

# Variación estacional de las taxocenosis de Odonatos, Coleópteros y Heterópteros acuáticos en algunos ecosistemas del bajo Guadalquivir (Sw. España) durante un ciclo anual

POR

C. MONTES (1), L. RAMIREZ DIAZ (2)  
y A. G. SOLER (1)

## RESUMEN

Se describe, cualitativa y cuantitativamente, la estructura de las taxocenosis de larvas de Odonatos y larvas y adultos de Heterópteros y Coleópteros acuáticos en relación con el medio abiótico en el que se desarrollan, así como la variación estacional de la misma.

El estudio se realizó en los años 1977 y 1978 de una forma comparativa para cuatro estaciones de muestreo (Lucio del Aro, Caño Travyeso, Laguna de Santa Olalla y Laguna de Medina), con diferencias en: permanencia de las aguas, rangos de clorosidad y relaciones de localización geográfica con cuerpos de agua vecinos. Las tres primeras estaciones pertenecen al Parque Nacional de Doñana.

Finalmente, se resumen de forma general algunos aspectos ecológicos en relación con la estructura estacional de los cuatro medios acuáticos considerados.

## RÉSUMÉ

On a étudié, de manière qualitative et quantitative, la structure des populations de larves d'Odonates et larves et images de Heteroptères et

- 
- (1) Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Murcia.  
(2) Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Murcia.



Coleoptères aquatiques, en rapport avec le milieu abiotique, ainsi que la variation saisonnière de cette structure biotique.

Le période d'étude à compris le cycle annuel entre les années 1977 et 1978. L'étude a été réalisé, de façon comparative, dans quatre stations d'échantillonnage (Lucio du Aro, Caño Travieso, Lacune de Sta. Ollala et Lacune de Medina) où les différences plus importantes sont: la longueur de la permanence de l'eau, les ranges de la clorosité et las relations de localisation géographique avec milieux aquatiques prochains.

Les trois premières stations d'échantillonnage appartiennent au Parc National de Doñana.

Finalément, on résumé en général quelques aspects écologiques, qui ont rapport à la structure saisonnière des quatre écosystèmes aquatiques considérés.

## 1. INTRODUCCION

Aproximadamente unas 25.000 ó 30.000 especies de insectos son acuáticos o poseen estados larvarios acuáticos (Cheng, 1976), ocupando prácticamente todos los sistemas acuáticos conocidos (sólo son raros en los hábitats marinos). Poseen un rango completo de hábitats alimenticios y tienen una gran variedad de adaptaciones ecológicas a estos medios.

La fauna de insectos, de los sistemas de marismas, ha sido muy poco estudiada y a menudo considerada poco importante (Chapman, 1960), aunque numerosos trabajos han puesto de manifiesto su importancia en el funcionamiento de estos sistemas (Nicol, 1936; Paviour-Smith, 1956; Teal, 1962; Davis y Gray, 1966; Stebbings, 1971; Cameron, 1972).

La fauna de insectos acuáticos de las aguas salobres del interior (aguas atalásicas) tampoco ha sido muy estudiada. Citando con mayor interés, entre otros, los trabajos de Bayly (1967), Scudder (1969), Pollard (1971), Hammer y cols. (1975). Para la Península Ibérica no se conoce ningún trabajo sobre la estructura y variación estacional de las taxocenosis de insectos acuáticos considerados.

Aunque la definición de insecto de marisma no es fácil, pues muchos de ellos también ocupan hábitats acuáticos completamente distintos, en general de todos los órdenes de insectos que han sido relacionados con los sistemas de marismas, los Dípteros (32 por 100), Coleópteros (22 por 100) y Heterópteros (11 por 100) forman el 75 por 100 del

total de la fauna de hexápodos asociada a estos ecosistemas (Foster y Treherne, 1976). De todos estos grupos los Dípteros han sido el orden que ha acaparado la mayor atención de los investigadores debido a la importancia médica de muchas de sus especies.

En este estudio se eligieron las taxocenosis de larvas y adultos de Coleópteros acuáticos y Heterópteros acuáticos junto con las larvas de Odonatos. No se consideró el orden de Dípteros, porque apesar de su gran importancia en la composición total de la fauna de los medios estudiados, valor indicador y utilidad de los métodos de cuantificación empleados en la estima de la densidad de las taxocenosis consideradas, presenta grandes problemas en su estudio, principalmente en la determinación de sus estados larvarios.

Los trabajos anteriores realizados sobre estas taxocenosis en la zona de estudio sólo comprende aspectos fundamentalmente faunísticos y sistemáticos junto con algunas consideraciones ecológicas. Caben destacar en general Bigot y Marazanof (1965); Coleópteros acuáticos: Bigot y Marazanof (1966), Soler (1972), Soler y cols. (1972, 1976), Soler y Montes (1977); Odonatos: Aguesse (1962), Testard (1972, 1975), Ferreras (1976), Ferreras y Soler (1979); Heterópteros: Poisson (1966), Marazanof (1967).

Las características físico-químicas de las aguas de la zona de estudio en general y de los cuatro cuerpos de agua considerados en este trabajo se encuentran descritas en Montes y cols. (1892 a, b y c).

El objetivo de este estudio consiste en la descripción general de la estructura cualitativa y cuantitativa, así como la variación estacional de las taxocenosis de insectos acuáticos seleccionadas en relación con el medio abiótico en que se desarrollan.

Los resultados obtenidos forman parte de la información básica para el conocimiento de la estructura y dinámica de dichas taxocenosis, y por tanto una fuente fundamental para el estudio del funcionamiento de estos ecosistemas. Por otra parte, el conocimiento de la estructura de estas taxocenosis sirve para poder predecir los cambios que podrían originarse con la intervención humana sobre la hidrología de la zona, debido al gran valor que poseen las taxocenosis consideradas como indicadores biológicos del medio (Margalef, 1955; Roback, 1974; Wihm, 1975).

Los insectos acuáticos son eslabones indispensables dentro de las cadenas alimenticias de las marismas del Guadalquivir. Son parte básica de la dieta de animales que presentan un gran valor cinegético, económico, cultural, conservacionista y científico, tales como peces (Hernando, 1978) o aves (Valverde, 1967). Como ejemplo, Aguilar y Herrera

(1978) ponen de manifiesto cómo la larva del coleóptero acuático *Cy-bister lateralimarginalis* Dee. Geer constituye la segunda presa en importancia (29,6 por 100), junto con larvas y adultos de Odonatos, en la dieta alimenticia de la garza imperial durante su período de nidificación en las marismas del Guadalquivir. Aguese y Bigot (1959), Tourenq (1975), Thiery (1978) demuestran la importancia de los insectos acuáticos para la alimentación de las aves en las marismas francesas de la Camarga.

## 2. MATERIAL Y METODOS

La elección de las estaciones de muestreo se realizó en base a la sectorización física de la zona de estudio. Se delimitaron tres grandes sectores ambientales en función de sus componentes litológicos y geomorfológicos (Montes, 1980).

Se eligieron tres estaciones de muestreo dentro del Parque Nacional de Doñana: Lucio del Aro y Caño Travieso, en el sector de marismas, y la Laguna de Santa Olalla, en la zona de arenas estabilizadas dentro del sector de arenas de distinto origen y tipología. En el sector endorreico bético se seleccionó la Laguna de Medina.

Una descripción de las características morfoestructurales y de la vegetación de cada sector ambiental, así como de las estaciones de muestreo, se encuentra en Montes (1980).

Se realizaron estimas absolutas y relativas de la densidad o abundancia de las distintas poblaciones de las taxocenosis de insectos acuáticos seleccionadas. La estima relativa consistió en la captura por unidad de esfuerzo (Elliot, 1977) mediante la acción combinada de dos coladores, uno triangular de 35 cm. de lado y otro cuadrado de 25 cm. de lado con luz de malla de 0,5 mm. (Montes y cols., 1980).

La estima absoluta de la densidad se realizó utilizando una unidad de muestreo de caja cuadrada de chapa metálica de 400 cm<sup>2</sup> de superficie y 50 cm. de altura de pared (Montes, 1980). El material se extraía del cajón con un colador cuadrado de 15 cm. de lado y luz de malla de 0,5 mm. La estima realizada intentó ajustarse a un nivel de precisión entre 10 y 40 por 100 (Cummins, 1975).

En cada estación de muestreo, excepto en la laguna de Medina, en la que debido a la profundidad de sus aguas sólo se efectuaron estimas relativas, se realizaron cuatro transectos desde la orilla hacia el interior según el gradiente de ecofases y compuesto cada uno por cinco unidades de muestreo (Montes, 1980).

Las muestras se fijaron en el campo con alcohol de 90°. La extracción de los individuos de las distintas especies se realizó mediante la técnica de flotación de Anderson (1959).

Las cuatro estaciones se muestrearon mensualmente durante los años 1977 y 1978.

De una forma general, el ciclo hidrológico medio de las estaciones de muestreo comprende tres períodos con extensión variable según el balance hidrológico anual. Un período de llenado o carga (finales de otoño y principios de invierno), retención o mantenimiento (finales de invierno y principio de primavera) y pérdida parcial o total del agua (verano y principios de otoño). La Laguna de Santa Olalla y la Laguna de Medina presentan aguas permanentes y el Caño Travieso y Lucio del Aro poseen un período de sequía aproximado de cuatro a cinco meses.

### 3. RESULTADOS

#### 1. ASPECTOS ESTRUCTURALES O DESCRIPTIVOS

En este apartado se intenta establecer algunas características descriptivas de la estructura y organización de las distintas taxocenosis estudiadas.

Mientras que los estudios de descripción de estructura de poblaciones o pares de poblaciones interaccionando entre sí se encuentran muy desarrollados y existen numerosos modelos matemáticos que satisfacen plenamente estas necesidades, los estudios descriptivos de comunidades formadas por muchas poblaciones presentan enormes dificultades, debido al gran número de parámetros o variables que entran en juego. Una alternativa para intentar estudiar comunidades y abordar este problema sería abandonar la descripción a nivel de comportamiento de cada especie o población y enfocar el estudio hacia los aspectos globales de la comunidad (May, 1976). Con esta forma de operar se emplean índices ecológicos que van desde una visión global de la estructura de las comunidades mediante el inventario faunístico de las especies hasta el estudio de algunos parámetros estructurales clásicos en ecología como la densidad, frecuencia, riqueza, dominancia y diversidad.

Estos índices ecológicos con valor descriptivo deben ser utilizados con precaución, ya que las relaciones inter e intraespecíficas de las poblaciones que forman la comunidad son lo suficientemente complejas y en muchos casos difusas como para esperar que sean descritas de una forma rigurosa por la simple aplicación de índices generales (May, 1975).

## 1.1. Estructura cualitativa

### 1.1.1. Composición específica

La riqueza, o simplemente el número de especies presentes en un determinado ecosistema, es un número que puede proporcionar una visión general de la estructura de la comunidad biológica en estudio (May, 1976).

En la tabla 1 se han agrupado las especies de las distintas taxocenosis en familias, y, dentro de ellas se indica el número de géneros y especies que se componen en el estudio. Se han agrupado por familias por considerar este nivel taxonómico el que mejor define los grupos ecológicos funcionales dentro de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos (Cummins, 1973, 1975). La figura 1 presenta en diagramas circulares los espectros de riqueza expresados en porcentaje por taxocenosis, familias y estaciones de muestreo.

Hay que indicar que, en la tabla y figura citadas, la familia Hydrophilidae incluye también las familias Hydraenidae e Hydrochidae, quedando, por tanto, definida como Hydrophiloidea en el sentido de Crowson (1967), ya que los adultos de estas dos familias presentan los mismos requerimientos ecológicos que Hydrophilidae (Landin, 1976). No se han incluido en el porcentaje de la familia Dytiscidae de las estaciones de marisma las especies *Laccophilus minutus* L. *Noterus laevis*, Sturm *Graptodytes conncinnuus* Steph. y *Bidessus goudoti* Cast., de las que se recogió solamente un ejemplar, mediante estimas absolutas o relativas durante todo el período de muestreo, por considerar su presencia como accidental en estos medios de marisma. Estas especies son características de medios menos salobres o permanentes (Bigot y Marazanof, 1966; Soler, 1972). La presencia de especies de Coleópteros acuáticos en medios no apropiados a sus necesidades ecológicas ha sido puesta de manifiesto por Fernando y Galbraith (1973). Presumiblemente estos coleópteros colonizan cualquier medio acuático que detecten durante sus vuelos de dispersión, y los abandonan si sus condiciones ambientales no les resultan adecuadas. Otros grupos, como Coríxidos, son capaces de seleccionar sus hábitats antes de entrar en ellos.

Del análisis de la tabla 1 y figura 1 se aprecia cómo entre los Coleópteros, los Hygrobiidae prefieren las aguas permanentes para desarrollarse. Aunque se han recogido algunas larvas de *Hygrobia tarda* Herbst. en los medios temporales de marisma, no parece que puedan realizar en ellos su ciclo completo. En las aguas temporales de la marisma, la familia Hydrophilidae domina en cuanto a número de especies, y la fa-

TABLA 1

COMPOSICION ESPECIFICA POR FAMILIAS, PARA CADA UNA DE LAS TAXOCENOSIS, EN LAS ESTACIONES DE MUESTREO ESTUDIADAS DURANTE EL CICLO 1977/78

Familias	Lucio del Aro			Caño Travieso			Laguna Sta. Otalla			Laguna de Medina			Total		
	N.º de géneros	N.º	%	N.º de géneros	N.º	%	N.º de géneros	N.º	%	N.º de géneros	N.º	%	N.º de géneros	N.º	%
<b>COLEOPTERA</b>															
Hygrobiiidae . . . . .	—	—	—	—	—	—	1	1	2,44	1	1	5,26	1	1	2,27
Haliplidae . . . . .	1	1	9,09	1	1	9,09	2	3	7,32	1	1	5,26	2	3	6,82
Dytiscidae . . . . .	2	3	27,27	3	4	36,37	15	19	46,34	6	8	42,11	17	21	47,73
Gyrinidae . . . . .	1	1	9,09	1	1	9,09	1	1	2,44	1	1	5,26	1	1	2,27
Hydrophilidae . . . . .	4	6	54,55	3	5	45,45	10	16	39,02	4	8	42,11	10	17	38,64
Dryopidae . . . . .	—	—	—	—	—	—	1	1	2,44	—	—	—	1	1	2,27
TOTAL . . . . .	8	11	40,74	7	11	40,74	30	41	73,21	13	19	52,78	32	44	65,67
<b>HETEROPTERA</b>															
Corixidae . . . . .	3	6	75,00	3	6	66,67	2	5	45,46	3	6	50,00	3	6	50,00
Pleidae . . . . .	1	1	12,50	1	1	11,11	1	1	9,09	1	1	8,33	1	1	8,33
Notonectidae . . . . .	1	1	12,50	2	2	22,22	2	2	18,18	2	2	16,67	2	2	16,67
Naucoridae . . . . .	—	—	—	—	—	—	1	1	9,09	1	1	8,33	1	1	8,33
Nepidae . . . . .	—	—	—	—	—	—	2	2	18,18	2	2	16,67	2	2	16,67
TOTAL . . . . .	5	8	29,63	6	9	33,33	8	11	19,64	9	12	33,33	9	12	17,91
<b>ODONATA</b>															
Lestidae . . . . .	2	3	37,50	2	3	42,86	1	1	25,00	—	—	—	2	4	36,36
Coenagriidae . . . . .	1	1	12,50	1	1	14,29	1	1	25,00	1	1	20,00	1	1	9,09
Aeschnidae . . . . .	1	1	12,50	1	1	14,29	—	—	—	1	1	20,00	2	2	18,19
Libellulidae . . . . .	2	3	37,50	2	2	28,56	2	2	50,00	3	3	60,00	3	4	36,36
TOTAL . . . . .	6	8	29,63	6	7	25,93	4	4	7,15	5	5	13,89	8	11	16,42



milia Dytiscidae en los medios permanentes. Los Dryopidae quedan restringidos a la Laguna de Santa Olalla. Se observa cómo esta estación de muestreo resulta el medio acuático con mayor número de especies para la taxocenosis de Coleópteros, con una presencia del 90,9 por 100 del total de las especies detectadas durante todo el muestreo en las cuatro estaciones. Los medios temporales de marismas son los más pobres en especies de Coleópteros (25 por 100).

Respecto a los Heterópteros acuáticos, los Corixidos suponen la familia que contribuye con mayor número de especies al total de la comunidad en cada una de las estaciones de muestreo. Naucoridae y Nepidae sólo aparecen de una forma significativa en los medios permanentes. La Laguna de Medina se presenta como el medio más rico en especies de esta taxocenosis con un 100 por 100 de las especies recogidas en el estudio y, al igual que con la taxocenosis de Coleópteros, las marismas son las de menor riqueza de especies (66,6 por 100).

La taxocenosis de Odonatos, a diferencia de las otras dos, presentan una mayor riqueza en los medios temporales de marisma con un 72,7 por 100 de las especies recogidas. La Laguna de Santa Olalla resultó su hábitat más desfavorable (36,3 por 100).

En general, es posible apreciar cómo la composición específica o riqueza de especies de las distintas taxocenosis estudiadas difieren considerablemente según el factor de permanencia del agua. Los medios con aguas astáticas o temporales presentan un número limitado de especies, ya que sólo pueden habitarlos aquellas especies que han desarrollado adaptaciones para superar el período de sequía, y, en el caso de los medios de marisma, también adaptaciones al aumento progresivo y extremo de salinidad y temperatura. La capacidad de poder escapar al período de sequía, fundamentalmente mediante el vuelo, constituye una de las mejores adaptaciones a los medios temporales (Dahm, 1966). De esta forma puede apreciarse cómo las familias de las taxocenosis de Coleópteros y Heterópteros con mayor capacidad de vuelo como Hydrophilidae y Corixidae son las que aportan mayor número de especies a la comunidad en los medios temporales. Las menos móviles, como Naucoridae y Nepidae o las de mayores requerimientos ecológicos en cuanto a resistencia de las oscilaciones del medio físico-químico y a la alimentación (Dytiscidae, Dryopidae, Haliplidae), dominan en especies en los medios permanentes.

En la taxocenosis de Odonatos la variedad de estrategias de vida desarrolladas por este grupo (Corbet, 1962, 1980) les permite encontrar en las aguas temporales de la marisma un medio adecuado para el desarrollo de muchas de sus especies.



Entre los dos medios permanentes estudiados, también pueden apreciarse divergencias notables en cuanto a su composición específica. Las causas hay que buscarlas en las distintas condiciones físicas (profundidad y tipo de sustrato), químicas (oxígeno disuelto y salinidad) o biológicas (diferencias de vegetación sumergida y orillas) que presentan las dos estaciones (Montes, 1980). De esta forma, la taxocenosis de Coleópteros acuáticos, con grandes diferencias funcionales, según las familias, encuentran un medio idóneo en la Laguna de Santa Olalla debido a la diversidad de nichos que ofrece el extenso pastizal de gramíneas que cubren sus orillas. Esta laguna no resulta apropiada para los Odonatos, ya que la concentración de oxígeno disuelto presenta importantes fluctuaciones, diarias y estacionales (Montes y cols., en prensa). La Laguna de Medina, debido a su profundidad y vegetación sumergida de characeas y potamogetonaceas resulta favorable para el desarrollo de la taxocenosis de Heterópteros y Odonatos, pero no para la de Coleópteros, ya que éstos necesitan vegetación emergente o flotante para la respiración de muchas de sus larvas.

### 1.1.2. *Frecuencia*

El término frecuencia, en el sentido de Balogh (1958), es un índice ecológico estructural y descriptivo que permite evaluar el grado de presencia de una especie. Se define como la relación, expresada en porcentaje entre el número de muestras en que se presenta una especie y el número total de muestras extraídas.

Tischler (1949) establece cuatro grupos de frecuencia de una especie animal en una determinada comunidad. Euconstantes ( $F = 75-100$  por 100), constantes ( $F = 50-75$  por 100), accesorias ( $25-50$  por 100) y accidentales ( $F < 25$  por 100).

En la figura 2 se presenta la distribución de las frecuencias del conjunto de las especies recogidas durante el estudio.

Se aprecia cómo existen diferencias notables entre las distintas clases de frecuencia según la temporalidad o permanencia del agua de las estaciones. Los medios temporales presentan muy pocas especies respecto a los permanentes que sobrepasan un 50 por 100 de frecuencia (constantes y euconstantes). Existen pocas especies capaces de poder soportar los cambios extremos del ambiente físico-químico de las aguas temporales de marisma, más de cinco meses de los ocho que mantienen el agua. Los medios estables, al presentar cambios menos bruscos durante su ciclo anual, permiten mantener un mayor número de especies con frecuencias más elevadas. Dentro de las especies euconstantes de los

medios temporales encontramos las especies más eurioidas, principalmente eurihalinas y euritermas del estudio. Encontramos fundamentalmente tres especies de Coleópteros Hidrofilidos: *Enochrus quadripunctatus* Hbst., *E. agrigentinus* Rttbg. y *Berosus spinosus* Stev. y un Corixido, *Sigara stagnalis* Leach. En los medios permanentes encontramos dos Dytiscidos: *Coelambus pallidulus* Aube y *C. confluens* F.; un Hidrofilido: *Berosus affinis* Brullé; dos Odonatos: *Ischnura graellsii* Rambur y *Sympetrum foscolombei* Selys, y principalmente los Heterópteros, con seis especies: *Corixa affinis* Leach, *Sigara stagnalis* Leach, *S. lateralis* Bach, *S. scripta* Rambur, *Plea minutissima* Leach y *Anisops sardea* H-Sch.

Respecto al número de especies pertenecientes a las clases accidentales y accesorias, los medios permanentes presentan una gran diferencia entre estas dos clases, mientras que en los medios temporales las cifras resultan más equilibradas. Esta distribución de frecuencias podría explicarse como que un gran número de especies, básicamente Coleópteros y algunos Heterópteros que emplean el vuelo como el medio básico para su dispersión, utilizan los medios permanentes como residencias temporales o finales de etapa de sus vuelos de búsqueda de alimento o de reproducción, permaneciendo escasos meses en las aguas de estas lagunas.

En los medios temporales aparece un mayor número de especies accesorias. Estas no se mantienen más de cuatro meses en sus aguas, pero son capaces de realizar, durante los meses favorables, su desarrollo larvario y abandonar el medio cuando las condiciones comienzan a ser adversas.

## 1.2. Estructura cuantitativa

### 1.2.1. Densidad de las poblaciones

La densidad o abundancia, definida como el número de individuos de una especie presentes en una determinada unidad de superficie o volumen y delimitada en el tiempo (Montes y Ramírez, 1980), ha sido utilizada como un índice ecológico para describir la estructura cuantitativa de las comunidades.

Este parámetro, en sistemas como los estudiados, caracterizados por la escasa profundidad media de sus aguas y extremas fluctuaciones, depende de varios factores ambientales, principalmente de las oscilaciones del nivel del agua (Zimmermann, 1960; Thiery, 1978). De esta forma, durante el período de máxima inundación, aparece un efecto de dilu-

ción de las poblaciones, y durante el período estival un efecto de concentración. Por tanto, varios de los ascensos o descensos de la densidad de las poblaciones a lo largo del ciclo anual son reflejo de los cambios ambientales y no debido a factores intrínsecos de la población.

Las condiciones atmosféricas, principalmente las lluvias y los vientos, también producen un efecto negativo en la captura de los individuos de las distintas especies durante la toma de las muestras.

En la tabla 2 se presentan las densidades de población, expresadas en número de individuos por metro cuadrado, para aquellas poblaciones de las taxocenosis de adultos y larvas con mayor importancia numérica para algunos de los meses del ciclo estudiado en tres estaciones de muestreo. Se anota la fecha del registro. Hay que indicar que para el cálculo del número de individuos por metro cuadrado, en la Laguna de Santa Olalla no se contabilizaron aquellas unidades de muestreo de los transectos que comprendían la hidrofase, debido a la distribución horizontal respecto al borde del agua, que ocupan las taxocenosis estudiadas (Pieczynska, 1972; Landin, 1976).

TABLA 2

DENSIDADES MAXIMAS DE POBLACION PARA DISTINTAS ESPECIES DE LAS TAXOCENOSIS ESTUDIADAS, EXPRESADAS EN NUMERO DE INDIVIDUOS POR  $m^2$ , EN TRES ESTACIONES DE MUESTREO. CICLO 1977/78

Especies	Laguna		Lucio del Aro		Caño Travieso	
	Fecha	Ind./ $m^2$	Fecha	Ind./ $m^2$	Fecha	Ind./ $m^2$
<i>Bidessus goudoti</i> ... ..	2- 8-78	2.303	—	—	—	—
<i>Coelambus parallelogrammus</i> .	23-12-78	85	—	—	—	—
<i>Ochthebius meridionalis</i> ... ..	2- 8-78	1.018	3- 7-78	780	20 -7-78	558
<i>Ochthebius viridis</i> ... ..	2- 8-78	957	—	—	—	—
<i>Berosus spinosus</i> ... ..	30-10-77	100	1- 3-78	94	4-12-77	216
<i>Berosus affinis</i> ... ..	2- 8-78	178	—	—	20- 7-78	90
<i>Sigara stagnalis</i> ... ..	1- 5-78	287	30- 5-78	586	31- 5-78	786
<i>Sigara lateralis</i> ... ..	1- 5-78	483	30- 5-78	74	31- 5-78	269
<i>Plea minutissima</i> ... ..	2- 8-78	507	—	—	—	—
<i>Ischnura graellsii</i> ... ..	—	—	30- 5-78	169	—	—
Larva <i>Halipus</i> sp. ... ..	—	—	31- 3-78	169	31 -3-78	73
Larva <i>Coelambus</i> sp. ... ..	—	—	—	—	31- 5-78	200
Larva <i>Berosus</i> sp. ... ..	—	—	30- 5-78	586	31- 5-78	311
Larva <i>Dryops</i> sp. ... ..	1- 3-78	157	—	—	—	—
Larva <i>Corixidae</i> ... ..	1- 5-78	230	30- 5-78	256	30- 4-78	1.161

Puede apreciarse cómo las poblaciones de Coleópteros acuáticos de menor tamaño (< 2 mm.) son las que alcanzan mayores densidades,

2.303 ind./m<sup>2</sup> para *Bidessus goudti* Cast. y 1.018 ind./m<sup>2</sup> para *Ochthebius meridionalis* Rey. Al igual que en Camarga, entre los Odonatos el género *Ischnura* Charp es el que presenta un mayor efectivo numérico (Aguesse, 1961; 1957a). Entre los Heterópteros, el corixido *Sigara stagnalis* Leach. registró las mayores densidades de población (786 ind./m<sup>2</sup>).

### 1.2.2. Dominancia

La abundancia relativa o dominancia de las especies viene definida como la relación entre el número de individuos de una especie y el número total de individuos de todas las especies. Se expresó en porcentaje y se utilizó como un índice para describir aspectos estructurales de la comunidad.

Se empleó la clasificación de Krogerus (1932) para evaluar la dominancia de las distintas poblaciones respecto al total de las taxocenosis estudiadas. De acuerdo con esta clasificación, las especies se consideran como dominantes ( $D > 5$  por 100), mediante dominantes ( $D = 2-5$  por 100) y poco dominantes ( $D < 2$  por 100).

En la figura 2 se representa en diagramas circulares el espectro de dominancia por taxocenosis y familias para cada una de las estaciones de muestreo.

Puede apreciarse cómo en los medios temporales las taxocenosis de Coleópteros y dentro de éstos la familia Hydrophilidae (adultos y larvas), y de Heterópteros, básicamente los adultos y larvas de la familia Corixidae, suponen más del 80 por 100 de las taxocenosis estudiadas. Los Odonatos, aunque con un considerable aporte de especies, no presentan gran importancia numérica (6,5 por 100) respecto al total.

En los medios permanentes existen sensibles diferencias respecto a la dominancia en las dos estaciones estudiadas. En la Laguna de Santa Olalla los Coleópteros, básicamente adultos, de Hidrofilidos y Ditiscidos suponen un 72 por 100 de la dominancia total. Los Heterópteros suponen un 25 por 100 en importancia numérica, principalmente adultos y larvas de Corixidos y adultos de Pleidae. Los Odonatos no adquieren en esta estación valores considerables de dominancia respecto al total (2,8 por 100).

En la Laguna de Medina, el espectro de dominancia se presenta de diferente forma. Los Heterópteros constituyen la taxocenosis más importante (67,3 por 100), distribuida de una forma bastante equitativa entre las diferentes familias, larvas y adultos de Pleidae, Corixidae y Notonectidae. La taxocenosis de Odonatos adquiere una mayor importancia (16,7 por 100), aunque sólo las familias Libellulidae y Coenagriidae. Los

Coleópteros constituyen la taxocenosis con menor importancia para esta estación (16,0 por 100).

En general, puede apreciarse cómo las estaciones de marisma, con aguas temporales, constituyen medios idóneos para el desarrollo de poblaciones con gran capacidad de vuelo y con desarrollos larvarios muy rápidos, como es el caso, básicamente, de los Hidrofílicos y Corixidos, encontrando en estos medios un lugar idóneo con abundancia de alimento disponible sólo durante un corto período del año, pero suficiente para completar sus ciclos y volar a otros medios acuáticos permanentes.

Los medios permanentes de las arenas se presentan para determinadas familias (Dytiscidae, Hydrophilidae, Pleidae y Corixidae) como lugares de residencia temporal y para algunas especies como sitios de reproducción. Otras familias, como Dryopidae, encuentran en esta estación su lugar idóneo para realizar su ciclo de vida, mientras que a los Odonatos, por las características físico-químicas, sustrato y vegetación, no les resulta un lugar adecuado para su desarrollo.

Las aguas permanentes de la Laguna de Medina, con un denso tapiz vegetal cubriendo sus fondos y un mayor volumen en la columna de agua que lo cubre, resulta un medio idóneo para el desarrollo del ciclo de vida de muchas especies de Heterópteros acuáticos y de Odonatos, pero no para el crecimiento de los Coleópteros.

En la figura 4 se presenta en histogramas los valores globales de dominancia, según las tres clases establecidas para las cuatro estaciones de muestreo. Hay que indicar que se han considerado los estados larvarios como poblaciones diferentes a la de los adultos, aunque pertenezcan a la misma especie (Cummins, 1975). Esto es debido a que, en general, pero principalmente en Coleópteros, las larvas poseen distintos requerimientos ecológicos que los adultos, habitando en medios acuáticos diferentes u ocupando distintos nichos dentro del mismo cuerpo de agua. Se aprecia cómo tanto para los medios permanentes como temporales el mayor número de poblaciones forman parte de la clase poco-dominante ( $D < 2$  por 100).

