

# Factores que determinan la colonización de insectos acuáticos en pequeños estanques

J. VELASCO, M. L. SUÁREZ & M. R. VIDAL-ABARCA

Departamento de Ecología e Hidrología. Universidad de Murcia. Campus Universitario de Espinardo. 30100, Murcia.

Recibido: Agosto 1995

Aceptado: Octubre 1995

## RESUMEN

Se estudió la colonización por insectos de una serie de diez pequeños estanques experimentales de igual tamaño, sometido a distintas condiciones ambientales. Se empleó un análisis de correspondencias para analizar el efecto de algunas variables ambientales y del ciclo biológico sobre la instalación de los táxones de insectos. El análisis distinguió dos grupos de especies: 1) especies generalistas que colonizaron todos los estanques estudiados (excepto el X), con independencia de las condiciones ambientales, y 2) especies selectivas que sólo colonizaron algunos estanques. Entre las variables ambientales estudiadas, las que resultaron importantes para la selección del hábitat por parte de las especies fueron: vegetación, sustrato, salinidad y grado de insolación. Los distintos táxones mostraron diferencias en la capacidad de colonización basadas principalmente en las estrategias alimentarias más que en la capacidad de vuelo.

**PALABRAS CLAVE:** adaptaciones, colonización, estanques, insectos acuáticos, selección de hábitat.

## SUMMARY

**Factors determining insect colonization of small artificial ponds.** Insect colonization was studied in a set of ten small experimental ponds of same size, subjected to different environmental conditions. Correspondence Analysis was employed to analyze the effect of some environmental and life history variables on settlement of insect taxa. The analysis distinguished two groups of species: 1) generalist species that colonized all the ponds studied (except pond X), independently of environmental conditions, and 2) selective species that colonized only some ponds. Among the environmental variables studied, vegetation, substrate, salinity and insolation degree, were important determinants of habitat selection by species. Taxa showed differences in colonization ability based mainly on feeding strategies more than on flight capacity.

**KEYWORDS:** adaptations, aquatic insects, colonization, habitat selection, new ponds.

## INTRODUCCIÓN

Los procesos de colonización en los ecosistemas acuáticos constituyen una parte integral de la sucesión y de los ciclos biológicos de la mayoría de insectos acuáticos (Sheldon, 1984). La colonización con éxito de una especie es el resultado final de una serie de etapas en el comportamiento de sus individuos (Fernando, 1958): 1) dispersión, 2) localización del hábitat, 3) selección del

hábitat y 4) colonización propiamente dicha, que es el período de residencia en el nuevo hábitat.

En estado adulto, la mayoría de insectos acuáticos son capaces de volar y dispersarse a otros medios, siendo este comportamiento una parte de su ciclo biológico y una adaptación para la supervivencia, relacionada fundamentalmente con la reproducción y la alimentación (Johnson, 1969). La dispersión tiende a ser arriesgada y existirá siempre un equilibrio entre la inseguridad de vivir más

tiempo en un hábitat ya ocupado o exponer los recursos y retrasar la reproducción en el acto de la colonización. Southwood (1977) caracterizó estas opciones como «aquí frente a otra parte» y «ahora frente a después».

La localización y selección del hábitat puede implicar uno o más sentidos de los insectos. Macan (1974), en una revisión sobre la selección de hábitat y el comportamiento ovopositor, manifiesta la evidencia de una discriminación del hábitat por parte de los insectos acuáticos, generalmente en respuesta a las superficies reflectantes.

La mayoría de las especies muestran preferencias individuales por determinadas condiciones ambientales, en función de su grado de especialización al hábitat, su edad, estado fisiológico y experiencia previa (Meadows & Campbell, 1972). La temperatura, oxígeno disuelto, alcalinidad, salinidad, corriente, nivel de agua, vegetación y sustrato destacan entre los factores abióticos más importantes que determinan la distribución y abundancia de los insectos acuáticos (Ward, 1992).

Los medios acuáticos artificiales, de nueva creación, son excelentes ambientes para el estudio de los procesos de colonización y sucesión por carecer de historia y, sin embargo, han recibido poca atención. En los últimas décadas han sido objeto de estudio hábitats creados por el hombre, ligados normalmente a cursos de ríos, de los que deriva parte de su fauna colonizadora, como canales de ríos (Williams & Hynes, 1977; Gore, 1979, 1982), embalses (Paterson & Fernando, 1969a, 1969b, 1970; McLachlan, 1970; Ertlova, 1980; Boles, 1981; Casper, 1983; Voshell & Simmons, 1984; Malmqvist *et al.*, 1991) y arrozales (Clement *et al.*, 1977; Fernando *et al.*, 1980; Zalon *et al.*, 1979, 1980). Por el contrario, estudios sobre la colonización y sucesión en cuerpos de agua leníticos nuevos y aislados, donde la llegada aérea de organismos es la única vía de poblamiento, son muy escasos. Cabe destacar los realizados por Street & Titmus (1979) con quironómidos, en

charcas formadas en hoyos procedentes de la extracción de grava, y los de Barnes (1983) y Friday (1987) con macroinvertebrados y macrófitos, en charcas de extracción de arcilla de diferentes edades.

La presencia de un conjunto de diez pequeños estanques de idénticas dimensiones en el campus de la Universidad de Murcia, proporcionó una buena oportunidad para estudiar los procesos de colonización de estos medios, así como el efecto de algunos factores ambientales en el establecimiento de las especies de insectos acuáticos. En artículos previos (Velasco *et al.*, 1993a, 1993b, 1993c) se ha analizado el proceso de colonización y sucesión de estos medios (composición y estructura de las comunidades de insectos acuáticos, secuencia de colonización y estructura trófica).

