogieron esos valores en la manipulación de las concentraciones de fósforo porque el análisis de las razones de N:P medidas (32-381 en Piñol y 65-503 en la Muerte) durante el primer periodo de estudio indicaba una limitación por este nutriente en ambas lagunas (Alcorlo, 1999). Quincenalmente, se retiraban 6 mesocosmos (3 tratados y 3 controles).

En ambos periodos de estudio se tomaron muestras de fitoplancton, zooplancton y zoobentos siguiendo los procedimientos estándar (Downing y Rigler, 1984). También se midieron las variables físicas y químicas siguientes según métodos estándar (APHA, 1991): temperatura del agua, conductividad eléctrica, pH, oxígeno disuelto, alcalinidad total, Clorofila_a, fósforo total (PT), nitrógeno total (NT), materia orgánica disuelta (M.O.D.), sólidos totales en suspensión (T.S.S.) y materia orgánica y fósforo total del sedimento (Andersen, 1976). Para explorar la variabilidad de los parámetros físicos y químicos a lo largo del tiempo se realizó un análisis de componentes principales (ACP).

Estimación de biomasa y consumo energético de las comunidades de los mesocosmos

Se midieron la longitud y la anchura de para cada organismo presente en las muestras para estimar sus biovolúmenes individuales, utilizando un sistema de análisis de imagen (Leica Q Win). Los biovolúmenes se calcularon siguiendo las ecuaciones propuestas por Downing y Rigler (1984) para rotíferos, Thiéry (1987) para anostráceos y Feller y Warwick (1988) para nemátodos y ostrácodos. La biomasa de cada especie se estimó transformando estos biovolúmenes a peso seco asumiendo una densidad específica de $1,13 \text{ g x cm}^{-3}$ para meiofauna y de 1 g x cm^{-3} para algas (Wieser, 1960). Posteriormente estos valores se expresaron como contenido en carbono (40% del valor del peso seco) (Feller y Warwick, 1988). La biomasa de los tapetes microbianos fue inferida a partir de las estimas de su producción (Díaz-Palma, 1998).

Como estimador de la respiración de los organismos presentes en las lagunas se calculó la tasa metabólica estándar a partir de los coeficientes alométricos estimados experimentalmente para los distintos grupos taxonómicos (Peters, 1983, Robinson *et al.* 1983, Ahrens y Peters 1991). Para comprobar el efecto de la adición de fósforo en la densidad y biomasa de las comunidades se realizó un ANOVA de dos vías.

Descripción de las redes tróficas

Las relaciones tróficas fueron determinadas a partir de observaciones directas sobre acuarios en el laboratorio, el análisis de contenidos estomacales de anostráceos y ostrácodos utilizando un microscopio de disección y de registros de la literatura científica. Integrando esta información se establecieron tres categorías tróficas: productores primarios, consumidores intermedios y consumidores superiores. Las especies taxonómicas fueron asignadas a estas categorías intentando mantener la identificación de cada especie taxonómica como *especie trófica*, siempre que fuese posible con el objetivo de obtener una buena resolución en el ensamblaje de la red trófica. Los productores primarios fueron agrupados en una única especie trófica según los criterios de Briand (1983), Sprules y Bowerman (1988) y Hairston y Hairston (1993). Los estadios ontogenéticos de una misma especie con distintos hábitos tróficos no fueron separados (**Tabla 1**).

Tabla 1. Resumen de la ?categorización? de las especies representadas en las redes de las dos lagunas. Las especies consideradas omnívoras se han marcado con un asterisco.

Productores primarios	Consumidores	
	Especies intermedias	Especies superiores
Algas	<i>Fabrea salina</i>	Turbellaria
Tapete	<i>Hexarthra fennica*</i>	Nematoda
Detritus		Diptera
Arcillas con bacterias		<i>Moina*</i>
		<i>Cletocampus retrogressus*</i>
		<i>Arctodiaptomus salinus*</i>
		<i>Candelacypris aragonica*</i>
		<i>Branchinecta media*</i>
		<i>Agabus nebulosus</i>

Las redes tróficas se construyeron dibujando las relaciones tróficas a partir de una matriz de depredación. Además se calcularon los siguientes descriptores tróficos:

- S, el número total de especies tróficas
- L, el número total de interacciones (todas las interacciones que existen entre las especies incluyendo canibalismo).

- d , la densidad media de interacciones por especie.
- número de especies caníbales
- número de especies superiores: especies que no tienen depredadores.
- número de especies intermedias: especies que son depredadas por otras y que a su vez depredan sobre otras;
- número de especies basales: especies que son depredadas y que no depredan sobre ninguna otra; se alimentan de *detritus* y/o algas;
- número de especies omnívoras: especies que depredan sobre especies basales y especies intermedias. Se incluyen en esta categoría las especies que son detritívoras (ingieren restos de animales, de productores primarios, bacterias, hongos y animales muertos) y las filtradoras (pueden ingerir algas, bacterias, nauplios, *detritus*, etc).
- *Conectancia*: número de interacciones que existen en una red dividido por el número de interacciones topológicamente posibles. Se calcula según la relación L/S^2 (Martínez, 1991). Su valor es una proporción media del nicho espacial explotado por cada especie (Warren, 1995).