Por tanto, las diferentes taxocenosis estudiadas se componen de un gran número de poblaciones que se presentan de una forma más o menos esporádica y con escasa dominancia y un pequeño número de poblaciones con mayor o menor frecuencia pero responsables de la mayor parte del número total de individuos presentes durante todo el ciclo.

En general se puede apreciar cómo la marisma resulta un medio favorable para la reproducción y desarrollo de numerosas especies perte-

recientes a las tres taxocenosis que poseen un crecimiento larvario muy corto y mecanismos de adaptación a la sequía.

Los medios permanentes de arenas se comportan como lugares, básicamente, de morada temporal más que para la reproducción, y los medios permanentes del sector endorreico aparecen como lugares idóneos para la reproducción de las especies de Heterópteros y Odonatos con crecimientos larvarios largos o cortos, pudiendo estos últimos realizar uno o más desarrollos anuales.

### 1.2.3. *Diversidad*

La diversidad es uno de los índices que más se han usado en ecología para caracterizar estructuralmente a las comunidades biológicas y los ecosistemas, ya que es un notable distintivo biológico medible a nivel de comunidad en la organización ecológica (Margalef, 1972).

Es un concepto que ha sido interpretado de diferentes formas según los autores, dependiendo principalmente de la escala del estudio (Montes y Ramírez, 1978). De una forma general es una medida del grado de organización de los ecosistemas y generalmente su valor aumenta en el curso de la sucesión (Margalef, 1967, 1974).

La utilización más común de estos índices ha sido la de condensar e interpretar de una forma fácil grandes cantidades de datos biológicos en un número comprensible y que pueda ser usado por personas no especialistas (Godfrey, 1978), de aquí su empleo generalizado en los estudios de gestión y ordenación de recursos naturales. Hulbert (1971), Peet (1975), May (1976), Kaesler y Herricks (1979), entre otros, ponen de manifiesto el uso abusivo y, en muchos casos, erróneo del concepto de diversidad, al tratarse de condensar de una forma radical una información sobre el total de una comunidad en un simple índice. De todas formas, el empleo de este índice, bajo un aspecto crítico, puede servir como una buena herramienta de trabajo para la interpretación de grandes series de datos biológicos.

Existe una extensísima literatura sobre la medida de la diversidad; cabe citar las revisiones de Whitakker (1972), Margalef (1974), Peet (1974), Pielou (1975). Para el estudio se ha empleado el índice de Shannon-Weaver (1949), basado en la teoría de la información:

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i$$

Asimismo, se ha calculado la diversidad máxima o hipotética, es de-

cir, la diversidad que se alcanzaría si todas las especies (s) estuvieran representadas por el mismo número de individuos:

$$H_{(m\acute{a}x)} = \log_2 S$$

El cociente entre H y  $H_{(m\acute{a}x)}$  representa la contribución relativa de la riqueza de especies al valor de diversidad, es el concepto llamado «equidad» o «uniformidad» (E) (Hulbert, 1971).

La tabla 3 presenta los distintos valores de H;  $H_{(m\acute{a}x)}$  y «equidad» para las cuatro estaciones de estudio, considerando todo el período de muestreo.

TABLA 3

VALORES DE DIVERSIDAD ESPECIFICA DE SHANNON (H), DIVERSIDAD MAXIMA ( $H_{m\acute{a}x}$ ) Y DE EQUIDAD (E) PARA LAS CUATRO ESTACIONES DE MUESTREO, DURANTE EL CICLO 1977/78

		Lucio del Aro	Caño Travieso	Laguna de Sta. Olalla	Laguna Media
H	(bits)	3,18	3,11	3,66	4,03
$H_{m\acute{a}x}$	(bits)	5,32	5,43	6,17	5,46
H	(%)	61,65	62,79	59,32	73,81

Como cabía esperar, los medios temporales de marisma son los que presentan los valores más bajos de diversidad; este hecho se acentúa al considerar la diversidad calculada como media mensual, debido al carácter fluctuante de su ambiente. La Laguna de Medina posee las cifras más altas de diversidad y equidad, reflejando el carácter mesotrófico y permanente de sus aguas, junto al aislamiento geográfico en el que se encuentra respecto a la estación del sector de arenas, rodeada por numerosas charcas y lagunas temporales y permanentes. Los cuerpos de aguas del sector endorreico, aunque pueden ser alcanzados por diferentes especies con un gran potencial de dispersión, utilizándolos como residencias temporales, en general presentan poblaciones con una evolución autónoma respecto a los medios acuáticos que le rodean, debido a la distancia a que se encuentran. Este hecho permite el establecimiento de comunidades con una considerable estabilidad y complejidad en sus relaciones.

La Laguna de Santa Olalla, con un valor medio de diversidad, pero con el más bajo de equidad, aparece como un lugar de continuas salidas y entradas de un gran número de especies accidentales, principalmente



Coleópteros y Heterópteros, durante los vuelos de alimentación, reproducción o en el período de sequía según los distintos cambios ambientales que se vayan produciendo en las aguas de las marismas y cuerpos de aguas adyacentes, asentándose comunidades con estabilidad media e interacciones simples.

## 2. ASPECTOS DINÁMICOS: EVOLUCIÓN ESTACIONAL DE LAS TAXOCENOSIS

La cinemática de poblaciones o el estudio de los cambios que experimentan las poblaciones puede visualizarse como la tensión entre la tendencia de una población a crecer y los límites que el medio donde vive impone a dicho crecimiento (Saila y Swartz, 1976). La forma en que los distintos mecanismos de control ambiental actúan sobre las poblaciones no está todavía muy desarrollada. Respecto a las especies de las taxocenosis estudiadas, excepto para el orden de los Odonatos, del que existe una información importante por los estudios realizados sobre este grupo en las marismas de la Camarga en Francia, para las poblaciones de Heterópteros acuáticos y sobre todo de Coleópteros acuáticos estudiados, la información sobre su biología y ecología es muy escasa.

El conocimiento de la variación estacional de las poblaciones es necesario para la formulación de hipótesis relacionadas con la estructura, estabilidad, persistencia, complejidad y diversidad de la comunidad (Boesch y cols., 1976).

### 2.1. Variación estacional de los índices estructurales

#### 2.1.1. Densidad y riqueza de especies

En las figuras 5 y 6 se presenta la distribución mensual de la estima relativa de la densidad (número de individuos por número mangadas de colador), junto con el número de especies pertenecientes a las distintas taxocenosis consideradas en las cuatro estaciones de muestreo.

En las estaciones temporales de marisma se observan bajas densidades durante el período frío (diciembre, enero) y aumento gradual desde el período templado (febrero, marzo), hasta llegar al máximo de primavera acentuado en mayo por la pérdida progresiva de agua. Después, la densidad disminuye y las poblaciones se concentran en los pocos centímetros de agua que permanece durante el último mes del período hídrico del ciclo anual. Durante el período seco, desde finales de julio o principios de agosto hasta noviembre o principios de diciembre (según los distintos ciclos hidrológicos) la comunidad acuática, excepto unas pocas



especies que pueden pasarlo bajo determinadas formas de resistencia, desaparece y es sustituida por una comunidad terrestre de «reemplazo», hasta la llegada de las lluvias.

La curva del número de especies sigue una evolución similar a la de la densidad con un máximo de 22 especies en mayo para el Caño Travieso y 20 especies para el Lucio del Aro. El mínimo es de 6 especies para las dos estaciones en enero y julio.

Para los medios permanentes, la estación de la Laguna de Medina presenta dos períodos favorables. Un máximo en otoño (septiembre, octubre), seguido de una disminución gradual durante el período invernal y comienzos de primavera, en el que el alto nivel de agua de la laguna contribuye a la dispersión de las especies. A continuación tiene lugar un nuevo máximo al final de la primavera y principio de verano (mayo-julio). La riqueza de especies sigue una relación muy estrecha con la densidad. El coeficiente de correlación entre ambos índices es altamente significativo,  $r = + 0,689$  ( $P \leq 0,01$ ). El máximo número de especies se presenta en septiembre, con 27 especies, y el mínimo en enero, con 12 especies.

En la Laguna de Santa Olalla la distribución estacional de la densidad presenta dos máximos (septiembre 1977 y julio 1978), que coinciden con los mínimos de nivel del agua de la laguna, las distintas poblaciones se encuentran concentradas en una estrecha franja de raíces del pastizal de sus orillas. Otros dos máximos en otoño (octubre) y primavera (abril) parecen ser realmente consecuencia de las propias poblaciones y no de efectos ambientales. Los mínimos de densidad tienen lugar durante los meses de invierno. La curva de riqueza, a diferencia del resto de las estaciones, no evoluciona paralelamente a la de la densidad. El coeficiente de correlación entre ambos índices no es significativo,  $r = + 0,14$ .

Se aprecia un aumento del número de especies durante el verano y otoño, probablemente como consecuencia de la sequía de las aguas en la marisma y sobre todo de las charcas temporales del sector de arenas. El máximo de riqueza se presenta en invierno, junto con los mínimos de densidad afectado por el alto nivel del agua. Este máximo de especies formado básicamente por especies de Coleópteros Hidrofilidos es debido al ambiente favorable que encuentra esta taxocenosis en el pastizal de gramíneas de sus orillas que ocupa su máxima extensión. Después se produce una considerable disminución del número de especies, coincidiendo con un máximo de densidad debido a la presencia de estados larvarios. La disminución de riqueza puede ser debida a la mortandad de los individuos del ciclo anterior o a vuelos de dispersión. El comienzo temprano del período de sequía durante el ciclo de 1978 hizo que el nú-

mero de especies aumentara considerablemente con un máximo de 26 especies en junio y julio.

De una forma general, para los diferentes medios acuáticos estudiados en la zona, existen dos periodos propicios para el desarrollo numérico y riqueza de las distintas taxocenosis, el otoño y la primavera, periodos considerados como favorables para los diferentes ecosistemas de la zona mediterránea, debido principalmente a factores de tipo climático (temperatura, precipitación).

### 2.1.2. Dominancia

En las figuras 7 y 8 se representa la variación mensual cualitativa, cuantitativa y el total de la dominancia de los imagos y estados larvarios de las taxocenosis estudiadas.

En los medios temporales de la marisma se aprecia cómo los imagos de los Coleópteros es el grupo que domina durante los meses extremos de la fase hídrica del ciclo. Durante el resto del ciclo, los estados larvarios de los Coleópteros y Heterópteros, junto con los adultos de éstos, son los grupos dominantes. Los Odonatos, en relación al resto de taxocenosis estudiadas, son poco abundantes, excepto las poblaciones de *Ischnura graellsii* Rambur.

En las aguas permanentes de la Laguna de Medina principalmente los adultos y larvas de Heterópteros, junto con las larvas de Odonatos, son los grupos que dominan durante el ciclo. Las larvas de Coleópteros forman el grupo menos importante.

En la Laguna de Santa Olalla, excepto a finales del invierno y comienzos de la primavera, los adultos de Coleópteros dominan básicamente sobre el resto de las taxocenosis. El resto de los grupos poseen determinados periodos localizados de dominancia.

### 2.1.3. Diversidad

En las figuras 9 y 10 se representa la variación mensual de los índices de diversidad específica de Shannon-Weaver, diversidad máxima y equidad del conjunto de las taxocenosis consideradas para las cuatro estaciones de muestreo.

En los medios temporales de marisma durante los dos primeros meses del período hídrico (diciembre, enero) se dan los valores mínimos de estos índices. Estas cifras reflejan la instalación de una comunidad con baja estabilidad ( $E = 21-36\%$ ); formada por unas pocas especies migradoras de Coleópteros y Heterópteros, *Berosus spinosus* Stev, *Enochrus agrigen-*

*tinus* Hbst, *E. quadripunctatus* Rttbg, *Haliphus andalusicus* Wehm, *Sigara stagnalis* Leach y *S. lateralis* Leach. Estas especies colonizan un medio con una gran cantidad de nichos ecológicos vacíos, por lo que las relaciones inter e intraespecíficas entre las poblaciones de esta comunidad pionera van a ser muy débiles.

El comienzo de una fase favorable climatológicamente con el aumento progresivo de la temperatura y activación del desarrollo de la vegetación de los fondos, va a traer consigo una mayor complejidad de relaciones debido al desarrollo larvario de las distintas especies pioneras y otras nuevas de Coleópteros y Heterópteros, junto con la de los Odonatos, eclosionadas a partir de los huevos que permanecían en diapausia y nuevas puestas. La comunidad posee un considerable grado de estabilidad ( $E = 71-76 \%$ ), no existen poblaciones dominantes. A partir del mes de marzo, el aumento progresivo de determinados estados larvarios, como los de *Berosus* sp. y de Corixidos, hacen disminuir los valores de diversidad y equidad. En mayo, a pesar de la dominancia de estas poblaciones, la disminución del nivel del agua y concentración de las poblaciones hace detectar un gran número de poblaciones ( $H_{\max} = 5,1$  bits), aumentando el índice de diversidad por una mejor distribución numérica de las poblaciones que integran la comunidad.

La pérdida progresiva de agua de estos medios a partir del mes de mayo, con la consiguiente modificación de los factores físico-químicos, principalmente cloridad y temperatura, hace que la mayoría de las especies con capacidad de desplazamiento abandonen estos medios; favoreciendo el asentamiento de unas pocas especies (*Ochthebius meridionalis* Rey, *Berosus affinis* Brullé), capaces de resistir los valores extremos de los parámetros físico-químicos del medio. La diversidad presenta un valor muy bajo ( $H = 1,6 \%$ ) y la equidad un valor medio ( $E = 51 \%$ ).

En las aguas permanentes de la Laguna de Medina los valores de estos índices van más o menos ligados al desarrollo del tapiz vegetal de Characeas y Potamogetonaceas de sus fondos, así, durante su desarrollo (junio a agosto de 1977 y febrero a mayo de 1978) presentan valores máximos ( $H = 3,7$  bits;  $E = 84 \%$ ) y durante su ausencia (octubre-enero) sus valores más bajos ( $H = 1,9$  bits;  $E = 50 \%$ ). Este tapiz vegetal supone un medio idóneo en la distribución de estas taxocenosis y homogeneización de sus efectivos numéricos.

En la Laguna de Santa Olalla la distribución temporal de estos índices presenta un cuadro diferente al del resto de las estaciones. Existe una estrecha relación entre éstos y las oscilaciones del nivel del agua, reflejada en la extensión de la ecofase litoral formada por un pastizal eutró-

fico de gramíneas. Este césped permite el desarrollo de una comunidad estable y equilibrada durante todo el tiempo que se encuentra cubierto por el agua, como lo demuestran los altos valores de diversidad ( $H = 3,9$  bits) y equidad ( $E = 82,2\%$ ), excepto para los meses de marzo y abril, en que una proliferación de adultos y larvas de Corixidos rompen el equilibrio de la comunidad. Los valores máximos de estos índices se presentan, a diferencia del resto de estaciones, en invierno, debido al abrigo que ofrece este tipo de hábitat vegetal, permitiendo el desarrollo de una comunidad estable y a la vez homogeneizada por el alto nivel de agua de la laguna. Los valores mínimos coinciden con los mínimos de agua en los que el césped deja de estar cubierto por las aguas y favorece el desarrollo de poblaciones de pequeño tamaño de Coleópteros y Heterópteros que ocupan los restos de raíces descubiertos por un escalón lateral, alcanzando importantes densidades de población: *Bidessus goudoti* Cast. ( $2.303 \text{ ind/m}^2$ ), *Ochthebius meridionalis* Rey ( $1.018 \text{ ind/m}^2$ ), *O. viridis* Peyr ( $957 \text{ ind/m}^2$ ) y *Plea minutissima* Leach ( $507 \text{ ind/m}^2$ ).

Con objeto de comparar la dispersión o la variabilidad relativa de la distribución de estos tres índices utilizados como medida del grado de organización de la comunidad, se calcularon sus respectivos coeficientes de variación (C. V.), cuyos valores para cada estación de muestreo se expresan en la tabla 4. Con objeto de aumentar la significación estadística en el sector de marisma debido al escaso número de muestras (8 meses) se han considerado conjuntamente las muestras del Caño Travieso y Lucio del Aro.

TABLA 4

VALORES DEL COEFICIENTE DE VARIACION DE LOS INDICES ECOLOGICOS, DIVERSIDAD ESPECIFICA (H), DIVERSIDAD MAXIMA ( $H_{\max}$ ) Y EQUIDAD (E) PARA LOS TRES SECTORES ESTUDIADOS DURANTE EL CICLO 1977/78

C. V. %	Marisma	Laguna Sta. Olalla	Laguna Medina
H	37,1	23,3	17,3
$H_{\max}$	20,5	3,9	36,8
E	24,9	22,2	14,9

Los medios de marisma, debido al carácter temporal e inestable de su ambiente, poseen los menores valores de diversidad, especialmente en sus valores medios ( $H = 2,2$  bits), junto con el mayor valor de variabilidad relativa (C. V. = 37,1 %). Presenta en valores medios los mínimos de equidad ( $S = 55,1\%$ ) y los máximos de variabilidad (C. V. = 24,9 %),

indicándonos una sucesión de poblaciones dominantes que van encontrando sus condiciones óptimas en determinados períodos del ciclo.

La Laguna de Santa Olalla presenta un considerable valor medio de diversidad ( $H = 3,0$  bits) y de variabilidad (C. V. = 23,3 %). Posee un alto valor de diversidad global máxima ( $H_{\max} = 6,17$  bits) y una mínima variabilidad (C. V. = 3,9 %), indicándonos una gran riqueza de especies durante todo su ciclo, poniendo de manifiesto la utilización de esta laguna como una estación de resistencia temporal para determinadas especies migradoras. El valor más bajo de equidad global, aunque considerable ( $E = 59,3$  %) y una significativa dispersión (C. V. = 22,2 %) indican una buena estabilidad de la comunidad, pero no en etapas de larga duración.

Las aguas de la Laguna de Medina presentan los valores globales de diversidad más elevados ( $H = 4,03$  bits) y menor variabilidad (C. V. = 17,3 %) y las cifras más altas de equidad ( $E = 73,81$  %) y menor variabilidad (C. V. = 14,9 %). Estas cifras nos indican la presencia de una comunidad estable, equilibrada, en la que no existen durante su ciclo poblaciones excesivamente dominantes. El valor muy elevado del coeficiente de variación (C. V. = 36,8 %) para la diversidad máxima nos indica una baja colonización de sus aguas por las especies migradoras manifestando el carácter más o menos autónomo de su comunidad debido a su aislamiento geográfico, presentando una variación temporal secuencial en el número de especies desde invierno, pobre en especies, hasta la primavera con una gran riqueza de especies.

## 2.2. Variación estacional de las poblaciones estudiadas

### 2.2.1. Odonata

Aunque para determinar de una forma precisa los hábitats, ciclos de vida, patrones de colonización y estacionalidad de las distintas poblaciones de insectos acuáticos de las taxocenosis estudiadas hubiera sido necesario considerar una serie de características, además de la densidad, como son: maduración de ovarios, lugares de ovoposición, eclosión y desarrollo larvario, emergencia, dispersión, etc..., es posible detectar y explicar de una forma general patrones de distribución temporal de la densidad de las poblaciones más importantes, en cuanto a frecuencia y dominancia, en el estudio. Estudios autoecológicos intensivos sobre determinadas poblaciones permitirán confirmar de una forma concreta las distintas hipótesis formuladas sobre los ciclos de vida de las mismas.

Los resultados gráficos se presentan como histogramas y curvas de población. Las estimas absolutas y relativas se expresan en este apartado

como la suma de todos los individuos de una especie recogidos en las 20 unidades de muestreo de colador empleados en cada mes. Se ha utilizado transformación logarítmica de los datos. El número de individuos por unidad de superficie pierde interés en este contexto cuando se hacen comparaciones entre individuos de una misma especie y no entre especies.

Las estimas relativas se presentan como curvas de población.

En las figuras 11 y 12 se presentan las estimas absolutas y relativas de aquellas poblaciones de Odonatos que aparecen en número y frecuencia significativos como para detectar su pattern general de distribución temporal.

Respecto a los Zygópteros, los Léstidos, *Lestes barbarus* Fabr, *L. macrostigma* Eversm, y *Sympecma fusca* Van der Linden, se encuentran íntimamente asociados a las aguas temporales del sector de marisma. Comienzan a encontrarse larvas e *L. macrostigma* Eversm, y *L. barbarus* Fabr, desde febrero con un máximo de larvas adultas en marzo, abril para *L. macrostigma* Eversm, y abril y mayo para *L. barbarus* Fabr (figs. 11.1 y 12.2). Se observa volar a los primeros adultos de *L. macrostigma* Eversm, a partir de finales de febrero, con máximo de adultos en vuelo en marzo y abril y algo desplazado para *L. barbarus* Fabr. Aguesse (1961) da un período de vuelo para la Camarga desde finales de mayo a mediados de septiembre para *L. barbarus* Fabr, y desde mediados de mayo a mediados de septiembre para *L. macrostigma* Eversm, encontrándose, por tanto, el ciclo sensiblemente adelantado en la zona de estudio respecto al resto de Europa.

*Sympecma fusca* Van der Linden, parece realizar su desarrollo entre abril y mayo (figura 11.3) algo desplazado respecto al resto de léstidos y adelantado en comparación a la Camarga que se indica desde mayo a junio (Aguesse, 1961). Este léstido se desarrolla cuando las poblaciones de *L. barbarus* Fabr. comienzan a declinar y ya no se encuentran larvas de *L. macrostigma* Eversm.

*Ischnura graellsii* Rambur, especie claramente ubiquista, aparece ligada tanto a las aguas dulces como salobres, permanentes o temporales. En el Lucio del Aro y Caño Travieso tiene un desarrollo desplazado respecto al resto de los léstidos (figura 11.4), con un máximo desarrollo larvario en mayo (169 ind/m<sup>2</sup>), cuando ya las aguas poseen una importante concentración salina (mixo-mesohalinas y mixo-polihalinas).

La segregación temporal que se observa en el desarrollo de las poblaciones de los cuatro zygópteros, que se encuentran en la marisma, que posiblemente coincide con períodos máximos de emergencias también segregados en el tiempo, es un mecanismo muy importante tanto

para las poblaciones de larvas como adultos para poder reducir la competencia interespecífica en áreas de coexistencia (Benke y Benke, 1975; Ingram, 1976).

En las dos estaciones de aguas permanentes estudiadas, *I. graellsii* Rambur, presenta una variación estacional diferente (figura 12,1). En la Laguna de Medina parece desarrollar completa o parcialmente tres desarrollos larvarios por año; final de otoño e invierno, primavera y comienzos del verano y verano-otoño. En la Laguna de Santa Olalla se encontró solamente un único desarrollo larvario importante aproximadamente desde abril a agosto. La falta de larvas desde septiembre a marzo podría deberse no a diferencias de salinidad o fuente alimenticia, pues en esta época del año se desarrollan grandes cantidades de zooplancton y de Quironómidos, que constituyen, básicamente, su dieta alimenticia. Las causas pueden ser varias, por una parte, el efecto de dilución. Si el desarrollo larvario de otoño e invierno no es muy importante numéricamente, el aumento del nivel del agua de la laguna desde octubre a marzo podría disminuir la probabilidad de capturar a los individuos. Otra causa podría radicar en la existencia de importantes poblaciones de peces carnívoros, como la anguila o con tendencia depredadora como *Cyprinus carpio* (Hernando, 1978). Pero, sobre todo, la presencia continuada durante todo el ciclo, a pesar de no ser citada para la Laguna de Santa Olalla por este autor, de *Gambusia affinis*, que llega a ser muy abundante en determinada época del año en sus orillas (331 ind/m<sup>2</sup> en el mes de agosto de 1977). Este pez explota intensamente la ecofase del pastizal, donde se encuentra la mayor parte de las taxocenosis de macroinvertebrados acuáticos. Hernando (1978), en el estudio de su dieta alimenticia en las marismas del Guadalquivir, lo sitúa como omnívoro con tendencia a alimentarse de rotíferos, crustáceos e insectos. Hulbert y cols. (1972) y Thiery (1978) encuentran una importante reducción de las poblaciones de insectos acuáticos en los medios habitados por *Gambusia affinis*. Aunque la fauna piscícola de la Laguna de Medina no ha sido estudiada, es común en las lagunas salobres del interior poseer una baja diversidad en peces (Bayly, 1972; Scudder, 1976). También hay que considerar que durante el ciclo 1976-77 esta laguna se secó completamente. Una tercera causa podría ser la diferencia entre hábitats que presentan las dos lagunas, mientras que en la Laguna de Medina, se encuentra prácticamente durante todo el año más o menos desarrollado el tapiz vegetal de sus fondos compuesto por *Chara sp* y potamogetonáceas (*Zaenichelia peltata* y *Potamogeton pectinatus*), hábitat preferido para el desarrollo de los Zygópteros, en la Laguna de Santa Olalla, a partir del mes de octubre hasta, prácticamente, el mes de mayo, la ecofase dominante la constituye el



pastizal más o menos denso, con gran cantidad de limos y que no resulta apropiada para el desarrollo de las larvas de Odonatos. Otra explicación puede ser las importantes fluctuaciones en las concentraciones de oxígeno que se dan en la laguna desde noviembre-abril. La causa final habría que buscarla en un estudio más profundo de cada una de ellas o la interacción entre ellas, más que en un estudio de la calidad de las aguas.

Entre los Aeschnidos, *Aeschna mixta* Latr, se encuentra localizada en las dos estaciones de la marisma. Se recogieron larvas desde febrero hasta mayo (figura 11.5), mientras que en la Camarga se encuentran larvas desde finales de marzo hasta junio (Aguesse y Testard, 1967). Respecto a los adultos, en la zona de estudio comienzan a volar a finales de marzo y en la Camarga a partir de mediados de junio.

*Anax imperator* Leach, el otro Aeschnidae estudiado, se encuentra localizado para las cuatro estaciones en la Laguna de Medina, donde se recogió durante todo el período de estudio, aunque de una forma más o menos irregular (figura 12.2). Se encuentran durante todo el período larvas de diferentes tamaños. Esto es debido a las diferencias en las tasas de crecimiento de esta especie (Corbet, 1957). A partir de una determinada puesta, mientras que un grupo de larvas puede alcanzar el estado adulto en un año, otro grupo de la misma puesta necesita dos años para completar su desarrollo, encontrándose, por tanto, en cualquier momento del año, larvas de distintos tamaños. Estas diferencias de desarrollo larvario según las especies, e incluso dentro de la misma especie, como *A. imperator* Leach, están ligadas a una diferencia del metabolismo. Ciertas especies o individuos pueden asimilar más que otras, lo que les permite efectuar el desarrollo más rápido. Esto debe implicar la existencia de un carácter hereditario responsable de la intensidad del metabolismo y, por tanto, de su velocidad de crecimiento (Aguesse y Testard, 1967). Esta importante diferencia, en el metabolismo larvario de los Odonatos tiene una influencia muy marcada en la bioenergética de las diferentes poblaciones del medio acuático donde viven. Las larvas de crecimiento rápido ponen en un tiempo breve a disposición de los depredadores, una cantidad importante de materia viva mientras que las de crecimiento lento lo hacen igual, pero en un intervalo de tiempo más amplio. Las larvas de crecimiento rápido deben encontrar en un período corto de tiempo el alimento necesario para completar su desarrollo, mientras que las de crecimiento lento deben encontrar la misma cantidad global de alimento que las de crecimiento rápido pero repartido en el tiempo. Esto va a implicar la presencia de Odonatos de crecimiento rápido en medios muy fluctuantes y productivos capaces de poner a disposición de los organismos en poco tiempo la cantidad de alimento necesario para completar



su desarrollo (Hodgkin y Watson, 1958), mientras que larvas de crecimiento lento se suelen encontrar en medios estables con carácter más o menos oligotrófico o mesotrófico que pueden ofrecer pequeñas cantidades de alimento, pero durante todo el año (Aguesse y Testard, 1869).

Este mecanismo de larvas, con diferentes tasas metabólicas dentro de una misma especie, como el caso de *Anax imperator* Leach, puede interpretarse como un tipo de estrategia evolucionada como respuesta a mantener la supervivencia de la especie en medios diferentes, fundamentalmente en aquellos muy fluctuantes o sometidos a condiciones ambientales altamente erráticas. De esta forma, en las aguas temporales de la marisma, *Anax imperator* Leach, se encuentra en muy baja densidad, pero con determinada frecuencia.

Dentro de los Libelullidae, *Orthetrum cancellatum* L., a pesar de ser frecuente verlo volar a partir del mes de junio en el sector de arenas, sólo se encontraron larvas en la estación de la Laguna de Medina (figura 12, 3). Esta larva, a diferencia de las restantes, vive enterrada en el sustrato, necesitando determinados requisitos del mismo para poder desarrollarse. Robert (1958) anota tres años para completar su desarrollo.

*Crocothemis erythraea* Brulle, y *Sympetrum foscolombei* Selys, principalmente la última, han sido las larvas de Anisópteros más abundantes en las cuatro estaciones estudiadas. En la Laguna de Santa Olalla se recogieron larvas de las dos especies, pero no en abundancia y frecuencia suficiente como para describir su distribución temporal, tal vez por alguna de las causas ya apuntadas para *I. graellsii* Rambur. *C. erythraea* Brullé, aunque recogido de una forma menos abundante y constante parece poseer una distribución y estrategia similar a *S. foscolombei* Selys. En la marisma (figuras 11.6 y 11.7) comienzan a recogerse larvas de ambas especies a partir de febrero hasta junio, observando imagos a partir de finales de marzo. En la Laguna de Medina, al igual que con *I. graellsii* Rambur, estas especies, más claramente *S. foscolombei* Selys, parece presentar tres desarrollos larvarios, uno durante finales del otoño e invierno, de mucha importancia, otro desde primavera a comienzos del verano y otro desde el verano hasta el otoño.

En general, pueden apreciarse diferencias significativas entre las cuatro estaciones, no solamente en la composición específica de esta taxocenosis, sino también en el pattern de distribución temporal o estacional de sus poblaciones.

