
Limnología de Lagunas temporales

Irene M. Almonacid¹; Álvaro G. Molinero¹

¹Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad de València.

RESUMEN

Las lagunas temporales son sistemas ecológicos poco conocidos que obedecen a dinámicas poblacionales específicas y a estrategias evolutivas relativamente marginales en el conocimiento ecológico *mainstream*. En esta revisión realizamos un recorrido por la teoría ecológica que explica la diversidad biológica de estos peculiares ecosistemas y recopilamos las estrategias evolutivas que han desarrollado los organismos para hacer frente a las más extremas condiciones que en ellos se dan.

ABSTRACT

Temporary waters are little-known ecological systems that obey specific population dynamics and evolutionary strategies that are relatively marginal in mainstream ecological knowledge. In this review, we take a look at the ecological theory that explains the biological diversity of these peculiar ecosystems and compile the evolutionary strategies that organisms have developed to cope with the most extreme conditions that occur there.

INTRODUCCIÓN

Las lagunas temporales son sistemas muy peculiares, característicos y diversos, un ejemplo próximo a nuestro entorno son los sistemas que están cerca de la costa (aguas salobres), pero quizás lo más importante sean sus características climáticas y geológicas. Respecto a la primera de ellas, mencionar que su ciclo hidrológico es cíclico y este se caracteriza por tener años de sequía, aunque su duración e intensidad puede ser variable (anual, semestral, bianual, trimestral)... Este hecho provoca que la biota propia de estos sistemas tenga unas particularidades, ya que todos los organismos no tienen capacidad para soportarlas, lo que desemboca en que los inadaptados tengan unas altas tasas de mortalidad. Las fluctuaciones en estos sistemas son continuas, y esto produce modificaciones en las sucesiones creando un sistema muy dinámico y al mismo tiempo con una alta biodiversidad. Sus patrones fisicoquímicos están influenciado por la biota que encuentra su hábitat en ese tipo de sistemas. Su composición es variada pero existe predominancia de insectos y crustáceos, también podemos encontrar bacterias, aves, mamíferos, platelmintos, fungis....Debido a las características del ambiente en donde viven han tenido adaptarse a los periodos de sequía y para ello han desarrollado estrategias (forma de re-

sistencia, diapausa, estrategia oportunista, colonización temporal, dinámicas, alto poder de dispersión...).

Se ha podido comprobar que la existencia de estas lagunas temporales es muy antigua aproximadamente diez millones de años, y se cree que era una alternativa viable para algunos individuos que no encontraban en el mar su lugar. Son sistemas que normalmente se encuentran próximos los lagos o ríos, y concretamente en las zonas inundables, este hecho es importante ya que es aprovechado para establecer relaciones (transporte y transformación de nutrientes) y dinámicas (nuevas especies, colonización...). No solo eso, también se crea microhábitats que propician una gran diversidad tanto a nivel morfológico como molecular. Por otro lado destacar que su distribución es generalizada y está categorizado como un bioma global, y por ello tiene que ser conservado. Además debemos restaurar aquellas lagunas temporales que lo requieran, y con ello evitar la intrusión de especies foráneas.

TIPOLOGIA E HIDROPERIODO

La climatología es el factor que va a determinar la precipitación y la tasa de evaporación locales, y por tanto, el primer factor que influirá en la duración de una laguna temporal. El agua

tenderá a drenar y formar parte del agua freática. La velocidad a la cual fluye por el suelo se ve condiciona, como veremos a continuación, por la geomorfología o la vegetación presente, así como el uso que se le haya dado a la tierra por parte del ser humano. La climatología es un factor tan influyente que se puede llegar a afirmar que, pese a que se forman lagunas temporales en todos los climas como consecuencia de las precipitaciones, los más áridos tienden a formar arroyos efímeros y los más templados a formar charcas temporales. Esto se debe a los distintos niveles freáticos como veremos (climas peculiares: India; monzones con charcas temporales de más de medio año).

Podemos dividir el suelo en función de la penetración del aire obteniéndose una zona de aireación o superficial, que gracias al tamaño de poro presente en el suelo se airea fácilmente, y una zona de saturación, zona que precede a una capa impermeable y donde se acumula el agua. El nivel de esta zona marca el freático. En la zona de aireación distinguimos entre zona de agua capilar, zona de agua intermedia y "agua de suelo" o zona de inundación. La zona de agua capilar es la más cercana al freático, y como su propio nombre indica, el tamaño de poro presenta aquí solo permite la ascensión capilar del agua, en este caso, hasta la siguiente zona: el agua intermedia. El tamaño de poro aquí ya permite que las plantas puedan disponer de esta agua. Un consumo de esta zona provoca la ascensión por capilaridad desde el freático (un consumo o desecación de la laguna temporal). Igual sucede con el agua presente en la capa superficial. Además, esta última contribuirá a formar la laguna temporal como agua de escorrentía. Como hemos dicho el agua tenderá a drenar por el suelo, salvo que este sea impermeable. En su camino, el agua encuentra diferentes lugares donde es retenida, y que podrán ayudar, con esta especie de "reservorio" de agua de lluvia, a formar aguas temporales. El primero de los compartimentos es la vegetación, que mediante la fuerza de succión de las raíces mantiene una película de agua en torno a sus raíces tras la lluvia. El agua, también puede ser retenida por el suelo. En caso de que este sea muy permeable, el agua de lluvia pasará rápidamente a formar parte del nivel freático, contribuyendo a su subida. Si la geomorfología del terreno contiene depresiones, en estos lugares puede aflorar el nivel freático y constituir una laguna temporal. El último punto de retención es el agua freática. Según Horton (1993) este último es el factor más importante a la hora de regular una laguna temporal puesto que determina que porción de agua es repartida en los diferentes tipos de agua en el suelo, y por tanto definir que porción será retenida por las plantas y que porción pa-

sará al freático, con lo que determinará la aparición o no de la laguna.

Al igual que el agua se retiene, esta también tiende, con el tiempo, a escaparse del lugar de caída mediante dos mecanismos básicos: la evaporación y la escorrentía. La primera es muy evidente, y como hemos dicho, depende de la insolación y por tanto del clima e influirá negativamente en la duración de la laguna. La segunda solo ocurre cuando las afluencias de agua, provenientes de la lluvia, junto con la proveniente del nivel freático y del agua retenida por las plantas, son masivas y por tanto crean arroyos. Después de haber definido que es una laguna temporal, en el acto nos habremos dado cuenta la importancia que tiene en su definición el hidroperiodo de la misma. De hecho la clasificación de Boulton y Brock (1999) nos da una idea de la variación en la lámina de agua de los diferentes tipos de lagunas temporales considerados en la misma.