El objetivo del presente trabajo es determinar los factores ambientales e intrínsecos de las especies que mayor incidencia tienen en el establecimiento de las mismas, así como caracterizar los diferentes tipos biológicos en función de dichos factores.

## MÉTODOS

Durante un ciclo anual (10 noviembre 1983-7 diciembre 1984) se llevó a cabo el estudio de los procesos de colonización y sucesión de las comunidades de insectos acuáticos en un conjunto de diez pequeños estanques de nueva creación. Dichos estanques, contruidos de hormigón y con idénticas dimensiones (178,5 x 63,5 x 34,5 cm) estaban dispuestos linealmente uno a continuación del otro, en una terraza a la intemperie.

Cada estanque fue sometido a diferentes condiciones ambientales respecto al régimen hídrico, época de llenado, tipo de sustrato, presencia y tipo de vegetación acuática, grado de insolación, contenido en nutrientes y sales disueltas en el agua, de forma que se obtuvieron varios grupos de estanques, cada uno de ellos con características idénticas sal-

vo para una de las variables consideradas, con el fin de compararlos y analizar el efecto de la variable en cuestión (Tabla I). La descripción detallada del diseño experimental de los estanques y los métodos empleados en el estudio se encuentran en Velasco *et al.* (1984a).

Los estanques, excepto el estanque X, se llenaron inicialmente con agua potable hasta 31 cm de profundidad, lo que supone un volumen máximo aproximado de 350 l. El estanque X se llenó con agua salina (75 g/l) procedente de una rambla próxima, previamente filtrada con una red de 250 µm de diámetro de poro. Todos los estanques se rellenaban, semanal o quincenalmente, con agua potable hasta el nivel máximo considerado, excluyendo el estanque VIII que estuvo sujeto durante una primera etapa a un régimen temporal, hasta que se secó el 10 de abril de 1984. Este estanque, en un segundo período (3-8-84/7-12-84) fue sometido a un régimen permanente, igual que el resto de los estanques.

Debido a la pobreza inicial en recursos alimentarios de estos medios artificiales, se les añadió 50 g de tierra de jardín, rica en materia orgánica, con el fin de estimular la llegada de las primeras especies colonizadoras.

El muestreo biológico se realizó con un muestreador de sección cuadrangular (modificación del muestreador Gerking) de 35 cm de lado y 40 cm de altura, siendo el tamaño de la muestra de una unidad de muestreo para los organismos del bentos y de dos para el necton. Las muestras fueron tomadas con una periodicidad aproximadamente quincenal en invierno y otoño, y semanal en primavera y verano. Los datos obtenidos en cada uno de los 34 muestreos realizados fueron expresados como número total de individuos de cada una de las especies presentes, así como de sus diferentes estados de desarrollo.

Para determinar los factores más relevantes que afectan al establecimiento de las especies en los diferentes estanques, así como para caracterizar los diferentes tipos biológicos en función de éstos, se ha empleado el análisis de correspondencias múltiples, mediante el programa SPAD (Système Pourtable pour L'Analyse des Donneès, Lebart & Morineu, 1985). Este análisis permite tratar simultáneamente numerosos caracteres que reflejan las respuestas adaptativas al medio de las distintas especies (Marín, 1988).

TABLA I. Diseño experimental de los estanques en función de las variables ambientales seleccionadas. *Experimental design of ponds in function of selected environmental variables.*

VARIABLE	ESTANQUE CONTROL	ESTANQUES COMPARATIVOS
GRADO DE INSOLACIÓN	IX: alto	IV: medio I: bajo
SUSTRATO	IX: arena + arcilla	VII: grava VI: hormigón
VEGETACIÓN	IV: sin macrófitos	III: <i>Chara vulgaris</i> II: <i>Cladophora</i> sp.
NUTRIENTES	IV: no enriquecido	V: enriquecido artificialmente
SALINIDAD	IX: agua dulce (0.7-3.8 g/l)	X: agua hipersalina (19-70 g/l)
REGIMEN HÍDRICO	IX: permanente	VIII: temporal (primer período)
FECHA DE LLENADO	IX: 10-XI-83	VIII: 3-VI-84 (segundo período)

De todos los factores contemplados en el estudio, se han seleccionado para el análisis un total de nueve variables, de las cuales cuatro son variables ambientales consideradas en el diseño de los estanques (vegetación, sustrato, nutrientes y grado de exposición al sol) y el resto recogen las características de las especies más relacionadas con el proceso colonizador (capacidad de vuelo, alimentación, relación frecuencia/abundancia relativa de sus poblaciones en los estanques, tipo de ciclo de vida y período del año en que colonizan los estanques).

Se ha utilizado la concentración media de clorofila *a* como una medida indirecta de la cantidad de nutrientes. Aunque la salinidad del agua es un claro determinante de la distribución de las especies (Williams, 1985), esta variable no se ha incluido en el análisis, ya

que todas las especies registradas en los estanques, excepto *Ephydra* sp., mostraron la misma respuesta a este factor (se presentaron en un rango de salinidad de 0.8-4.8 g/l).

Para cada variable se han establecido distintas categorías o modalidades, que aparecen definidas en la Tabla II. Los datos de los caracteres analizados son resultado del estudio (Tablas III, IV), excepto los de alimentación y capacidad de vuelo, que han sido extraídos de la bibliografía.