Resultados y Discusión

Los factores ambientales que afectan a las lagunas de Piñol y La Muerte siguen los mismos patrones de variación. Como en otras lagunas salinas de la zona y del mundo, las comunidades biológicas varían de acuerdo con los cambios físicos y químicos del agua y de las fluctuaciones climáticas. El primer y segundo eje del ACP absorbieron un 51% de la varianza de los datos. El primer componente (26%) está relacionado con los cambios asociados al nivel del agua, de modo que refleja la evolución temporal del sistema a lo largo del hidoperiodo. El segundo componente (24%) resume los cambios relacionados con la actividad biológica, principalmente a la dominancia del fitoplancton (Piñol) o del fitobentos (La Muerte).

Los productores primarios difieren en abundancia y diversidad en las dos lagunas (**Tabla 2**).

Tabla 2. Lista de las especies de algas encontradas durante los dos ciclos hidrológicos estudiados y principales tipos de hábitat según la literatura. A.L.: agua libre; T: testigos.

Laguna	Especies	Ciclo ? 94/95 A.L.	Ciclo ? 95/96 A.L.	Ciclo ? 95/96 T	Tipo de hábitat	Referencia utilizada para el tipo de hábitat
MUERTE	<i>Bacillariophyceae (Diatomeas)</i>					
	<i>Cyclotella bodanica</i>	+	+	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Entomoneis alata</i>	+	+	?		
	<i>Hantzschia amphyoaxis</i>	+	+	+	Bentónica	Hamer (1986)
	<i>Navicula sp.</i>	+	+	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Nitzschia closterium</i>	+	+	?	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Nitzschia acicularis</i>	?	?	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Surirella sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Vymazal (1995)
	<i>Fragilaria crotonensis</i>	?	?	+	Planctónica	Vymazal (1995)
	<i>Asterionella formosa</i>	?	?	+	Planctónica	Vymazal (1995)
	<i>Pinnularia sp.</i>	?	?	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie &

						Mitchell (1998)
	<i>Amphora sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Hammer (1986)
	<i>Cymbella sp.</i>	?	?	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Gyrosigma sp.</i>	?	?	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Dytilum sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Round <i>et al.</i> (1990)
<i>Chlorophyceae (Algas verdes)</i>						
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	+	+	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Dunaliella sp.</i>	+	+	+	Planctónica	Javor (1989)
	<i>Tetrastium sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Vymazal (1995)
	<i>Scenedesmus sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Ankistrodesmus sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Round <i>et al.</i> (1990)
	<i>Monoraphidium sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Round <i>et al.</i> (1990)
	<i>Oocystis sp.</i>	+	+	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Franceia sp.</i>	+	+	?	Planctónica	Vymazal (1995)
<i>Cyanophyceae (Algas verdeazules)</i>						
	<i>Anabaena constricta</i>	+	+	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Anabena sphaerica</i>	?	?	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)
	<i>Chroococcus sp.</i>	+	+	+		
	<i>Oscillatoria limnetica</i>	+	+	+	Bentónica	Hammer (1986)
	<i>Nostoc sp.</i>	?	?	+		
	<i>Pseudoanabaena sp.</i>	+	+	+	Bentónica	Hammer (1986)

	<i>Phormidium sp.</i>	+	+	+	Bentónica	Hammer (1986)	
	<i>Gloeocapsa sp.</i>	+	+	?			
PIÑOL	<i>Bacillariophyceae (Diatomeas)</i>						
	<i>Cyclotella bodanica</i>	+	+	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Hantzschia amphyoaxis</i>	+	+	+	Bentónica	Hamer (1986)	
	<i>Navicula sp.</i>	+	+	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Nitzschia acicularis</i>	?	?	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Fragilaria crotonensis</i>	?	?	+	Planctónica	Vymazal (1995)	
	<i>Asterionella formosa</i>	?	?	+	Planctónica	Vymazal (1995)	
	<i>Pinnularia sp.</i>	?	?	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Amphora sp.</i>	?	?	+	Planctónica	Hammer (1986)	
	<i>Cymbella sp.</i>	-	-	+	Bentónica / meroplanctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Chlorophyceae (Algas verdes)</i>						
	<i>Dunaliella sp.</i>	+	+	+	Planctónica	Javor (1989)	
	<i>Scenedesmus sp.</i>	-	-	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Monoraphidium sp.</i>	+	+	+	Planctónica	Round <i>et al.</i> (1990)	
	<i>Oocystis sp.</i>	+	+	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Binuclearia tetra</i>	+	+	-			
	<i>Cyanophyceae (Algas verdeazules)</i>						
	<i>Anabaena constricta</i>	+	+	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Anabena sphaerica</i>	-	-	+	Planctónica	Ogilvie & Mitchell (1998)	
	<i>Oscillatoria limnetica</i>	+	+	+	Bentónica	Hammer (1986)	