Aunque existen diferencias marcadas en las características físico-químicas de las aguas de las estaciones muestreadas según los 3 tipos de sectores ambientales delimitados (Montes, 1980), muchas de las causas

de la repartición en estos medios de las larvas de Odonatos autóctonos de la zona de estudio hay que buscarlas en diferencias en los distintos hábitats y peces depredadores (Mossberg y Nyberg, 1979) que presentan las cuatro estaciones que van a permitir que pueden ser colonizados por sus larvas. Estos hábitats dependen del sustrato (Aguesse, 1960) y vegetación acuática y emergente que es necesaria para el desarrollo de las larvas y puestas de los adultos (Aguesse, 1955).

En los medios salobres temporales de la marisma parece que, básicamente la desecación de estos medios junto con el aumento progresivo de salinidad y temperatura, son los factores ecológicos de acción controlante sobre las distintas estrategias de colonización, desarrollo larvario, presencia, duración y distribución temporal de las distintas poblaciones de larvas de los Odonatos que la ocupan. En estos medios puede apreciarse dos tipos de desarrollo larvario. Uno de ellos representado por *L. macrostigma* Eversm, *L. barbarus* Fabr, *A. mixta* Latr, y posiblemente *S. fusca* Van der Linden, y otro el que pasan *I. graellsii* Rambur, *C. erythraea* Brullé y *S. foscolombeii* Selys. Ambos desarrollos se caracterizan por poseer estados larvarios de muy corta duración, característica ésta de los Odonatos de las regiones tropicales (Cobert, 1964; Weir, 1974), en las que el ritmo estacional de las especies no está ligado a las diferencias de fotoperíodo o temperatura, como en el caso de las regiones templadas, sino a las estaciones secas y húmedas.

Dentro del primer grupo, los adultos ponen los huevos en el interior de los tallos aéreos de las plantas emergentes, básicamente los juncos, antes de acabar de secarse la marisma. Los huevos entran en un período de diapausia, pasando de esta forma todo el período de sequía. Estos huevos no eclosionan hasta el invierno siguiente, según las temperaturas medias y extremas del agua, período en el cual la marisma vuelve a estar llena de agua. Las larvas emergidas pueden completar su desarrollo en 6 a 8 semanas en los léntidos (Aguesse, 1961) y algo más en *A. mixta* Latr (Aguesse y Testard, 1967) para las aguas de la Camarga. La duración de los distintos estados larvarios de las especies vendrán sincronizados por los umbrales sucesivos de temperatura en que se realizan las eclosiones de los huevos y metamorfosis de las larvas, junto con el aumento progresivo de salinidad que irá seleccionando las poblaciones más eurihalinas. El resultado de este proceso se verá reflejado en el período de emergencia, comienzo y duración del vuelo de los adultos. El interés de la diapausia de los huevos va a permitir a las especies pasar el período desfavorable, en este caso el período de sequía, sin sufrir una importante mortandad (Corbert, 1962). Las especies de este grupo forman, pues, un

tipo de desarrollo perfectamente adaptado al carácter temporal de estas aguas. Las especies necesitan un año para poder completar su ciclo.

El segundo tipo de desarrollo puede completar su ciclo en menos de un año. Los huevos son puestos por las hembras al final del otoño cuando la marisma ya está llena de agua, bien en los tallos sumergidos, caso de *I. graellsii* Rambur, bien en la superficie libre del agua, durante esta época muy extensa, caso de *S. foscolombeii* Selys, y *C. erythraea* Brullé. Los huevos emergen sin período de diapausia a los 8 ó 20 días (Aguesse, 1968). El hecho de no encontrar larvas durante los meses de diciembre y enero de estas tres especies mientras que eran más o menos frecuentes por esas fechas en la Laguna de Medina, puede estar, bien en la existencia de un estadio de prolarva lo suficientemente pequeño como para que disminuya enormemente la eficacia de los métodos de recolección y extracción, o bien que la ausencia, por estos meses, del tapiz vegetal de sus fondos, necesario para crear el microambiente donde se desarrollan las larvas, retrasen de alguna forma su eclosión. Las larvas de estas especies necesitan, según las temperaturas, de 5 a 7 meses para completar su desarrollo y dar la emergencia de los adultos que comienzan a aparecer en la marisma a finales de marzo. La duración del desarrollo larvario de estas especies, aunque corto comparado con otras, implica mecanismos importantes de regulación osmótica e iónica, pues cuando van completando su desarrollo la mayoría de los individuos las aguas de la marisma poseen una importante concentración salina (Montes y cols., 1982 c).

Aguesse (1955, 1960, 1961) anota en la Camarga para *C. erythraea* Brullé, *S. foscolombeii* Selys, *I. elegans* Van der Linden e *I. pumilio* Charp, una segunda puesta en los arrozales que bordean los medios naturales. De esta forma, los adultos pueden dar una segunda generación desde el verano hasta el otoño, explicándose de esta forma el largo período de vuelo para los adultos de estas especies. Aunque no hemos prospectado los arrozales, el hecho de observar los adultos en plena actividad a finales del otoño y comienzos del invierno, y Ferreras (1976) encontrar abundantes larvas de las tres especies en los arrozales de Isla Mayor, parece confirmar que en la marisma del Guadalquivir también podrían emplear la misma estrategia estas tres especies. De esta forma, los adultos emergidos durante el ciclo efectuado en la marisma, al secarse ésta, realizan una nueva puesta en los arrozales ya inundados en esa época, así como probablemente sobre cualquier medio con carácter permanente que reúna las características necesarias para la puesta y desarrollo larvario, teniendo lugar una nueva generación, posiblemente más corta que la anterior, debido al aumento de las temperaturas medias del agua en

estos medios caracterizados por su escasa profundidad. Los adultos de esta generación realizan la puesta de nuevo en la marisma ya llena de agua. Todo esto parece indicar que los ciclos pueden alargarse o acortarse según el balance hidrológico anual. Así, una desecación rápida de la marisma provocaría una mortandad más o menos importante de las poblaciones de larvas aún en desarrollo. Una tardanza en las lluvias otoñales provocaría la muerte de los adultos de la segunda generación sin realizar la puesta en las marismas, por lo que la densidad de las poblaciones de los adultos puede ser muy variable, según las condiciones meteorológicas (Aguesse, 1960).

Dentro de los medios permanentes estudiados, más que la cantidad en sales de sus aguas, el tipo de hábitat (sustrato y vegetación), la concentración de oxígeno disuelto y presencia significativa de peces depredadores parecen ser los factores ecológicos controlantes de la repartición de las especies. Aparecen en estos medios especies de ciclos largos, como *O. cancellatum* L. y *A. imperator* Leach, junto con especies de menos requerimientos ecológicos, como *I. graellsii* Rambur, *S. foscolombeii* Selys y *C. erythraea* Brullé, capaces de dar total o parcialmente dos o tres generaciones anuales.

Resulta característico en las poblaciones de Odonatos estudiadas el adelantamiento de sus ciclos respecto a Europa Meridional y Central, así como la posibilidad de aumentar el número de generaciones, permaneciendo activas durante el invierno. Las temperaturas medias de las aguas de las estaciones estudiadas fueron de 12,2° C, con una mínima absoluta de 3° C en la marisma en enero durante una helada. Estas temperaturas son muy elevadas respecto a Camarga en que las medias invernales son muy inferiores a los 10° C, con numerosas heladas, formándose importantes capas de hielo. En casos excepcionales se han anotado espesores de hielo de 15 a 34 cm (Aguesse, 1957 b, Marazanof, 1964). En las marismas del Guadalquivir las heladas son muy localizadas y de corta duración.

Testard (1972) encuentra una población en actividad reproductora de *Smpetrum striolatum* Charp, a mediados de diciembre de 1971 en el sector de arenas próximo al Rocío. Esto parece indicar, al igual que ocurre en las zonas tropicales, que el período invernal no afecta considerablemente a la actividad larvaria de las especies, por lo que, prácticamente, utilizarían todo el año para completar uno o varios desarrollos larvarios. Las adaptaciones desarrolladas por estas poblaciones más que a pasar el período invernal van encaminadas a estrategias para resistir el período de sequía. Esta característica es propia de las especies de Odonatos de las regiones tropicales (Corbert y cols., 1960).

En resumen, dentro de la comunidad de Odonatos estudiada se encuentran 6 especies de Odonatos con requerimientos ecológicos más o menos estrictos. *O. cancellatum* L. y *A. imperator* Leach (especies de ciclo largo adaptadas a aguas permanentes oligo o mesosalobres, mesotróficas y con variaciones importantes, pero no extremas) y *Lestes barbarus* Fabr, *L. macrostigma* Eversuv, *Sympecma fusca* Van der Linden y *Aeschna mixta* Latr, con desarrollos larvarios cortos y con huevos que pasan por un período de diapausia para resistir el período de sequía y completar su ciclo. De esta forma se encuentran adaptadas a vivir en las aguas temporales y con una duración de su ciclo, según su eurihalinidad. Tres especies se presentan como ubiquistas y oportunistas en los medios estudiados, *I. graellsii* Rambur, *C. erythraea* Brullé y *S. foscolombeii* Selys, que aprovechan cualquier medio acuático permanente o temporal, dulce o salobre, con escasas o extremas variaciones, para completar durante un año uno o varios desarrollos larvarios.

### 2.2.2. Heteróptera

En las figuras 13 y 14 se presenta la distribución mensual de las abundancias, transformadas logarítmicamente, de las poblaciones de Heterópteros acuáticos más importantes en cuanto a su densidad y frecuencia durante el estudio. Las estimas absolutas de la densidad se presentan como histogramas y las relativas como curvas de población.

Respecto a las poblaciones de Corixidae estudiadas, *Sigara stagnalis* Leach y *S. lateralis* Leach, se presentan de una forma continuada durante el ciclo estudiado en las cuatro estaciones de muestreo. En las aguas temporales de la marisma poseen un máximo de densidad de población durante el mes de mayo con 786 ind/m<sup>2</sup> en el Caño Travieso y 231 ind/m<sup>2</sup> en el Lucio del Aro para *S. stagnalis* Leach, y 269 ind/m<sup>2</sup> en Caño Travieso y 74 ind/m<sup>2</sup> en el Lucio del Aro para *S. lateralis* Leach (figura 13.1 y 13.2). Después la densidad disminuye progresivamente al aumentar la salinidad desapareciendo primero *S. lateralis* Leach, y sólo *S. stagnalis* Leach resiste la alta salinidad de los dos últimos meses de permanencia del agua.

*Corixa affinis* Leach y *C. panzeri* Fieber, al igual que las especies anteriores poseen sus máximos en las aguas de la marisma en abril y mayo con abundancias máximas de 55 ind/m<sup>2</sup> para *C. affinis* Leach y 20 ind/m<sup>2</sup> para *C. panzeri* Fieber, en el Caño Travieso (figuras 13.3 y 13.4).

*Cymatia rogenhoferi* Fieber y *Sigara scripta* Rambur sólo aparecieron en las aguas temporales de la marisma durante los últimos meses del ciclo en escasa densidad de población.

La distribución mensual de las larvas de Corixidae (figura 13.5) se

encuentra desplazada en el tiempo respecto a la de los adultos, así en el Caño Travieso tiene su máxima densidad en abril con 1.161 ind/m<sup>2</sup> y para el Lucio del Aro en mayo, coincidiendo también con el máximo de adultos con 257 ind/m<sup>2</sup>. Este valor podría reflejar un fenómeno de concentración de los individuos por la disminución del nivel del agua, más que a un efecto real de las poblaciones.

Las larvas de Corixidae probablemente pertenecientes a *Sigara stagnalis* Leach, junto con los adultos de ésta, son los únicos Heterópteros acuáticos que resisten la alta salinidad del último mes de permanencia del agua. El hecho de que el oxígeno no constituya un factor limitante en las aguas de la marisma (Montes, 1980) permite a las larvas de esta especie mantener su homeostasis osmótica e iónica, ya que necesitan un considerable gasto de energía metabólica, mostrando un espectacular aumento de su consumo de oxígeno, que lo absorbe a través de su tegumento (Claus, 1937).

Las grandes densidades de población de los adultos y larvas de Corixidos durante los meses de abril y mayo los hace ser unos importantes depredadores en estos medios de marisma afectando notablemente a las taxocenosis de Quironómidos y Zygópteros que constituyen la base más importante de su dieta alimenticia (Reynolds, 1975).

Durante el período de máximo crecimiento de la vegetación de los fondos (marzo, abril y mayo) se desarrolla el ciclo del resto de familias de Heterópteros acuáticos (Pleidae, Notonectidae) que habitan estas aguas (figuras 13.6, 13.7, 13.8 y 13.9). Las diferencias de presencia y abundancia de algunas especies entre las dos estaciones de muestreo pueden deberse a la distinta cobertura vegetal de los fondos existentes en las zonas de toma de las muestras, así el adulto de *Plea minutissima* Leach, sólo se recogió un ejemplar en el Caño Travieso y su larva en muy baja densidad. Esta especie necesita para su desarrollo una vegetación de fondo muy densa (Poisson, 1957). Las diferencias encontradas también entre las restantes especies para las dos estaciones de muestreo pueden deberse a las mismas causas.

En las aguas permanentes oligosalobres de la Laguna de Santa Olalla los Corixidos presentan dos generaciones anuales (figuras 14.1, 14.2, 14.4, 14.5 y 14.7). De esta forma, *Sigara stagnalis* Leach, *S. lateralis* Leach, *Corixa affinis* Leach y *C. panzeri* Leach poseen un primer desarrollo notorio con densidades máximas de 35, 53, 23 y 15 ind/m<sup>2</sup>, respectivamente. Después los adultos disminuyen durante el invierno y vuelve a haber otro desarrollo larvario mucho más importante durante la primavera con densidades máximas de 215, 363 y 9 ind/m<sup>2</sup> para cada una de las especies.

La distribución mensual de las larvas de Corixidae también se ajusta



a este patrón con máximas de otoño (10 ind/m<sup>2</sup>) y primavera (173 ind/m<sup>2</sup>).

El resto de poblaciones importantes de Heterópteros durante el ciclo estudiado como *Plea minutissima* Leach y *Anisops sardea* H.-Sch. también presentan estos dos desarrollos señalados (figuras 14.8 y 14.10), aunque *P. minutissima* Leach presenta un pico importante en julio (380 ind/m<sup>2</sup>) muy probablemente aumentado por la disminución considerable del nivel del agua. Es frecuente encontrar elevadas densidades de *Plea minutissima* Leach durante los períodos del ciclo en que se intensifica los fenómenos de reducción (Thiery, 1978).

En las aguas permanentes salobres de la Laguna de Medina, la distribución temporal de las distintas poblaciones de Heterópteros acuáticos presentan el mismo comportamiento (figuras 14.1, 14.2, 14.3, 14.4, 14.5, 14.6, 14.7, 14.8, 14.9, 14.10, 14.11, 14.12 y 14.13), con dos períodos de desarrollo, uno en otoño y otro a final de primavera y comienzos de verano y un período de menor densidad durante el invierno.

En general entre las especies de Corixidae estudiadas, *Sigara stagnalis* Leach, *S. lateralis* Leach, *Corixa affinis* Leach, y *C. panzeri* Leach, se presentan como especies ubiquestas o eurioicas pudiéndose desarrollar y reproducir sus poblaciones en cualquiera de los cuatro medios estudiados temporalmente o permanentes, salobres y oligosalobres. Tan sólo *Sigara scripta* Rambur parece preferir para desarrollarse las aguas de la Laguna de Medina, aunque Marazanof (1967) la encuentra frecuentemente en los medios acuáticos de arenas y algunos de marisma. *Cymatia rogenhoferi* Fieber prefiere los medios acuáticos salobres con vegetación de *Chara* y potamogetonáceas. Entre el resto de Heterópteros, *Plea minutissima* Leach se desarrolla como adulto en las cuatro estaciones, pero sólo aparecen estados larvarios en aquellas estaciones con tapiz vegetal de *Chara* y potamogetonáceas en los fondos. Entre los Notonectidae, las especies encontradas parecen reproducirse en las cuatro estaciones estudiadas. Las especies de las restantes familias, Nepidae y Naucoridae, al tener muy reducida su capacidad de vuelo quedan limitadas a los medios permanentes de la Laguna de Medina y Laguna de Santa Olalla.

De una forma general, los medios temporales de marisma resultan un medio idóneo para el desarrollo de las especies de Corixidae, debido a su gran capacidad de vuelo (Popham, 1964) y crecimiento rápido (Weir, 1966). Las especies, básicamente *Sigara stagnalis* Leach y *S. lateralis* Leach, forman parte de las primeras poblaciones de insectos acuáticos que colonizan estos medios. Su régimen fitozoófago les permite, al llegar al nuevo hábitat, alimentarse de algas microscópicas y de la microfauna béntica que cubre los fondos. Respecto a otro tipo de estrategia que pudieran emplear estas taxocenosis, para poder colonizar estos medios

temporales, aunque hacen falta estudios sobre la autoecología de estas especies, principalmente sobre su biología de reproducción y dispersión, es muy posible que puedan utilizar los mecanismos empleados por los Léstidos y pasar el período de sequía en una fase de resistencia. Poisson (1935) anota un período de diapausia en los huevos de *Corixa affinis* Leach para, de esta forma, poder pasar el invierno. Tones (1975), encuentra el mismo fenómeno para otros Corixidos. Estos medios temporales de marisma durante la primavera sirven de lugar de reproducción a un buen número de especies de Heterópteros.

Las aguas de la Laguna de Santa Olalla son utilizadas por la mayoría de las especies migradoras como lugar de alimentación y, por tanto, de residencia temporal. Sólo el grupo más eurioico (Scudder, 1976), los Corixidos, desarrollan un crecimiento larvario significativo.

La Laguna de Medina, debido al tapiz vegetal de sus fondos, mayor profundidad menores oscilaciones de su ambiente, y ausencia significativa de peces depredadores (Macan, 1965), resulta el medio más favorable entre los estudiados para realizar uno o más desarrollos larvarios anuales en la mayoría de las especies de Heterópteros recolectados.

La presencia continuada de los estados larvarios durante la mayor parte del ciclo, parece indicar que gran parte de las especies, pueden reproducirse durante casi todo el año, aunque con un período intenso en primavera y en las aguas permanentes, otro período durante el otoño. Esta característica de poder reproducirse durante todo el año, es típica de las especies de las zonas tropicales (Peters y Ulbrich, 1973).

Los cambios cualitativos y cuantitativos encontrados entre las distintas poblaciones de Heterópteros acuáticos para las cuatro estaciones estudiadas pueden deberse a diferencias en sus factores más importantes que regulan su distribución: permanencia de las aguas, profundidad, lugares de puesta y salinidad (Scudder, 1976; Savage, 1979).

### 2.2.3. Coleóptera

En las figuras 15 y 16 se presenta la variación mensual de las densidades, transformadas logarítmicamente, de las poblaciones de Coleópteros acuáticos más importantes en cuanto a su abundancia y frecuencia para cada una de las estaciones de muestreo. Las estimas absolutas de la densidad se presentan como histogramas y las relativas como curvas de de población.

En los medios temporales de marisma, los Hidrofílicos forman la familia de Coleópteros acuáticos más importante, tanto en número de especies como en abundancia. Esta familia posee un número de especies





que pueden vivir y progresar en medios acuáticos temporales o intermitentes, al haber desarrollado una gran capacidad de dispersión mediante el vuelo y adaptaciones para resistir el período de sequía (Thiery, 1978).

Durante el primer mes en que la marisma aparece con agua se establece una comunidad pionera formada por tres especies de Hidrofílicos, *Enochrus agrigentinus* Rtlbg, *E. quadripunctatus* Hbst y sobre todo *Berosus spinosus* Stev (figuras 15.1, 15.2 y 15.4) y una especie de Halíplidos, *Haliplus andalusicus* Wehm (figura 15.7), presentando densidades de población de 5, 5, 216 y 7 ind/m<sup>2</sup>, respectivamente. Los individuos de estas especies, principalmente los Hidrofílicos, debido a su estado trófico de alimentadores de fondo a base de materia vegetal, viva o en descomposición y detritus en general (Landin, 1976; Anderson, 1976) junto a los Halíplidos que se alimentan de algas y pequeños organismos (Seeger, 1971) consumen la microflora y microfauna que recubre los fondos durante esta primera etapa. Posteriormente se realiza la puesta y a partir del mes de febrero, que es cuando comienza a desarrollarse el tapiz vegetal de los fondos, empieza el crecimiento intenso de sus desarrollos larvarios (figuras 15.3, 15.6 y 15.8), alcanzando importantes densidades, como la larva de *Berosus* sp. (586 ind/m<sup>2</sup>) o de *Haliplus* sp. (169 ind/m<sup>2</sup>). Hay que indicar respecto a las larvas de género *Berosus* Leach, que, aunque se hayan descrito sus estados larvarios para las especies del estudio (Schiodte, 1862), se encuentra una dificultad extrema para poder diferenciar las distintas especies (Thiery, 1978). Es muy probable, por asociación con los adultos, que se traten de larvas de *Berosus spinosus* Stev, ya que ésta es una especie característica de las aguas salobres (Boving y Henrikse, 1938; Aguesse, 1957 c). Un problema similar ocurre con las larvas de *Haliplus* Latr y *Dryops* Ol., que por asociación con los adultos debe de tratarse de *Haliplus andalusicus* Wehm. y *Dryops algiricus* Luc., pero sus larvas no han sido aún descritas. La larva de *Gyrinus* sp. debe corresponder a *Gyrinus caspius* Men. Durante este período que comienza en febrero y se extiende hasta mayo, la marisma presenta unas condiciones excelentes para que también otras especies de Coleópteros realicen sus puestas y desarrollen su ciclo antes de que el descenso del nivel del agua cambien esta situación. Este es el caso de las especies de *Colymbetes fuscus* L, *Agabus conspersus* Marsh, *Gyrinus caspius* Men. y *Cybister lateralimarginalis* Dee Geer (figura 15,10). A finales de marzo se recogieron larvas de *Agabus* sp. y *Colymbetes fuscus* L. abandonando el agua para realizar sus cámaras ninfales en las orillas de las vetas y caños.

A partir del mes de mayo en que el comienzo de un rápido descenso del nivel del agua hace aumentar progresivamente la temperatura y salinidad a rangos extremos, induce a los adultos a abandonar estos medios



para buscar otros hábitats con condiciones más favorables. A diferencia de la mayoría de las poblaciones, algunas de las especies son capaces de resistir los elevados valores de salinidad y temperatura, encontrando en estas condiciones un medio idóneo para vivir hasta la pérdida total del agua. Existe una gran abundancia de alimento a base de detritus y ausencia de muchos depredadores. Es el caso de las poblaciones de *Berosus affinis* Brullé y *Ochthebius meridionalis* Rey (figuras 15.5 y 15.9).

Alquier (1974) y Thiery (1979) ponen de manifiesto las adaptaciones de *Berosus spinosus* Stev. al período de sequía. Cuando el nivel del agua comienza a disminuir rápidamente, una parte de los adultos vuelan hacia otros cuerpos de agua con condiciones más favorables y otra parte se entierra en el cieno húmedo de las orillas y construyen una cámara en la que pasarán, en estado de latencia, todo el período seco del ciclo. Al volver las lluvias se reactivan los individuos y salen de las cámaras de resistencia. Sus estados larvarios también realizan esta forma de resistencia. Durante todo el ciclo pueden encontrarse larvas de todos los estados, indicando un largo período de cópula y puesta. Las larvas de tercer estado, cuando el nivel de agua disminuye, al igual que los adultos, se entierran en los sedimentos húmedos y construyen una cámara en la que realizarán la ninfosis. El comienzo de la sequía va a ser el factor determinante para el inicio de este proceso. La lluvia y posterior llenado de agua del medio, disolverá las cámaras y se reactivarán los nuevos adultos, comenzando un nuevo ciclo. Este proceso de reactivación después de un período de latencia, es el que explica la aparición de los adultos de esta especie a las pocas horas de que el medio recoja agua.

En las dos estaciones de muestreo con aguas permanentes, la estructura y dinámica de la taxocenosis de Coleópteros presenta un cuadro de distribución estacional diferente.

La Laguna de Santa Olalla, se presenta como un medio con una gran riqueza en especies de las distintas familias de Coleópteros (93,2 % del total recolectado), dominando los adultos de Hidrofilidos y Ditiscidos. Los estados larvarios poseen escasa importancia.

Fernando (1960), Fernando y Galbraith (1973), dividen el ciclo de vida de los Heterópteros y Coleópteros acuáticos en tres fases: inverna-ción, reproducción y vuelos de alimentación con una selección del hábitat.

Los Coleópteros acuáticos generalmente realizan una sola generación al año o parcialmente una segunda generación (Landin, 1976; Francisco-lo, 1979). Según los climas se reproducen en primavera y verano, las larvas crecen y pupan durante el verano, emergen en el otoño o invernan como adultos enterrados en el cieno de las orillas dando lugar a curvas

con dos máximos, uno en primavera y otro en otoño (Zimmerman, 1960; Balfour Brown, 1962; Hoch K., 1968; Koch K., 1972; Landin, 1976; Dettner, 1976).

De una forma general, en la laguna estudiada, el pattern de distribución mensual de las curvas de densidad de las poblaciones más importantes puede englobarse en tres tipos.

El primer tipo es el que presentan *Coelambus paralellogrammus* Ahr, *C. confluens* F., *C. pallidulus* Aubé, *Cybister lateralimarginalis* Dee Geer, *Hydrochus angustatus* Germ., *Berosus affinis* Brullé e *Hygrobia tarda* Herbst (figuras 16.1, 16.2, 16.3, 16.4, 16.5, 16.6 y 16.7). Este tipo de distribución se caracteriza por poseer un máximo a finales de verano y otoño, que correspondería fundamentalmente con la llegada de los adultos procedentes de los medios acuáticos que se han secado durante el verano. Este máximo es característico de las especies migradoras, colonizadoras de charcas temporales y marismas. En otras poblaciones, como *Hygrobia tarda* Herbst, no se produce este máximo, tal vez debido a que no abandonan la laguna por la abundancia en sus fondos del poliqueto *Tubifex* que constituye la dieta básica de los adultos y exclusiva de sus larvas. A finales del otoño se realiza la puesta y durante el invierno y primavera tiene lugar el desarrollo larvario (figuras 16.8, 16.9 y 16.10). Durante este período hay una disminución del número de adultos debido a la mortandad o migración de éstos hacia los medios temporales ya llenos de agua.

Otro tipo de desarrollo es el que presentan las poblaciones de *Noterus laevis* Sturm, *Dryops algericus* Luc, *Hydrobius fuscipes* L, *Limnoxenus niger* Zsch, *Anacaena limbata* F, *Anacaena globulus* Payk y *Helochares lividus* (figuras 16.11, 16.12, 16.13, 16.14, 16.15, 16.16 y 16.17). Esta distribución se caracteriza por poseer un máximo en invierno, después se realiza un débil desarrollo larvario (figuras 16.8 y 16.18), posteriormente un máximo debido a los adultos emergidos y a continuación una disminución numérica debido a los vuelos de dispersión.

El tercer tipo es el más frecuente, y lo presentan especies como *Berosus spinosus* Stev, *Colymbetes fuscus* L, *Rhantus hispanicus* Sharp, *Laccophilus minutus* L, *Halipilus andalusicus* Wehn y *Agabus consperus* Marsh (figuras 16.19, 16.20, 16.21, 16.22, 16.23 y 16.24). Estas poblaciones se presentan de una forma más o menos abundante durante un período determinado del ciclo, sin reproducirse, o lo hacen de una forma insignificante. Esta distribución aparece principalmente localizada durante el otoño cuando la mayoría de los cuerpos acuáticos de marismas y arenas aún se encuentran secos. Estas especies utilizan esta laguna como residencia temporal hasta que a finales del otoño o comienzos del invierno,

cuando la marisma y charcas temporales del sector de arenas de distinto origen y tipología están de nuevo llenas de agua, se desplazan hacia ella para efectuar allí la cópula y desarrollo larvario. Durante el mes de diciembre de 1977 pudo detectarse uno de estos vuelos de dispersión para *Berosus spinosus* Ster y *Haliplus andalusicus* Wehn presumiblemente hacia las aguas de la marisma.

Existen otros tipos de distribución temporal más difícil de explicar. Por una parte, se encuentra la de *Bidessus goudoti* Cast., *Ochthebius meridionalis* Rey, *O. viridis* Peyr. y *Hyphydrus aubei* Ganglb. (figuras 16.25, 16.26, 16.27 y 16.28), que tal vez presenten un tipo de distribución como las del primer grupo, pero sus cambios se encuentran muy íntimamente ligados a las oscilaciones del nivel de agua. Otro tipo de distribución es la de *Enochrus agrigentinus* Rttbg y *E. quadripunctatus* Hbst (figuras 16.29 y 16.30) que presenta una gran variabilidad a lo largo de todo el ciclo, debido a su marcado carácter migrador, pudiendo realizar múltiples entradas y salidas de la laguna.

Se puede apreciar cómo los tipos de distribución primero y segundo representan una adaptación a los cambios ambientales que se producen en el pastizal de gramíneas que ocupan, y que cubre sus orillas, constituyendo la ecofase limosa y litoral de la laguna.

Por una parte, cuando la laguna presenta los mínimos del nivel de agua, el escalón areno-limoso y las raíces del pastizal quedan al descubierto, resultando un medio idóneo para el desarrollo de especies de pequeño tamaño ( $< 2$  mm), detectándose máximos de densidad como para *Bidessus goudoti* Cast., 2.303 ind/m<sup>2</sup> ó 1.018 ind/m<sup>2</sup> para *Ochthebius meridionalis* Rey. Estas especies pueden alimentarse de detritus, microfauna y del intenso desarrollo de fitoplancton que se produce durante este período (Montes, 1980).

En el invierno, cuando la laguna posee un nivel muy alto de agua y el pastizal queda cubierto en una gran extensión, se detecta un máximo de especies básicamente de Hydrophilidae y Dryopidae. La laguna presenta unas pequeñas pozas entre el cinturón de *Scirpus* sp. ricas en sedimentos orgánicos y que suponen un sustrato apropiado para el desarrollo de bacterias, microalgas y otros microorganismos. Estas pozas, aparte de su riqueza alimenticia, protegen a sus habitantes de la acción de los vientos y fríos invernales, desarrollándose una comunidad estable de Coleópteros, que inician su reproducción.