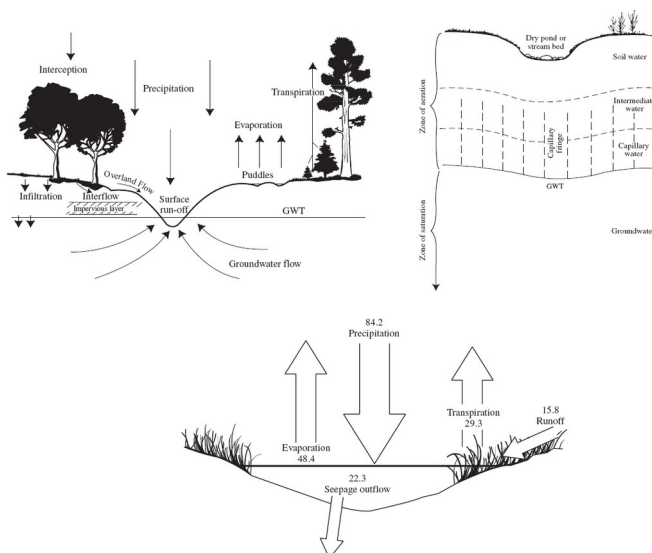


Figura 1: Componentes del agua subterránea (derecha) y balance hídrico (inputs y outputs) de una laguna temporal típica (izquierda y abajo).

Otro factor muy importante a la hora de definir una laguna temporal es la geología del terreno y su morfología. A continuación describiremos más detenidamente como afecta la geomorfología a las lagunas temporales. Según Fraga *et al.* (2008), la composición y naturaleza del sustrato condicionan muchas de las variables físico-químicas de estas lagunas, dada su escasa profundidad y sus altas tasas de renovación del agua. Además, también influirá sobre la turbidez y el hidroperiodo, y por tanto acabará determinando la biota presente en un determinado momento en la laguna. Según este principio lo más determinante en la morfología de una laguna son los siguientes factores: La profundidad de la lámina de agua, la extensión de la cuenca de la cual pueden recibir entradas de agua, el

tipo de suelo donde se asientan, la profundidad de la depresión donde se acumula el agua y la extensión de la propia laguna. El primer factor, como veremos, viene principalmente determinado por el nivel freático y por los aportes externos de agua. Algo muy similar le sucede a la extensión de la cuenca. La extensión de la cuenca, el nivel freático, la profundidad y la extensión de la laguna temporal son determinados por la morfología del terreno y el tipo de suelo. Así pues, nos encontraremos con lagunas temporales someras si el terreno no presenta exabruptos y lagunas profundas si es al contrario. Si el terreno es poco accidentado, los aportes del freático y los externos producirán lagunas más grandes, en el caso de ser un terreno abrupto contribuirá a incrementar la lámina de agua. Los suelos impermeables por su parte tenderán a producir lagunas con periodos de inundación más largos y viceversa. En la siguiente **figura 1** se resume la geomorfología básica asociada a una laguna temporal.

Como veremos, todos estos factores determinan la duración de la laguna.

Clasificación de las lagunas temporales y su distribución en el mundo: Las lagunas mediterráneas.

Atendiendo a todos los factores que determinan la duración de una laguna temporal, diversos autores han intentado clasificarlas, sin que a día de hoy se haya llegado a un consenso sobre que clasificación es mejor y cual peor. Cada autor ha considerado unos u otros factores más importantes y ha realizado una clasificación en consecuencia. Decksback (1929) realizó una clasificación en función del tamaño de las lagunas temporales. Estableció tres niveles: Microhábitat (ejemplos: las axilas de las hojas en ciertas plantas, huecos de árboles, latas u otros recipientes, pisadas, conchas vacías, etc.), mesohábitats (llanuras de inundación, arroyos temporales, estanques temporales, lagunas de nieve de fusión, etc.) y machohábitats (lechos de los ríos periódicamente inundados, lagunas de secado periódico, etc.).

Quizá, a parte del tamaño, el factor más importante a tener más en cuenta es la duración y la intensidad del periodo seco como hemos indicado. Una primera distinción que realizaron los autores fue en función de si la fauna y flora del hábitat presenta estadio de resistencia. Si es así, implicaría que hay una adaptación. Esta adaptación solo es posible si existe alternancia entre sequía-agua con la suficiente intensidad como para provocar la adaptación y por ello sería lógico una clasificación de este estilo. Esta es la clasificación que expresa Schmitt (1971)

poniendo como ejemplo el camarón renacuajo ("*triops sp.*") documentando su existencia periódicamente en una laguna temporal. Por su parte, Klimowicz (1959) realizó una clasificación en función de la resistencia a la sequía de la biota presente, de muy resistente a poco resistente.

Fraga et al. (2008), dando más importancia a las características físico-químicas del suelo y a características topológicas, realizaron la siguiente clasificación: distinguieron 6 tipos de lagunas temporales. Un primer tipo de lagunas temporales formadas en depresiones del terreno someras y de poca extensión, y con un terreno base arcilloso calcáreo. Un segundo tipo de igual consideración en cuanto a los suelos pero con una profundidad y extensión mayores. Un tercer tipo formado en depresiones profundas de suelos arenosos y silíceos, con abundante componente rocoso. Un cuarto tipo formado en pequeñas concavidades rocosas. Este tipo es denominado generalmente como *cocons*, formadas por disolución y en la superficie de piedras calizas. Un quinto tipo formado en suelos silíceos no arenosos (paleozoico). Y por último, un sexto tipo de carácter efímero y formado en suelos arenosos calcáreos litorales. Como hemos dicho, la principal clasificación de las lagunas temporales se realiza por su hidroperiodo, es decir, por la frecuencia con la que se inundan.

Esta clasificación ha sido acometida por muchos ecólogos y limnólogos, y su versión más reciente es la de Boulton y Brock (**figura 2**).


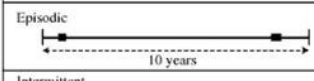
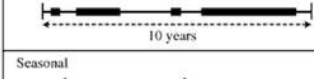
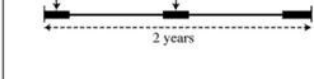
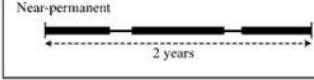
| Flooding regime | Predictability and duration of flooding |
|--|--|
|  | Filled only after unpredictable rain and by run-off. The flooded area dries out during the days following flooding and rarely supports macroscopic aquatic organisms. |
|  | Dry for 9 years out of 10, with rare and very irregular flooding (or wet periods) which may last for a few months. |
|  | Alternating wet and dry periods, but at lower frequency than seasonal wetlands. Flooding may persist for months or years. |
|  | Alternating wet and dry periods every year, in accordance with the season. Usually fills during the wet season of the year, and dries out in a predictable way on an annual basis. The flooding lasts for several months, long enough for macroscopic animal and plant organisms to complete the aquatic stages of their life cycle. |
|  | Predictable flooding, though water levels may vary. The annual input of water is great than the losses (does not dry out) in 9 years out of 10. The majority of organisms living here will not tolerate desiccation. |

Figura 2: Esquemización de la clasificación de Boulton y Brock (1999).