Cada especie se ha caracterizado en función de las distintas categorías que adoptan sus poblaciones en los estanques (Tabla V). Se han excluido aquellas especies o poblaciones que no se reproducen o que tienen una frecuencia inferior al 6% (especies esporádicas). *Ephydra* sp. tampoco se ha incluido en el análisis, ya que su distribución

Tabla II. Modalidades de las variables consideradas. *Classes of variables considered.*

#### VARIABLES MICROAMBIENTALES

##### - VEGETACIÓN (VEG)

1. Ausencia
2. *Cladophora* sp.
3. *Chara vulgaris*
4. Indiferente

##### - SUSTRATO (SUS)

1. Hormigón
2. Arcilla + arena
3. Grava
4. Indiferente

##### - GRADO DE INSOLACIÓN (INS)

1. Bajo
2. Medio
3. Alto
4. Indiferente

##### - CONCENTRACIÓN MEDIA DE CLOROFILA A (Cl<sub>a</sub>)

1. 0-10mg/l
2. 10-25mg/l
3. > 25mg/l
4. Indiferente

#### VARIABLES INTRÍNSECAS DE LAS ESPECIES

##### - CAPACIDAD DE VUELO (VUE)

1. Baja
2. Media
3. Alta

##### - ALIMENTACION (ALI)

1. Herbívora
2. Detritívora
3. Herbívora-detritívora
4. Carnívora

##### - FRECUENCIA/DOMINANCIA (FRD)

1. Accesoría ( $6\% \leq F \leq 20\%$ ,  $D \leq 10\%$ )
2. Acompañante ( $20\% \leq F \leq 50\%$ ,  $D \leq 10\%$ )
3. Constante ( $F \leq 50\%$ ,  $D \leq 10\%$ )
4. Fundamental ( $F \leq 50\%$ ,  $D \leq 10\%$ )
5. Variable

##### - CICLO DE VIDA (CLV)

1. No completan
2. Univoltino
3. Polivoltino
4. Variable

##### - PERÍODO DE COLONIZACIÓN (PER)

1. Invierno
2. Primavera
3. Verano
4. Variable

TABLA III. Valores de frecuencia y abundancia relativa de las especies colonizadoras de cada estanque. *Frequency of occurrence and relative abundance of species colonizing each pond.*

TAXONES	ESTANQUE I		ESTANQUE II		ESTANQUE III		ESTANQUE IV		ESTANQUE V	
	F%	D%	F%	D%	F%	D%	F%	D%	F%	D%
1.Cloeon dipterum	73.52	10.64	50.00	17.90	64,70	23.48	70.58	18.49	64.70	8.71
2.Caenis luctuosa			5.88	0.80	20,58	0.71	32.35	0.92	20.58	0.13
3.Ortethrum cancellatum					29,41	1.55	26.47	0.44		
4.Crocothemis erythraea							8.82	0.00	20.58	0.09
5.Heliocorisa vermiculata			47.05	22.00	2,94	0.00	2.94	0.00	5.88	0.00
6.Sigara lateralis										
7.Anisops debilis-perplexa							2.94	0.00	23.52	0.32
*.Anisops sardea	2.94	0.00			11,76	0.01				
*.Microvelia pygmaea							2.94	0.00	5.88	0.00
8.Haliplus lineatocollis					20,58	0.04	2.94	0.00		
9.Hydroglyphus pusillus							20.58	0.84	41.17	2.09
*.Nebrioporus bacticus	2.94	0.00								
*.Agabus sp.	2.94	0.00								
10.Helochares lividus	2.94	0.00	26.47	0.50					11.76	0.03
*.Octhebius meridionalis			2.94	0.00						
11.Tipula sp.	20.58	0.11	5.88	0.00						
12.Culiseta longiareolata	64.70	22.09	58.82	7.60	52,94	5.80	61.76	16.49	82.35	16.07
*.Culex pipiens pipiens							2.94	0.24		
13.Procladius sagittalis	64.70	48.08	67.64	35.30	64,70	37.95	64.70	37.07	67.64	39.19
14.Cricotopus sylvestris	8.82	0.06	14.70	0.50	5,88	11.47				
15.Cricotopus sp2			14.70	0.30	20,58	0.73	5.88	0.04	20.50	0.17
16.Psectrocladius barbimanus	8.82	0.08	17.64	0.40	41,17	5.62			26.47	0.39
17.Psectrocladius limbatellus					5,88	0.08	32.35	0.99		
*.Chironomini sp1										
18.Chironomus riparius	55.88	1.11	35.29	2.70	38,23	3.27	20.58	0.55	35.29	2.67
19.Polypedilum laetum			26.47	2.50	47,05	1.41	44.11	2.31	38.23	0.69
20.Polypedilum pullum	44.11	3.59								
21.Cladotanytarsus atridorsum	52.94	8.77	20.58	1.20	14,70	0.57	23.52	1.02	32.35	1.58
22.Cladotanytarsus mancus										
23.Tanytarsus ejuncidus	44.11	3.63	14.70	2.30	2,94	0.04	38.23	15.91	8.82	0.07
24.Tanytarsus sp2			23.52	4.20	35,29	7.15	32.35	1.69	52.94	25.18
25.Dasyhelea sp1	29.41	1.81	23.52	1.20	2,94	0.13	17.6	2.89	17.60	2.55
26.Dasyhelea sp2										

\* especies no consideradas en el análisis por presentar una frecuencia menor al 6%.

\* especies no considered in the analysis (frequency < 6%)

está claramente marcada por el carácter hipersalino del medio. Cuando una especie presenta más de una categoría para una determinada variable, se le ha asignado la modalidad de indiferente o variable para dicho factor.