En la Laguna de Medina, respecto al resto de las estaciones, la taxocenosis de Coleópteros es muy pobre, tanto en especies como en individuos. Las causas pueden ser varias. Por una parte, la pequeña extensión de la ecofase limosa y gran profundidad de la litoral, no crea condiciones

óptimas para el desarrollo de esta taxocenosis, que prefiere hábitats con menor profundidad (Aguesse y Bigot, 1959). La escasa vegetación de la zona limosa sólo se presentan restos de filamentos de *Cladophora* arrastrados por el viento, tampoco permite el desarrollo de una comunidad rica en especies. La ausencia de vegetación emergente en la ecofase litoral, obliga a que la mayor parte de los desarrollos larvarios que se realicen tengan que obtener el oxígeno a partir del agua mediante traqueobranquias, de esta forma, las larvas que se recogen más frecuentemente en esta ecofase son las de *Berosus* sp., *Hygrobia tarda* Herbst. y *Gyrinus* sp. Debido a su aislamiento geográfico respecto a otros cuerpos de aguas, esta estación es utilizada, con menor frecuencia, en los vuelos de dispersión de las especies. Tan sólo aparecen especies con gran capacidad de dispersión, como *Colymbetes fuscus* L., *Laccophilus minutus* L., *Ochthebius meridionalis* Rey, *Enochrus quadripunctatus* Hbst. y *E. agrigentinus* Rttg (figuras 16.20, 16.22, 16.26, 16.29 y 16.30).

Las especies de Coleópteros que se presentan con mayor abundancia y frecuencia presentan máximos de primavera y otoño y un mínimo durante el invierno, es el caso de *Coelambus pallidulus* Aubé, *C. confusus* F., *Berosus affinis* Brullé y *Helochaeres lividus* Forst (figuras 16.2, 16.3, 16.6 y 16.17).

#### 4. DISCUSION

De una forma general, los medios acuáticos estudiados pueden englobarse dentro de los ecosistemas de «nivel de agua fluctuante» (Odum, 1971), presentando fluctuaciones más o menos marcadas: los ecosistemas de marisma (Lucio del Aro y Caño Travieso) con un periodo húmedo y otro seco y las Lagunas de Santa Olalla y Medina, con oscilaciones importantes, pero con aguas permanentes.

Ajustada a estas fluctuaciones anuales del medio abiótico se encuentra una biocenosis (vegetales, animales y microorganismos) acoplada a la intensidad y frecuencia de la pulsación, de tal forma que los mecanismos adaptativos desarrollados les permite mantener en el espacio y en el tiempo un equilibrio dinámico con la estructura biótica de sus comunidades. Este es el caso de las taxocenosis de Odonatos, Coleópteros acuáticos y Heterópteros acuáticos estudiados en este trabajo.

La sistematización e interpretación de estos mecanismos o «síndromes» de adaptación a los ambientes fluctuantes han contribuido, de una forma considerable, al desarrollo de la teoría ecológica (Margalef, 1974; Wiens, 1976).

Las alteraciones del ambiente están condicionadas a las fluctuaciones climáticas (balance precipitación-temperatura), que debido, además, a su distribución irregular en diferentes años (ciclos), genera situaciones de imprevisibilidad a las cuales van a responder de una forma directa o mediante diferentes estrategias los organismos estudiados. Sin embargo, debido al carácter estacional de las condiciones climáticas anuales —en este caso, veranos secos e inviernos húmedos—, existe una alta probabilidad de predecir los cambios estacionales permitiendo a las taxocenosis distribuirse temporalmente de la forma más beneficiosa, para el mantenimiento de su estructura, a lo largo de los ciclos anuales. El estudio de las estrategias de los organismos estudiados y otros que pueden incluirse comprende un campo de investigación de indudable interés.

Las especies adaptadas a estos ecosistemas de nivel fluctuante, han evolucionado hacia una estrategia peculiar mediante la cual los organismos pueden establecerse, desarrollarse y reproducirse. Las distintas estrategias son controladas por los rangos de los factores ambientales fluctuantes y son el resultado de la presión de los mismos, sobre el pasado y presente del material somático y genético de las especies (Ranwell, 1972).

Los organismos animales que encuentran en este ambiente fluctuante un medio idóneo para su establecimiento y desarrollo, se denominan oportunistas (Margalef, 1968), fugaces o fugitivos (Hutchinson, 1951). Son especies eurioicas y estrategias de la «r» (Boesch y cols., 1976; Southwood, 1976). Poseen una gran fecundidad y un tiempo muy corto de desarrollo, tienen altas tasas de mortalidad y la migración es la componente esencial de su carácter «fugitivo». Su principal defensa contra los depredadores, es saciar a éstos con parte de los numerosos individuos que forman sus poblaciones.

Los factores ecológicos de acción controlante que regulan de una forma global las comunidades animales de invertebrados acuáticos de los medios fluctuantes son la duración de la inundación (permanencia de las aguas) (Bigot y varios, 1979) y los cambios de salinidad (valores medios y rangos). El factor de duración o permanencia de las aguas, tiene una importancia clave para la determinación de las estructuras y funcionamiento de las biocenosis acuáticas (Beadle, 1943; Aguesse, 1957 c; Thierry, 1978). De tal forma que los cuerpos de agua con diferencias en este factor pero con idéntico origen, morfología, sustrato, salinidad y composición iónica, pueden tener un estatus biológico completamente diferente (Bayly, 1972) e incluso el mismo cuerpo de agua en condiciones hidrológicas distintas (existencia o no de un período de sequía más o menos largo).

Existe en limnología un considerable número de trabajos sobre la



ecología de las aguas astáticas o temporales entre los que cabe destacar los de Petit y Schachter (1943); Rzoska (1961); Dahm (1966), y Thiery (1978). La mayoría de estos trabajos han ido dirigidos a detectar las diferentes estrategias desarrolladas por los organismos, mediante las que pueden colonizar, rápidamente, cualquier cuerpo de agua de reciente formación o resistir períodos más o menos largos de sequía.

Bevercombe cols. (1973) dividen a los invertebrados acuáticos que son capaces de desarrollarse en los medios temporales, en tres grupos. El primero, formado por organismos que llegan accidentalmente al medio, se reproducen, pero mueren al llegar el período de sequía, es el caso de los Hirudíneos y Tricládidos. El segundo grupo comprende especies que son capaces de abandonar el medio cuando las condiciones comienzan a ser adversas, entre éstos se encuentran representantes de las tres taxocenosis estudiadas, pero básicamente lo componen especies de Coleópteros y Heterópteros acuáticos. El tercer grupo comprende animales que, son capaces —por determinados mecanismo— de resistir un período de sequía más o menos largo hasta la siguiente fase húmeda, es característico de algunas especies de Oligoquetos, larvas de Coleópteros y Quironómidos, así como los huevos de algunos Odonatos y determinados grupos de Crustáceos del zooplancton.

Thiery (1978) revisa las diferentes estrategias de colonización y resistencia de los macroinvertebrados acuáticos en las aguas temporales, sepándolas en:

a) Migraciones activas: empleadas por todas aquellas especies que utilizan el vuelo como la forma básica de su dispersión. Son características de un gran grupo de especies de Coleópteros y Heterópteros (Fernando, 1958, 1959).

b) Migraciones pasivas: utilizadas por especies poco móviles, como moluscos, que emplean el período de máxima inundación para colonizar los cuerpos de aguas vecinos (Willian y Hynes, 1967, 1977).

c) Formas de resistencia dentro de los sedimentos: los animales pasan el período de sequía en vida latente, enterrados en el cieno hasta el siguiente período húmedo, es característico de algunas larvas y adultos de Coleópteros (Thiery, 1979).

d) Puestas: los organismos adultos ponen los huevos cuando aún existe agua en los medios y permanecen en diapausia hasta la nueva carga de agua es el caso de algunas especies de Coleópteros, Dípteros, Heterópteros y sobre todo de Odonatos (Aguesse, 1968).

e) Colonización por foresia: por este mecanismo los organismos son transportados por otros animales, como aves, insectos, etc.; es el caso típico de la colonización de las larvas de Hidrácaros transportadas por

adultos de Odonatos o de Dípteros (Thiery, 1978) y la de los Crustáceos por las aves (Loffler, 1963).

Las especies en estudio, típicamente oportunistas, emplean básicamente el vuelo (Heterópteros y Coleópteros en general) como estrategia más generalizada para colonizar y habitar estos medios. También utilizan algunas formas de resistencia en el sedimento, como algunas larvas de Coleópteros Hidrofilidos y diferentes mecanismos de puesta y eclosión de los huevos, como los Odonatos. Esta combinación de diferentes tipos de mecanismos o estrategias de vida, asegura la continuidad de estas taxocenosis en cada ciclo, a pesar de las continuas «catástrofes ambientales». Esta pluralidad de estrategias de colonización es característica de las taxocenosis de insectos acuáticos asociadas a los cuerpos de aguas con períodos de sequía estacionales o intermitentes asegurando así la renovación de la fauna todos los años.

La colonización anual de los cuerpos temporales de marisma estudiados, se realiza fundamentalmente, de una forma muy rápida, a partir de las especies migradoras procedentes de los cuerpos de aguas vecinas; en este caso, las lagunas con aguas permanentes del sector de arenas, poniéndose de manifiesto el papel básico que juegan estos medios en la relación con la marisma, permitiendo que cada año pueda renovar de una forma rápida, su fauna acuática. Un aislamiento geográfico, con respecto a los medios acuáticos vecinos, como es el caso de la Laguna de Medina, implica el desarrollo de una comunidad estable y con un funcionamiento estacional autónomo.

Las primeras aguas son ocupadas por numerosos organismos que posteriormente se irán seleccionando, hasta permanecer aquellas poblaciones que hayan desarrollado mecanismos de regulación osmótica, de obtención de alimentos, capacidad de competir, etc. (Foster y Threherne, 1976). De esta forma, el cuerpo acuático evoluciona hacia una etapa de madurez que posteriormente se verá frenada por un nuevo período de sequía. Por tanto, el éxito de la colonización no depende sólo de un eficiente mecanismo de dispersión, sino también de la capacidad de explotar los recursos alimenticios que le ofrece el nuevo hábitat, y de esta forma poder permanecer más o menos tiempo en él, como se da en gran parte de las especies de las tres taxocenosis estudiadas.

A partir del análisis de la información ecológica recogida sobre las taxocenosis consideradas y el ambiente acuático en el que se desarrollan es posible describir de una forma resumida y sintética la evolución estacional de la estructura ecológica de las estaciones de marisma estudiadas.

a) *Periodo de otoño a principios de invierno.*—Las primeras lluvias humedecen los sedimentos orgánicos, formados básicamente por restos



de la vegetación acuática de fondo y emergente, producida durante el ciclo anterior y acumulada, desecada y finamente dividida durante el verano. Esta humedad permite la aparición de diatomeas que forman rápidamente un ligero tapiz de fondo, sirviendo de base alimenticia para los primeros insectos colonizadores (Coleópteros y Heterópteros). La continua recarga de agua del medio permite en pocas horas o días la eclosión de las formas de resistencia que componen el fitoplancton y zooplancton (Champeau, 1970) y formas de resistencia de insectos acuáticos enterradas en los sedimentos. No se pudo detectar si la eclosión de los huevos de las especies que se mantenían en diapausia desde el ciclo anterior se produce en este momento o en un posterior período templado. Dominan las poblaciones pioneras de Coleópteros y Heterópteros acuáticos, que procedentes de los medios acuáticos permanentes vecinos encuentran un medio con gran cantidad de nichos vacíos, alimentándose de algas y pequeños organismos de los sedimentos.

Las bajas temperaturas del mes de enero provocan un descenso de la actividad de estas poblaciones, cuyos individuos pasan gran parte del tiempo, aunque activos, entre las primeras capas del sedimento del fondo que aparece limpio de vegetación.

b) *Período de finales de invierno y primavera.*—La fase anterior de baja actividad, se rompe con el comienzo de una etapa climáticamente favorable. Esta trae consigo un aumento progresivo de la temperatura del agua y un desarrollo de la vegetación de *Chara foetida* y Potomagetonáceas de los fondos y flotante de *Ranunculus baudotii*. Comienza a detectarse desde febrero, un buen número de estados larvarios de Coleópteros, Heterópteros, Quironómicos y Odonatos, resultado de la eclosión de las puestas procedentes de las cópulas de los migradores y huevos que permanecen en diapausia.

Comienza una fase de mayor madurez, dando lugar a una mayor complejidad estructural ecológica en el ecosistema. La nutrición de las larvas de las distintas taxocenosis se ve asegurada por el desarrollo de la vegetación y zooplancton. La mayoría de las poblaciones que ocupan este período poseen un desarrollo larvario corto, completando su desarrollo y abandonando el medio como adultos —mediante el vuelo— hacia otros medios más favorables. De esta forma, las migraciones activas les permiten explotar los abundantes recursos alimenticios que ofrecen estos medios temporales, pero que sólo están disponibles durante un corto período del ciclo anual.

c) *Período de finales de primavera a principios de verano.*—El aumento de la evaporación en la zona, reflejada en la disminución progresiva del nivel del agua, trae consigo el comienzo de una fase desfavorable

y, por tanto, un retroceso en el aumento de madurez. La vegetación acuática comienza a descomponerse, produciéndose una fina lluvia de sedimentos hacia los fondos. El ecosistema acelera su funcionamiento por vía detrítica. La densidad de las poblaciones aumenta como consecuencia de la concentración provocada por el menor nivel del agua, aumentando la competencia y apareciendo fenómenos de depredación, parasitismo y otras interacciones. El aumento continuo de la salinidad, que hasta este momento se mantenía en niveles medios, va eliminando progresivamente a las especies más frágiles, que abandonarán el medio, aumentando a su vez la dominancia de aquellas poblaciones que presenten mecanismos adaptativos de regulación osmótica. Estas condiciones desfavorables originan distintas formas de resistencia a la sequía (diapausia de huevos, cámaras ninfales, enterramiento de los sedimentos, etc.) que aseguran la permanencia de la fauna acuática hasta el ciclo siguiente.

La concentración de las poblaciones de insectos acuáticos y pequeños peces en el último mes de la fase húmeda del ciclo se realiza en los huecos de las pisadas del ganado, coincidiendo con la llegada de las aves limícolas, que encuentran en estas condiciones una importante fuente alimenticia. Thiery (1978) y Tourenq (1975) calculan para las aguas de la Camarga que las larvas de Quironómidos y de *Berosus* sp. suponen, respectivamente, un 35 y 30 % de la dieta alimenticia total de las aves limícolas que pueblan estas aguas durante esta fase.

d) *Período de finales de verano, principios de otoño.*—Durante este período los fondos mantienen los restos de la vegetación del ciclo anterior, junto con restos de animales que no poseían adaptaciones a la sequía o no pudieron completar su desarrollo. Esta materia orgánica será más o menos abundante según el balance hidrológico anual. Esta acumulación favorecerá el asentamiento de una fauna de «reemplazo» (Petit y Schachter, 1943), formada principalmente por Coleópteros terrestres en el área estudiada.

Respecto a los medios acuáticos de aguas permanentes muestreados, la Laguna de Santa Olalla, debido a su localización, carácter permanente del agua y los débiles rangos de salinidad, posee una estructura biocenótica que se encuentra íntimamente ligada a los distintos cambios que ocurren en los cuerpos de aguas temporales de la marisma y de las arenas que la rodean. De esta forma, sus aguas suponen un lugar de residencia temporal de especies oportunistas, básicamente de Coleópteros y Heterópteros acuáticos. Las variaciones estacionales de las taxocenosis consideradas se deben a los cambios en el nivel del agua, reflejados en la superficie del pastizal de gramíneas de la ecofase litoral cubierto por ésta.

En la Laguna de Medina, debido a la mayor profundidad del agua,

aislamiento geográfico y, por tanto, ausencia de otros cuerpos de agua próximos a ella, recoge una comunidad con una evolución autónoma, con especies de ciclos de desarrollo más o menos largos. Las taxocenosis estudiadas se encuentran menos relacionadas —con respecto a los medios de marisma—, con el tapiz vegetal del fondo, debido a la profundidad del agua y a los hábitats funcionales de los mismos.

Generalmente los ecosistemas de nivel de agua fluctuante han sido considerados como poco maduros al estar caracterizados por una estructura biocenótica muy simple (diversidad baja) y ocupados por especies oportunistas. En conjunto, las perturbaciones del medio hacen que estos ecosistemas permanezcan en estado pionero de la sucesión ecológica, aunque los ritmos estacionales de inundación y sequía los mantienen en un equilibrio estacionario dinámico dentro de su régimen fluctuante. Al analizar distintas propiedades o atributos que son utilizados como índices para caracterizar el grado de desarrollo de la sucesión, estos ecosistemas se encuentran en un estado mixto con propiedades de madurez e inmadurez.

## 5. CONCLUSIONES

Los componentes abióticos y bióticos de los medios acuáticos de aguas fluctuantes están sometidas a variaciones cualitativas y cuantitativas en los diferentes años, según los balances hidrológicos correspondientes, por lo que las conclusiones obtenidas se refieren al ciclo 1977-78 (Aguesse y Bigot, 1960; Aguesse y Marazanof, 1965). Sentado esto, la síntesis de los aspectos descriptivos o estructurales de las taxocenosis estudiadas en las cuatro estaciones del estudio intensivo permiten establecer, de una forma cualitativa, las siguientes conclusiones:

Las tres taxocenosis están representadas en las cuatro estaciones estudiadas. En general, son pobres en especies, con valores mínimos de riqueza en los medios temporales de marisma (28 especies) y máximos en las aguas permanentes de la Laguna de Santa Olalla (56 especies).

Los medios temporales de marisma poseen pocas especies, con valores de frecuencia  $> 50 \%$ , mientras que en los medios permanentes aparecen mayores valores de frecuencia de estas especies. La explicación hay que buscarla en la diferente estabilidad de los medios. Por otra parte, existe un mayor número de especies accidentales frente a las accesorias en los medios permanentes, indicando la utilización de los mismos como morada temporal, fundamentalmente por Coleópteros y Heterópteros, asimismo la mayor importancia de la clase de especies accesorias en los

medios temporales, resalta un mayor número de especies que utilizan los recursos de la marisma en la etapa favorable abandonando posteriormente estos medios.

El examen de la estructura cuantitativa de las taxocenosis estudiadas permite concluir: en términos generales, las taxocenosis estudiadas se componen de un gran número de poblaciones que se presentan más o menos esporádicamente y con escasa dominancia y un pequeño número de poblaciones que tienen carácter más o menos constante y responsables de la mayor parte de la abundancia total del ciclo. La diversidad específica más elevada se dio en la Laguna de Medina, por su carácter de medio acuático permanente y aislamiento geográfico. Los valores medios más bajos se registraron en los medios temporales de marisma y un valor medio en la Laguna de Santa Olalla. Esta última estación presenta los valores más elevados de diversidad máxima ( $H_{\text{máx}}$ ) por su carácter de residencia temporal para muchas de las especies estudiadas. La variación estacional de los índices estructurales de las taxocenosis estudiadas se comporta de la siguiente forma:

En los medios temporales de marisma los valores mínimos de densidad y riqueza de especies se presentan en los primeros meses de permanencia de las aguas. Posteriormente existe un aumento gradual de ambas hasta finales de primavera, en que comienza un descenso hasta la desaparición de las aguas. En el período húmedo extremo (junio-julio) las especies adaptadas presentan elevadas densidades.

En la Laguna de Medina estos dos índices poseen una evolución temporal paralela, con máximos al principio del otoño y final de la primavera y mínimos en invierno.

La Laguna de Santa Olalla, a diferencia de la anterior, presenta en la época invernal elevados valores de riqueza, debido a la influencia del tapiz vegetal de la ecofase litoral.

En general, los medios de marisma resultan idóneos para la reproducción y el desarrollo de especies de Coleópteros, Heterópteros y Odonatos especializados; la Laguna de Medina, para reproducción y desarrollo de Heterópteros y Odonatos, y la Laguna de Santa Olalla, como residencia temporal de especies migradoras de Coleópteros y Heterópteros.

La variación mensual de la diversidad total de las taxocenosis estudiadas en las estaciones de marisma presenta valores mínimos en los períodos desfavorables del ciclo y máximos con el desarrollo de la vegetación acuática. En la Laguna de Medina tienen comportamiento parecido, pero sin cambios extremos. En la Laguna de Santa Olalla la diversidad está ligada a las fluctuaciones de superficie de la ecofase litoral.

En relación con la variación estacional de las poblaciones estudiadas,

de una forma general los ciclos de las diferentes especies estudiadas se encuentran adelantados en el tiempo con respecto a los del resto de Europa. Las especies se reproducen durante largos períodos de tiempo a lo largo del ciclo anual, pero con máximos en otoño y primavera, pudiendo dar lugar a una o más generaciones anuales. Las adaptaciones desarrolladas van encaminadas, de forma preferente, a resistir períodos secos más que a evadir condiciones desfavorables del período frío.

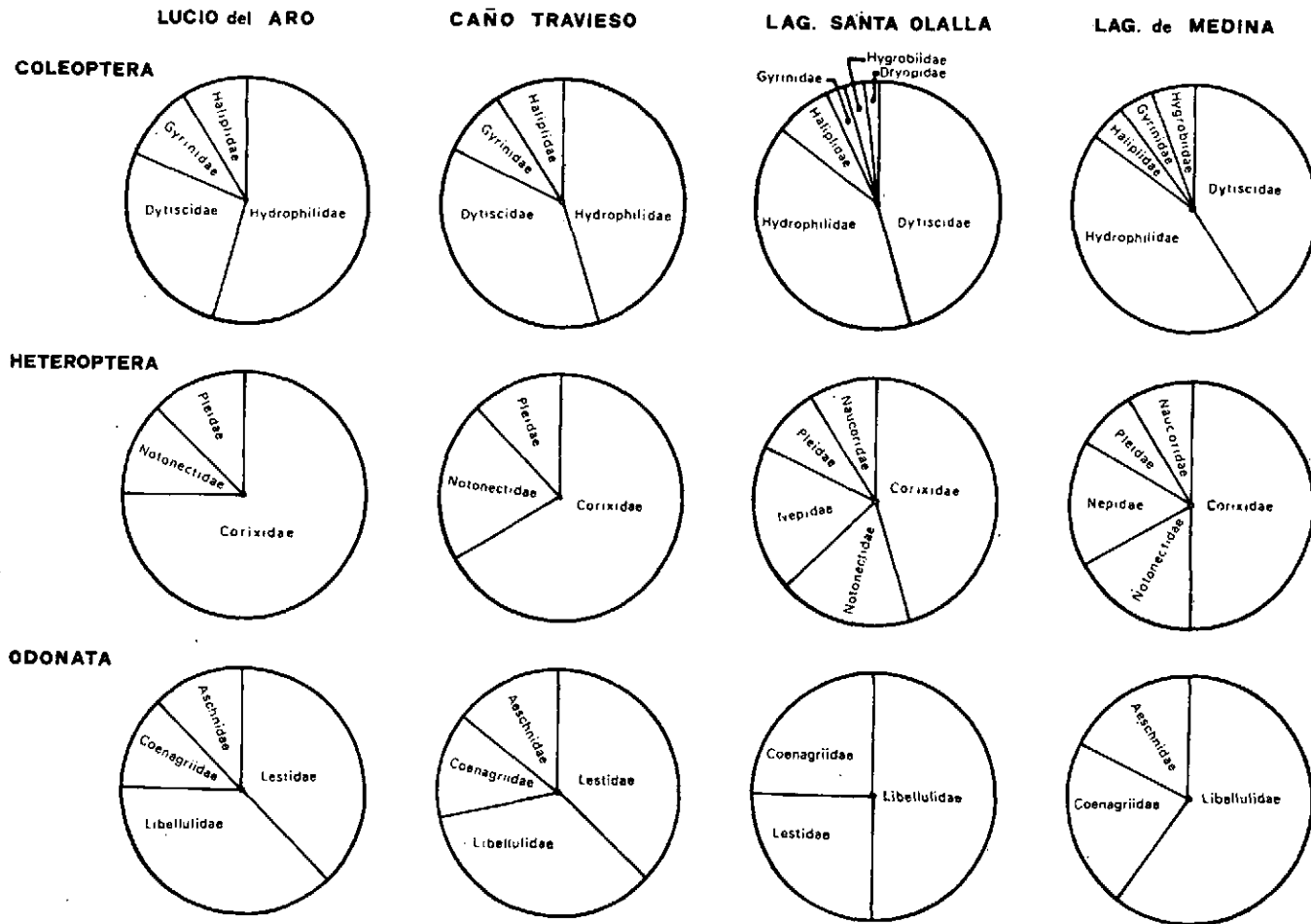


FIGURA 1. Diagramas circulares del espectro de riqueza de especies, agrupadas por familias y expresada en % para cada una de las taxocenosis y estaciones de muestreo estudiadas durante el ciclo 1977/78.

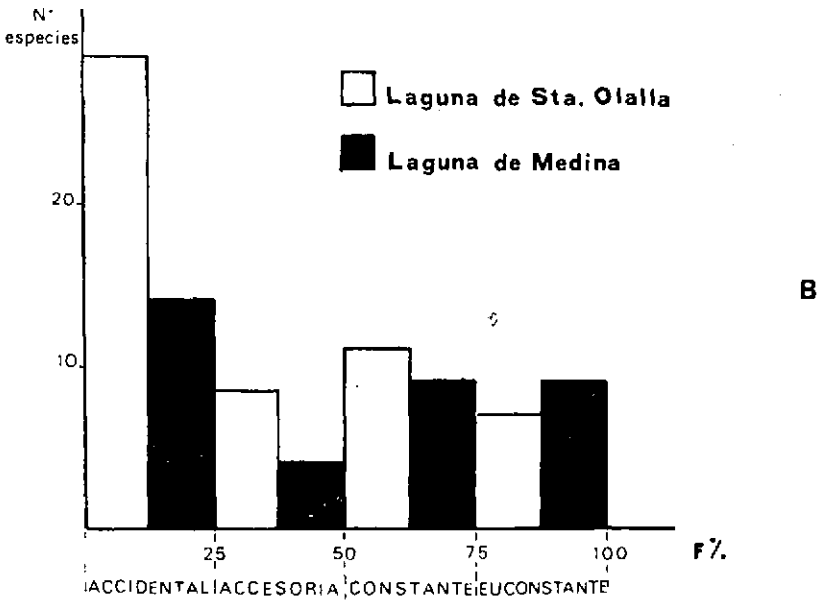
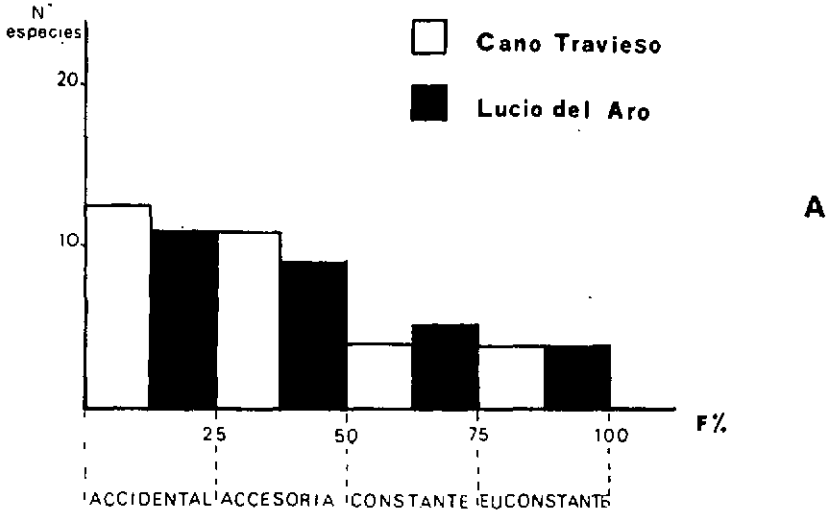
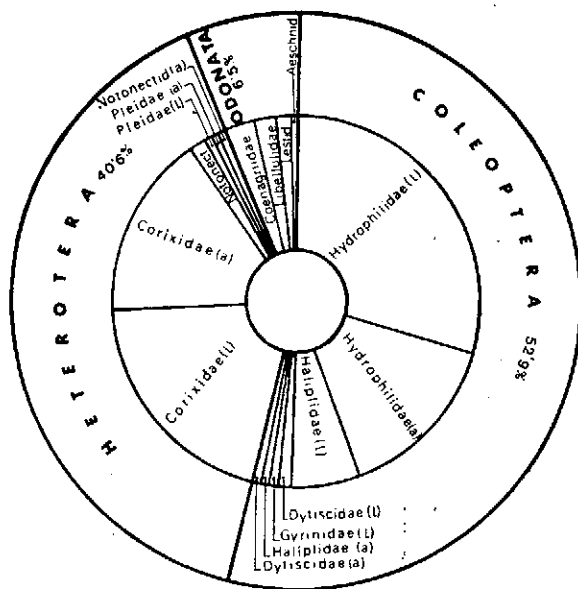


FIGURA 2. Distribución de las frecuencias del conjunto de especies de las taxocenosis de Coleópteros, Heterópteros y Odonatos, para los medios temporales (A) y permanentes (B) estudiados, durante el ciclo 1977/78.



LUCIO del ARO

CAÑO TRAVIESO



A

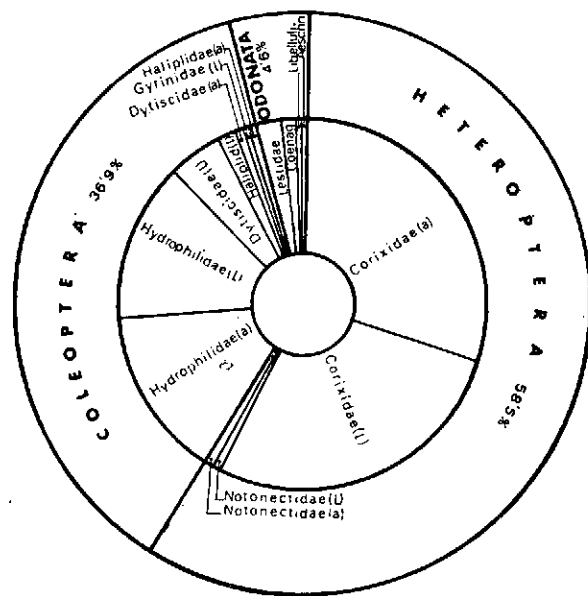


FIGURA 3. Diagramas circulares de los espectros de dominancia globales para los medios temporales (A) y permanentes (B) estudiados durante el ciclo 1977/78. (a) adultos, (l) larvas.