La riqueza de los metazoos es similar en ambas lagunas, pobre en especies y compuesta por organismos adaptados a ambientes fluctuantes, sometidos a un fuerte estrés ambiental y cuya existencia es relativamente impredecible. Las abundancias de los distintos grupos taxonómicos son distintas en las dos lagunas y en los dos ciclos estudiados. Los ciliados, copépodos, cladóceros y turbelarios fueron menos abundantes durante el segundo hidropériodo. Uno de los motivos que explican estas diferencias es la distribución agregada de los huevos o estructuras de resistencia que producen estos organismos cuando desaparece el sistema en la época seca, por lo que la presencia de los individuos en los mesocosmos dependerá de si éstos se situaron sobre los agregados de estructuras de resistencia (**Tabla 3**).

Tabla 3. Lista de las especies de metazoos encontradas en las lagunas de Los Monegros y algunas del Bajo Aragón. Se han resaltado en **negrita** las especies encontradas en las dos lagunas estudiadas.

Grupo taxonómico	Especies encontradas	Laguna	Fuente
Ciliata	<i>Fabrea salina</i> (Ellis 1937)	Guallar (en 1978)	Marín 1983
		Piñol, La Muerte	Alcorlo <i>et al.</i> 1997
Rotatoria	<i>Hexarthra fennica</i> (Levander), 1892	Salobral, Saladar, Playa, Pueyo, Pito, Pez, Rollico, Rebollón, Piñol, La Muerte	Marín 1983
		Salada de Chiprana	Martino 1988, Vidondo <i>et al.</i> 1993, Díaz <i>et al.</i> 1998
	<i>Brachionus plicatilis</i> (O.F. Muller), 1786	Salada de Chiprana	Martino 1988, Vidondo <i>et al.</i> 1993, Díaz <i>et al.</i> 1998
Copepoda	<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885)	Salobral, Saladar	Marín 1983, Martino 1988
		Piñol, La Muerte	Alcorlo <i>et al.</i> 1997
		Salada de Chiprana	Martino 1988, Vidondo <i>et al.</i> 1993, Díaz <i>et al.</i> 1998
	<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankewitsch, 1875	Salobral, Saladar (en 1978)	Marín 1983
		Salobral, Saladar	Martino 1988
		Piñol, La Muerte	Alcorlo <i>et al.</i> 1997
		Salada de Chiprana	Martino 1988, Vidondo <i>et al.</i> 1993, Díaz <i>et al.</i> 1998
	Anostraca	<i>Branchinecta media</i> (Schmankewitsch, 1873)	Salobral, Saladar, Valdelafuén, Pueyo, Pito, Pez, Rollico, Rebollón
Salobral, Saladar, Pueyo, Pito, Pez, Rollico, Playa, Rebollón, Salada Grande de Alcañiz, Salada Chica de Alcañiz, y Piñol			Martino 1988 Alcorlo <i>et al.</i> 1997
<i>Branchinella spinosa</i> (Milne-Edwards, 1840)		Camarón	Este estudio
		Gallocanta	Martino 1988, Comín <i>et al.</i> 1991

	<i>Artemia partenogenetica</i> Bowen y Sterling, 1978	La Playa, Salada de Chiprana	Alonso 1985, Martino 1988, Vidondo <i>et al.</i> 1993, Díaz <i>et al.</i> 1998
Ostracoda	<i>Candelacypris aragonica</i> (Brehm & Margalef)	Salobral, Saladar, Playa, Pueyo, Pez, Rollico, Rebollón	Marín 1983
		Saladar, Playa, Pueyo, Pito, Pez, Rollico, Rebollón, Guallar, Camarón, Piñol, La Muerte	Martino 1988 Baltanás <i>et al.</i> 1990, Baltanás 1994
	<i>Heterocypris barbara</i> (Gauthier & Brehm, 1928)	El Salobral, Salada Grande de Alcañiz, Hoya Aljeces, Amarga I, Amarga II	Martino 1988, Baltanás <i>et al.</i> 1990
	<i>Herpetocypris chevreuxi</i> (Sars, 1896)	Salada de Chiprana	Alcorlo <i>et al.</i> 1997
Coleoptera	<i>Hygrotus pallidulus</i> (Aubé, 1850)	Salada de Chiprana	Alcorlo <i>et al.</i> 1997
	<i>Bledius furcatus</i> (Olivier, 1811)	Salobral, Saladar, Playa, Pueyo, Pito, Pez, Guallar, Rollico, Rebollón, Salada Grande, Chica de Alcañiz, y Piñol, La Muerte	Marín 1983
	<i>Agabus nebulosus</i> (Forster, 1771)	La Muerte	Este estudio

Las redes tróficas son cortas, con la mayor parte de las rutas estructuradas en dos niveles tróficos (**Fig. 4**). Dicho tipo de redes son características de sistemas resilientes y bentónicos. Existen dos especies intermedias (*Fabrea salina* y *Hexarthra fennica*) que determinan rutas de tres niveles. La longitud de las redes en estos ecosistemas está controlada por la duración de la fase de retención del agua en las cubetas y los requerimientos fisiológicos de los ambientes salinos. Este último factor determina el número de especies capaces de colonizar estos sistemas durante la fase acuática, lo que supone una restricción dinámica (Schneider, 1997). Las especies detritívoras son consideradas omnívoras porque consumen *detritus* que es producido por diferentes niveles tróficos, por lo que en ambas lagunas existe un número alto de especies omnívoras.