Cuatro modalidades han sido eliminadas

antes de la realización del análisis, por no haber ninguna especie que presente uno de esos caracteres específicamente: vegetación de *Cladophora* sp. (VEG2), sustrato de grava (SUS3), baja concentración de clorofila *a* (CLa1), relación frecuencia/dominancia de tipo «constante» (FRD3).

TABLA III (continuación).

TAXONES	ESTANQUE VI		ESTANQUE V II		ESTANQUE VIII		ESTANQUE IX		ESTANQUE X	
	F%	D%	F%	D%	F%	D%	F%	D%	F%	D%
1.Cloeon dipterum	52.94	1.20	58.82	14.77			32.35	8.09	70.58	7.79
2.Caenis luctuosa									11.76	0.12
3.Ortethrum cancellatum			11.76	0.01						
4.Crocothemis erytraea										
5.Heliocorisa vermiculata	8.82	0.00	55.88	10.06			8.82	0.00	20.58	0.03
6.Sigara lateralis	55.88	13.53	2.94	0.00						
7.Anisops debilis-perplexa	2.94	0.00					8.82	0.00	5.88	0.00
*.Anisops sardea			8.82	0.00						
*.Microvelia pygmaea									5.88	0.00
8.Haliplus lineatocollis										
9.Hydroglyphus pusillus	29.41	1.28	11.76	0.00					26.47	0.14
*.Nebrioporus bacticus										
*.Agabus sp.										
10.Helochares lividus	29.41	0.00							2.94	0.00
*.Oethebius meridionalis	29.41	0.00							2.94	0.00
11.Tipula sp.										
12.Culiseta longeareolata	99.41	27.34	76.47	44.31	98.87	76.92	61.76	18.57	91.17	28.42
*.Culex pipiens pipiens	5.08	0.55	2.94	0.82						
13.Procladius sagittalis	61.76	39.56	67.64	21.41			29.41	44.04	73.52	57.41
14.Cricotopus sylvestris	11.76	0.20	5.88	0.04					2.94	0.01
15.Cricotopus sp2										
16.Psectrocladius barbimanus	47.05	2.99	35.29	1.37					41.17	0.82
17.Psectrocladius limbatellus							5.88	0.04		
*.Chironomini sp1									2.94	0.80
18.Chironomus riparius	11.76	0.27	29.41	1.38	0.39	15.38			2.94	0.01
19.Polypedilum laetum	38.23	7.97	29.41	0.79			29.41	9.68	44.11	1.55
20.Polypedilum pullum										
21.Cladotanytarsus atridorsum	23.52	0.81	8.82	0.38					32.35	1.24
22.Cladotanytarsus mancus							26.47	14.41		
23.Tanytarsus ejuncidus	23.52	0.50	8.82	0.26					32.35	1.26
24.Tanytarsus sp2	23.52	1.43	47.05	2.99			29.41	3.61	23.52	0.72
25.Dasyhelea sp1	5.88	2.21	11.76	1.09	0.73	15.38			14.70	0.37
26.Dasyhelea sp2	2.94	0.06	11.76	0.22			11.76	1.38	5.88	0.03

TABLA IV. Estrategias de vida de las especies en cada estanque. *Life strategies of species in each pond.*

TAXONES	ESTANQUES										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	(1)	(2)	IX	X
C. dipterum	32b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)		2b(P)	2b(P)	
C. luctuosa		2b(U)	2b(P)	2b(P)	2b(P)						2b(U)
O. cancellatum			2b(P)	2b(P)			2a				
C. erythraea				2a	2a						
H. vermiculata		2b(P)	1	1	1	1	2b(P)		2a	2b(U)	
S. lateralis						2b(P)	1				
A. d. perplexa				1	2b(U)	1			1	1	
A. sardea	1	1									
M. pygmaea				1	1					1	
H. lineatocollis			2a	2a?							
H. pusillus				2b(P)	2b(P)	2b(P)	1			2b(P)	
N. baeticus	1										
Agabus sp	2a										
H. lividus	2	2b(U)			2b(U)	1				1	
O. meridionalis		2a				1				2a	
Tipula sp.	2a	2a									
C. longeareolata	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	
C. p. pipiens					2b(U)		2b(U)		2b(U)		
P. sagittalis	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)		2b(P)	2b(P)	
C. sylvestris	2b(U)	2a	2b(P)			2a	2a			2a	
Cricotopus sp2	2b(P)	2b(P)	2a	2a							
P. barbimanus	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2a	2b(P)			
P. limbatellus	2a	2b(P)									
Chironomini sp1	2a										
C. riparius	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	1	2b(P)	
P. laetum	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)			2b(P)	
P. pullum	2b(P)										
C. atridorsum	32b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)			2b(P)	
C. mancus									2b(P)		
T. ejuncidus	32b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)			2b(P)	
Tanytarsus sp2	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)	2b(P)			2b(P)	2b(P)	
Dasyhelea sp1	32b(P)	2b(P)	2b(U)	2b(U)	2b(U)	2b(U)	2b(U)		2b(U)	2b(P)	
Dasyhelea sp2						2b(U)	2b(U)	2b(U)		2b(U)	
Ephydra sp											2b(P)

1, no se reproduce; 2, se reproduce; a, no completa el ciclo de vida;  
 b, completa el ciclo de vida; (U) univoltina; (P) polivoltina.  
 1, non-reproductive; 2, reproductive; a, incomplete life cycle;  
 b, complete life cycle; (U) univoltine; (P) multivoltine.

TABLA V. Matriz de datos resultante (36 modalidades x 26 especies). *Data matrix (36 classes x 26 species)*.