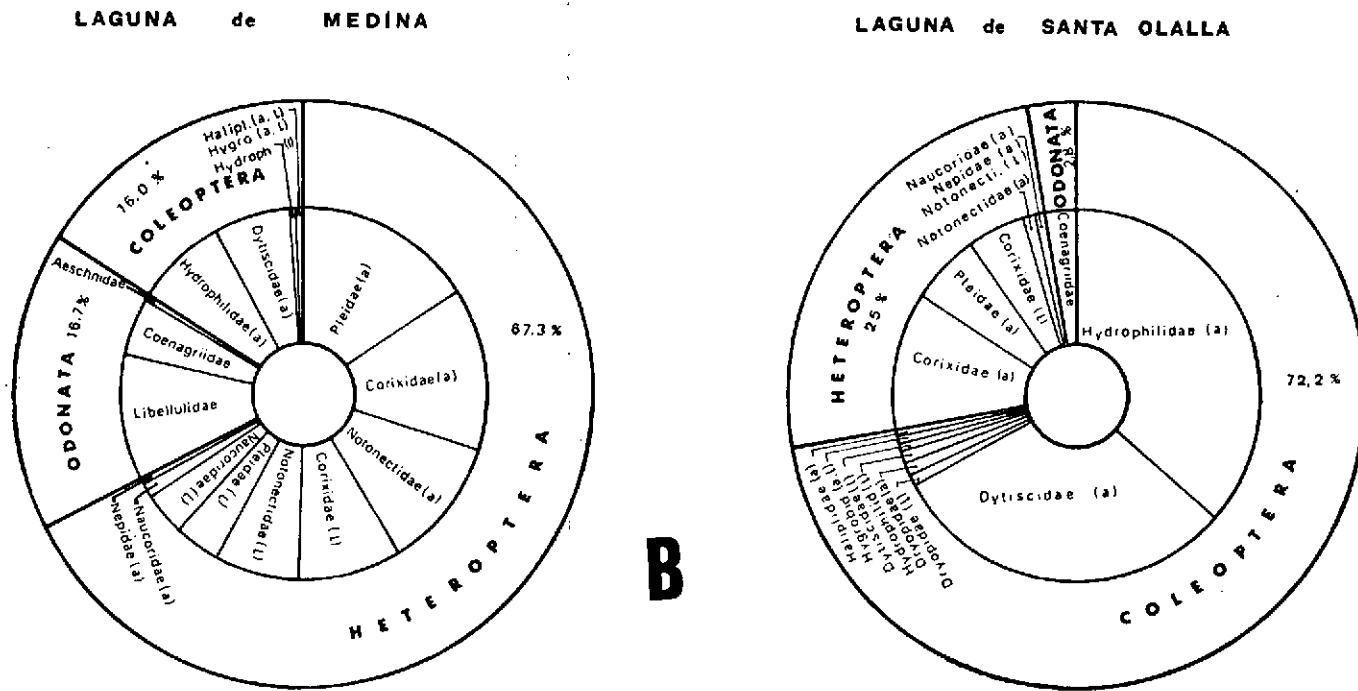


FIGURA 3

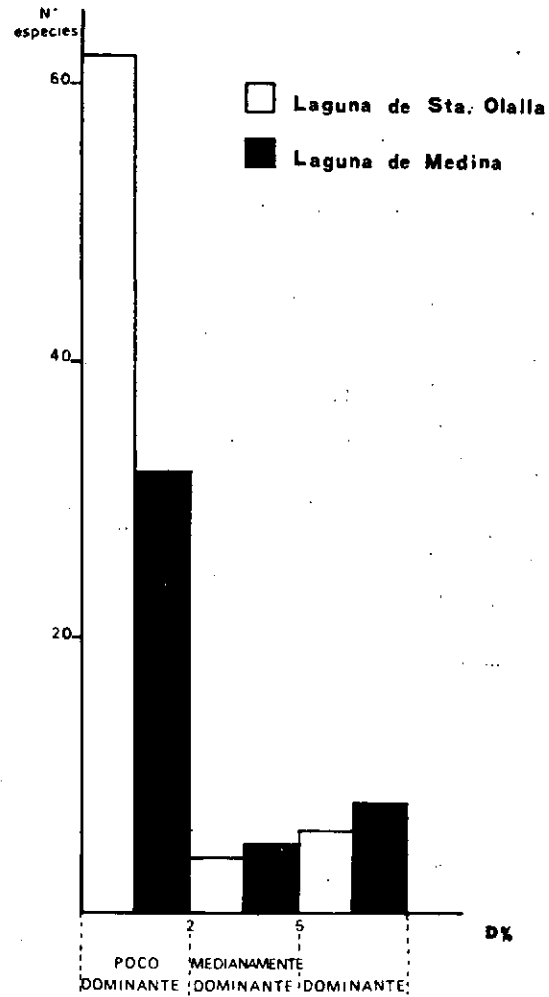
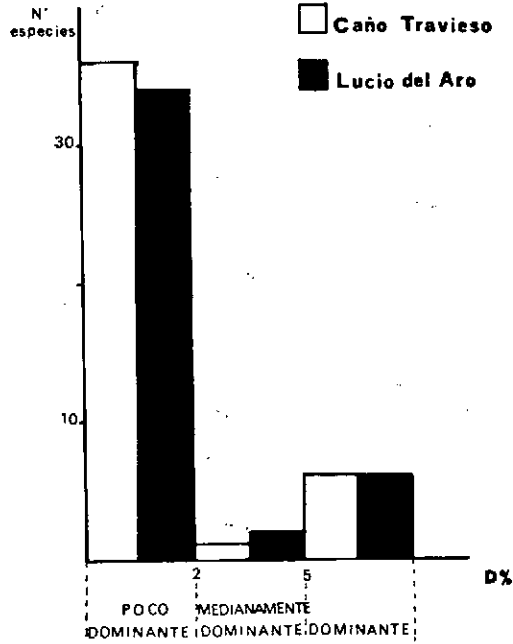


FIGURA 4. Distribución de los valores de dominancia para el conjunto de las poblaciones de larvas de Odonatos y adultos y larvas de Coleópteros y Heterópteros acuáticos, para los medios temporales (A) y permanentes (B), estudiados durante el ciclo 1977/78.

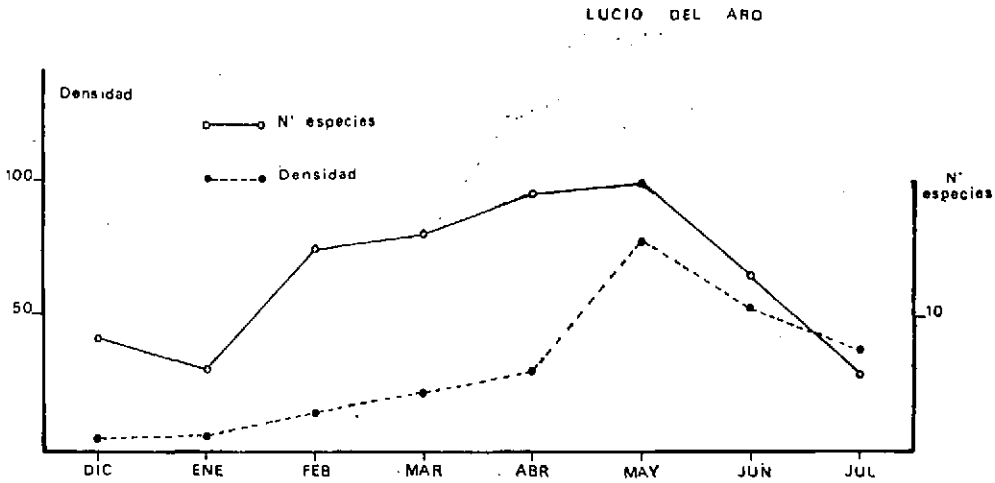
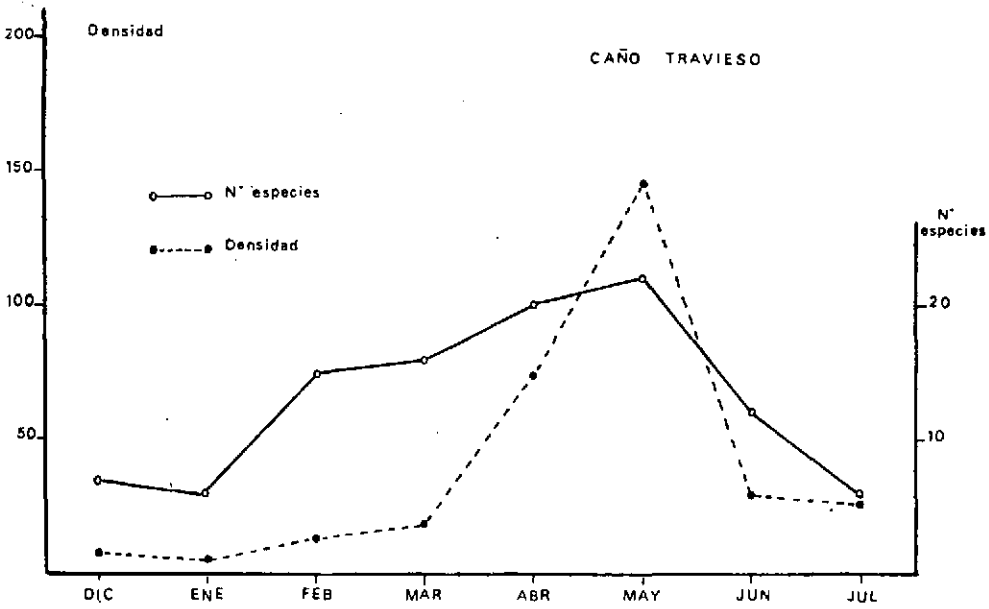


FIGURA 5. Distribución mensual de las estimas relativas de densidad y del número de especies para el conjunto de las taxocenosis estudiadas en los medios acuáticos temporales de marisma, Caño Travieso y Lucio del Aro.



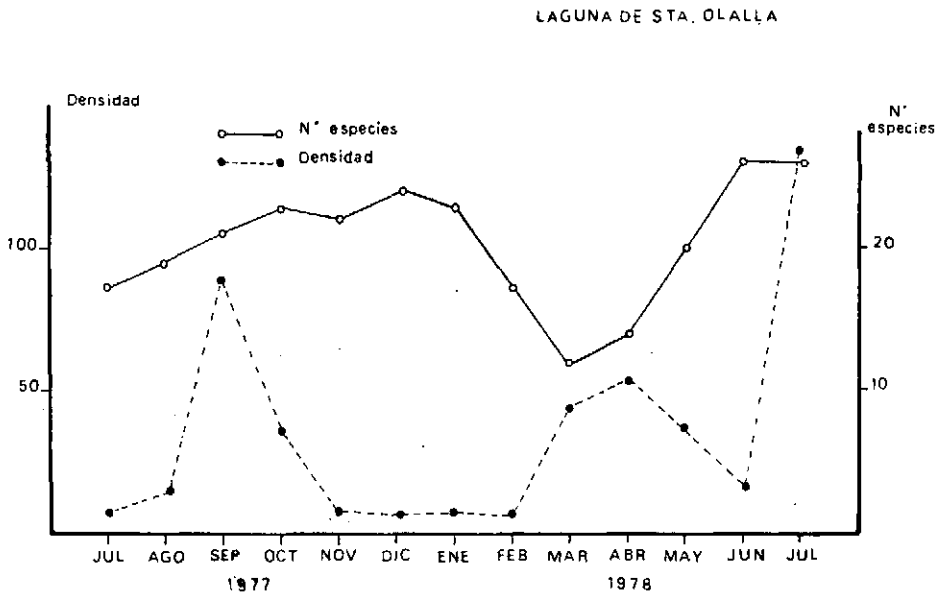
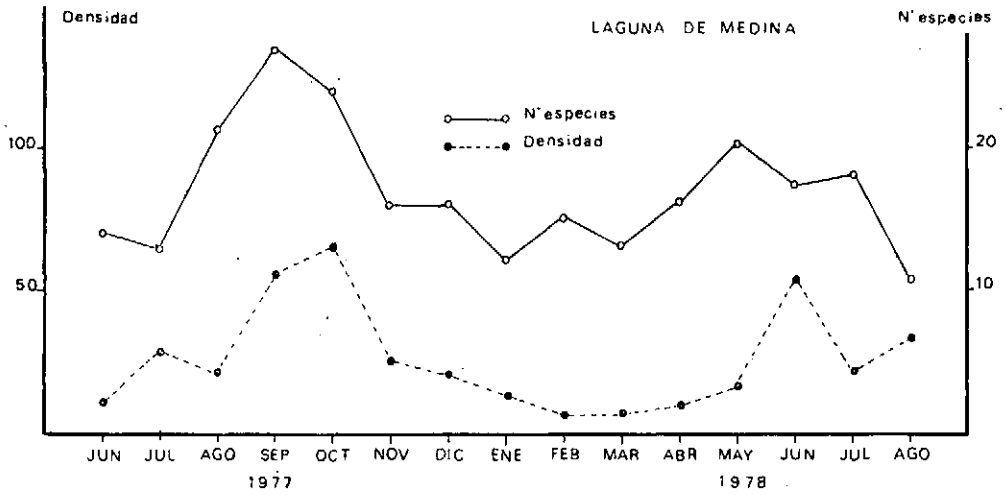


FIGURA 6. Distribución mensual de las estimas relativas de densidad y del número de especies para el conjunto de las taxocenosis en los medios acuáticos permanentes de la Laguna de Medina y la Laguna de Santa Olalla.

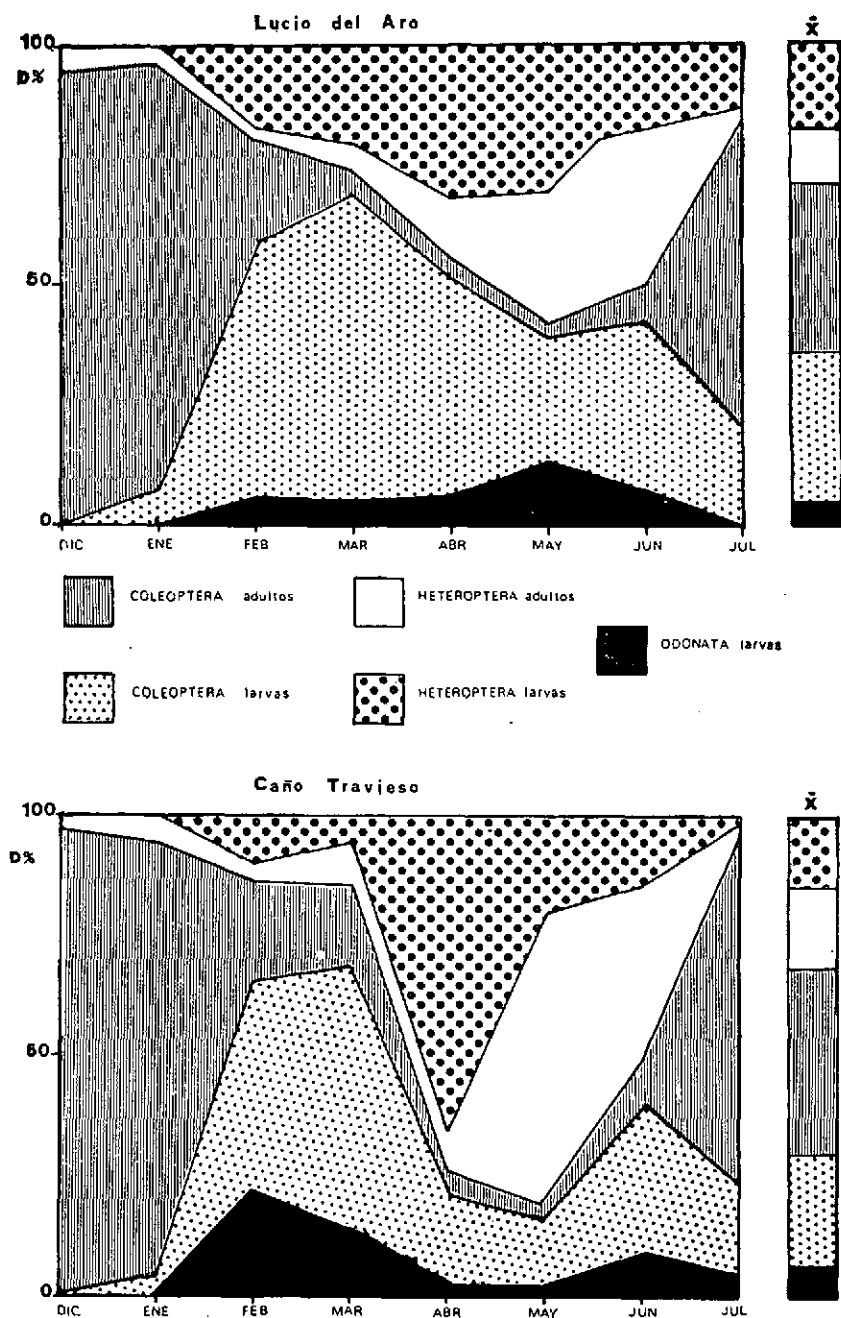


FIGURA 7. Variación mensual y total del valor de dominancia para imagos y estados larvarios de las taxocenosis estudiadas en los medios temporales de marisma, Caño Travieso y Lucio del Aro.

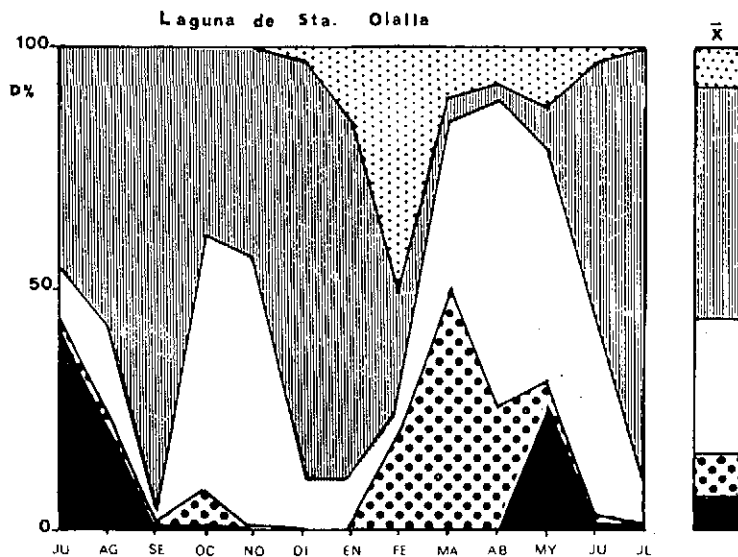
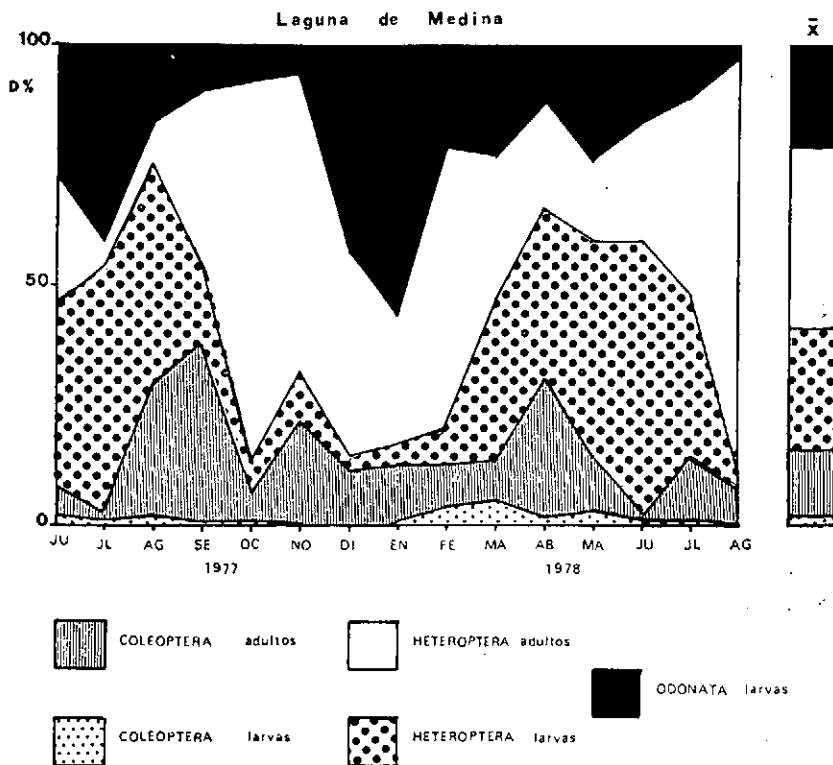


FIGURA 8. Variación mensual y total del valor de dominancia para imagos y estados larvarios de las taxocenosis estudiadas en los medios permanentes de la Laguna de Medina y Laguna de Santa Olalla.



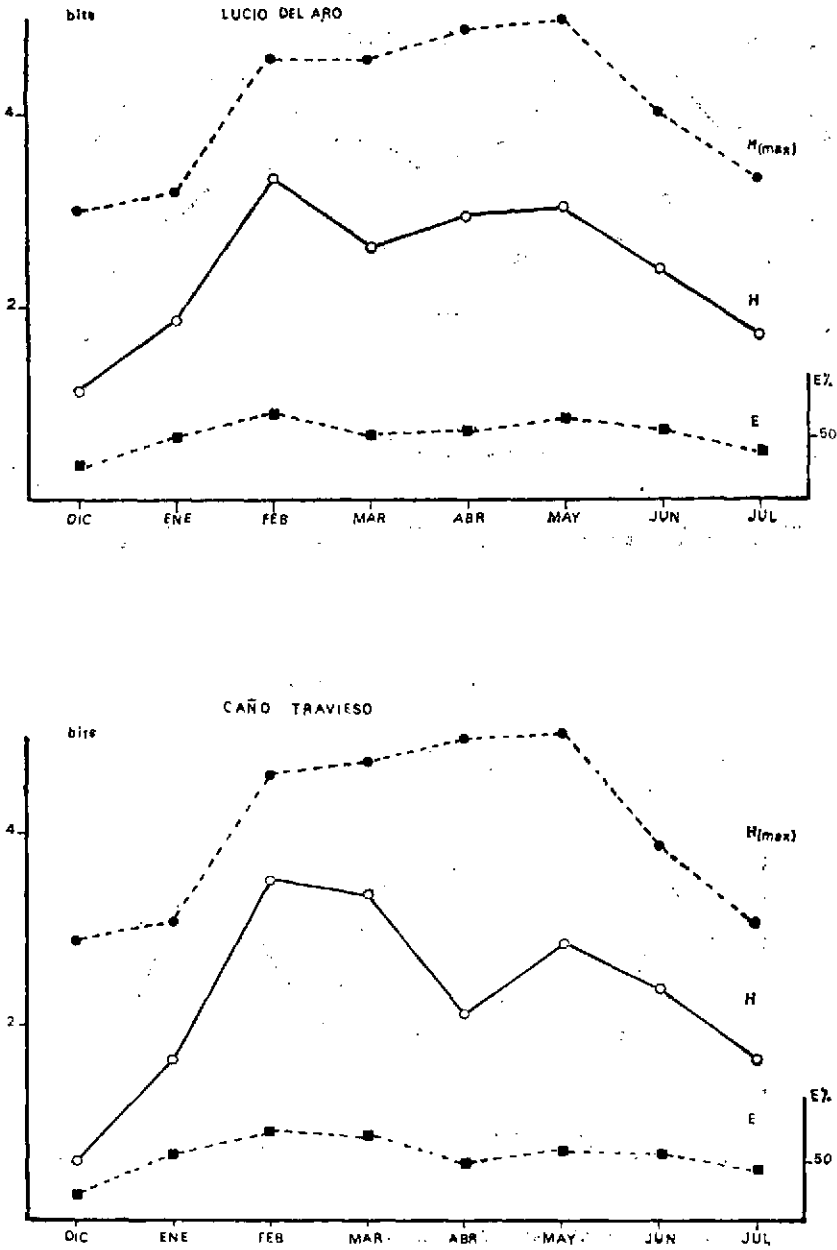


FIGURA 9. Distribución mensual de la diversidad específica (H), diversidad máxima (H<sub>max</sub>) y equidad (E) del conjunto de las taxocenosis estudiadas para los medios acuáticos temporales de marisma, Caño Travieso y Lucio del Aro.

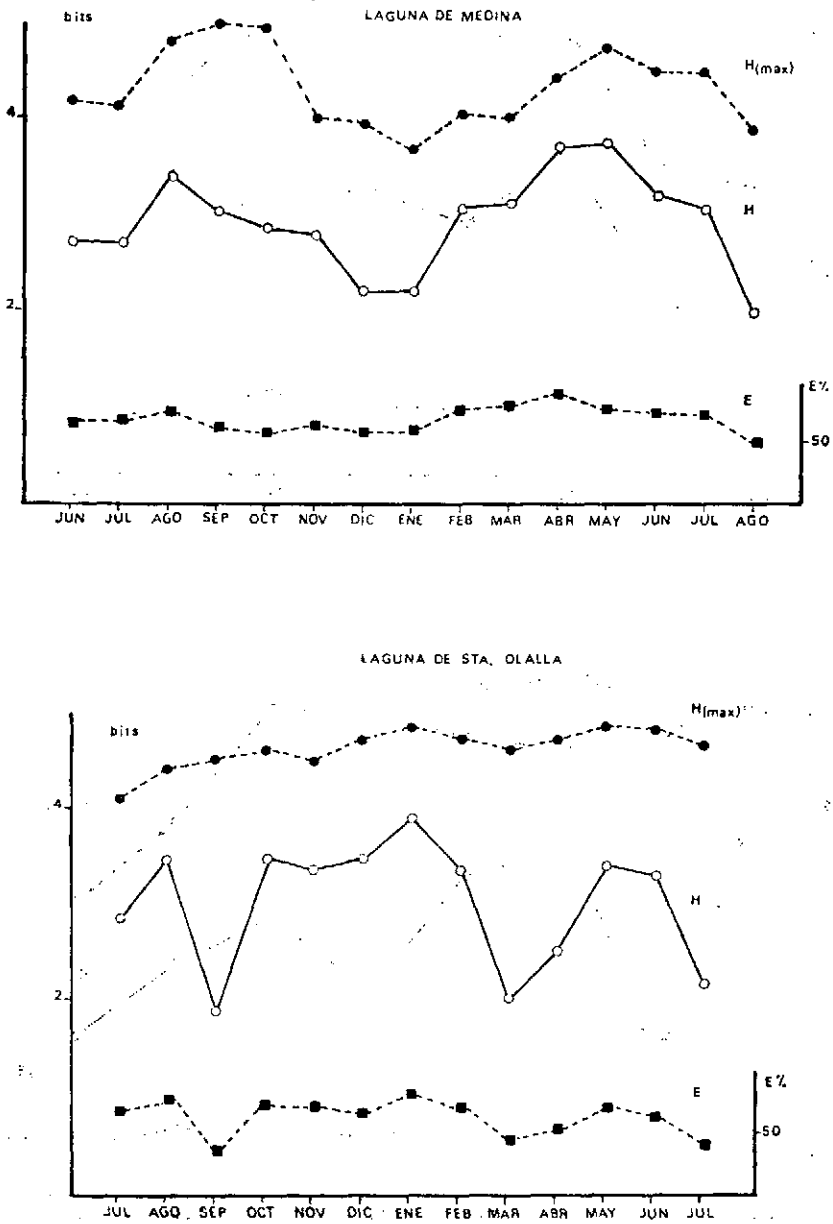


FIGURA 10. Distribución mensual de la diversidad específica (H), diversidad máxima ( $H_{max}$ ) y equidad (E) del conjunto de las taxocenosis estudiadas para los medios permanentes de la Laguna de Medina y Laguna de Santa Olalla.

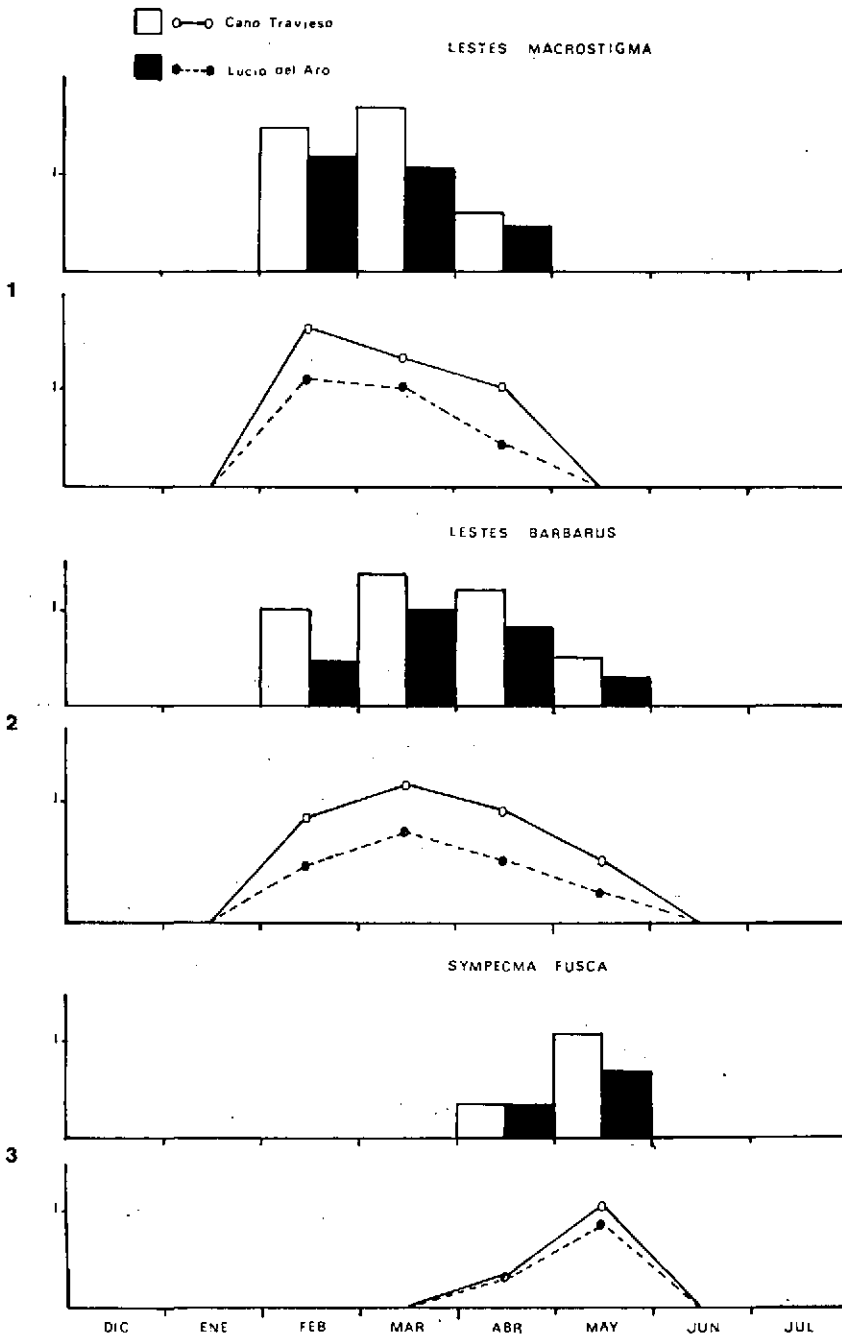


FIGURA 11. Distribución mensual del número total de individuos de las taxocenosis de larvas de Odonatos recogidos mediante los métodos de estimas absolutas (histogramas) y relativas (curvas de población) en los medios temporales de marisma durante el ciclo 1977/78. Se ha utilizado transformación logarítmica del número de individuos en cada muestra.