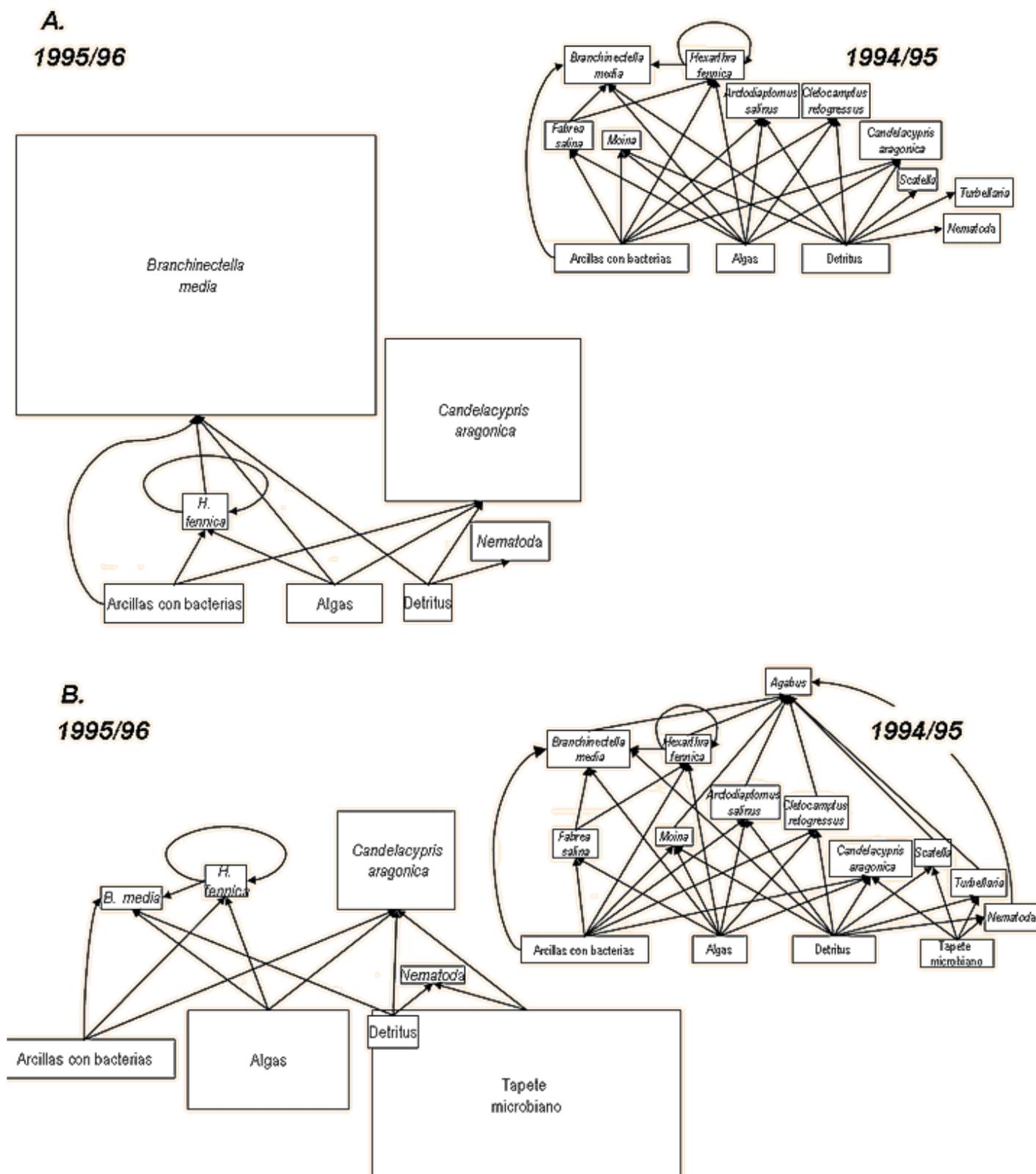


Figura 4. Representación de las redes tróficas de las dos lagunas estudiadas, A (Piñol) y B (La Muerte). A la izquierda se ha ponderado la biomasa aportada por cada compartimento. A la derecha se representan los diagramas estándar.