Esta clasificación distingue las lagunas temporales en función del hidroperiodo según este sea predecible o impredecible, de larga duración o corta. Un primer tipo sería la laguna efímera. Esta laguna se forma como consecuencia de precipitaciones impredecibles que suceden unas pocas veces en un largo tiempo (tomaremos como referencia para la clasificación los 10

años). La laguna solo dura unos días y raras veces posee por tanto macrofauna. Un segundo tipo serían las lagunas episódicas. Su frecuencia de inundación es de un año de cada diez, y esta inundación dura unos meses. Otro tipo de laguna temporal es la laguna intermitente, cuyo periodo de inundación abarca desde unos pocos meses hasta el año, dándose su inundación con una frecuencia de 2 años. El cuarto tipo son las lagunas estacionales. Este tipo de laguna temporal alterna periodos secos y húmedos concordantes con la estacionalidad del clima en cuestión. Su periodo de inundación llega al año, pero lo normal es que se inunde en la estación lluviosa y desaparezca en la más seca. Alberga abundante biota (macrofauna y organismos fotosintéticos) ya que con esta duración de la inundación pueden completar sus ciclos vitales o, puesto que varían con las estaciones son cambios predecibles susceptibles de presentar adaptación. El último tipo son las lagunas casi-permanentes. Presentan una variación de la lámina de agua predecible, correspondiente a la estacionalidad, pero estas no se llegan a secar. Solamente, en periodos extremadamente secos ocurre esto. La mayoría de los organismos presentes aquí no tolera la desecación y cuando esta se produce, perecen.

Tipología de los ecosistemas acuáticos temporales. Lagunas temporales atípicas

Existe otro intento clasificatorio realizado por W.D. Williams en 1964 que aúna la importancia del clima, y cómo este afecta a la extensión de la laguna, a su salinidad y a su temporalidad (figura 3). Es decir, esta clasificación nos muestra que tipos de ecosistemas acuáticos temporales existen. La clasificación que propone W.D. Williams asigna a cada bioma terrestre el tipo de laguna que puede darse en el, dándose una gran correlación en estudios empíricos (Kedley and Zeldler, 1998; estudios en California sobre el clima mediterráneo y su tendencia a formar lagunas temporales de primavera).

Table 1.3 Suggested classification framework for temporary water habitats

| Biome | Hydrological character | Relative size | Chemical state |
|--------------------------------------|------------------------|---------------|----------------|
| Tundra | | Micro- | |
| Boreal forest (Taiga) | | | |
| Temperate broadleaf deciduous forest | Intermittent | | Freshwater |
| Temperate grassland | | | |
| Tropical broadleaf evergreen forest | | Meso- | |
| Tropical savanna | Episodic | | Saline |
| Desert scrub | | | |
| Mediterranean scrub | | Macro- | |
| Icefield zone | | | |

Note: 'Intermittent' refers to waterbodies which contain water or are dry at more or less predictable times in a cycle, while 'episodic' refers to waterbodies which only contain water more or less unpredictably, and tend to be confined to arid regions. Source: After Comin and Williams (1994). The boundary between saline and freshwater is considered to be 3 g l⁻¹; after W.D. Williams (1964).

Figura 3: Clasificación de W.D. Williams 1964. Salinidad, tamaño relativo e hidroperiodo.

Esta clasificación es muy flexible puesto que permite clasificar todo tipo de lagunas temporales, desde aquellas más atípicas, hasta las más abundantes. Así, por ejemplo, las hojas llenas de agua de las plantas carnívoras del género *Nepenthes* (de hasta 2 litros de capacidad) se clasificarían como microhábitats intermitentes de agua dulce, los sistemas de lagunas temporales templados se clasifican como macrohábitats intermitentes salinos, las lagunas de regiones áridas se clasifican como mesohábitats de agua dulce episódica o las lagunas temporales mediterráneas se clasifican como mesohábitats impredecibles de agua dulce, y así sucesivamente.

De la importancia de este tipo de lagunas en cada zona geográfica del planeta depende de la diversidad de topografías y variaciones térmicas presentes en aquella zona. A más topografías y variaciones térmicas, mayor número de hábitats posibles y mayor número de tipos de lagunas temporales (W.D. Williams, 2006). Por tanto, dado que el clima mediterráneo del sur de Europa y África del Norte) posee una gran variedad de formaciones geomorfológicas generarán, en general, una gran cantidad de hábitats, y en particular, gran variedad de lagunas temporales. Un ejemplo de ello es la clasificación anteriormente citada de Fraga et al. Ya que esta fue realizada a partir de lagunas temporales presentes en Menorca.

El resto de la tipología de lagunas ha sido ya desarrollado en apartados anteriores. A continuación vamos a llamar la atención sobre otro tipo de aguas temporales más raras, pero que a su vez son más conspicuas. Solo nombraremos dos ejemplos del denominado fitotelmata: las plantas del género *Nepenthes* y los huecos de los árboles. Una amplia variedad de plantas retienen el agua dentro de estructuras huecas incluyendo axilas de las hojas, entrenudos, etc. Istock et al. (1975, 1976) sin embargo, las comunidades de organismo aquí presentes no se han estudiado exhaustivamente. En caso de haberse estudiado, lo han hecho por su papel en la reproducción de muchos mosquitos vectores de enfermedades (como por ejemplo *Aedes aegypti*). A todo este conjunto de aguas temporales constituidas por oquedades de vegetales se les denomina fitotelmata, Aquí, como hemos dicho, también se adscriben una gran variedad de hábitats en huecos de árboles. En general son hábitats pequeños y por tanto espacialmente variables, impredecibles y por lo tanto, seleccionan especies que son fenotípicamente plásticas, genéticamente polimórficas, y que presentan frecuentes reproducciones (Iteroparidad) y fases dispersivas (Giesel 1976). la fauna de este tipo de aguas comprende bacterias, protozoos, rotí-

feros, nematodos, oligoquetos, crustáceos, arácnidos e insectos.

Además de algunas fases larvarias de anuros y también algunas especies de algas (sobre todo diatomeas y desmidiáceos). A pesar de la presencia de estas algas, la producción primaria no es un elemento importante en la red trófica de estos hábitats (Beaver, 1983). En aguas como las que almacena el género *Nepenthes* se pueden producir muchísimas interacciones planta-animal que le facilitan la digestión de las capturas a este género de plantas carnívoras.

MEDIO ABIOTICO

Como se ha dicho ya, las lagunas temporales son hábitats muy cambiantes que, en general, favorecen la diversidad biológica. Es especialmente importante entender que todos los factores abióticos que influyen en la laguna interactúan entre sí como ya se ha observado con el estudio del hidroperiodo y los tipos de suelo. Un ejemplo claro de interacción entre los factores abióticos, es el hecho de que un determinado suelo más o menos impermeable, dificulte o facilite la permanencia del agua en la zona y a la vez determine en buena medida el pH del agua.

Factores abióticos: balance hídrico, temperatura, turbidez, etc.

En primer lugar veremos como el hidroperiodo estudiado en el punto anterior influye sobre otros factores. En la **figura 4** observamos que ciertas variables como la temperatura del agua y la salinidad (representada en este caso por conductividad) presentan una correlación inversamente proporcional.

