

Introducción

Un tema recurrente en ecología en las últimas décadas es llegar a comprender y explicar la importancia relativa de los procesos que tienen lugar a diferentes escalas (nivel local o regional) para determinar la estructura de una comunidad a escala local (Ricklefs 1987; Ricklefs & Schluter 1993). A escala local se han descrito diversos factores que modifican la estructura y la diversidad de la comunidad. Entre estos factores se encuentran por una parte los que intervienen en las interacciones entre especies (entiéndase competencia, depredación, parasitismo, etc.). Por otra parte los factores abióticos a pequeña escala, que excluyen o limitan la presencia o abundancia de ciertas especies favoreciendo la segregación espacial. Un tercer factor puede ser, la segregación temporal que minimiza los efectos de las interacciones entre los organismos y, por último, pueden influir todas aquellas perturbaciones del ambiente que alteren las condiciones existentes favoreciendo momentáneamente a unas especies frente a otras que, en situaciones diferentes, pueden, a su vez, verse desfavorecidas.

A escala regional son otros los factores que intervienen. Así, los factores históricos de cada localidad pueden afectar la riqueza de especies,. Por otra parte, la capacidad de dispersión de los organismos puede modificar la relación existente entre episodios de extinción y de colonización (Holt 1991; Ricklefs & Schluter 1993). Éstos últimos factores presentan una gran dificultad en el momento de incorporarse a los estudios ecológicos, pues tienen lugar a una gran escala, tanto espacial como temporal (Cottenie & de Meester 2004). Aunque actualmente existe un reconocimiento generalizado sobre la importancia de los mecanismos que interaccionan en ambos niveles sobre las comunidades, la mayoría de modelos siguen haciendo énfasis o bien en los fenómenos locales (p.e. interacciones interespecíficas) o en los regionales (p.e. equilibrio entre tasas de extinción-colonización) (Mouquet & Loreau 2002).

El concepto de “metacomunidad” ha reconciliado en cierta manera estos dos puntos de vista (Wilson 1992), desarrollando un marco conceptual en cual la dinámica local de las comunidades se ve en parte influida por todos aquellos fenómenos que puedan actuar a escala regional (Leibold et al. 2004).

Los distintos modelos de metacomunidad difieren en aspectos importantes en la valoración del papel que desempeñan los factores bióticos, abióticos, la heterogeneidad espacial y la capacidad de dispersión. De este modo, la variación de éstos parámetros origina estructuras y dinámicas metapoblacionales diferentes (Leibold et a. 2004).

La variedad de los modelos puede reducirse a cuatro clases principales, incluidas en dos grupos de modelos: (1) los modelos neutros que consideran a todas las especies “neutras” sin diferencias ecológicas o biológicas y que por tanto éstos parámetros no determinan la estructura y dinámica de las comunidades (Hubbell 2001), y (2) los modelos de nicho ecológico que asumen que las especies difieren en sus cualidades, lo cual afecta a la composición de las comunidades.

Dentro del segundo conjunto de modelos (aquellos que reconocen las cualidades y diferencias de las especies), existen, a su vez, tres clases de modelos: (1) aquellos que consideran todas las localidades homogéneas, ignorando la variabilidad ambiental, y que consideran que la dinámica de las comunidades viene determinada principalmente por las tasas de colonización y de extinción (Wilson 1992). Y (2) aquellos modelos que reconocen que existe una heterogeneidad ambiental entre localidades, y que preconizan que la estructura y dinámica de las comunidades viene determinada principalmente por la tasa de dispersión de las especies entre localidades. Uno de dichos modelos considera que los procesos que actúan a escala local son suficientemente efectivos como para excluir las especies localmente en función de sus cualidades específicas, a mayor velocidad que los fenómenos de dispersión (“species-sorting models”). De ésta manera las especies quedan más o menos segregadas en sus respectivos nichos ecológicos con recurrentes episodios de dispersión hacia hábitats menos propicios de los cuales son “rápidamente” excluidas (Leibold 1998). Los otros modelos, por el contrario, asumen que los episodios de dispersión tienen lugar a un ritmo superior al de los mecanismos locales y que por tanto la exclusión de especies es continuamente suplida con nuevos individuos (“mass-effect models”). Bajo éste concepto la

dinámica de los inmigrantes es la que determina la comunidad y su dinámica a nivel local, no apreciándose a escala regional una segregación tan clara de las especies puesto que a nivel local las subpoblaciones son rescatadas continuamente (“rescue-effects”) por nuevos colonizadores, apreciándose una coexistencia continua de las especies a dicha escala (Mouquet & Loreau 2002).