Los descriptores de las redes también varían en los dos periodos estudiados. Los valores de la conectancia estimados para 1994/95 fueron similares a los encontrados en otros tipos de ecosistemas (Warren, 1995), y más altos durante 1995/96 (**Tabla 4**). La mayor parte de las especies presentes en estas lagunas carecen de mecanismos activos de dispersión; por ello la composición de las comunidades que se desarrollan dentro de los mesocosmos está restringida a aquellas especies cuyas estructuras resistentes se depositaron en el sedimento antes de la colocación de los mesocosmos. Las comunidades experimentales (1995/96) tuvieron casi la mitad de las especies de las comunidades observadas en 1994/95. Como consecuencia de esta reducción en el número de especies, la densidad de interacciones (L/S) en los mesocosmos permanece casi constante, mientras que la conectancia (L/S^2) aumenta cuando decrece la riqueza (**Tabla 4**). Este

resultado se ajusta a la *ley de invarianza de la escala* (Cohen y Newman, 1988) que sostiene que las especies interaccionan con un número constante de especies independientemente de cuántas especies haya en la red, y este número suele ser igual a 2 (1,62-1,78, en este estudio).

Tabla 4. Resumen de los valores de los descriptores de las redes tróficas de las dos lagunas estudiadas. El asterisco que aparece distingue la representación de la red de la Muerte en el ciclo 1994/95 que incluye la aparición de una especie depredadora superior.

Descriptores	La Muerte			Piñol	
	1994/95*	1994/95	1995/96	1994/95	1995/96
S (nºespecies)	15	14	8	13	7
nº spp Caníbales	1	1	1	1	1
nº spp Superiores (top)	1	8	3	8	3
nº spp Intermedias	10	2	1	2	1
nº spp Basales	4	4	4	3	3
nº spp Omnívoras	8	8	4	8	4
L (nº interacciones)	38	25	14	21	12
d=L/S	2.53	1.78	1.75	1.62	1.71
C (Pimm <i>et al.</i> 1991)	0.34	0.25	0.44	0.25	0.49
C (Briand 1983)	0.36	0.27	0.50	0.27	0.57
C (Martínez 1991)	0.17	0.12	0.22	0.15	0.24
Porcentajes					
nº spp Caníbales	6.67	7.14	12.5	7.69	14.28
nº spp superiores	6.67	57.14	37.5	61.54	37.50
nº spp Intermedias	66.67	14.29	12.5	15.38	14.29
nº spp Basales	26.67	28.57	50	23.08	42.86
nº spp Omnívoras	53.3	57.14	50	61.54	51.14

La hipótesis alternativa, la de *la conectancia constante* (Martínez, 1991), sugiere que cada especie interacciona con una proporción fija de las especies que forman la red, es decir, cuantas más especies haya en la red, más presas disponibles existen para los depredadores. Los resultados del análisis de 175 redes de Martínez (1992) rechazan la *ley de invarianza de la escala*. Sin embargo, es posible que las redes cortas de dos niveles basadas en *detritus* puedan ser ejemplos que cumplan dicha ley. Esto parece ser lo que sucede cuando disminuye la riqueza de especies debido principalmente a alteraciones en los eventos de colonización que afectan a las especies consumidoras y muy rara vez a los productores. En ausencia de un cambio significativo en el aporte de alimento, el número medio de interacciones entre las especies restantes seguirá siendo el mismo.

Los diagramas tradicionales de las redes no reflejan adecuadamente las diferencias funcionales entre las dos lagunas porque subestiman la importancia de las especies raras. Como no incorporan la fuerza de las interacciones en el análisis de las redes, se pierde parte de la información concerniente a procesos biológicos importantes (Paine, 1988). Otra aproximación a dicho análisis podría consistir en representar la biomasa acumulada por cada especie trófica en dichos diagramas (Fig. 4). Una vez así ponderadas las redes, las diferencias funcionales entre las dos lagunas se hacen evidentes. Piñol es un sistema manejado por los consumidores (*top-down control*) donde los detritívoros, anostráceos y ostrácodos representan la mayor parte de la biomasa (20 veces más que en La Muerte). Los anostráceos canalizan la mayor parte del metabolismo de las lagunas, puesto que son los organismos que más biomasa aportan al sistema y los que mayor energía consumen (Fig. 5).