ESPECIES	VARIABLES								
	VEG	SUS	INS	CLa	VUE	ALI	FED	CLV	PER
1. <i>C. dipterum</i>	4	4	4	4	1	2	5	3	4
2. <i>C. luctuosa</i>	4	2	4	4	1	2	5	4	4
3. <i>O. cancellatum</i>	4	4	4	2	3	4	5	4	3
4. <i>C. erythraea</i>	1	2	2	4	3	4	5	1	3
5. <i>H. vermiculata</i>	4	4	4	4	3	2	5	4	4
6. <i>S. lateralis</i>	1	1	3	2	3	2	4	3	2
7. <i>A. debilis-perplexa</i>	1	2	2	3	3	4	2	2	3
8. <i>H. lineatocollis</i>	3	2	2	2	2	1	2	1	1
9. <i>H. pusillus</i>	1	4	4	4	2	4	2	3	4
10. <i>H. lividus</i>	4	2	2	4	2	4	5	2	3
11. <i>Tipula</i> sp.	1	2	1	2	1	3	2	1	1
12. <i>C. longearcolata</i>	4	4	4	4	1	3	4	3	4
13. <i>P. sagittalis</i>	4	4	4	4	1	4	4	3	4
14. <i>C. sylvestris</i>	4	4	4	2	1	1	5	4	4
15. <i>Cricotopus</i> sp2	4	2	2	4	1	1	5	4	4
16. <i>P. barbimanus</i>	4	4	4	4	1	1	5	3	4
17. <i>P. limbatellus</i>	1	2	2	2	1	1	2	3	2
18. <i>C. ripariu</i>	4	4	4	4	1	2	5	3	4
19. <i>P. laetum</i>	4	4	4	4	1	2	2	3	3
20. <i>P. pullum</i>	1	2	1	2	1	2	2	3	3
21. <i>C. atridorsum</i>	4	4	4	4	1	2	5	3	4
22. <i>C. mancus</i>	1	2	3	2	1	2	4	3	3
23. <i>T. ejuncidus</i>	4	4	4	4	1	2	5	3	4
24. <i>Tanytarsus</i> sp2	4	4	4	4	1	2	5	3	4
25. <i>Dasyhelea</i> sp1	4	4	4	4	1	2	5	4	4
26. <i>Dasyhelea</i> sp2	1	4	3	2	1	2	1	2	4

## RESULTADOS

Los tres primeros ejes del análisis de correspondencias múltiples aplicado sobre la matriz de datos resultante (36 modalidades x 26 especies) absorbieron el 48.44% de la varianza total.

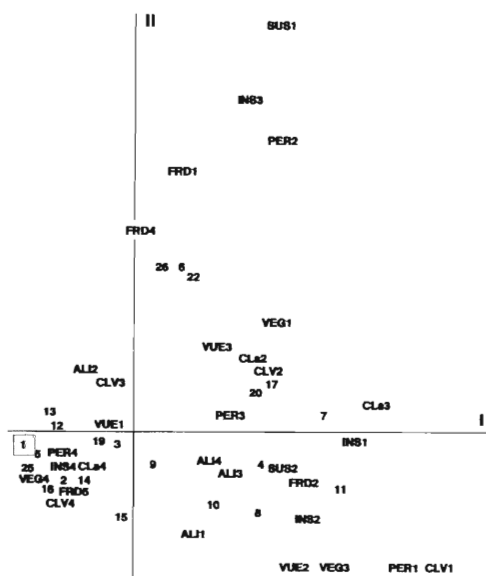
El primer eje, que absorbió el 21.36% de la varianza total, está fundamentalmente caracterizado por la modalidad de frecuencia/dominancia tipo «acompañante» enfrentada con la tipo «variable» y las modalidades de «indiferencia» respecto a la vegetación, sustrato, grado de insolación y concentración de clorofila *a*.

El segundo eje, con un 14.54% de varianza total, está definido positivamente por el sustrato de hormigón, grado de insolación alto y relación frecuencia/dominancia de tipo «fundamental». En cambio, el tercer eje, con el 12.44% de la varianza total, queda definido,

en su parte negativa, por las modalidades de concentración de clorofila *a* alta, alimentación carnívora, capacidad de vuelo alta, ciclo de vida univoltino y colonización en verano.

En la figura 1 se presenta la ordenación de las especies y las modalidades en el espacio definido por los dos primeros ejes del análisis. El eje I separa claramente las especies que se presentan indiferentemente en los estanques (en la parte negativa), de las que muestran preferencia por determinadas características ambientales (en la parte positiva); mientras que el eje II no diferencia grupos definidos de especies. Del diagrama de ordenación de los ejes I y III (Fig. 2), nuevamente se definen los dos grandes grupos en función del carácter más o menos oportunista de las especies. El eje III permite separar las especies depredadoras (en la parte negativa), de las especies herbívoras o herbívoro-detritívoras.