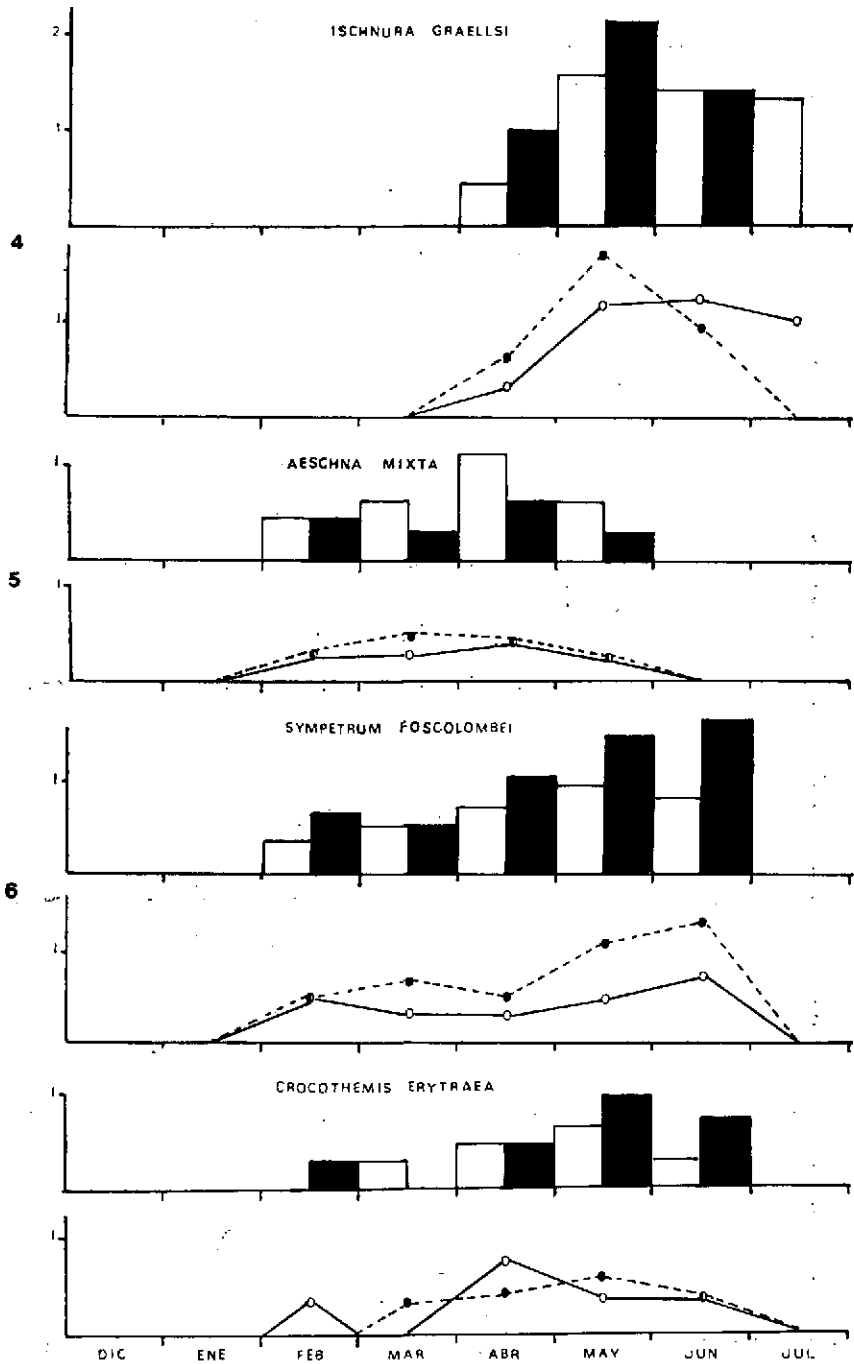


FIGURA 11



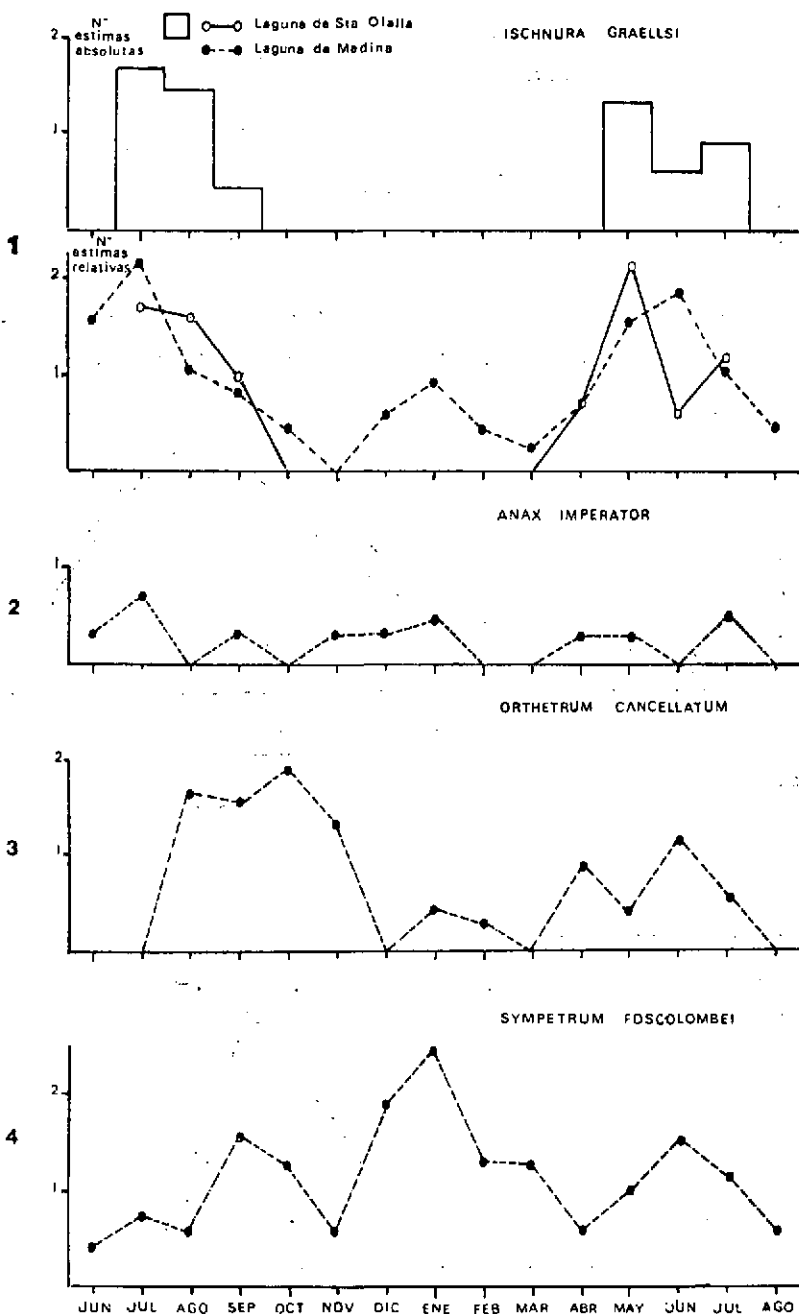


FIGURA 12. Distribución mensual de número total de individuos de las taxocenosis de larvas de Odonatos recogidos mediante los métodos de estimas absolutas (histogramas) y relativas (curvas de población) en los medios permanentes de arenas y sector endorreico, durante el ciclo 1977/78. Se ha utilizado transformación logarítmica del número de individuos en cada muestra.

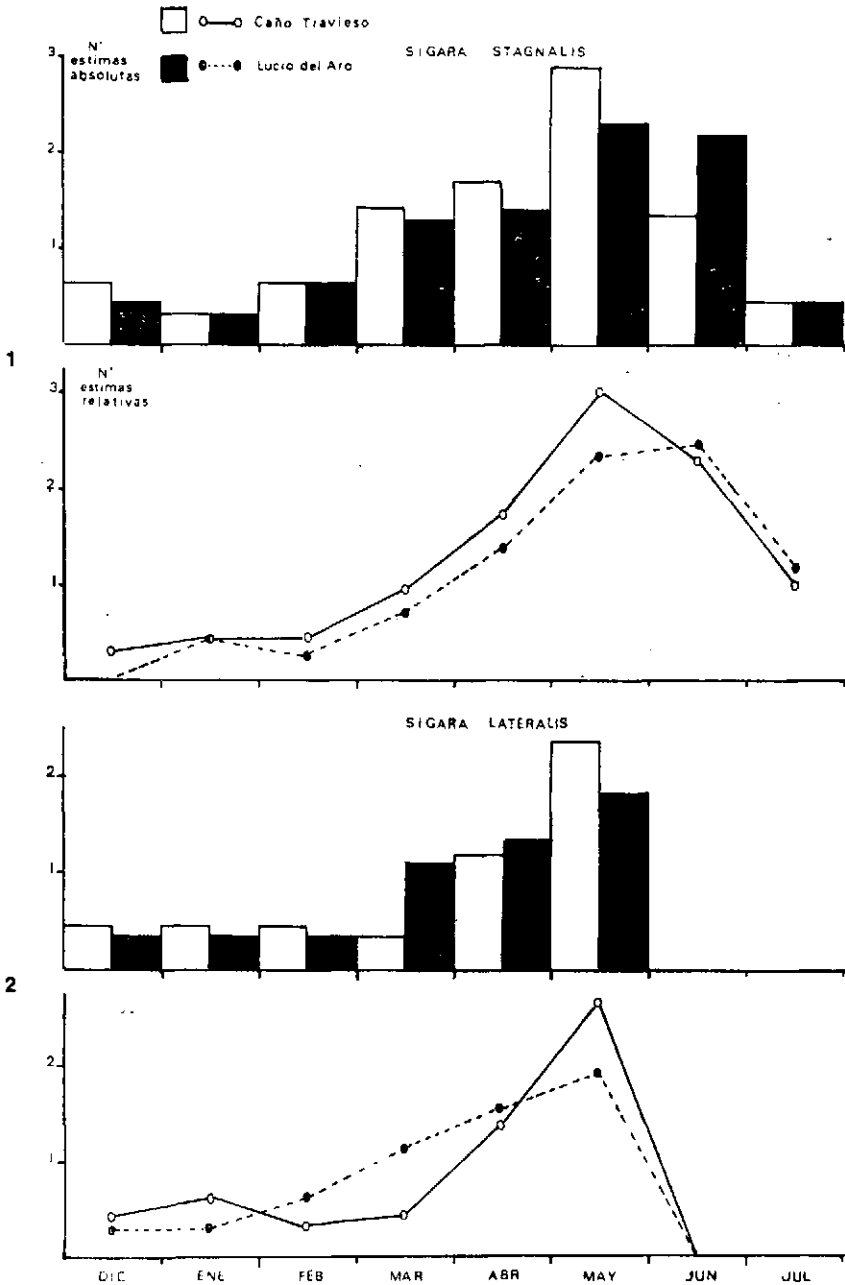


FIGURA 13. Distribución mensual del número total de individuos de la taxocenosis de larvas y adultos de Heterópteros acuáticos recogidos mediante los métodos de estimas absolutas (histogramas) y relativas (curvas de población), en los medios temporales de marisma (Lucio del Aro y Caño Travieso), durante el ciclo 1977/78. Se ha utilizado transformación logarítmica del número de individuos en cada muestra.

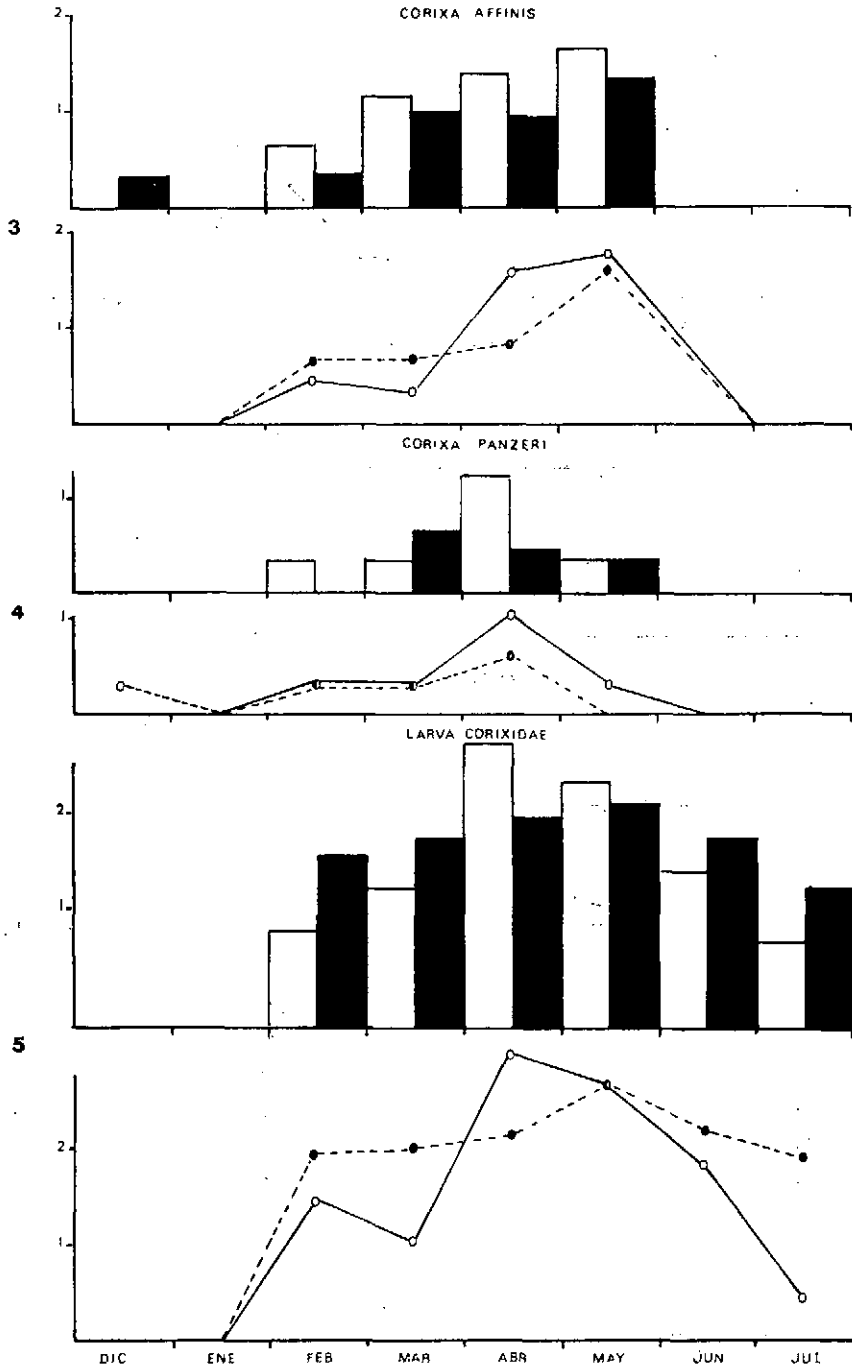


FIGURA 13





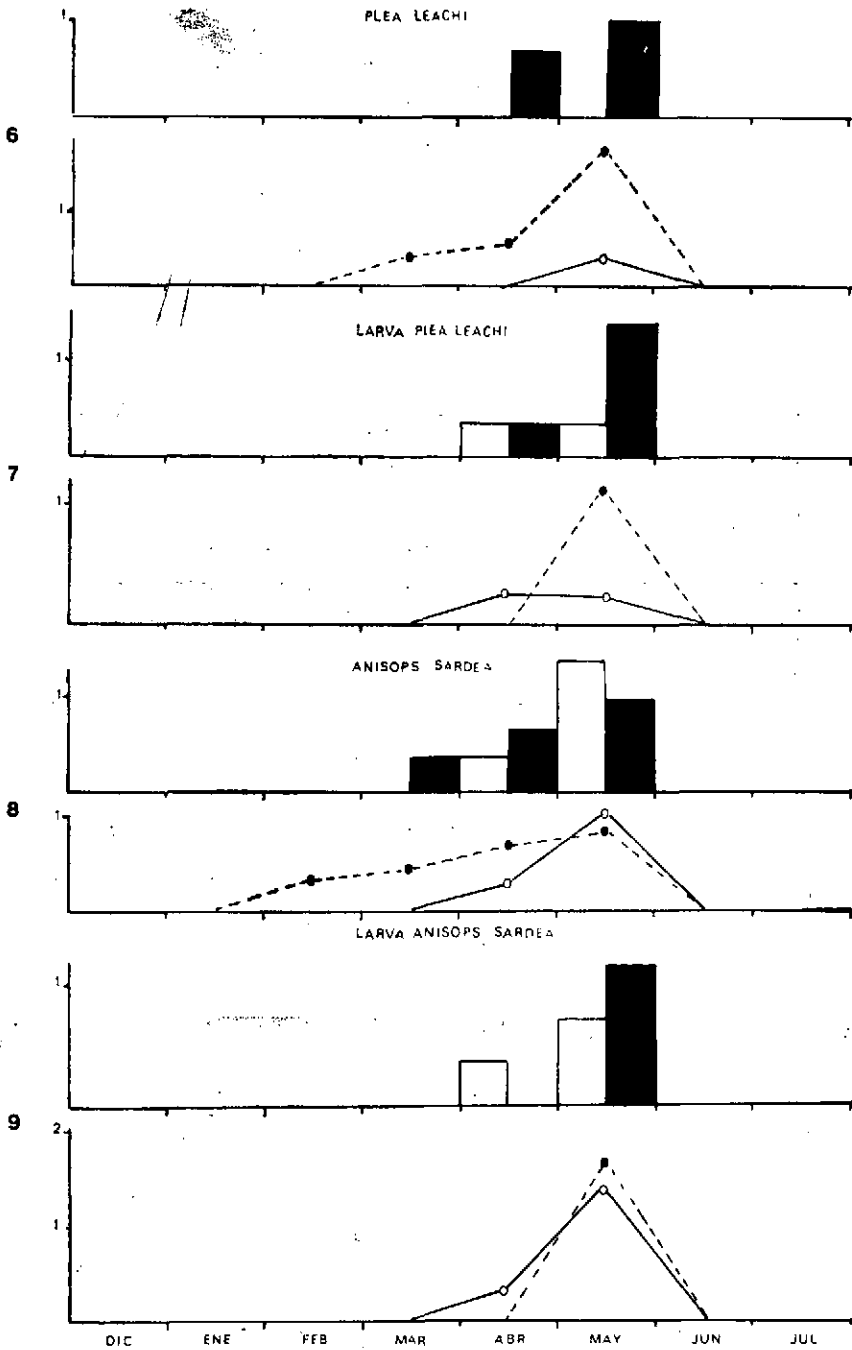


FIGURA 13



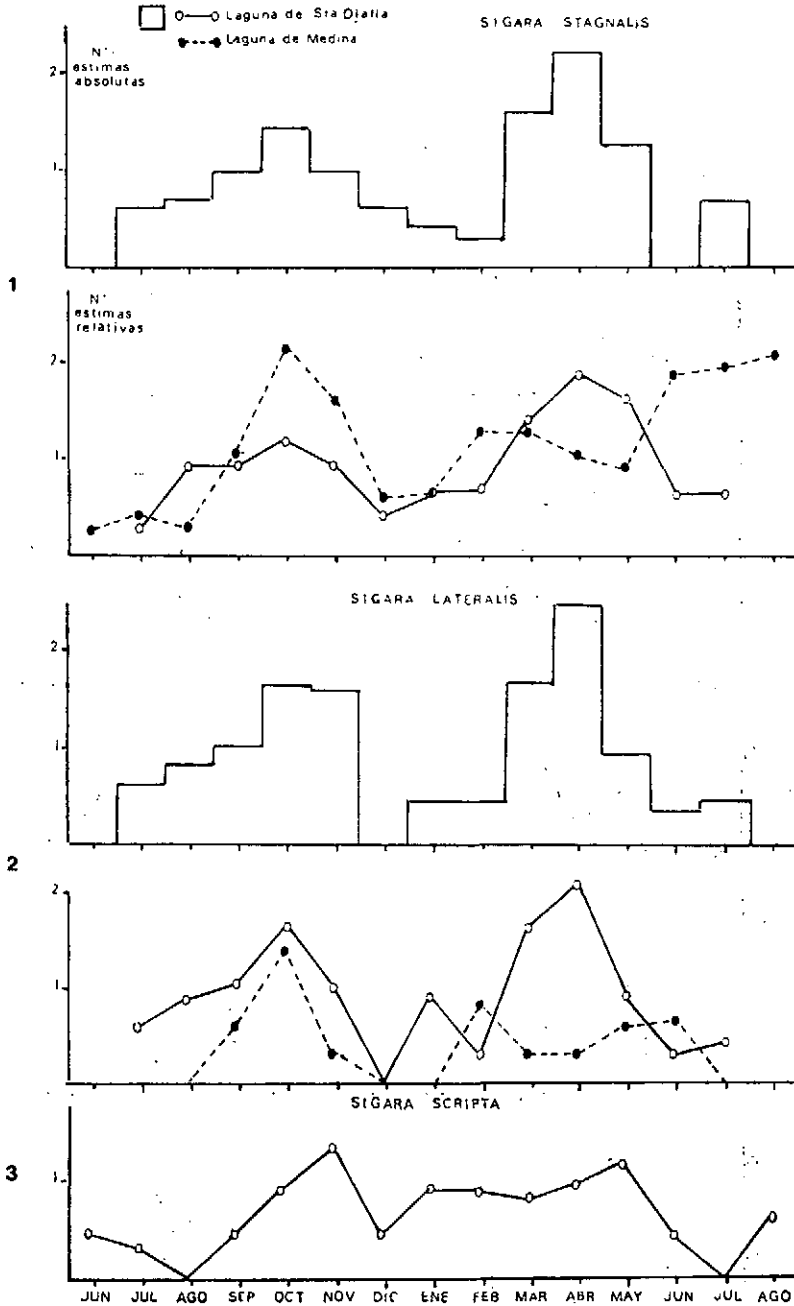


FIGURA 14. Distribución mensual del número total de individuos de la taxocenosis de larvas y adultos de Heterópteros acuáticos recogidos mediante los métodos de estimas absolutas (histogramas) y relativas (curvas de población), en los medios permanentes de arenas (Laguna de Santa Olalla) y sector endorreico (Laguna de Medina), durante el ciclo 1977/78. Se ha utilizado transformación logarítmica del número de individuos en cada muestra.