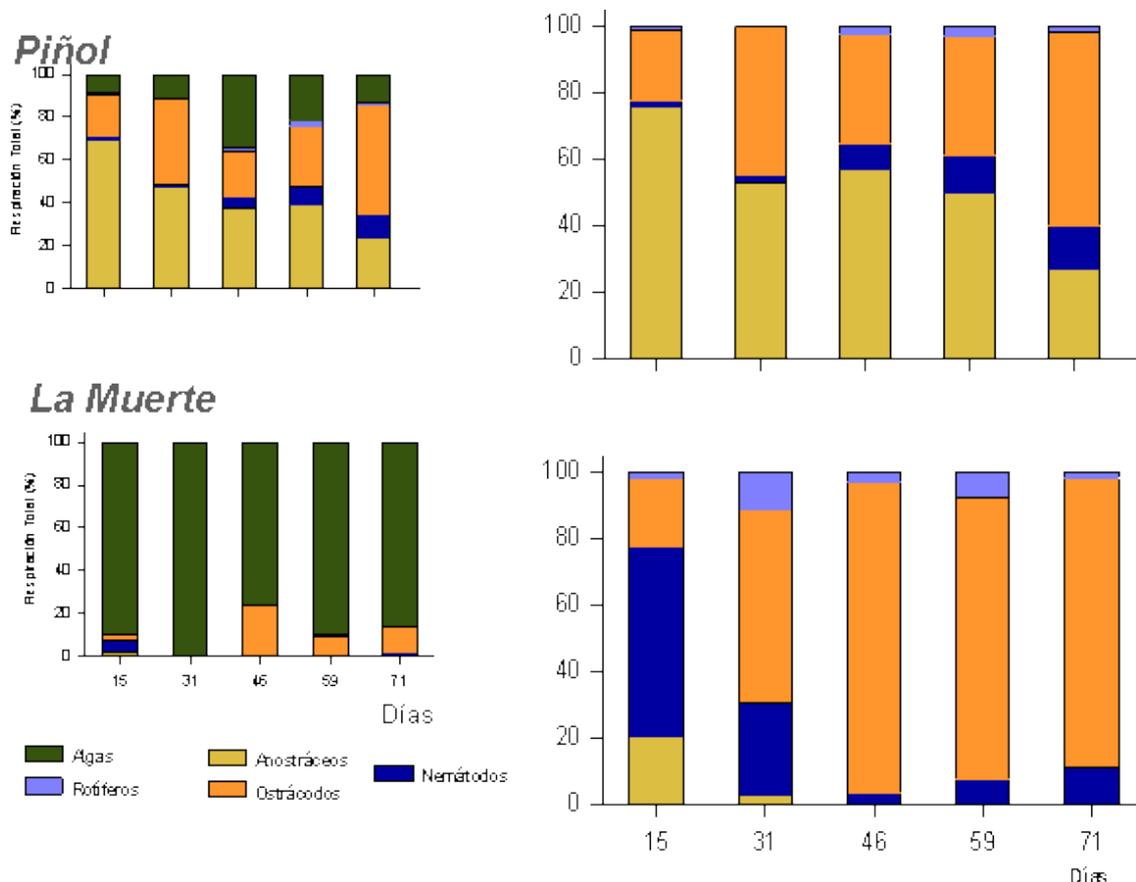


Figura 5. Representación del gasto metabólico realizado por cada compartimento trófico. A la izquierda están incluidos los productores y los consumidores; a la derecha sólo se representa el consumo realizado por los metazoos.

La turbiedad del agua es alta debido a la continua resuspensión del sedimento por la acción del viento, que su vez impide el desarrollo de macrófitas. Los animales se alimentan de las partículas de sedimento y algas suspendidas en la columna de agua, aunque una fracción importante de algas de gran tamaño (las diatomeas) no pueden ser ingeridas de manera eficiente por los filtradores. En La Muerte son los productores primarios, principalmente los tapetes microbianos, los que manejan la mayor parte de la energía que fluye por el sistema (*bottom-up control*). La mayor protección frente al viento que existe en esta laguna debido a su disposición geográfica permite que se puedan desarrollar los tapetes microbianos como una alfombra que recubre el fondo de la laguna y estabiliza los sedimentos. En esta laguna son los ostrácodos los metazoos que aportan un mayor gasto metabólico y de biomasa (Fig. 4 y Fig. 5).

No se ha encontrado un efecto significativo en la estructura de las redes tróficas, ni en la densidad o biomasa de los metazoos en las dos lagunas como consecuencia de la adición de nutrientes ($F=2.38$ y $p=0.14$ en Piñol; $F=3.15$ y $p=0.091$ en La Muerte). Los mesocosmos ?enriquecidos? en La Muerte experimentaron un incremento significativo en la biomasa de los productores primarios respecto a los controles ($F=8.66$, $p=0.008$), aunque este resultado se debe al efecto de una sola fecha un mes después de la inoculación de los nutrientes. Cuando se considera toda la comunidad el resultado no es significativo. Los sistemas están ?tamponados? frente a la adición de nutrientes. El fósforo añadido se acompleja rápidamente con otros compuestos iónicos disueltos en la columna de agua y precipita en el sedimento. No obstante, no se han detectado diferencias significativas entre las cantidades de P_T de los sedimentos de los mesocosmos ?tratados? y ?controles?, a pesar de que las diferencias entre las concentraciones basales de P_T añadido al agua difieren en dos

órdenes de magnitud (P_T añadido: $100 \mu\text{g} \times \text{l}^{-1}$ o 0.1 ppm, contenido medio de P_T en sedimentos: $0.06 \text{ mgP} \times \text{g}^{-1} \text{ sed} \pm 0.01$ o 60 ppm y $0.04 \text{ mgP} \times \text{g}^{-1} \text{ sed} \pm 0.01$ o 40 ppm en Piñol y La Muerte, respectivamente).