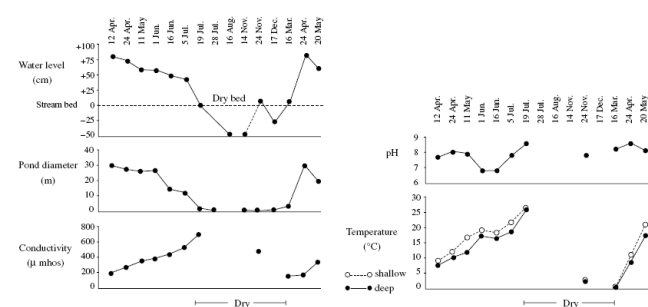


Figura 4: Ejemplo de variación de algunos factores abióticos como el nivel de la lámina de agua, el diámetro de la laguna, la temperatura, la salinidad (conductividad) y el pH. Tomado de Williams (2006).

Este hecho, al menos cualitativamente, nos permite afirmar, que a medida que el nivel de agua en la laguna y su diámetro disminuye, la salinidad y la temperatura se incrementan. Por su parte el patrón de la reducción de la lámina de agua es importante. En particular si esta re-

ducción es previsible o impredecible. En principio sería lógico pensar que en las lagunas donde la desaparición de la lámina de agua es previsible, evolucionasen más rápidamente especies que incorporasen formas de resistencia que en las lagunas donde el agua desaparece al azar ya que en el primer caso la variación es predecible y, como es conocido, la evolución puede actuar para adaptarse a ello.

Sin embargo, esta estrategia parece adecuada para ambas situaciones (Stearns 1976; Baird et al 1987). Una prueba clásica que hacía pensar a los autores que el desarrollo de fases de resistencia en lagunas temporales de hidroperiodo predecible, era que todas las lagunas estudiadas presentaban más diversidad, cuanto más predecible era su hidroperiodo y cuanto más lámina de agua conservasen a lo largo del tiempo. Este mito se desmorona con diversos estudios de Boulton & Suter (1986) y Feminella (1996), donde la diversidad de lagunas temporales intermitentes era comparable a las de las lagunas temporales episódicas.

La temperatura, por su parte, además de variar con la profundidad de la laguna, varía con la turbidez. La turbidez a su vez depende del clima en su mayor parte. Un viento constante y, dado que la lámina de agua es poco profunda, puede remover el sedimento e incrementar las partículas en suspensión. Como demuestra la **figura 5**, la turbidez actúa a modo de colchón de la temperatura. Pese a ello, como también marca esta figura (ver sobretodo gráficas con escala diaria) y la anterior, la variabilidad es tremenda y los efectos sobre las comunidades allí existentes también. De hecho, se han tomado datos de lagunas temporales de clima templado con temperaturas cercanas a los 40°C, cerca de la temperatura máxima soportable para muchos organismos. Esta variación es observada tanto en lagos de clima templado, como en lagos de clima alpino o, en general, polar. Por el contrario, las lagunas temporales tropicales muestran tanto esta variabilidad típica, como una inusitada estabilidad tanto en los parámetros, como en la composición faunística del enclave.

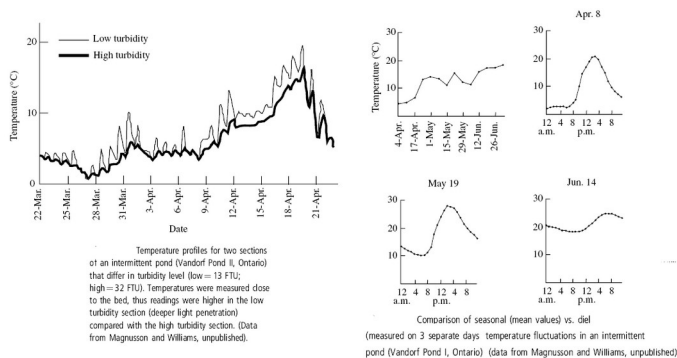


Figura 5: Efecto de la turbidez sobre la temperatura de una laguna temporal (izquierda) y ejemplo de variación intra-estacional y diaria de la temperatura (derecha). Tomado de Williams (2006).

MEDIO BIOTICO

Comenzaremos analizando los patrones, para ello tendremos en cuenta una serie de aspectos como: la dispersión, la selección natural, la colonización, la plasticidad somática, la competencia intraespecífica...Y si nos basamos en todo ello, podemos destacar dos grupos: los estrategas k y los r. Si hablamos de estrategias r nos referimos a aquellos que: normalmente se encuentran en hábitats inestables, tienen un alto poder de dispersión, poca capacidad competitiva y una tasa intrínseca de crecimiento natural más elevada. Por otro lado, mencionan que su cuerpo es pequeño. Estos a menudo son los que primero entran al sistema. Sin olvidarnos de que producen un gran número de huevos, su ciclo de vida es rápido (oportunistas). Son los que fundamentalmente encontraremos en las lagunas temporales. En cambio si hablamos de estrategias k, normalmente se encuentran en hábitats estables, por ello tienen baja capacidad de dispersión y son buenos competidores. Si hablamos de su tasa intrínseca de crecimiento natural es menor, porque tiene mayores requerimientos y también porque suelen ser de mayor tamaño. Producen menos huevos, y tardan más en madurar, tienen una vida más larga (varios años), y pueden ser tanto generalistas como especializados.

Adaptaciones de la biota al sistema de laguna temporal. Colonización de la laguna temporal. La laguna temporal como una isla.

Las adaptaciones que observamos en la biota, se pueden clasificar en tres grupos: de comportamiento, de crecimiento y de dormición. Comenzaremos explicando la de comportamiento, como su nombre indica intenta adaptarse al ambiente a través de su forma de vida. Un ejemplo

lo encontramos en los organismos voladores como los himenópteros o coleópteros, ya que estos poseen además de alas un cuerpo aerodinámico para ofrecer la menor resistencia posible al aire. No son los únicos, los crustáceos y oligoquetos fabrican sus propios túneles para así poder protegerse del pH o de altas tasas de oxígeno. A continuación explicaremos las adaptaciones del crecimiento y para ello nos centraremos en describir los diferentes tipos de curvas de crecimientos que podemos encontrar. El primer tipo es un crecimiento simétrico y con una desecación gradual (figura 6).