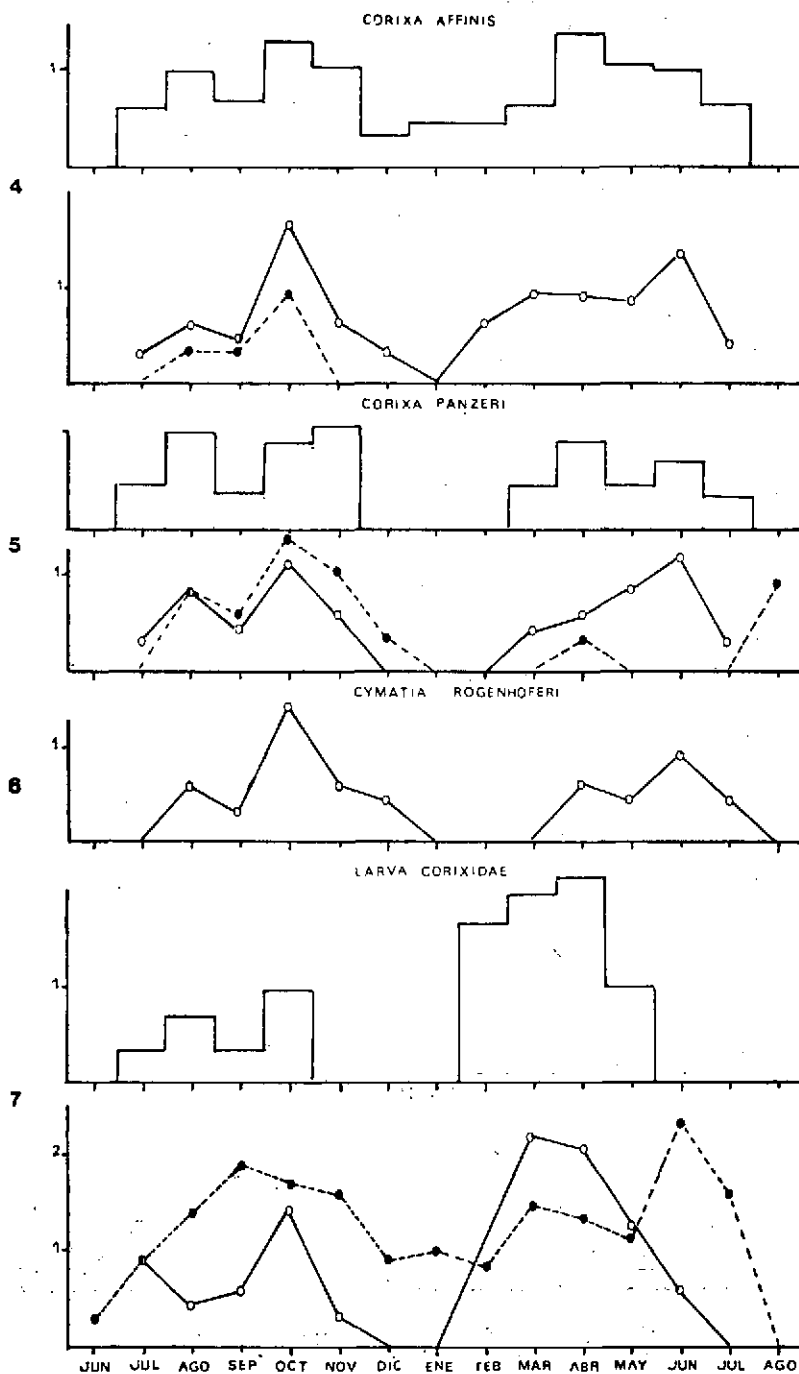


FIGURA 14



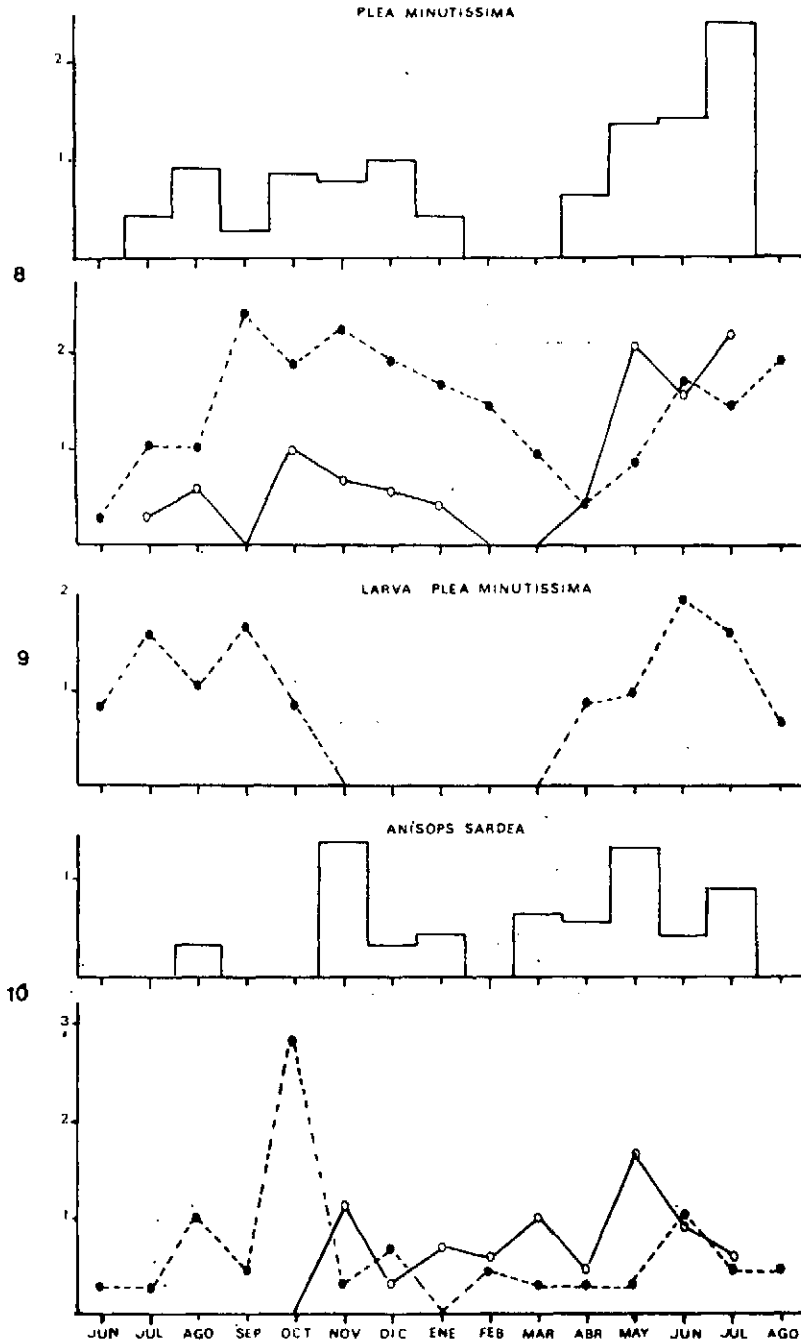


FIGURA 14



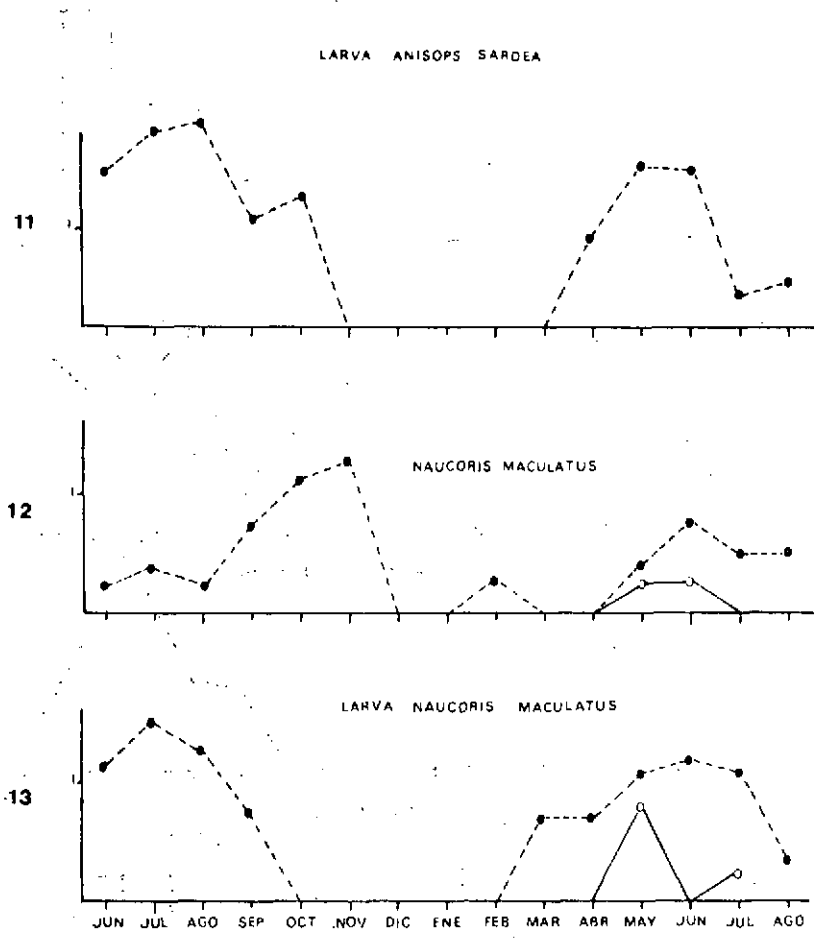


FIGURA 14

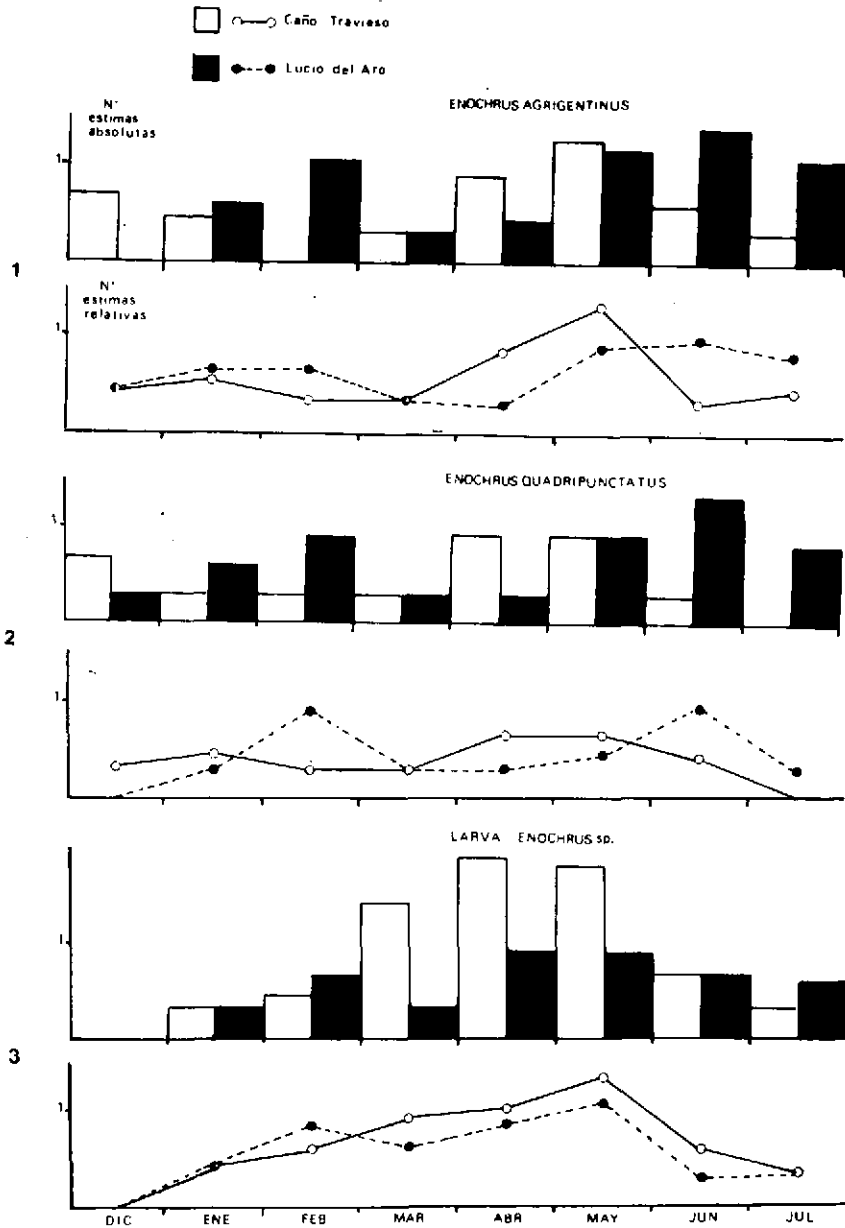


FIGURA 15. Distribución mensual del número total de individuos de la taxocenosis de larvas y adultos de Coleópteros acuáticos recogidos mediante los métodos de estimas absolutas (histogramas) y relativas (curvas de población), en los medios temporales de marisma (Lucio del Aro y Caño Travieso), durante el ciclo 1977/78. Se ha utilizado transformación logarítmica del número de individuos en cada muestra.

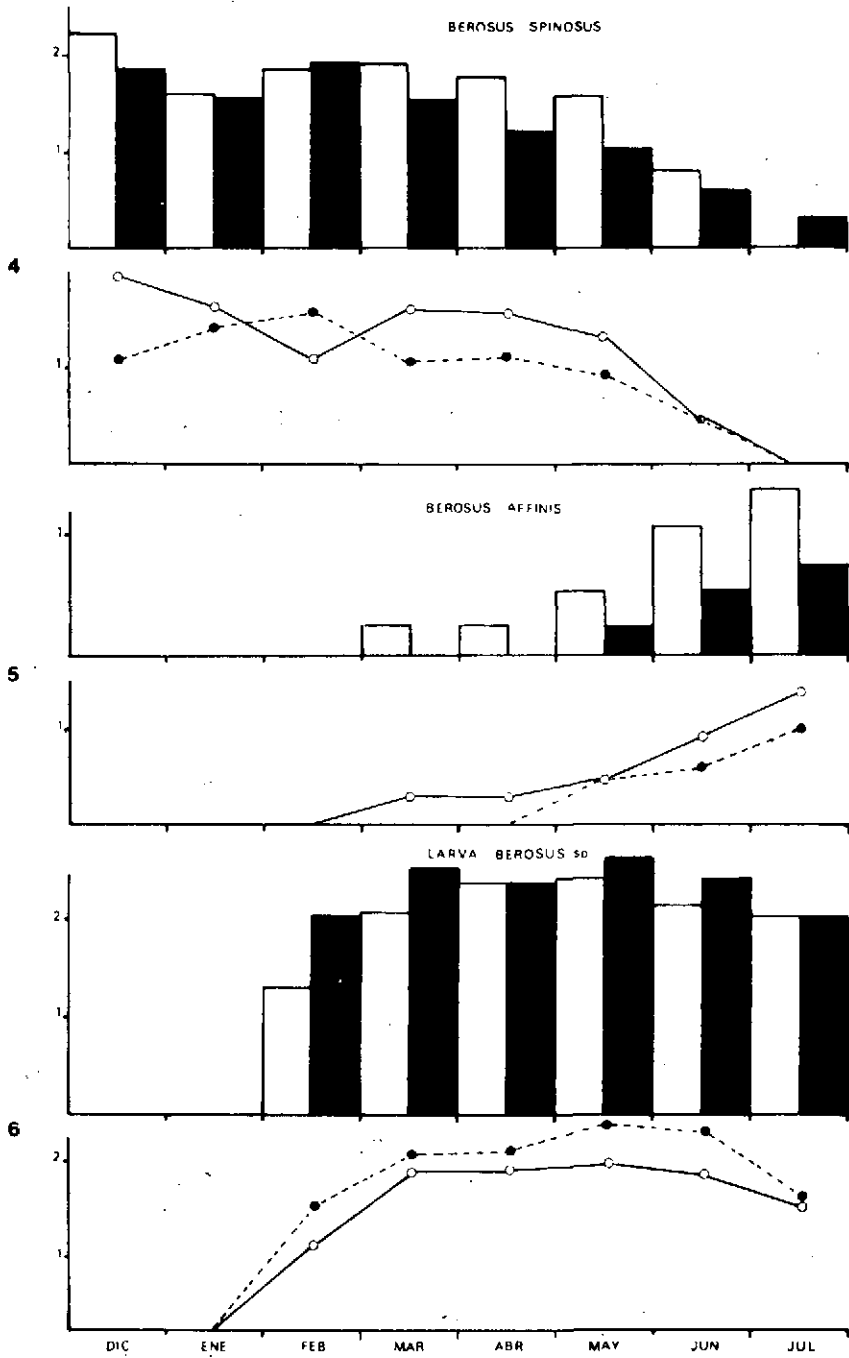


FIGURA 15





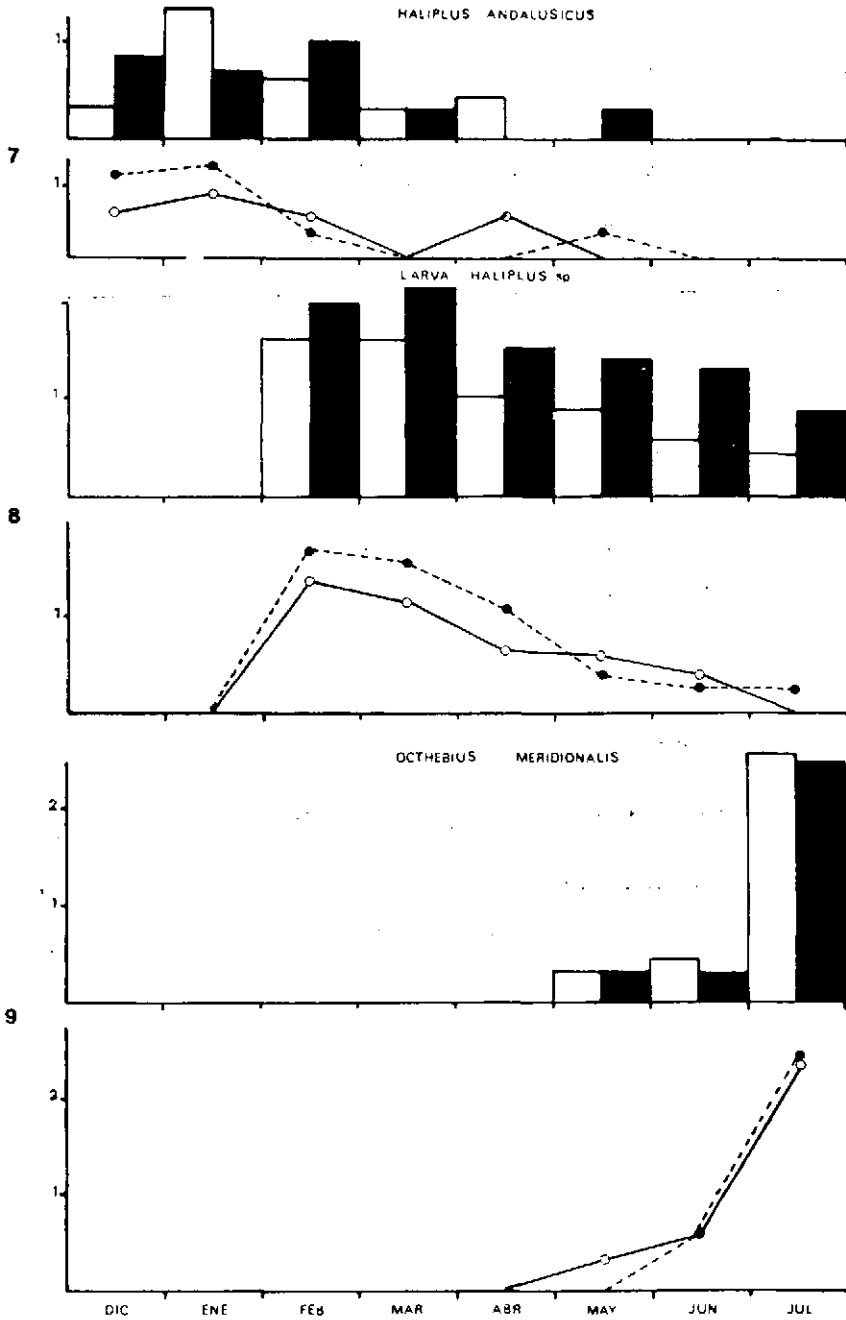


FIGURA 15

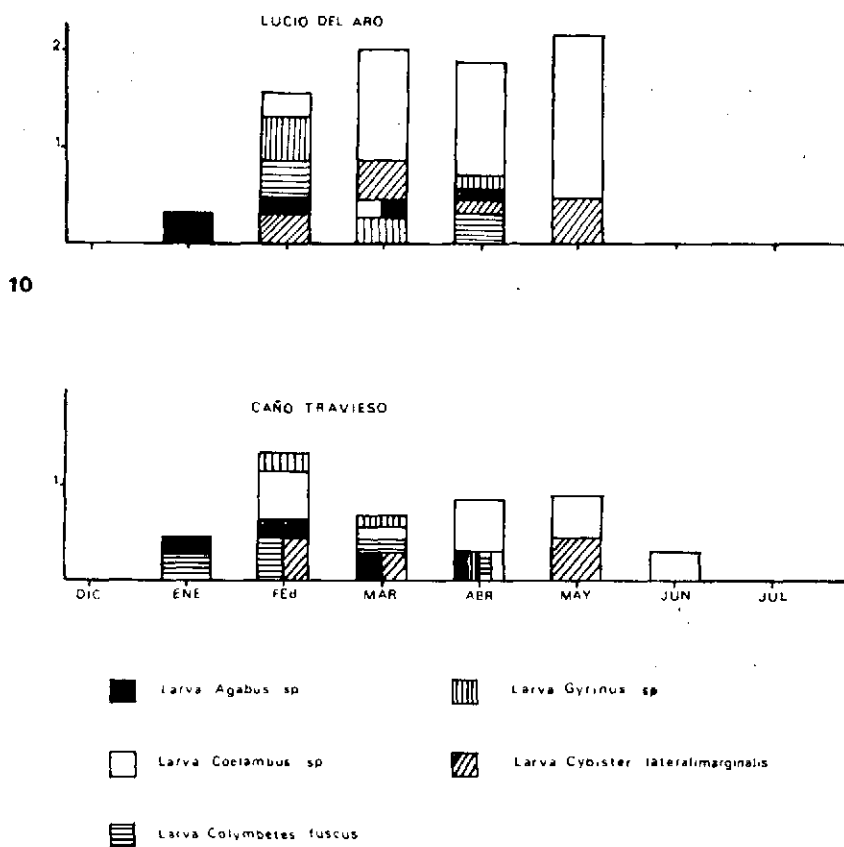


FIGURA 15

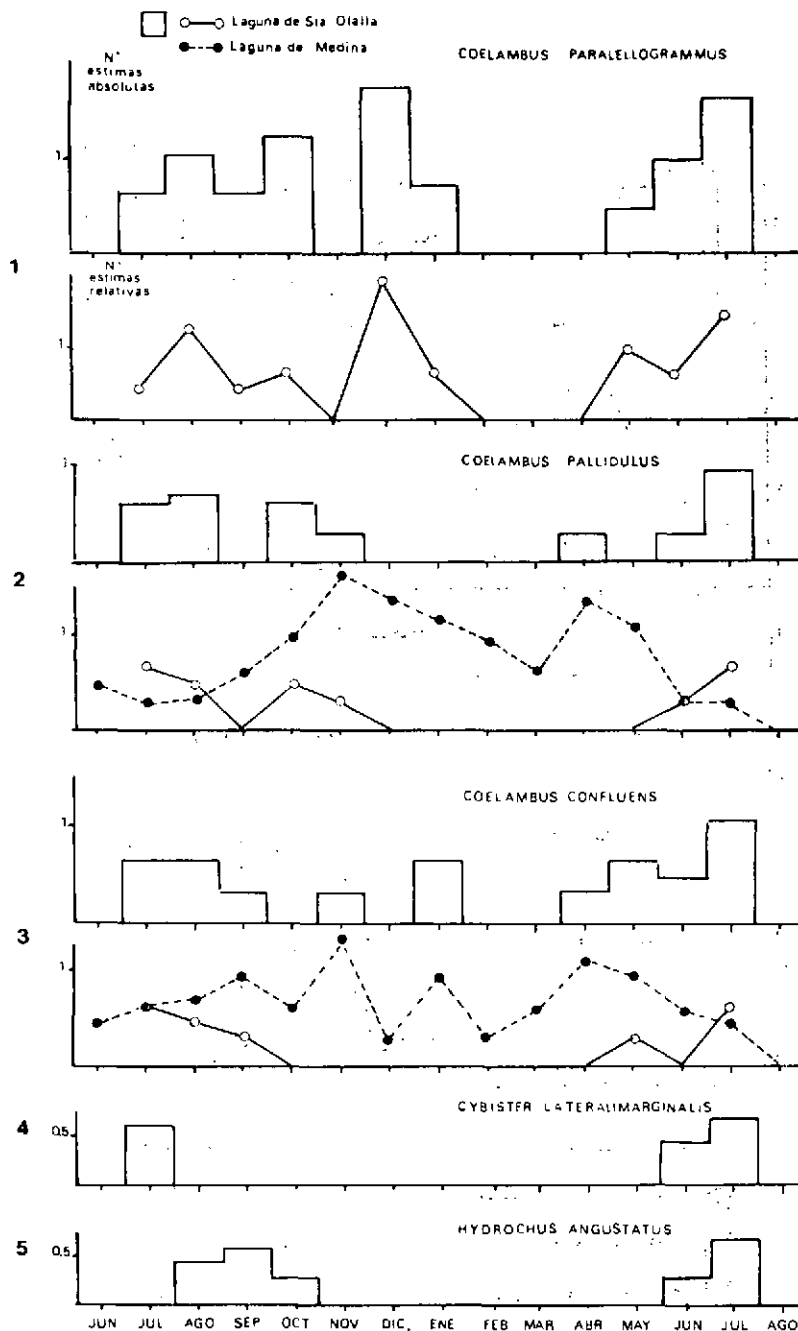


FIGURA 16. Distribución mensual del número total de individuos de la taxocenosis de larvas y adultos de Coleópteros acuáticos recogidos mediante los métodos de estimas absolutas (histogramas) y relativas (curvas de población) en los medios permanentes de arenas (Laguna de Santo Olalla) y sector endorreico (Laguna de Medina), durante el ciclo 1977/78. Se ha utilizado transformación logarítmica del número de individuos en cada muestra.