Conclusión

La lagunas estudiadas difieren en la cantidad y calidad de productores primarios aunque comparten la misma estructura de la red trófica. Esta estructura no resulta modificada cuando se añaden nutrientes al sistema. Los factores que operan a escala regional -duración de la fase acuática y composición química del agua- ejercen un control sobre la estructura de la red trófica mediante restricciones dinámicas de mayor influencia que las restricciones energéticas que operan a escala local.

Agradecimientos

Agradezco a Angel Baltanás el continuo asesoramiento científico y apoyo personal, a Pablo Sastre, Susana Ramírez, Marina Otero, Walter Geiger y Miguel Ángel Bravo su inestimable ayuda en el trabajo de campo, a Adel El Anjoumi El Amrani la ayuda prestada para la identificación de las algas. La realización de este estudio fue posible gracias a la financiación del proyecto CICYT AMB94-0827.

Referencias

- Ahrens, M. A., y Peters, R. H. 1991. Patterns and limitations in limnoplankton size spectra. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 1967-1978.
- Alcorlo, P. 1999. *Redes tróficas en lagunas salinas temporales de la comarca de Los Monegros (Zaragoza)*. Tesis Doctoral, Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid, España.
- Alcorlo, P., Díaz, P., Lacalle, J., Baltanás, A., Florín, M., Guerrero, M. C. y Montes, C. 1997. Sediment features, primary producers and food web structure in two shallow temporary lakes (Monegros, Spain). *Water, Air and Soil Pollution* 99: 681-688.
- Alonso, M. 1985. A survey of the Spanish Euphyllipoda. *Miscelanea Zoologica* 9: 179-208.
- Andersen, J. M. 1976. An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments. *Water Research* 10: 329-331.
- A.P.H.A. 1991. *Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales*. Díaz de Santos, S.A., Madrid, España.
- Balsa, J., Pascual, M. L., Guerrero, M. C. y Montes, C. 1991. Las saladas de Bujaraloz-Sástago y la salada de Chiprana: riqueza natural de Aragón. *Empelte* 7: 1-30.
- Baltanás, A. 1994. Comentarios sobre *Prionocypris aragonica* (Brehm & Margalef), un endemismo de Monegros Sur (Aragón, España). En: *Jornadas Sobre El Futuro De Las Saladas De Los Monegros y El Bajo Aragón*, Zaragoza, Alcañiz, Caspe, 15-26, Caspe, Zaragoza.
- Baltanás, A., Montes, C. y Martino, P. 1990. Distribution patterns of ostracods in iberian saline lakes. Influence of ecological factors. *Hydrobiologia* 197: 207-220.
- Briand, F. 1983. Environmental control of food web structure. *Ecology* 64 : 253-263.
- Briand, F., y Cohen, J. E. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature* 307: 264-266.
- Cohen, J. E. 1977. Ratio of prey to predators in community food webs. *Nature* 270: 165-167.
- Cohen, J. E. 1989. Food webs and community structure. En: *Perspectives in ecological theory*. (ed. Levin, S. A.). pp: 181-202, Princeton University Press, Princeton, N.J.; E.E.U.U.
- Cohen, J. E. y Newman, C. M. 1988. Dynamic basis of food web organization. *Ecology* 69 (6): 1655-1664.

- Cohen, J. E., Briand, F. y Newman, C. M. 1986. A stochastic theory of community food webs. III: Predicted and observed lengths of food chains. *Proc. Roy. Soc. Lond. (B)* 228: 317-353.
- Cohen, J. E., Briand, F., and Newman, C. M. 1990. *Community Food Webs: Data and Theory*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Comín, F., Julià, R. y Comín, P. 1991. Fluctuations, the key aspect for the ecological interpretation of saline lake ecosystems. *Oecologia Aquatica* 1: 127-135.
- Díaz Palma, P. 1998. *Producción Primaria y Su Relación Con Las Fluctuaciones Asociadas Al Ciclo Hidrológico En Lagunas Salinas De La Depresión Del Ebro (NE, España)*. Tesis Doctoral, Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid, España.
- Downing, J. A. y Rigler, F. H. 1984. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. Second edition, Blackwell Scientific Publications, Gran Bretaña.
- Feller, R. J., y Warwick, R. M. 1988. *Energetics*. En: *Introduction to the study of Meiofauna* (eds Higgins, R. P. y Thiel, H.), pp. 181-196, Smithsonian Institution, Washington, D.C., E.E.U.U.
- Florín, M., y Montes, C. 1998. Fluctuations of hydrochemical equilibrium in temporary saline lagunas with different primary producer communities. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 26: 1387-1391.
- Fretwell, S. D. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20: 169-185.
- Fretwell, S. D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* 50: 291-301.
- Hairston, N. G. Jr., y Hairston, N. G. Sr. 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *American Naturalist* 142: 379-411.
- Hammer, U. T. 1986. *Saline Lake Ecosystems of the World*. Dr. W. Junk. Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Havens, K. E. 1994. Experimental perturbation of a freshwater plankton community: a test of hypotheses regarding the effects of stress. *Oikos* 69: 147-153.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-158.
- Javor, B. 1989. *Hypersaline Environments. Microbiology and Biogeochemistry*. Springer-Verlag, New York, E.E.U.U.
- Marín, J. A. 1983. *Las lagunas atalasoalinas de Los Monegros (zona de Bujaraloz-Sástago) como ambiente natural de los ostrácodos Eucypris aragonica y Heterocypris salina*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Barcelona, España.
- Martinez, N. D. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution of the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs* 61: 367-392.
- Martinez, N. D. 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist* 139: 1208-1218.
- Martino, P. 1988. *Limnología de las lagunas salinas españolas*. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid, España.
- Oksanen, L. 1983. Trophic exploitation and arctic phytomass patterns. *American Naturalist* 122: 45-52.
- Oksanen, L. 1991. Trophic levels and trophic dynamics: a consensus emerging? *Trends in Ecology and Evolution* 6: 58-90.
- Oksanen, L., S. Fretwell, J. Aruda, y Niemela, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118: 240-261.