En cambio, el segundo es un crecimiento rápido, asimétrico y es típico de las lagunas temporales, se presenta en épocas donde existen excedentes de comida, lo suele presentar este crecimiento los mosquitos. El último es un crecimiento asimétrico (rápido crecimiento y muerte) se da preferentemente en primavera y suelen indicar un cambio ambiental. Por otro lado, aquellos organismos que optan por tener un crecimiento y una reproducción rápida, normalmente estas están sincronizadas con los cambios ambientales (concentración de dióxido de carbono, temperatura del ambiente, del agua...).

| Organism | Mechanism/stage in life cycle | Reference |
|------------------------------|---|--|
| Algae/flagellated protozoans | Modified vegetative cells with thickened walls; mucilaginous sheaths; accumulation of oil in cells; heat-resistant asexual cysts | Evans (1958) Becher (1970) |
| Sponges | Reduction bodies; gemmules | Frost (1991) |
| Flatworms | Dormant eggs; resistant cysts enclosing young, adults, or fragments of animals; cocoons | Castle (1928) Ball et al. (1981) |
| Rotifers | Survive as dehydrated individuals; some bdelloids secrete protective cysts | Pennak (1953) |
| Nematodes | Eggs; larvae; adults | Poinar (1991) |
| Bivalves | Young and adult stages | Thomas (1963) |
| Gastropods | Adults form a protective epiphragm of dried mucus across shell opening; adults and young survive in moist air and soil under dried algal mats on habitat bed | Standine (1941) Eckblad (1973) |
| Oligochaetes | Dormant eggs; resistant cysts enclosing young, adults, or fragments of animals | Kerik (1949) |
| Leeches | Survive as dehydrated individuals; some species construct small mucus-lined 'cells' | Hall (1922) Davies (1991) |
| Tardigrades | Resistant 'tun' stage | Everitt (1981) |
| Mites | ?resistant larvae; in most species, larvae attach to migrating insect hosts and leave the habitat, returning with the water. Larvae remain attached to host throughout its stay in permanent water body | Wiggins et al. (1980) |
| Anostracans | Resistant eggs | Hinton (1954) |
| Notostracans | Resistant eggs | Fox (1949) |
| Conchostracans | Resistant eggs | Bishop (1967) |
| Claodocans | Ephippial eggs; adults survive in moist soil | Chirkova (1973) |
| Copepods | Diapausing eggs; late copepodites, adults (in cysts) | Yaron (1964) |
| Ostracods | Resistant eggs; as near adults in moist substrate | Delorme (1991) |
| Amphipods/Isopods | Immatures near the groundwater table | Clifford (1966) Williams/Hynes (1976) |
| Decapods | Juveniles and adults in burrows at groundwater table | Crocker/Barr (1968) |
| Collembolans | Resistant eggs | Davidson (1932) |
| Stoneflies | Diapausing early instar | Harper/Hynes (1970) |
| Mayflies | Resistant eggs | Lehmkuhl (1973) |
| Odonates | Resistant nymphs; recolonizing adults | Daborn (1971) |
| Hemipterans | Recolonizing adults | Macan (1939) |
| Beetles | Semi-terrestrial pupae; burrowing adults; recolonizing adults; resistant eggs | Jackson (1956) Young (1960), James (1969) |
| Caddisflies | Diapausing eggs; resistant gelatinous egg mass; terrestrial pupae; recolonizing adults; larvae deep in substrate | Wiggins (1973) Williams/Williams (1975) |
| Chironomids | Resistant late instar larvae, sometimes in cocoons of silk and/or mucus; recolonizing adults; ?resistant eggs | Hinton (1952), Denks (1971), Jones (1975) |
| Mosquitoes | Resistant eggs; resistant late instar larvae and pupae | Horsfall (1955) |
| Other dipterans | Resistant eggs, larvae, and pupae | Hinton (1953), Bishop (1974) |
| Fishes | Recolonization by adults; dormant adults in substrate; resistant eggs | Kushlan (1973) Williams and Coad (1979) |
| Amphibians | Recolonization by adults; dormant adults in substrate | Wibbur and Collins (1973) |

Figura 6: Respuesta de los diferentes organismos a la desecación. Tomado de Williams (2006).

Además también les afectan otro tipo de factores como: el tamaño de la puesta de huevos, las reservas que tienen los mismos, el grado de deshidratación de estos (figura 7) o la concentración de oxígeno.

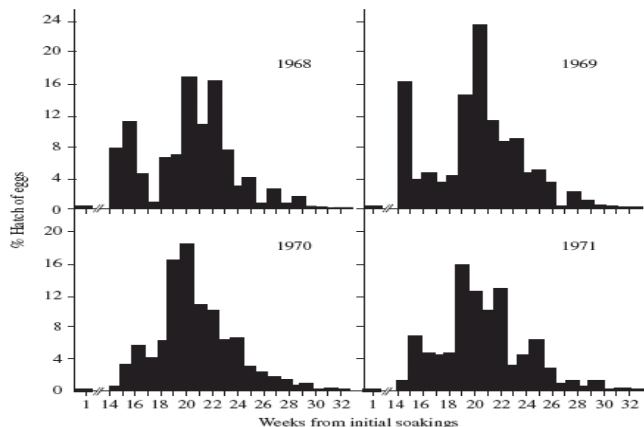


Figura 7: Porcentaje de eclosión de huevos después de la remoción inicial del sedimento.

Por último hablar de la “dormición”, son las interrupciones del crecimiento debido a factores metabólicos. Pueden afectar a la supervivencia y a la persistencia de los organismos (como las plantas...). Estas interrupciones pueden ser inducidas por factores ambientales. Por otro lado, la diapausa a diferencia de la anterior, se presenta en invertebrados (crustáceos, rotíferos o ciliados) (figura 8) o peces. También es inducida por cambios bioquímicos (hormonas), produciendo una disminución en la tasa metabólica.



Figura 8: Forma de resistencia de Copépodo Harpacticóide.

Otras adaptaciones que podemos encontrar en la biota pueden ser los modos de colonización. Podemos describir dos modos fundamentalmente los activos y los pasivos. Comenzaremos por la pasiva, en esta existen dos tipos: la colonización de cuerpos reproductivos o la dispersión de estos cuerpos. Respecto a la dispersión esta puede ser producida por agentes intrínsecos al organismo, por agentes externos o

por factores locales. Si nos encontramos ante el primer caso estaremos hablando de formación de estructuras de resistencia, como huevos, cuerpos de reducción o quistes, por tanto una forma bastante frecuente y usual en la naturaleza (figura 9). En cambio cuando hablamos de agentes de dispersión externos nos referimos al viento, el agua o animales (insectos adultos mamíferos...).

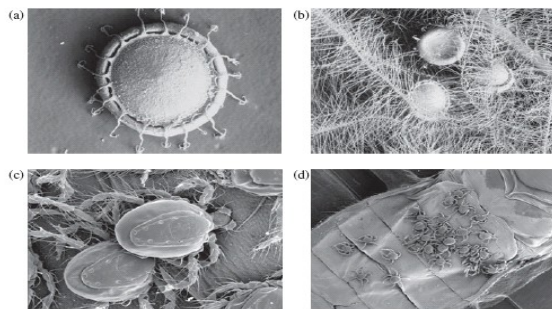


Figura 9: Formas de dispersión pasiva. a) Estatoblasto de un endoprocto b) Estatoblasto enganchado en una superficie pilosa c) y d) Eylais sp. Un ácaro usando un Noctonectido para su dispersión pasiva.

Sin olvidarnos de que los factores locales son también muy importantes ya que marcan las distancias y edades.