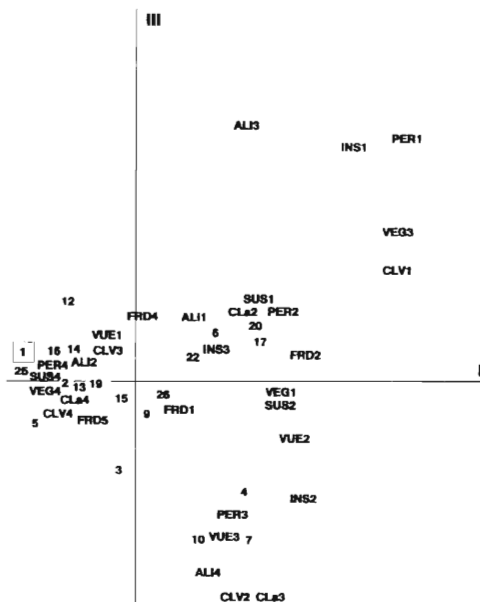
1 especies 1, 18, 21, 23 y 24

FIGURA 1. Ordenación de especies y modalidades de las variables microambientales e intrínsecas de las especies, en el espacio definido por los dos primeros ejes del análisis de correspondencias múltiple (para los códigos ver Tablas II y III). *Ordination plot (Axis 1 x Axis 2) of species and classes of environmental and life cycle variables, derived from the Correspondence Analysis (codes in Tables II and III).*

El dendrograma resultante de las afinidades entre las especies (Fig. 3) ayudó a definir los diferentes tipos biológicos, en base a las variables analizadas.

Se diferencian dos grandes grupos de especies, en función de su mayor o menor grado de tolerancia:

1) Especies muy eurioicas, con un amplio rango de tolerancia a las condiciones ambientales, que muestran su indiferencia con respecto a la presencia y tipo de vegetación, sustrato, grado de insolación y concentración de clorofila *a*, por lo que colonizan la mayor parte de los estanques. Mantienen altas densidades de población durante gran parte del año, ya que poseen ciclos de vida polivoltinos, aun-



1 especies 1, 18, 21, 23 y 24

FIGURA 2. Ordenación de especies y modalidades de las variables microambientales e intrínsecas de las especies, en el espacio definido por los ejes I y III del análisis de correspondencias múltiple (para los códigos ver Tablas II y III). *Ordination plot (Axis 1 x Axis 3) of species and classes of environmental and life cycle variables, derived from the Correspondence Analysis (codes in Tables II and III).*

que flexibles. A pesar de que la mayoría tienen baja capacidad de vuelo, presentan adultos voladores durante todo el año, pudiendo colonizar los estanques en distintos períodos, principalmente en invierno y primavera.

Son polífagas, con régimen alimentario herbívoro, detritívoro, herbívoro-detritívoro e incluso carnívoro. Estas especies son: *Cloeon dipterum*, *Caenis luctuosa*, *Heliocoris vermiculata*, *Culiseta longearcolata*, *Procladius sagittalis*, *Cricotopus sylvestris*, *Cricotopus sp2*, *Psectrocladius barbimanus*, *Chironomus riparius*, *Polypedilum laetum*, *Cladotanytarsus atridorsum*, *Tanytarsus ejuncidus*, *Tanytarsus sp2* y *Dasyhelea sp1*.

2) Especies más selectivas, con distribu-

ción determinada por sus requerimientos nutritivos o sus preferencias por determinadas características microambientales que favorecen su desarrollo. Su asentamiento está limi-

tado a los estanques que presentan dichas condiciones. En función de los factores que determinan su distribución, se distinguen dos tipos o clases:

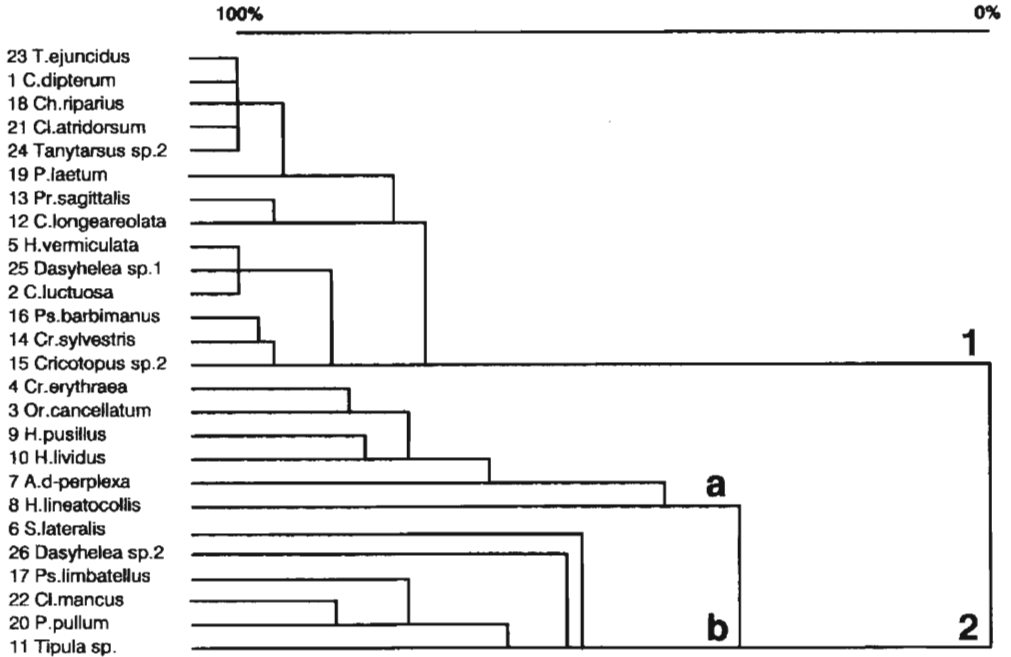


FIGURA 3. Dendrograma de afinidades entre las especies resultante del análisis de correspondencias múltiple. *Affinities dendrogram showing the species groups interpreted from the Correspondence Analysis.*

2.a) Especies que tienen un régimen alimentario exclusivo, cuya distribución y desarrollo está limitada por la presencia y abundancia de sus fuentes de alimento. Dentro de esta clase, por una parte se encuentran las especies carnívoras, que presentan generalmente ciclos de vida univoltinos y adultos con gran capacidad de vuelo, que colonizan los estanques durante el verano, cuando la abundancia de presas está asegurada. Son los odonatos *Crocothemis erythraea* y *Orthetrum cancellatum*; los coleópteros *Hydroglyphus pusillus* y *Helochaeres lividus*; y el heteróptero *Anisops debilis perplexa*. Por otra parte está el coleóptero *Haliphys lineatocollis*, especie herbívora, que se alimenta exclusivamente de caráceas y por tanto su distribución está ligada a la presencia de estos macrófitos.