- Ogilvie, B. G. y Mitchell, S. F. 1998. Does sediment resuspension have persistent effects on phytoplankton?. *Experimental studies in three shallow lakes*. *Freshwater Biology* 40: 51-63.
- Paine, R. T. 1988. Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology* 69: 1648-1654.
- Peters, R. H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs*. Chapman & Hall, London, Reino Unido.
- Pimm, S. L., y Lawton, J. H. 1977. The number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268: 329-331.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H., y Cohen, J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674.
- Pueyo, J. J. 1980. Procesos diagenéticos observados en las lagunas tipo playa de la zona de Bujaraloz-Alcañiz (provincias de Zaragoza y Teruel). *Revista del Instituto de Investigaciones Geológicas. Diputación Provincial. Universidad de Barcelona* 34: 195-207.
- Pueyo, J. J., y Inglés, M. 1987. Magnesite formation in recent playa lakes, Los Monegros, Spain. En: *Diagenesis of sedimentary sequences* (ed. Marshall, J. D.), pp. 119-122. Geological Society Special Publication.
- Quirantes, J. 1971. Las calizas en el Terciario continental de Los Monegros. *Estudios Geológicos* 27: 355-362.
- Robinson, W. R., Peters, R. H., y Zimmermann, J. 1983. The effect of body size and temperature on metabolic rate of organisms. *Canadian Journal of Zoology* 61: 281-288.
- Round, F. E., Crawford, R. M., y Mann, G. G. 1990. *The diatoms. Biology & morphology of the genera*. Cambridge University Press, Avon, U.K.
- Sánchez Navarro, J. A., Martínez Gil, F. J., De Miguel, J. L., y San Roman, J. 1989. Hidrogeoquímica de la zona endorreica de las lagunas de Monegros, provincias de Zaragoza y Huesca. *Boletín Geológico y Minero* 100: 876-885.
- Schneider, D. W. 1997. Predation and food web structure along a habitat duration gradient. *Oecologia* 110: 567-575.
- Slobodkin, L. B. 1961. *Growth and Regulation of Animal Populations*. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- Sprules, W. G., y Bowerman, J. E. 1988. Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. *Ecology* 69: 418-426.
- Thièry, A. 1987. *Les Crustacés Branchiopodes Anostraca, Notostraca Et Conchostraca Des Milieux Limniques Temporaires (Dayas) Au Maroc. Taxonomie, Biogéographie, Ecologie*. Tesis Doctoral, Faculte des Sciences et techniques de St Jérôme, Université de Droit d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille, Francia.
- Vidondo, B., Martínez, B., Montes, C., y Guerrero, M. C. 1993. Physico-chemical characteristics of a permanent Spanish hypersaline lake: La Salada de Chiprana (NE Spain). *Hydrobiologia* 267: 113-125.
- Vymazal, J. 1995. *Algae and element cycling in wetlands*. Lewis Publishers, Florida, U.S.A.
- Warren, P. H. 1995. Estimating morphologically determined connectance and structure for food webs of freshwater invertebrates. *Freshwater Biology* 33: 213-221.
- Wieser, W. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay .II. The meiofauna. *Limnology and Oceanography* 5: 121-137.
- Winemiller, K. O., y Polis, G. A. 1996. Food webs: what can they tell us about the world? En: *Food webs, integration of patterns and dynamics*. (eds Polis, G. A., and Winemiller, K. O.), pp. 1-24, Chapman & Hall, New York, E.E.U.U.
- Yodzis, P. 1981. The structure of assembled communities. *Journal of Theoretical Biology* 289: 674-676.
- Yodzis, P. 1984. The structure of assembled communities II. *Journal of Theoretical Biology* 92: 115-126.