Por otro lado el factor que puede afectar al éxito de la colonización de los cuerpos reproductivos puede ser: el poder intrínseco que tiene el organismo para multiplicarse y persistir (habilidad para competir). Y no solo eso, también para adaptarse a nuevos hábitats (nuevos requerimientos de factores como: luz, temperatura, agua, disposición de oxígeno...) y que con todo ello estén cubiertas sus necesidades y por tanto pueda vivir, crecer y reproducirse. Por último también tendrá en cuenta los posibles competidores para poder desarrollar estrategias ante ellos, por ejemplo depredación, ataques microbianos...

A continuación comentaremos la colonización activa, esta requiere mayor energía porque para ello necesita o bien mucha inversión para crear estructuras (huevos resistentes, alas, sacos aéreos...) o bien para el desplazamiento: volar (típico de los insectos como himenópteros, coleópteros u odonatos), nadar, correr,... Otra estrategia que se usa es la de crear refugios para depositar huevos, además por otro lado algunos organismos lo que hacen es un desplazamiento desde las aguas permanentes a pozas someras.

Por último, mencionar que este sistema se comporta como una isla (teoría de islas MacArthur & Wilson 1967), no como una isla oceánica sino como un hábitat aislado. Aun así, la fauna y flora no son estáticas debido a que existen procesos como: de colonización, de migración y de extinción. Respecto a la extinción, mencionar

que no se ha podido observar que exista una relación directa entre el grado de extinción y el pool de especies existentes. Sin olvidarnos, de que la dinámica del sistema tendera hacia un equilibrio en el número de especies.

Ensamblado. Breve comentario del desarrollo.

Las reglas del ensamblado (Putman 1994, Weiher & Keddy 1995) tienen como objetivo predecir la composición de las comunidades ecológicas formadas a partir de un conjunto de especies existentes o las constricciones que pueden existir a la hora de hacerlo. Además también se puede ver desde un punto de vista evolutivo, por tanto preguntarse cómo se asocian las especies, o bien saber si las especies que observamos en la naturaleza son resultado de la especiación o de la extinción, o bien ambas no tienen nada que ver. Por otro lado, decir que, en el proceso existen algunos filtros y ellos determinan como se pasa del pool de especies a formar una comunidad (figura 10). Estos pueden ser bióticos o abióticos como: el clima, la distribución, las interacciones, etc.

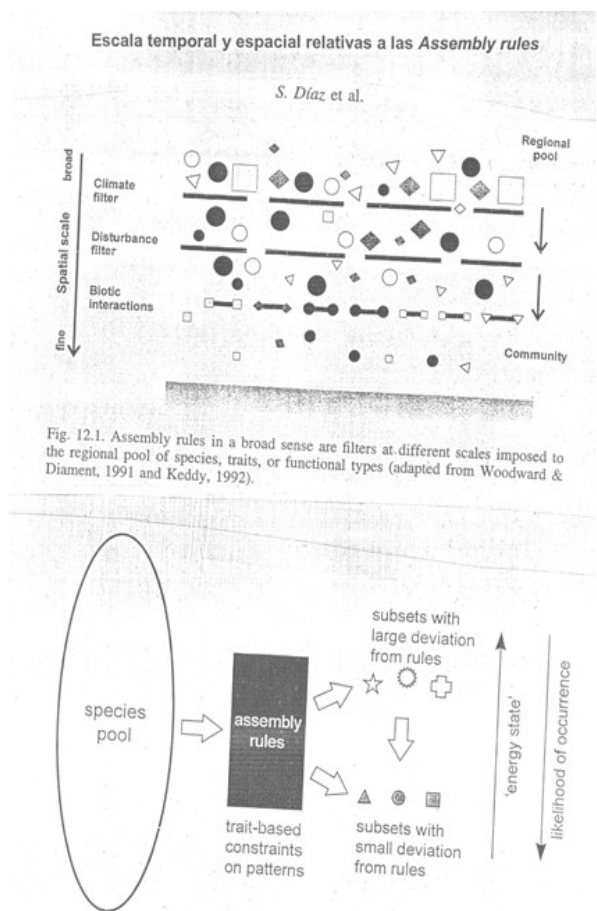


Figura 10: (Arriba) Esquema de filtros en la estructura de la comunidad. (Abajo) esquema general del resultado después del proceso de ensamblado.

Además este modelo se usa para describir asociaciones y la intensidad a la cual se producen pero no solo para eso, también se utiliza para explicar la existencia de gremios, el comportamiento de los caracteres genéticos o el porqué de la existencia de unas especies y no otras. También pueden ser útiles, porque nos indican cuáles son los factores que estructuran el sistema, al mismo tiempo que nos indican los efectos que pueden producir una entrada de una especie o una desaparición de alguna de ellas dentro del sistema. Para concluir con este punto hacer referencia a algunas teorías que nos ayudaran a entender mejor todo esto: los estados alternativos (Allen & Drake, figura 11) haciendo hincapié en que el orden de entrada es importante ya que esto repercute en el desarrollo del sistema y también (figura 12), otros autores indican que factores como los nutrientes y la turbidez (M.Sheller, S.M.Hopper & M.L.Meyer). Y Louis Carlow, con la reina roja desde un punto de vista evolutivo, siempre en movimiento para permanecer en el mismo sitio.

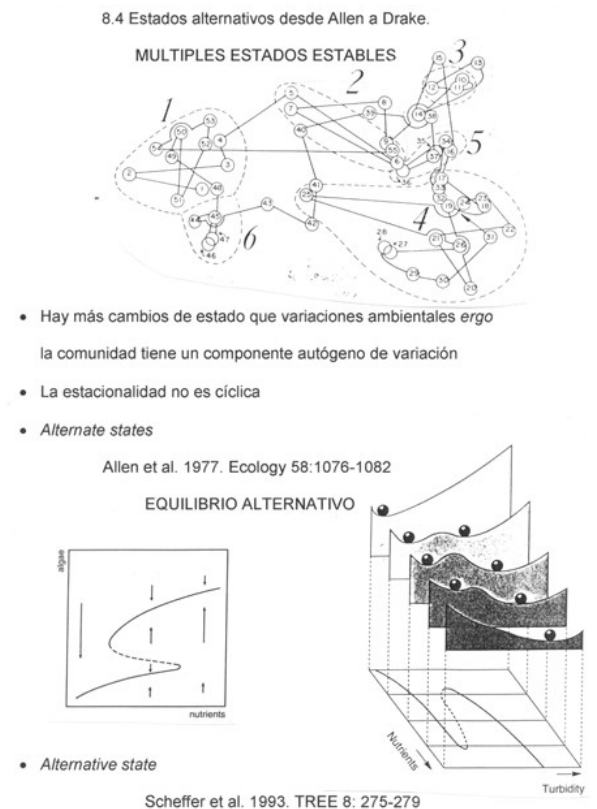


Figura 11: Describe gráficamente la teoría de los estados alternativos (Allen & Drake).