2.b) Especies que seleccionan el medio en función de su preferencia por determinadas características microambientales que favorecen su desarrollo. Este es el caso de *Sigara lateralis*, ligada a sustrato de cemento con pocos sedimentos, mientras *Psectrocladius limbatellus*, *Cladotanytarsus mancus* y *Polypedilum pullum* están asociadas a sustratos de granulometría fina (arcilla + arena) con abundantes detritos, donde pueden construir sus tubos y alimentarse; desarrollan varias generaciones en dichas condiciones. En cambio, *Tipula* sp. muestra su preferencia por medios umbríos, y *Dasyhelea* sp2 por la ausencia de vegetación. Dentro de este último grupo, aunque no se ha considerado en el análisis, se puede incluir también a *Ephydra* sp., especie

con gran capacidad osmorreguladora, cuya distribución está limitada a medios hipersalinos (Williams, 1987).

## DISCUSIÓN

El establecimiento de las especies en un medio dado está influenciado por la localización de las áreas fuente de colonizadores potenciales (Gore, 1982) y la idoneidad del hábitat (Williams & Hynes, 1975), así como por la historia biológica de las diferentes especies (Ulfstrand, 1968) y de su grado de especialización (Malmqvist *et al.*, 1991).

La proximidad de los estanques estudiados a gran diversidad de medios acuáticos (río Segura, ramblas, charcas, balsas de riego, etc.) favorece la colonización de estos medios nuevos, ya que se acortan las distancias de dispersión de las especies y se intensifica el flujo de individuos o propágulos.

Entre las variables ambientales analizadas, la presencia y tipo de vegetación, el sustrato y el grado de insolación son los principales determinantes de las diferencias faunísticas entre los estanques. En cambio, la concentración de clorofila *a* del agua, indicador de la producción primaria del sistema por parte del fitoplancton, no parece afectar a la selección del hábitat y el establecimiento de las especies. La salinidad del agua también afecta fuertemente a la colonización, por prevenir el establecimiento de especies inmigrantes intolerantes a altas concentraciones de sales disueltas, y también por retardar la sucesión.

Las especies muestran diferencias en su capacidad colonizadora basadas principalmente en su poder de dispersión y estrategia alimentaria (McArthur & Barnes, 1985). La gran capacidad de vuelo de los adultos, que ha sido considerada tradicionalmente como una de las principales adaptaciones que facilita una colonización con éxito y determina la secuencia de aparición de las especies en medios acuáticos nuevos (Barnes, 1983; Williams,

1987), no parece desempeñar un papel muy importante en la colonización de los medios estudiados. En el presente estudio, las especies con mayor capacidad de vuelo (odonatos, y la mayoría de las especies de coleópteros y heterópteros) no colonizan los estanques hasta el final de la secuencia, cuando el abastecimiento de presas está asegurado.

En cambio, las primeras especies inmigrantes y, en general, las de mayor éxito en los estanques, presentan una capacidad de vuelo baja (rango de dispersión bajo). Este aspecto lo suplen maximizando la producción de huevos y acelerando las tasas de desarrollo y maduración sexual, lo que les permite producir durante el año varias generaciones y disponer de adultos aéreos capaces de colonizar otros medios en cualquier época del año. Con la llegada de unas pocas hembras fecundadas se asegura el asentamiento de la especie (Street & Titmus, 1979). Todas estas adaptaciones, junto con un régimen alimentario generalista y un amplio rango de tolerancia a las condiciones ambientales, les permiten colonizar y explotar una gran diversidad de medios, por lo que se establecen en la mayoría de los estanques. Un claro ejemplo de esta estrategia lo constituyen las especies estudiadas de las familias *Baetidae* y *Caenidae* (Ephemeropteros), *Culicidae* y la mayoría de *Chironomidae* (Dípteros). Estos últimos representan la máxima eficiencia, ya que pueden alcanzar la madurez sexual en estado de pupa, y muchos ejemplares se observaron con el abdomen lleno de huevos (Velasco, 1989).

El resto de especies colonizadoras, a pesar de poseer algunas de las características típicas de la selección *r*, son menos generalistas, estando su distribución limitada por sus requerimientos nutritivos o sus preferencias microambientales a determinados medios o épocas del año, donde se presentan dichas condiciones.

En resumen, el éxito colonizador de una especie depende, aparte del azar, de la adquisición de una serie de adaptaciones, que de-

terminan su mayor o menor eurioicidad. Entre éstas, la amplitud del régimen alimentario marca en gran medida su capacidad colonizadora. Especies polífagas, con bajos requerimientos nutritivos, pueden desarrollarse en cualquier medio, mientras que otras, con régimen exclusivo, están limitadas a la presencia en el tiempo o en el espacio de sus fuentes de alimento.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. J.D. Ros, por permitirnos utilizar los estanques del Departamento de Ecología, al Dr. J.A. Palazón por su ayuda en el procesamiento de los datos y al Dr. A. Millán por su asistencia en el muestreo y sus comentarios críticos.