La evaluación de los diferentes modelos teóricos, se ha mirado de estimar tanto a partir de experimentos de laboratorio controlados, como mediante el análisis de la importancia relativa de los mecanismos locales y regionales observados en comunidades naturales (Forbes & Chase 2002; Cottenie & de Meester 2004; Urban 2004). Uno de los sistemas naturales ideales para testar los modelos son los ambientes de aguas continentales, debido especialmente a que las masas de agua continentales se suelen encontrar relativamente aisladas por el hábitat terrestre (Urban 2004). Estos ecosistemas representan una naturaleza discreta para las especies que habitan en ellos, de manera que cada uno de ellos puede ser considerado como una localidad bien diferenciada de las otras (“pond as a patch”). Al mismo tiempo existe una gran variedad en las propiedades de cada localidad, determinadas principalmente por su ubicación, el hábitat terrestre que la rodea, y la permanencia más o menos prolongada de sus aguas. Todos estos factores pueden determinar la composición de las especies que se encuentran en un determinado punto de agua (Wiggins et al. 1980; Wilbur 1997; Wellborn et al. 1996; Urban 2004).

La estructura de la comunidad de organismos que habitan estos ambientes a escala regional es explicada por diferentes modelos mecanicistas. Las ideas más extendidas en la actualidad son las de aquellos modelos que consideran que las variaciones locales (dentro de una charca) vienen determinadas principalmente por la temporalidad de la misma, y que las especies se distribuyen en las diferentes masas de agua en función de los conflictos ecológicos (“trade-off”) que se generan en los extremos de dicho gradiente de temporalidad. Este gradiente de temporalidad o permanencia va desde las charcas efímeras que se originan tras las lluvias, con una duración de pocas semanas, hasta lagos permanentes que no se llegan a secar en muchos años. Dicho gradiente implica, por una parte, que existan unas especies adaptadas a ambientes inestables e impredecibles con ciclos de vida o

estadios de resistencia adaptados, a su vez, a la destrucción del hábitat en charcas temporales, y por otra la existencia de organismos con un desarrollo y crecimiento más lento adaptado a las condiciones de los ambientes permanentes y estables. Los modelos elaborados difieren a la hora de determinar qué mecanismos son los que generan los conflictos ecológicos a las especies que no les permiten expandirse a lo largo de todo el gradiente de permanencia. El más aceptado de todos ellos es el propuesto por Wellborn y colaboradores (1996), en el cual hacen referencia a que el número y abundancia de depredadores aumenta a medida que los ambientes son más estables. Esto da pie a que se originen dos gradientes que operan en sentido contrario. En un extremo se encuentran unos ambientes muy inestables sin apenas depredadores, y en el otro unos ambientes muy estables pero con un gran riesgo de depredación. Para las especies, el conflicto entre ambos extremos radica entre crecer y desarrollarse a gran velocidad en los ambientes temporales que presentan riesgo de desecación, o crecer y desarrollarse más lentamente, como subproducto de una menor actividad, para reducir el riesgo de ser depredado en los ambientes más estables (Batziger & Wissinger 1996; Wellborn et al. 1996).

Otro modelo otorga mayor importancia a la competencia interespecífica que, al igual que el riesgo de depredación, aumenta con la estabilidad del ambiente. Una vez más se genera un conflicto entre aquellas especies con unas tasas de desarrollo y crecimiento elevado, y la mayor habilidad competitiva por parte de las especies de los ambientes más estables (Wiggins et al. 1980; Smith 1983).

Estudios llevados a cabo con anfibios anuros han detectado que las especies, si bien poseen una gran capacidad de colonizar y ocupar diferentes ambientes acuáticos a lo largo de todo el gradiente de permanencia, suelen presentar una distribución restringida a una porción del gradiente (Morand & Joly 1995; Skelly 1996; Skelly et al. 1999; Snodgrass et al. 2000; Dayton & Fitzgerald 2001; Babbitt et al. 2003; Van Buskirk 2003). Trabajos llevados a cabo con otros organismos han mostrado unos patrones de distribución semejantes (e.g. McPeck 1996; Johansson & Suhling 2004). Unas restricciones en el gradiente de este tipo sugieren que cada especie posee una serie de características que le permite explotar un hábitat concreto, pero que al contrario, los mismos caracteres son poco efectivos en otro tipo de hábitat (McPeck 1990, 1996; Richardson 2001, 2002).