Dinámica y estructura de la comunidad: control de las redes tróficas a nivel biótico y abiótico.

La estructura de las redes tróficas es compleja porque en ella existen muchas piezas, que

deben encajar para que al final se cree un conjunto de relaciones donde pueda fluir la energía y materia. La riqueza del conjunto se medirá como la proporción del número de relaciones de un nivel frente al total de relaciones, y está no variará a lo largo del tiempo.

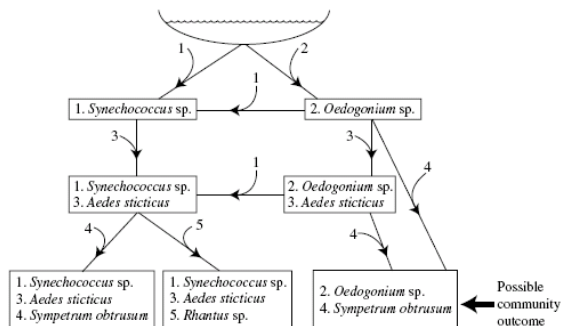


Figura 12: Posibles estados de la comunidad dependiendo de las entradas de especies.

También hay que tener en cuenta que se mantendrán constantes las relaciones (links) que existen entre los niveles. Por otro lado la proporción entre superiores, intermedia o basal no variará, y ocurrirá lo mismo con la riqueza de especies. Existen muchos tipos de redes pero esta vendrá determinada por el tipo de organismos que la forman. Por todo ello, es muy importante conocer la biota que la compone, porque esto nos indicara los puntos de requerimiento y por lo tanto de control. En el sistema que estamos estudiando de lagunas temporales es diverso en cuanto a tipos de biota que podemos encontrar, por ello a continuación describiremos algunos grupos relevantes o con gran capacidad para regular el sistema. Pero antes mencionar que otra variable a tener en cuenta es el nivel de conectancia (cuantas relaciones se producen de las posibles) que existe entre los niveles tróficos, porque está nos indicará la heterogeneidad del sistema.

Comenzaremos describiendo a los descomponedores. Las bacterias a menudo ejercen este papel y por tanto son importantes en los sistemas detríticos. Además ejercen un papel muy importante en las regulaciones de los ciclos del nitrógeno, carbono o el azufre, la nitrificación y la desnitrificación. Ambos son vitales para controlar el nivel de proliferación de la producción primaria que posteriormente comentaremos. Además son organismos que tienen un alto rango de tolerancia lo que permite que estén en sistemas como estos muy inestables. Sin embargo para que su crecimiento sea el óptimo y por tanto proliferen, requieren que las variables físicas (luz, nivel de oxígeno, nutrientes...) sean las adecuadas.

Los hongos también están presentes y desarrollan varios papeles en el sistema lagunar

temporal como: la faceta descomponedora, que además de su labor estricta con ella, también pueden llegar a modificar el pH o la cantidad de algunas sustancias como la pectina. Por otro lado son el sustento de algunos invertebrados bentónicos e insectos. Además, su crecimiento se puede ver afectado por variables abióticas como: la temperatura, el grado de humedad...

A continuación nos centraremos en los productores primarios como el fitoplancton, las plantas, protistas, algunas bacterias... En el fitoplancton es muy diverso porque encuentran en estos sistemas pequeños refugios para pasar épocas y como modo de dispersión hacia lugares más lejanos. Está compuesto por bacterias fotosintéticas, protistas y algas. Los protistas más importantes son las cianobacterias, por otro lado también encontramos organismos con diversidad de ciclos como: las zoo esporas, las hidroesporas o los ameboideos, filamentos clorococales... Pero quizás cabe destacar, que el grupo más importante son los ciliados porque estos son los que conectan con los otros grupos favoreciendo que la red trófica tenga más intermediarios y así pueda soportar a mayor número de grupos. Por otro lado también estos pueden ser bioindicadores de la calidad del agua, y no solo eso también del pH o del nivel de nitrógeno. Sin olvidarnos de que utilizan toda la columna de agua, pero estos prefieren la zona agua-sedimento para desarrollar sus funciones, debido a que es allí donde encuentran las condiciones físico-químicas adecuadas para su crecimiento. Las algas verdes y diatomeas también pueden llegar a aparecer y como productores primarios su función principal será incorporar carbono a la red trófica y realizar la fotosíntesis (figura 13). Se podrán ver afectadas por factores físicos como la cantidad de luz (fotoperiodo), cantidad de fosfato, temperatura, etc.

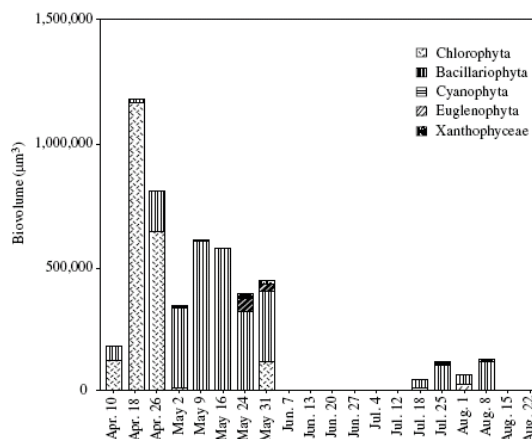


Figura 13: Cambios en la estructura del conjunto de productores primarios en función de la estacionalidad.

Además, tenemos una gran diversidad de plantas en el sistema, comenzaremos hablando

de los macrófitos, estos son importantes y se suelen encontrar tanto en el bentos como en la columna de agua y además de realizar sus funciones (la fotosíntesis, estructurar el suelo, algunas fijan nitrógeno), también sirven como refugio a muchos organismos del sistema como el zooplancton. Respecto a las plantas superiores decir que en estos sistemas, con unas condiciones tan particulares, a menudo encontramos endemismos adaptados al sustrato (muy característico debido a los microorganismos e invertebrados que encuentran en este su hábitat) o al régimen de pluviosidad. Su distribución dentro del sistema es amplia, tanto en el perímetro como en interior de la misma. Por otro lado también podemos encontrar adaptaciones como: ramificaciones o raíces fuertes (para tener acceso a mayores recursos), alta capacidad reproductiva (facilitar la dispersión en las épocas de sequía). Todo ello para intentar crear microclimas, es decir propiciar lugares que tengan condiciones menos exigentes para el desarrollo de la vida (ej.: puede servir de soporte para los nidos de las aves). Tanto los macrófitos como las plantas superiores al ser productores primarios, los factores físicos que más les afectan y por lo tanto inciden en la regulación de sus poblaciones son la luz (fotoperiodo) y la disponibilidad de nutrientes como el fósforo o el nitrógeno. Sin olvidarnos, que entre ellas también existe competencia.