## BIBLIOGRAFIA

- BARNES, L. 1983. The colonization of ball-clay ponds by macroinvertebrates and macrophytes. *Freshwat. Biol.*, 13:561-578.
- BOLES, G. L. 1981. Macroinvertebrates colonization of replacement substrate below a hypolimnial release reservoir. *Hydrobiologia*, 78:133-146.
- CASPERS, N. 1983. Succession studies on the macrozoobenthic community of a newly-constructed pond system. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)*, 65(2-3):300-370
- CLEMENT, S. L., GRIGARICK, A. A. & WAY, M. O. 1977. The colonization of California rice paddies by Chironomid midges. *J. Appl. Ecol.*, 14:379-389.
- ERTLOVA, E. 1980. Colonization of the littoral of the Liptouská Mara Reservoir by Chironomidae (Diptera) in the first two years after impoundment. *Biologia (Bratislava)*, 35:311-319.
- 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., FURTADO, J. I. & LIM, R. P. 1980. The ecology of ricefields with special reference to the aquatic fauna. In: *Tropical Ecology and Development* (Furtado, J. I., ed.):943-951.
- FRIDAY, L. E. 1987. The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwat. Biol.*, 18:87-104.
- GORE, J. A. 1979. Patterns of initial benthic recolonization of a reclaimed coal strip-mined river channel. *Can. J. Zool.*, 57:2429-2439.
- GORE, J. A. 1982. Benthic invertebrate colonization: source distance effects on community composition. *Hydrobiologia*, 94:183-193.
- JOHNSON, C. G. 1969. *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. Methuen. London.
- LEBART, L. & MORINEAU, A. 1985. *Système portable pour l'analyse des données (S.P.A.D.)*. CESIA. Paris.
- MACAN, T. T. 1974. *Freshwater Ecology*. Longman. London.
- MALMQVIST, B., RUNDLE, S., BRONMARK, C. & ERLANDSSON, A. 1991. Invertebrate colonization of a new, man-made stream in southern Sweden. *Freshw. Biol.*, 26:307-324.
- MARÍN, A. 1988. *Moluscos Gasterópodos del Sureste español. Faunística, Ecología y Estudio de la simbiosis con algas*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia.
- MEADOWS, P. S. & CAMPBELL, J. I. 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. *Adv. mar. Biol.*, 10:271-382.
- McARTHUR, J. V. & BARNES, J. R. 1985. Patterns of macroinvertebrate colonization in an intermittent rocky mountain stream in Utah. *Gt. Basin Nat.*, 45:117-123.
- McLACHLAN, A. J. 1970. Submerged trees as a substrate for benthic fauna in the recently created Lake Kariba (Central Africa). *J. Appl. Ecol.*, 7:253-266.
- PATERSON, C. G. & FERNANDO, C. H. 1969a. The macro-invertebrate colonization of a small reservoir in Eastern Canada. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17:126-136.
- PATERSON, C. G. & FERNANDO, C. H. 1969b. Macroinvertebrate colonization of the marginal zone of a small impoundment in Eastern Canada. *Can. J. Zool.*, 47:1229-1238.
- PATERSON, C. G. & FERNANDO, C. H. 1970. Benthic fauna colonization of a new reservoir with particular reference to the Chironomidae. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27:213-232.
- SHELDON, A. 1984. Colonization dynamics of aquatic insects. In: *The Ecology of aquatic insects* (Resh, V.H. & Rosenberg, D.M., eds.):401-428.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.*, 46:337-365.
- STREET, M. & TITMUS, G. 1979. The colonization of experimental ponds by Chironomidae (Diptera). *Aquatic Insects*, 1:233-244.
- ULFSTRAND, S. 1968. Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, Simuliidae). *Oikos*, 19:167-190.
- VELASCO, J. 1989. *Estudio de los procesos de colonización de medios artificiales por insectos acuáticos en el sureste Ibérico*. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia.

- VELASCO, J., MILLÁN, A. & RAMÍREZ-DÍAZ, L. 1993a. Colonización y sucesión de nuevos medios acuáticos. I. Composición y estructura de las comunidades de insectos. *Limnetica*, 9:73-85.
- VELASCO, J., MILLÁN, A. & RAMÍREZ-DÍAZ, L. 1993b. Colonización y sucesión de nuevos medios acuáticos. II. Variación temporal de la composición y estructura de las comunidades de insectos. *Limnetica*, 9:87-98.
- VELASCO, J., MILLÁN, A. & RAMÍREZ-DÍAZ, L. 1993c. Estructura trófica de las comunidades de insectos en nuevos medios acuáticos. *Anales de Biología*, 19:7-18.
- VOSHELL, J. R. & SIMMONS, G. M. 1984. Colonization and succession of benthic macroinvertebrates in a new reservoir. *Hydrobiologia*, 112 :27-39.
- WARD, J. V. 1992. *Aquatic Insect Ecology. I Biology and Habitat*. John Wiley. New York.
- WILLIAMS, D. D. 1987. *The Ecology of Temporary Waters*. Timber Press. Portland.
- WILLIAMS, D. D. & HYNES, H. B. N. 1975. 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.
- WILLIAMS, W. D. 1985. Biotic adaptations in temporary lentic waters, with special reference to those in semiarid regions. *Hydrobiology*, 125:85-110.
- ZALON, F. G., GRIGARICK, A. & WAY, M. O. 1979. Seasonal and diel flight periodicities of rice field Hydrophilidae. *Environm. Entomol.*, 8:938-943.
- ZALON, F. G., GRIGARICK, A. & WAY, M. O. 1980. Diel flight periodicities of some Dytiscidae (Coleoptera) associated with California rice paddies. *Ecol. Entomol.*, 5:183-187.