La mayoría de los organismos en los cuales se ha constatado dicho patrón de distribución poseen ciclos de vida complejos, con una fase de vida que tiene lugar en la charca, y una fase no acuática capaz de desplazarse a través del ambiente terrestre, permitiendo la dispersión de los individuos entre las diferentes masas de agua. Esta característica ha dado pie a que trabajos llevados a cabo con insectos acuáticos o anfibios hayan adoptado un modo de pensamiento metapoblacional para explicar la dinámica de sus poblaciones (Sinsch 1992; Marsh & Trenham 2001; Caudill 2003, 2005; Smith & Green 2005). Por otra parte, el concepto de metacomunidad en parte, no es más que una extensión lógica derivada de los modelos metapoblacionales, si bien los enfoques de ambas disciplinas son diferentes (Leibold et al. 2004). Mientras una se pregunta por aquellos factores que afectan la dinámica de una población, la segunda se cuestiona qué mecanismos son los que permiten mantener a nivel local y regional una riqueza de especies.

El objetivo principal de la presente memoria es comprobar si una comunidad de seis especies de anuros puede ser descrita, tanto en su estructura como en su dinámica, a partir de alguno de los modelos actuales de metacomunidades. Para ello primero se deberá evaluar si en la región de estudio existe una variabilidad de hábitats (ello permitirá discriminar el modelo que asume que no hay variación ambiental). En segundo lugar se deberá evaluar si las especies difieren en caracteres fenotípicos que estén vinculados al tipo de hábitat que ocupan (rechazando así el modelo neutro), y finalmente se deberá analizar la distribución de las especies y el nivel de segregación que presentan (para mirar de discernir si la exclusión local es superior a la tasa de recolonización).

Con éste fin se ha diseñado un trabajo con dos partes bien diferenciadas: (1) por un lado un extenso trabajo de campo en dos regiones muy distintas, en las que se ha descrito a lo largo de cuatro años los tipos de ambientes acuáticos existentes (con sus respectivos gradientes) y el uso temporal y espacial que hacen de los mismos las especies, en que abundancia se encuentran, y sus dinámicas locales (tasas de extinción y colonización entre años). Este primer punto nos permitirá ver si en un ambiente mediterráneo, donde predominan los ambientes temporales, también se aprecia la segregación en el gradiente observado en los estudios previos, principalmente llevados a cabo en ambientes templados. Por otra parte

se podrá comprobar si el patrón se mantiene en ambas regiones, las cuales están constituidas por ambientes terrestres muy diferentes, así como el papel que puede representar el hábitat terrestre en dichas comunidades, (factor éste al que suele prestarse poca atención). (2) El segundo aspecto del trabajo, ha consistido en diseñar una serie de experimentos de laboratorio con la intención de aislar aquellos mecanismos que la bibliografía considera que tienen mayor peso a escala local. Estos factores que se han tratado de aislar son: la capacidad de respuesta de las especies al estrés hídrico causado por la desecación de la charca, la competencia interespecífica con el resto de especies de la comunidad, y la respuesta de las especies ante el riesgo de depredación. Finalmente, se espera que los caracteres propios de cada especie descritos en el laboratorio nos ayuden a comprender mejor los patrones de distribución observados en la naturaleza, y poder así identificar los factores que actúan a nivel local y regional.

Aparte del propio interés científico-biológico del presente estudio, creemos que el conocimiento adquirido puede contribuir en el momento de diseñar o desarrollar propuestas de gestión, no tan sólo de los organismos propios del estudio, sino de muchos de aquellos que habiten las masas de aguas continentales. No centrando las propuestas de gestión o conservación en una especie concreta, sino en la comunidad en las que se integra, y no proponiendo solamente soluciones locales, sino integrando las propuestas en una mayor escala espacial, que pueda mejorar en lo posible la persistencia de las comunidades tanto en el tiempo como en el espacio.

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

La tesis se ha escrito como un compendio de artículos, de manera que cada capítulo incluye una introducción con sus objetivos específicos, su sección de material y métodos, resultados y discusión. Previamente a los capítulos que conforman el grueso de la tesis, se ha incluido un pequeño “prefacio” en el cual se describe ligeramente la zona de estudio y las especies de anfibios que se encuentran en ella. Los capítulos se han ordenado de la siguiente manera para intentar facilitar en lo posible la comprensión del trabajo en su totalidad. El primer capítulo describe la fenología de las especies en la región para conocer mejor la segregación temporal de las mismas, y el tipo de interacciones que pueden tener lugar