Otros organismos que podemos encontrar son las esponjas, es menos habitual, pero sí que pueden resistir a estos sistemas tan variantes a través de entrar en diapausa. Una vez que hemos descrito a los productores primarios y a los descomponedores continuaremos con los consumidores tanto primarios, secundarios y terciarios. Empezaremos con los turbelarios (consumidores primarios), estos por su modo de vida crean ciclos de regeneración y aireación del sedimento, lo que permite reincorporar sustancias al sistema para que otros las puedan utilizar. En épocas desfavorables son capaces de formar quistes y estados de resistencia para sobrevivir. Los gasterópodos encuentran su lugar en las proximidades de las plantas sumergidas y estos ejercen su presión trófica sobre los protozoos, algas, bacterias y componentes detríticos (consumidores primarios). Las variables físicas que pueden afectar a su crecimiento son la humedad y la temperatura. Por otro lado los nematodos en la mayoría de ocasiones se ha comprobado que sus relaciones con otros organismos se basan en el parasitismo. En cambio otro grupo que encuentra cabida en el sistema son los rotíferos, estos han conseguido lo que muy pocos logren sobrevivir a las épocas de sequía. Y actúan en el sistema como consumidores secundarios.

Se pueden observar también en sistemas lagunares permanentes como Doñana.

También encontramos representantes de anélidos concretamente oligoquetos e hirudíneos. Se localizan frecuentemente en el bentos (parte hipolimnion), pero no siempre es así, esta puede variar en función de la disponibilidad de nutrientes o en nivel de oxígeno. Por otro lado también existen en la red trófica moluscos (consumidor secundario) y crustáceo (consumidor terciario). Respecto a los primeros remarcar que existen pocas especies capaces de resistir estas condiciones y por ello la mayoría son hermafroditas. Para establecerse necesitan sitios donde exista abundante materia orgánica y refugio. Sus pautas de alimentación hace que ejerzan dos funciones a la vez: de filtrador y depurador del sistema. En la primera hace acopio de energía y materia para su propia supervivencia (catabolismo de proteínas y de hidratos de carbono), mientras que en la segunda se encarga de depurar las aguas, mencionar que no es el único que se encarga de hacerlo ya que parte de la vegetación también colabora en esa tarea. En cambio, si hablamos de crustáceos (cladóceros, decápodos, braquiópodos...) no podemos dejar de remarcar los factores abióticos como la temperatura o el oxígeno porque ambas variables determinan su ciclo biológico (entrada en la diapausa aunque todos no la tengan, eclosión de huevos). Además las cascaras de sus huevos pueden servir de reservorio de carbonato cálcico a otros organismos.

Los insectos que se pueden encontrar son a menudo coleópteros, himenópteros, dípteros u odonatos. Su ubicación se encuentra íntimamente relacionada con la vegetación (consumidor primario). Sus poblaciones están controladas por depredación que sufren de grupos como los anfibios, las aves e incluso algún mamífero como el murciélago. También puede existir un control abiótico la temperatura, fotoperiodo...

Es raro, pero a pesar de su dependencia por el agua los anfibios, son uno de los taxones más importantes en las lagunas temporales ya que ofrecen estabilidad al sistema. Actúan como consumidores secundarios ya que ejercen su presión depredadora sobre los gusanos, las lombrices... Para sobrevivir necesitan épocas de agua porque su reproducción tiene fases de renacuajo. Se pueden ver afectados por otros organismos como: las aves (por depredación) o por la producción de sustancias inhibitoras que influyen en su crecimiento. Por otro lado encontramos reptiles en lugares muy concretos los *everglades*, pantanos... Sus requerimientos y hábitos hacen que sea inusual verlos por las lagunas someras, ya que factores físicos como la temperatura o humedad describen su dinámica.

Las relaciones que establecen con otros grupos casi siempre son de depredación (consumidores terciarios) como: peces, otros reptiles, mamífero. Todo ello conlleva a que las dinámicas de muchos organismos se vean afectadas.

Continuaremos con los peces como consumidores terciarios, de ellos mencionar que no existe mucha diversidad. Se les suele observar en los periodos que no hay sequía, a menudo se ve como utilizan la vegetación de resguardo frente a depredadores como aves o mamíferos e incluso caimanes. Al actuar de ese modo, re suspenden el sedimento de alrededor propiciando la recirculación de nutrientes. Es habitual que sean depredados tanto los huevos como los individuos adultos. Además todo ello será más difícil si nos encontramos en aguas con poca claridad. Los factores físicos, que a menudo regulan sus poblaciones son la temperatura, el pH y el nivel de oxígeno. Respecto a las aves decir que, dentro de la estructura de la comunidad ejercen el papel de top. A menudo nos encontramos con poca diversidad (patos, pequeñas aves...) y en bajo número debido a la inestabilidad del sistema. Los recursos que utilizan y por tanto donde ejercen su presión de depredación es sobre los peces. Otra función que desarrollan en el sistema es a través de sus heces (el guano) pueden fertilizar el sistema, y enriquecerlo de nitrógeno y de fósforo para que posteriormente este sea utilizado por los productores primarios y también por semillas (después de que hayan pasado por el tracto digestivo). En cambio, su dinámica también se ve alterada por factores físicos como: excesivas temperaturas y disponibilidad de agua. Por último, destacar que a través de su plumón pueden dispersar organismos como: insectos, pequeños artrópodos...

Por último los mamíferos que podemos encontrar en este tipo de ambientes son: pequeños roedores, gatos, ungulados....Al igual que pasaba con el grupo anterior estos también actúan como tops (o también acuñado con el nombre de superdepredadores)...Por otro lado, el factor físico que más les afecta es la disponibilidad de agua ya que la necesitan para beber.

CONCLUSIONES

Las lagunas temporales son sistemas inestables, de condiciones ambientales cambiantes y con una biota, por tanto, muy cambiante en el tiempo. Esta biota deberá de estar adaptada a estos cambios mediante estrategias de tipo r y formas de resistencia para mantener una población relativamente estable en el lugar. Las lagunas temporales, por tanto, las podemos caracterizar como modelos de sistemas aislados y por tanto, ser considerados como islas a efectos teóricos (Teoría de islas) y esto podría darnos una

noción de porque las lagunas temporales son tan diversas.

BIBLIOGRAFÍA

Boulton, A.J. and M.A. Brock. (1999). "Australian Freshwater Ecology, Processes and Management". Gleneagles Publishing, Adelaide, Australia.

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1999, "Individuos poblaciones y comunidades". Ediciones Omega

Williams, D. Dudley (2006). The biology of temporary waters. Oxford university press- biology

Decksbach, N.K. von (1929). "Zur Klassifikation der Gewässer von astatischen Typus. Archiv für". Hydrobiologie 20: 349-406.

Keeley, J.E. and P.H. Zedler. (1998). "Characterization and global distribution of vernal pools". In Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems pp. 1-14.

Klimowicz, H. (1959). "Tentative classification of small water bodies on the basis of the differentiation of the molluscan fauna". Polskie Archwm Hydrobiologie 6: 85-104.

Schmitt, W.L. (1971). "Crustaceans". University of Michigan Press, Ann Arbor, MI.

Williams, W.D. (1964). "A contribution to lake typology in Victoria, Australia". Verhandlungen des Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 15: 158-68.