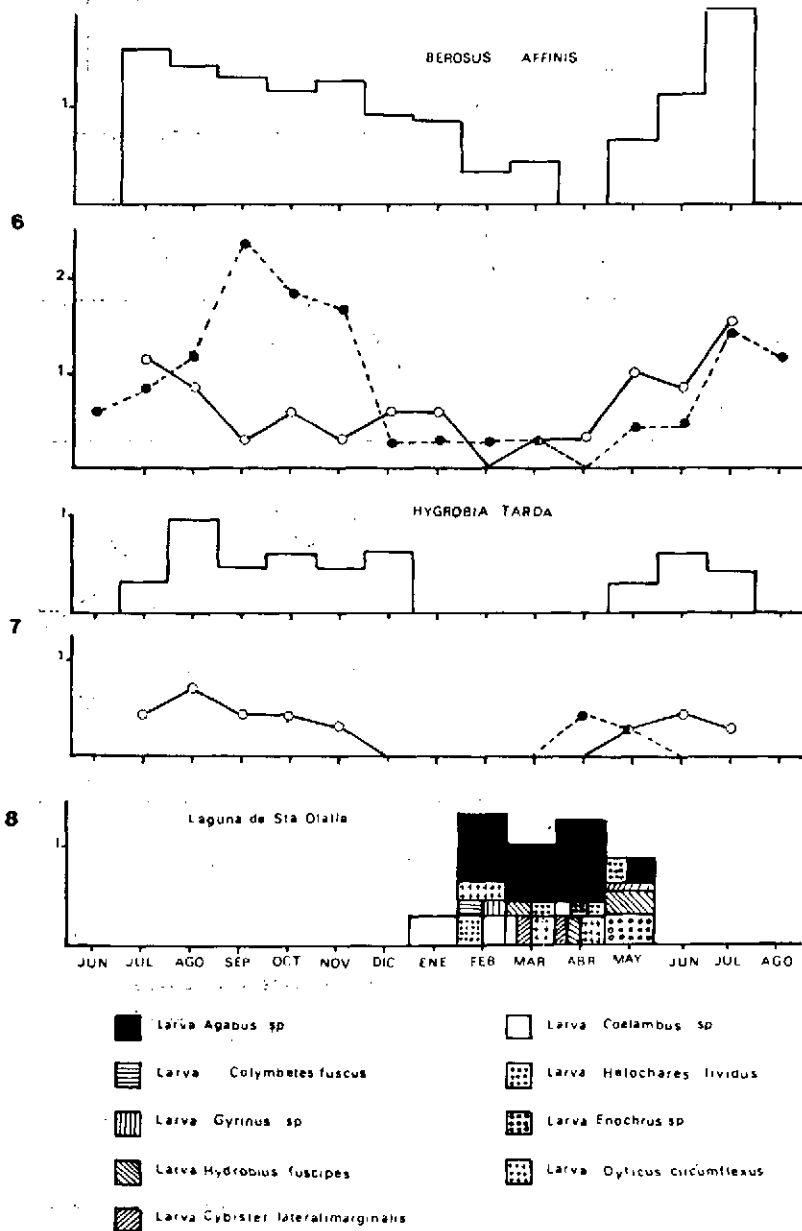


FIGURA 16



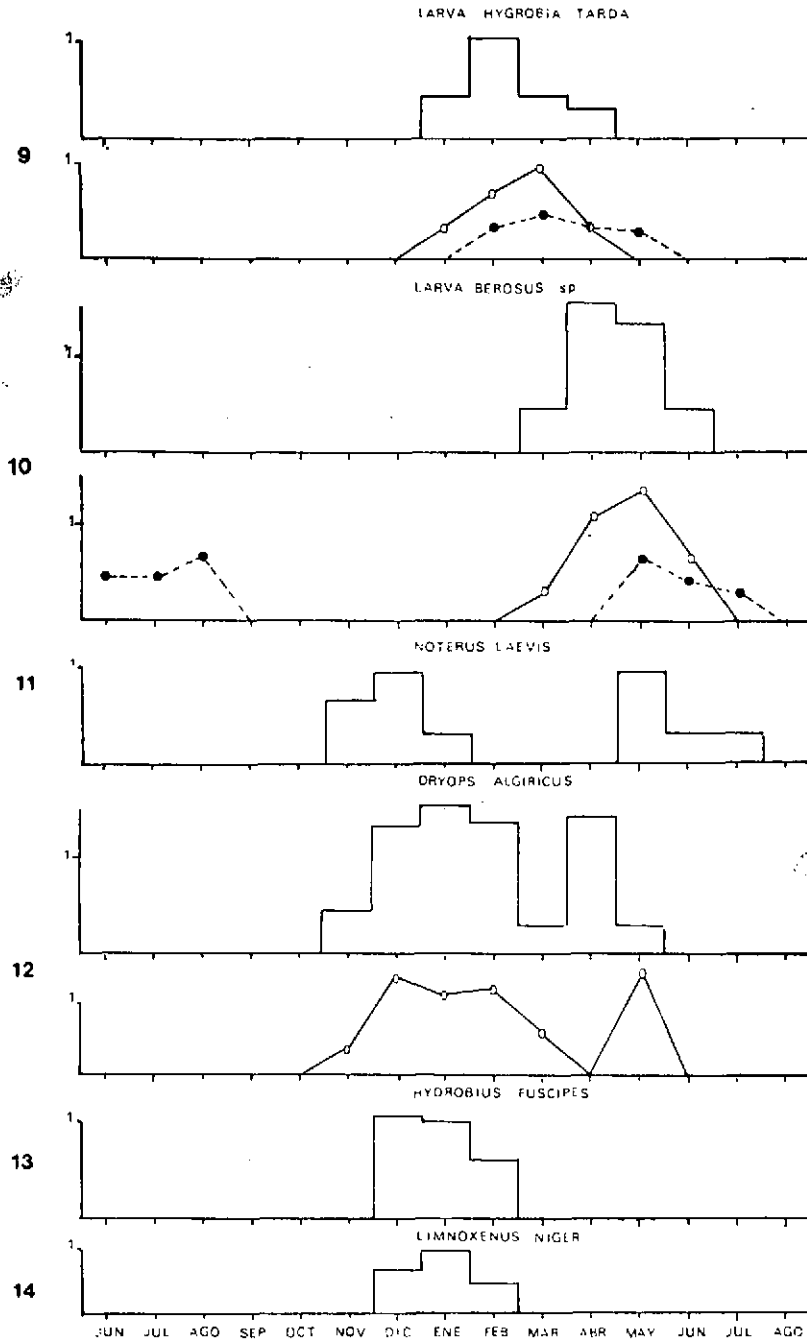


FIGURA 16



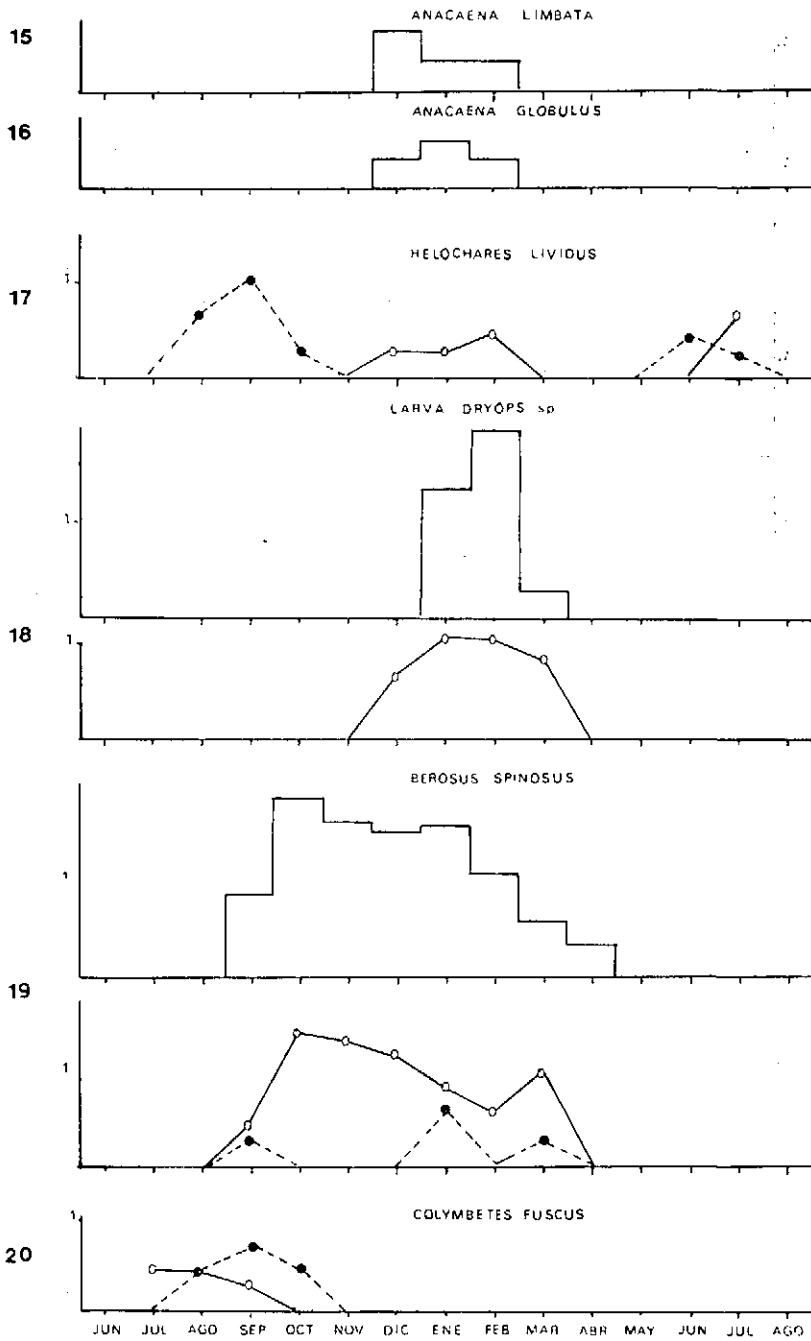


FIGURA 16

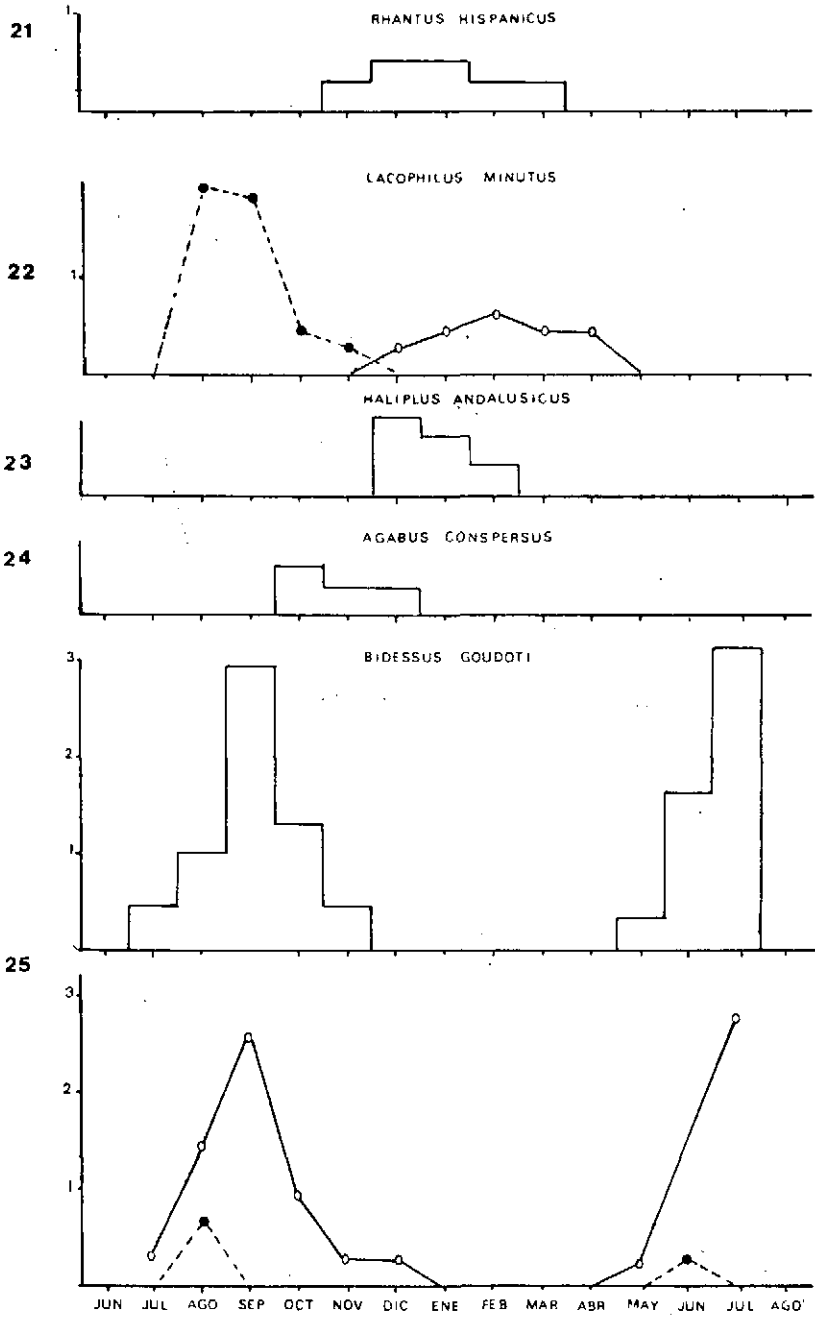


FIGURA 16

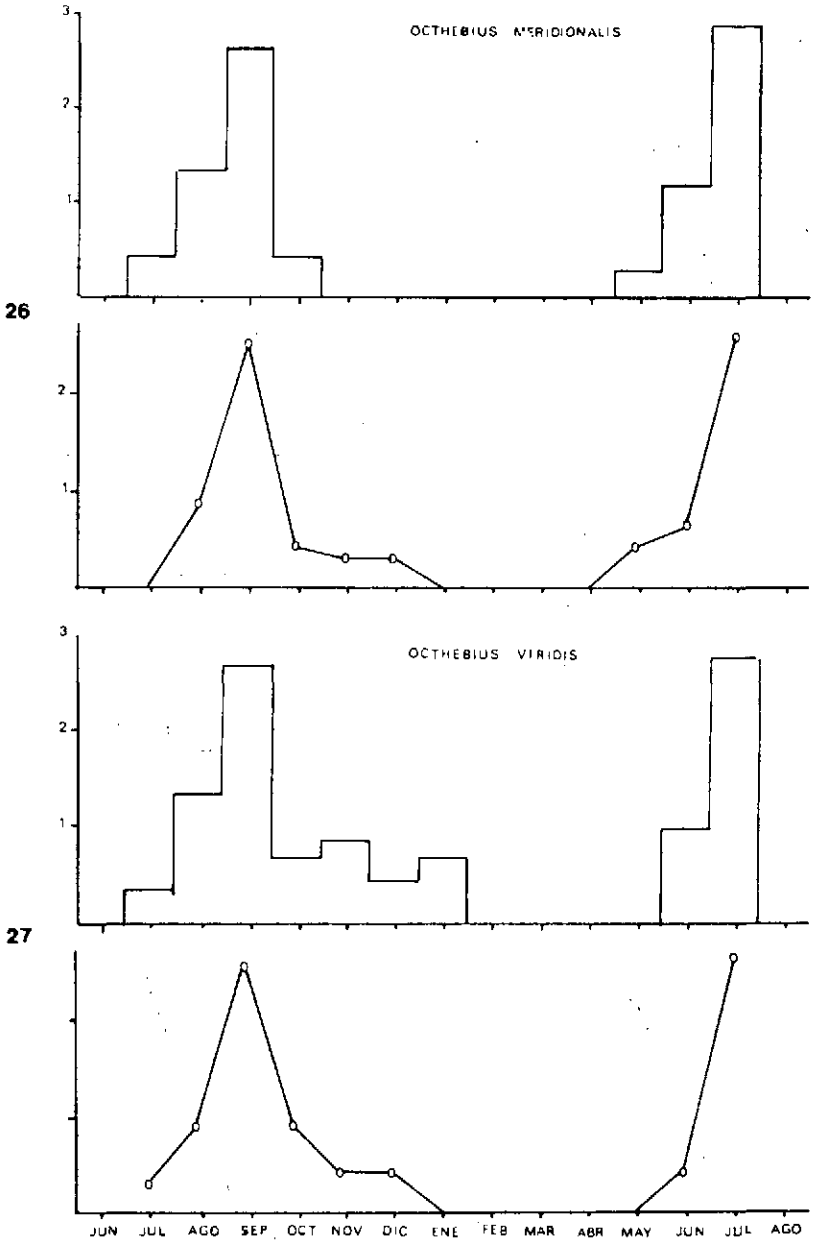


FIGURA 16





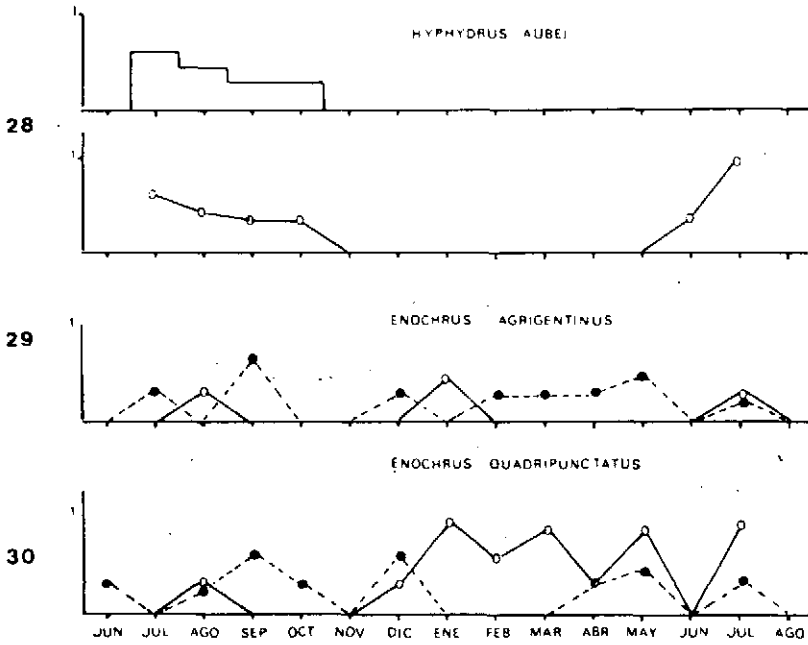


FIGURA 16

## BIBLIOGRAFIA

- AGUESSE, P. (1955), «Note preliminaire sur les Odonates de Camargue», *Terre Vie*, 102 (4): 287-309.
- AGUESSE, P. (1957a), «Complement a l'inventaire de la faune invertebree des eaux camarguaises», *Terre Vie* (2-3): 241-252.
- AGUESSE, P. (1957b), «Les effects de la vague de froid de fevrier 1956 sur la faune des invertebres aquatiques de Cargue», *Terre Vie* (2-3): 198-201.
- AGUESSE, P. (1957c), «La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification», *Vie Milieu*, 8 (4): 341-365.
- AGUESSE, P. (1960), «Notes sur l'écologie des Odonates de Provence», *Ann. Biol.*, 36: 217-230.
- AGUESSE, P. (1961), *Contribution a l'étude écologique des Zygopteres de Camargue*, These, Paris, 156 págs.
- AGUESSE, P. (1962), «Quelques Odonates du Coto de Doñana», *Archivos del Instituto de Acimatación de Almería*, vol. XI: 9-12.
- AGUESSE, P. (1968), *Les Odonates*, Masson et Cie Edit., Paris, 255 págs.
- AGUESSE, P.; BIGOT, L. (1959), «Les Coleoptères Hydrocanthares de Camargue: Essai écologique et faunistique», *Terre Vie* 106 (1): 128-148.
- AGUESSE, P.; BIGOT, L. (1960), «Observations Floristiques et Faunistiques sur un etang de Moyenne Camargue. La Baisse Salei de la Tour du Valat», *Vie Milieu*, 8 (4): 341-365.
- AGUESSE, P.; MARAZANOF, F. (1965), «Les modifications des mileux aquatiques de Camargue au cours de 30 dernières années», *Annl. Limnol.*, 1 (2): 163-190.
- AGUESSE, P.; TESTARD, P. (1967), «Developpement et Productivité des larves d'Aeschnidae (Odonata), en M. LAMOTTE y F. BOURLIERE (Edit.), *Problèmes de Productivité Biologique*, Masson et Cie, Paris.
- AGUESSE, P.; TESTARD, P. (1968), «Les variations du rendement de la nourriture chez les larves d'Aeschnidae en fonction de leur vitesse de croissance», *Annl. Limnol.*, 4 (2): 199-208.
- AGUILAR, J. A.; HERRERA, C. M. (1978), «Alimentación de la Garza Imperial (*Ardea Purpurea*) en las marismas del Guadalquivir durante el período de nidificación», *Ardeola*, vol. XXIV: 95-104.
- ALQUIER, C. (1974), *Le peuplement de la frange capillaire des mares tempaires en moyenne Camargue*. These Doct. 3.<sup>o</sup> Cycle Aix, Morseille, 143 págs.
- ANDERSON, R. O. (1959), «A modified floatation technique for sorting botton fauna samples», *Limnol. Oceanogr.*, 4: 223-225.
- ANDERSON, J. M. E. (1976), «Aquatic Hydrophilidae (Coleoptera). The Biology of some Australian species with descriptions of immature stages reared in the laboratory», *J. Aust. ent. Soc.*, 15: 219-228.
- BALFOUR-BROWNE, F. (1962), *Water Beetles and other things*, Blacklock Farries and Sons Lid, Dumfries, 219 págs.
- BALOGH, J. (1958), *Lebensgemeinschaften der Landtiere*, Akademie-Verlag, Berlin.
- BAYLY, J. A. E. (1967), «The faune and chemical composition of some athalassic saline water in New Zealand», *N. Z. J. Mar Freshwat. Res.*, 1: 105-117.
- BAYLY, J. A. E. (1972), «Salinity tolerance and osmotic behavior of animals in athalassic saline and marine hypersaline waters», *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 235-260.



- BEADLE, L. C. (1943), «Osmotic regulation and the faunas of inland waters», *Biol. Rev.*, 18: 172-183.
- BENKE, A. C.; BENKE, S. S. (1975), «Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations», *Ecology*, 56: 302-311.
- BEVERCONBE, A. M.; COX, N.; THOMAS, N. P.; YOUNG, S. O. (1973), «Studies of the invertebrate fauna of a wet slack in a sand dune system», *Arch. Hydrobiol.*, 71: 487-516.
- BIGOT, L.; MARAZANOF, F. (1965), «Considerations sur l'ecologie des invertébrés terrestres et aquatiques des Marismas du Guadalquivir (Andalucía)», *Vie Milieu*, 16 (1): 441-473.
- BIGOT, L.; MARAZANOF, F. (1966), «Notes sur l'ecologie des Coleoptères aquatiques des Marismas du Guadalquivir et premier inventaire des Coleoptères et Lepidoptères du Coto de Doñana (Andalucía)», *Anals. Limnol.*, 2 (3): 491-502.
- BIGOT, L.; PUINSOT, N.; CHAMPEAU, A.; BONNET, L. (1979), «Estructura des communautés animales des invertébrés de basse Camargue», *Terre Vie, Rev. Ecol. Suppl.*, 2: 129-172.
- BOESCH, D.; MARVIN, L.; VIRNSTEIN, R. (1976), «The dynamic of estuarine benthic communities». En M. WILEY (Edit.), *Estuarine Processes*, vol. 1: 177-196., Academic Press., 541 págs.
- BOVINE, A. G.; HENRIKSEN, K. L. (1938), «The Developmental stages of the Danish Hydrophilidae (Ins. Coleoptera)», *Vidensk. Medd. Fra Dansk. Naturh. Foren. Bd.*, 102: 27-162.
- CAMERON, G. N. (1972), «Analysis of insects trophic diversity in two salt marsh communities», *Ecology*, 53: 58-73.
- CHAMPEAU, A. (1970), *Recherches sur l'ecologie et l'adaptation a la vie latents des Copepodes des eaux temporaires provençales et Corses*, Thèse Doc. Sci. Nat. Aix., Marseille, 360 págs.
- CHAPMAN, V. J. (1960), *Salt Marshes and Salt Deserts of the World*, Leonard Hill, London.
- CHENG, L. (1976), «Insects in marine environments». En L. CHENG (Edit.), *Marine Insects*, North Holland Publ. Col., Amsterdam, 581 págs.
- CLAUS, A. (1937), «Vergleichend-physiologische Untersuchungen zur Okologie der Wasser Wazen mit besonderer Berücksichtigung der Brackwasser Wanze», *Sigara lugubris. Fieb. Zool. Jb. (Physiolo)*, 58: 365-437.
- CORBET, P. S. (1962), *A biology of dragonflies*, Witherby, London, 247 págs.
- CORBET, P. S. (1964), «Temporal patterns of emergence in aquatic insects», *Can. Ent.*, 96: 264-279.
- CORBET, P. S. (1980), «Biology of Odonata», *Ann. Rev. Entomol.*, 25: 189-217.
- CORBET, P. S.; LONGFIELD, C.; MOORE, N. W. (1960), *Dragonflies*, The new Naturalist, Collins, London.
- CROWSON, R. A. (1967), *The natural classification of the families of Coleoptera*, Classey Ltd. England, 214 págs.
- CUMMINS, K. W. (1973), «Trophic relations of aquatic insects», *Ann. Rev. Entomol.*, 18: 183-206.
- CUMMINS, K. W. (1975), «Macroinvertebrates». En B. A. WHITON (Edit.), *River ecology*, 170-198, Blackwell Scientific Publication, London, 725 págs.
- DAHM, A. G. (1966), «Astatic or temporary waters as environment and the ecological adaptations of their faunas», *Zoologisk Revy.*, 2: 39-50.
- DAVIS, L. U.; GRAY, I. E. (1966), «Zonal and seasonal distribution of insects in North Carolina sot marshes», *Ecol. Monogr.*, 36: 275-295.
- DETTNER, V. K. (1976), «Populationsdynamische Untersuchungen an Wasserkafen Zweier Hochmoore des Nordschwarzwaldes», *Arch Hydrobiol.*, 77 (3): 375-402.
- ELLIOT, J. M. (1977), *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*, Freshwater Biological Association S. Pub. N. 25, 148 págs.
- FERNANDO, C. H. (1958), «The colonization of Small freshwater habitats by aquatic insects. I. General discussion methods and colonization in the aquatic Coleoptera», *Ceylon. J. Sci. Biol. Sci.*, 1: 117-154.
- FERNANDO, C. H. (1958), «The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. II. Hemiptera», *Ceylon J. Sci. Biol. Sci.*, 2: 5-30.

- FERNANDO, C. H. (1960), «Colonization of freshwater habitats with species reference to aquatic insects», *Proc. Cent. Biocent. Congr. Singapore* (1958), 182-186.
- FERNANDO, C. H.; GALBRAITH, D. (1973), «Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing habitats», *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18: 1564-1575.
- FERRERAS ROMERO, M. (1976), *Los Odonatos de las Marismas del Bajo Guadalquivir*. Tesina de Licenciatura, Universidad de Sevilla, 130 págs.
- FERRERAS, M.; SOLER, A. (1979), «Odonatos de las Marismas del Bajo Guadalquivir. Aspectos faunísticos», *Bol. As. Esp. Entom.*, 3: 213-219.
- FRANCISCOLO, M. E. (1979), *Coleoptera, Haptiplitidae, Gyrinidae, Dytiscidae. Fauna d'Italia 14*, Calderini, Bologna, 804 págs.
- FOSTER, W. A.; TREHERNE, J. E. (1976), «Insects of marine salt marshes problems and adaptation». En CHENG L. (Edit.), *Marine Insects*, 5-41, North Holland Publishing Company, Amsterdam, 581 págs.
- GODFREY, P. J. (1978), «Diversity as a measure of benthic macroinvertebrate community response to water pollution», *Hydrobiologia*, 57: 11-122.
- HAMMER, U. T.; HAYNES, R. I.; HESELTINE, J. M.; SWANSON, S. M. (1975), «The saline lakes of Saskatchewan», *Verh. Ins. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, 19: 589-598.
- HERNANDO, J. A. (1978), *Estructura de la comunidad de peces de la marisma del Guadalquivir*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, 383 págs.
- HOCH, K. (1968), «Die aquatilen Koleopteren westdeutscher Augewasser insbesondere des Mundugsgebietes der Sieg», *Decheniana*, 120: 81-133.
- HODGKIN, E. P.; WATSON, J. A. L. (1958), «Breeding of Dragonflies in temporary waters», *Nature*, 181: 1015-1016.
- HULBERT, S. H. (1971), «The monocent concept of species diversity: A critique and alternative parameters», *Ecology*, 52: 577-586.
- HULBERT, S. H.; EDLER, J. Z.; FINRBANKS, D. (1972), «Ecosystems alteration by mosquito fish (*Gambusia affinis*) predation», *Science*, 175: 639-641.
- HUTCHINSON, G. E. (1951), «Copepodology for the ornithologist», *Ecology*, 32: 571-577.
- INGRAM, B. R. (1976), «Life histories of three species of Lestidae in North Carolina, United States (Zygoptera)», *Odonatologica*, 5 (3): 231-244.
- MACAN, T. T. (1965), «Predation as a factor in the ecology of water bugs», *J. Anim. Ecol.*, 34: 691-698.
- MARAZANOF, F. (1964), «Variations quantitatives des populations d'invertebres aquatiques de Camargue. pendant l'hiver 1962-1963», *Terre Vie*, 3: 350-358.
- MARAZANOF, F. (1967), «Ostracodes, Cladoceres, Heteropterres et Hydracariens nouveaux pour les marismas du Guadalquivir (Andalousie): donnes ecologiques», *Ann. Limnol.*, 3 (1): 47-64.
- MARGALEF, R. (1955), *Los Organismos indicadores en la limnologia*, I.F.I.E., Ministerio de Agricultura, Madrid, 300 págs.
- MARGALEF, R. (1968), *Perspectives in ecological theory*, Univ. Chicago Press., Chicago.
- MARGALEF, R. (1972), «El Ecosistema». En CASTELVI y varios, *Ecología Marina*, Fundación La Salle, Dossat, Caracas, 711 págs.
- MARGALEF, R. (1974), *Ecología*, Omega, Barcelona, 951 págs.
- MAY, R. M. (1975), «Patterns of species abundance and diversity». En M. L. CODY y J. M. DIAMOND (Edit.), *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap, Cambridge, Mass.
- MAY, R. M. (1976), «Patterns in Multi-species communities». En R. M. MAY (Edit.), *Theoretical Ecology. Principles and Applications*, 142-162, Blackwell Scientific Publications, 317 págs.
- MONTES, C. (1980), *Las taxocenosis de Odonatos, Heterópteros acuáticos y Coleópteros acuáticos, en el área del Bajo Guadalquivir: Estructura y variación estacional de sus poblaciones y ambiente físico-químico*. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia, 340 págs.
- MONTES, C.; RAMÍREZ, L. (1978), *Descripción y Muestreo de Comunidades Vegetales y Animales*. Publicaciones de la Universidad de Sevilla, 82 págs.
- MONTES, C.; RAMÍREZ-DÍAZ, L.; SÓLER, A. G. (1980), «Las taxocenosis de Coleópteros acuáticos como indicadores ecológicos en el río Rivera de Huelva (Sevilla). Aspectos metodológicos», *Anales de la Universidad de Murcia (Ciencias)*, 33 (1, 2, 3, 4): 21-40.
- MONTES, C.; AMAT, J. A.; RAMÍREZ-DÍAZ, L., «Ecosistemas acuáticos del Bajo Guadal-



- quívir (S.W. España). I. Características generales físico-químicas y biológicas de las aguas», *Studia Oecol.* (en prensa).
- MONTES, C.; AMAT, J. A.; RAMÍREZ-DÍAZ, L., «Ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (S.W. España). II. Variación estacional de los componentes físico-químicos y biológicos de las aguas», *Studia Oecol.* (en prensa).
- MONTES, C.; AMAT, J. A.; RAMÍREZ-DÍAZ, L., «Distribución temporal de las características físico-químicas y biológicas de las aguas de algunos ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (S.W. España) a lo largo de un ciclo anual», *Anales de la Universidad de Murcia* (Ciencias). En prensa.
- MOSSBERG, P.; NYBERG, P. (1979), «Bottom fauna of small and acid forest lakes», *Inst. Freshw. Reser.*, 58, 77-87.
- NICOL, E. A. T. (1936), «The ecology of a salt marsh», *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 20: 203-261.
- ODUM, E. P. (1971), *Fundamentals of Ecology*, W. B. Saunders Co. Philadelphia, London, 3rd. ed., 574 págs.
- PAVIOUR-SMITH, K. (1956), «The biotic community of a salt meadow in New Zealand», *Trans. R. Soc. N. Z.*, 83: 525-554.
- PEET, R. K. (1974), «The measurement of species diversity», *Ann. Rev. Ecology and Systematic*, 5: 285-307.
- PEET, R. K. (1975), «Relative diversity indices», *Ecology*, 56: 496-498.
- PETERS, W.; ULBRICH, R. (1973), «The life history of the water-boatman *Trichocorixella mexicana* (Heteroptera: Corixidae)», *Can. Entomol.*, 105: 277-282.
- PETIT, G.; SCHACHTER, D. (1943), «Assechement des eaux temporaires et faune de remplacement un Camargue», *C. R. Fac. Sci. Marseille*, 1 (1): 87-105.
- PIECZYNSKA, E. (1972), «Ecology of the eulittoral zone of lakes», *Ekol. Pol.*, XX (44): 637-732.
- PIELOV, E. C. (1975), *Ecological Diversity*, Wiley, Interscience, New York.
- POISSON, R. (1935), «Les hemipteres aquatiques, Sandaliorrhyncha Born de la fauna Française», *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 77: 455-563.
- POISSON, R. (1957), *Heteroptères aquatiques*, Faune de France, vol. 51, Edit. P. Lechevalier, Paris, 263 págs.
- POISSON, R. (1966), «Sur un notonectidae apparemment noeuveau de la region iberique (*Anisops marazanofi* n.s.p.)», *Vie Milieu*, 28 (2): 775-777.
- POLLARD, D. A. (1971), «Faunistic and environmental studies on lake Modeware a slightly saline athalassic lake in south-western victoria», *Aust. Soc. Limnol. Bull.*, 4: 25-42.
- POPHAM, E. J. (1964), «The migration of aquatic bugs with special reference to the Corixidae», *Arch. Hydrobiol.*, 60: 450-496.
- RANWELL, D. S. (1972), *Ecology of salt marshes and sand dunes*, Chapman, London, 258 págs.
- REYNOLDS, J. D. (1975), «Feeding in Corixids (Heteroptera) in small alkaline lakes of Central B. C.», *Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, 19: 3073-3078.
- ROBACK, S. S. (1974), «Insect (Arthropoda: Insecta)». En W. HART y S. L. H. FULLER (Edit.), *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates*, 313-376, Academic Press, New York, 189 págs.
- ROBERT, P. D. (1958), *Les Libellules* (Odonates), Delachaux, Niestle, S. A., 364 págs.
- RZOSKA, J. (1961), «Observations on temporary rainpools and general remarks on tempory waters», *Hydrobiologia*, 17: 265-286.
- SAILA, S.; SWARTZ, R. (1976), «Population dynamics». En M. WILEY (Edit.), *Estuarine Processes*, vol. 1: 135-136, Academic Press, N.Y., 541 págs.
- SAVAGE, A. A. (1979), «The Corixidae of inland saline lake from 1970 to 1975», *Arch. Hydrobiol.*, 96 (3): 355-370.
- SCHIODTE, J. C. (1862), «De metamorphosi elentheratorum et C. Bidrag til insekternes udridklings histoire», *Kroyer's Naturh Tikskr*, Prl. I. (4): 17-31.
- SCUDDER, G. G. E. (1969), «The faune of saline lakes on the Fraser Plateu in British Columbia», *Verh int. Ver. Limnol.*, 17: 430-439.
- SCUDDER, G. (1976), «Water-boatman of saline water (Corixidae)». En L. CHENG (Edit.), *Marine Insects*, 263-289, North Holland Pub. C., Amsterdam, 581 págs.
- SEGER, W. (1971), «Morphologie, bionomic, und ethologie von halipliden underbe-

- sonderer berucksichtigung funktion morphologischer gesichtspunkte (Haliplidae: Coleoptera)», *Arch. Hydrobiol.*, 68 (3): 400-435.
- SHANNON, C. E.; WEAVER, W. (1979), *The mathematical theory of communication*, University of Illinois Press, Urbana.
- SOLER, A. (1972), *Los coleópteros acuáticos de las marismas del Bajo Guadalquivir*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, 523 págs.
- SOLER, A. G.; GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F.; RAMÍREZ-DÍAZ, L. (1972), «Variación de las correlaciones interespecíficas en diferentes medios. Su influencia en el análisis factorial de biocenosis», *Investigación Pesquera*, 36 (1): 141-145.
- SOLER, A. G.; MONTES, C.; RAMÍREZ-DÍAZ, L. (1976), «Analysis factorielle des Biocénoses de Coleoptères aquatiques des marais (Marisma) du Bas Guadalquivir (Espagne)», *Annl. Limnol.*, 12 (1): 89-103.
- SOLER, A. G.; MONTES, C. (1977), «Coleópteros acuáticos (Hidrocántaros) de las marismas del Bajo Guadalquivir. Notas faunísticas», *Cuad. Cien. Biol.*, 6-7: 5-11.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1976), «Bionomic strategies and population parameters». En R. MAY (Edit.), *Theoretical ecology: principles and applications*, 24-48, Blackwell Sci. Pub., Oxford, London.
- STEBBINGS, R. E. (1971), «Some ecological observations on the fauna in a tidal marsh to woodland transition», *Proc. Br. Entomol. Nat. Hist. Soc.*, 4: 83-88.
- TEAL, J. M. (1962), «Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia», *Ecology*, 43: 614-624.
- TESTARD, P. (1972), «Observations sur l'activite reproductrice d'une population tardive de *Sympetrum striolatum* Charpentier dans le sud de l'Espagne», *Bull. Soc. Entomol. France*, 77: 118-122.
- TESTARD, P. (1975), «Note sur l'emergence le sex-ratio et l'activite des adultes de *Mesogomphus genei* Selys. dans le sud de l'Espagne (Anisoptera: Gomphida)», *Odonatologica*, 4 (1): 11-26.
- THIERY, A. (1978), *Etude des communautes d'Invertebres aquatiques dans differents biotopes des marais du Plan du Bourg*. Thèse de spécialité, Ecologie, Université de Droit d'Economie et des Sciences Marseille, 157 págs.
- THIERY, A. (1979), «Influence de l'assechement estival sur le peuplement d'insectes aquatiques d'un marais saumatre temporaire en Crau (Bouches-du-Rhone)», *Annl. Limnol.*, 15 (2): 181-191.
- TISCHLER, W. (1949), *Grundzüge der terrestrischen tierökologie*, Braunschweig.
- TONES, P. I. (1975), «Life cycle of waterboatman, *Trichocorixa verticalis interiores* Saider with special reference to diapause. (Manuscrito no publicado).
- TOURENO, J. N. (1975), *Recherches écologiques sur les Chironomides de Camargue*. These Doct. Sci. Nat., Toulouse, 424 págs.
- VALVERDE, J. A. (1967), *Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres*, C.S.I.C. Monogr. Est. Biol. Doñana, Madrid, 218 págs.
- WEIR, J. S. (1966), «Ecology and Zoogeography of aquatic Hemiptera from temporary pools in central Africa», *Hydrobiologia*, 28: 123-141.
- WEIR, J. S. (1974), «Odonate collected in and near seasonal pools in Wankie National Park. Rhodesia. With notes on the physico-chemical environments in wich nymphs were found», *J. ent. Soc. sth. Afr.*, 37 (1): 135-145.
- WILHM, J. F. (1975), «Biological Indicators of Pollution». En B. A. WHITTON (Edit.), *River Ecology*, 375-402, Studies in Ecology, vol. 2, Blackwell, Scientific. Pub., London, 725 págs.
- WHITTAKER, R. H. (1972), «Evolution and measurement of species diversity», *Taxon.*, 21: 213-251.
- WIENS, J. A. (1976), «Populations response to patchy environments», *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 81-120.
- WILLIAMS, D. D.; HYNES, H. B. N. (1976), «Stream habitat selection by aerially colonizing invertebrates», *Can. J. Zool.*, 54: 685-693.
- WILLIAMS, D. D.; HYNES, H. B. N. (1977), «Benthic community development in a new stream», *Can. J. Zool.*, 55: 1071-1076.
- ZIMMERMAN, J. R. (1960), Seasonal population changes and habitat preferences in the genus *Laccophilus* (Coleoptera: Dytiscidae)», *Ecology*, 41: 141-152.