entre ellas. El segundo analiza la plasticidad fenotípica de las especies al estrés hídrico en función del tipo de ambiente que ocupa en la naturaleza. El tercero hace una aproximación mecanicista para testar algunos de los problemas implicados en la plasticidad fenotípica al estrés hídrico, centrándonos para ello en una sola especie. El cuarto aborda el problema de la competencia intra- e interespecífica entre las especies de la comunidad estudiada, mientras que el quinto una vez más se centra en los aspectos más mecanicistas que pueden estar interviniendo en las interacciones entre dos especies concretas. El sexto hace referencia a la plasticidad fenotípica de las diferentes especies ante la presencia de un depredador, y la distribución del riesgo de depredación en los diferentes hábitats en la naturaleza. El séptimo recopila los datos de los capítulos 2, 4 y 6, así como datos registrados en la naturaleza para testar los diferentes modelos mecanicistas (basados en “trade-offs”) a lo largo del gradiente, y por último, el octavo capítulo analiza todos los datos de campo incluyendo el factor hábitat terrestre, comparando ambas regiones de estudio para evaluar que modelo de metacomunidad se ajusta mejor a los resultados obtenidos. Para finalizar se exponen las conclusiones.

BIBLIOGRAFÍA

- Babbitt, K.J., Matthew, J.B. and Tarr, T.L. 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1539-1552.
- Batzer, D.P. and Wissiger, S.A. 1996. Ecology of insect communities in nontidal wetlands. *Annual Review of Entomology* 41: 75-100.
- Caudill, C.C. 2003. Empirical evidence for nonselective recruitment and a source-sink dynamic in a mayfly metapopulation. *Ecology* 84: 2119-2132.
- Caudill, C.C. 2005. Trout predators and demographic sources and sinks in a mayfly metapopulation. *Ecology* 86: 935-946.
- Cottenie, K. and de Meester, L. 2004. Metacomunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology* 85: 114-119.
- Dayton, G.H. and Fitzgerald, L.A. 2001. Competition, predation, and the distributions of four desert anurans. *Oecologia* 129: 430-435.
- Forbes, A.E. and Chase, J.M. 2002. The role of habitat connectivity and landscape geometry in experimental zooplankton metacommunities. *Oikos* 96: 433-440.
- Holt, R.D. 1991. From metapopulation dynamics to community structure: some consequences of spatial heterogeneity. In: *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations* (Gilpin, M.E. and Hanski, I. eds.). Academic Press, London, UK. Pp 149-165.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

- Johansson, F. and Suhling, F. 2004. Behaviour and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. *Ecological Entomology* 29: 196-202.
- Leibold, M.A. 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology* 12: 95-110.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amaresekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. and Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Marsh, D.M. and Trenham, P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15: 40-49.
- McPeck, M.A. 1990. Behavioral differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators. *Ecology* 71: 1714-1726.
- McPeck, M.A. 1996. Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. *American Naturalist* 139: 971-989.
- Morand, A. and Joly, P. 1995. Habitat variability and space utilization by the amphibian communities of the French Upper-Rhone floodplain. *Hydrobiologia* 300/3001: 249-257.
- Mouquet, N. and Loreau, M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 159: 420-426.
- Richardson, J.M.L. 2001. The relative roles of adaptation and phylogeny in determination of larval traits in diversifying anuran lineages. *American Naturalist* 157: 282-299.
- Richardson, J.M.L. 2002. A comparative study of phenotypic traits related to resource utilization in anuran communities. *Evolutionary Ecology* 16: 101-122.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Ricklefs, R.E. and Schluter, D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographic perspectives. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Skelly, D.K. 1996. Pond drying, predators and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. *Copeia* 1996: 599-605.
- Skelly, D.K., Werner, E.E. and Cortwright, S.A. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80: 2326-2337.
- Sinsch, U. 1992. Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (*Bufo calamita*). *Oecologia* 112: 42-47.
- Smith, D.C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology* 64: 501-510.
- Smith, M.A. and Green, D.M. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110-128.
- Snodgrass, J.W., Bryan, A.L and Burger, J. 2000. Development of expectations of larval amphibian assemblage structure in southeastern depression wetlands. *Ecological Applications* 10: 1219-1229.
- Van Buskirk, J. 2003. Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. *Diversity and Distributions* 9: 399-410.
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K. and Werner, 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337-363.
- Wiggins, G.B., Mackay, R.J. and Smith, I.M. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary ponds. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 58: 97-206.
- Wilbur, H.M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78: 2279-2302.
- Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984-2000.