

ESTRUCTURA TRÓFICA DE LAS COMUNIDADES DE INSECTOS EN NUEVOS MEDIOS ACUÁTICOS

J. Velasco, A. Millán y L. Ramírez-Díaz

Recibido: 17 febrero 1992
Aceptado: 22 octubre 1993

SUMMARY

Trophic structure of **insect** communities in new aquatic systems

This paper analyzes successional changes in trophic structure of aquatic insect communities of a set of ponds subjected to different environmental conditions during the first year of **existence**. The colonization and successional sequences of nine of ten ponds exhibited a common reasonably predictable pattern, that was determined by quality of available food in these systems. Detritus constituted the main **source** of food in the ponds, with more of 50% of species being detritivorous.

Key words: **Colonization**, **primary** succession, aquatic insects, trophic composition and structure.

RESUMEN

Este artículo analiza los cambios sucesionales en la estructura trófica de las comunidades de insectos acuáticos de una serie de estanques sometidos a diferentes condiciones ambientales, durante el primer año de su existencia. Las secuencias de colonización y sucesión de nueve de diez estanques describen un patrón común y razonablemente **predecible**, que está determinado, fundamentalmente, por el tipo y cantidad de alimento disponible en estos medios. Los detritos constituyen la principal fuente de alimento en los estanques, de los que se alimentan más del 50% de las especies.

Palabras clave: Colonización, sucesión primaria, insectos acuáticos, composición y estructura trófica.

INTRODUCCIÓN

La cantidad y calidad de las fuentes de alimento, en cualquier medio, constituye un factor decisivo en la configuración de sus comunidades (MARGALEF, 1977) y concretamente en la secuencia de colonización y sucesión de nuevos

medios acuáticos (BARNES, 1983; VELASCO et al. 1993 b).

Dentro de un contexto sucesional, la secuencia de colonización de un medio nuevo sigue un orden más o menos predeterminado, colonizando primero las especies capaces de utilizar los escasos recursos existentes, general-

* Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Murcia. Campus Universitario de Espinardo, 30100 Murcia. Spain.

mente detritos, seguidas por especies herbívoras y colonizando finalmente las especies depredadoras (GORE, 1982; MINSHALL *et al.* 1983; BARNES, 1983; MALMQUIST, *et al.*, 1991).

El objetivo de este trabajo es analizar los cambios sucesionales en la composición y estructura trófica de las comunidades de insectos acuáticos de una serie de estanques sometidos a diferentes condiciones ambientales, durante el primer año de su existencia.

MÉTODOS

Durante un ciclo anual (10 noviembre 1983-7 diciembre 1984) se llevó 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, construidos de hormigón y con idénticas dimensiones (178,5 x 63,5 x 34,5 cm) fueron diseñados diferentes respecto a una serie de características ambientales (Figura 1): Régimen hídrico, época de llenado, tipo de sustrato, presencia y tipo de vegetación acuática, grado de insolación, contenido en nutrientes y sales disueltas del agua. La descripción detallada del diseño experimental de los estanques y los métodos empleados en el estudio se encuentran en VELASCO *et al.* [1993 a)].

Debido a la pobreza inicial en recursos alimenticios de estos medios artificiales, se le añadió a todos 50 gramos 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 unidades 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, en cada estanque.

A partir de datos bibliográficos y observaciones "in situ", las especies de insectos acuáticos colonizadoras se han clasificado en cuatro categorías tróficas en función de la naturaleza de su alimento dominante (herbívoros, detritívoros, herbívorodetritívoros y carnívoros). En la tabla 1 aparecen las especies incluidas en cada una de las categorías tróficas consideradas, así como los mecanismos utilizados para la toma y captura del alimento. Para aquellas especies de las que se desconoce específicamente su fuente de alimento y los mecanismos que utilizan, se les han atribuido las características tróficas conocidas del grupo taxonómico inmediatamente superior al que pertenecen.

RESULTADOS

Recursos alimenticios de los estanques

Detritos

Constituyen la única fuente de alimento en la mayoría de estanques inmediatamente después de su llenado. Este material inicial, disuelto (DOM) o finamente particulado (FPOM), procedente de los sedimentos y materia orgánica adicionados a los estanques es consumido por especies detritívoras filtradoras o comedoras de depósitos. En etapas posteriores, hubo una producción continua de materia orgánica muerta procedente de las comunidades animal y vegetal de cada estanque, que contribuyó a aumentar considerablemente la fracción de FPOM disponible. A lo largo del estudio también fue observado, de forma irregular, un aporte alóctono de detritos a través del viento, constituido por hojas y otros restos vegetales y animales (CPOM), que es directamente utilizado por especies desmenuzadoras.

Macrófitos

Solamente estaban presentes en los estanques II y III siendo *Cladophora* sp. y *Chara vulgaris* las especies representadas respectivamente. Aunque su utilización como fuente de alimento por parte de las especies herbívoras es muy limitada, debido a su alto contenido en celulosa y lignina, proporcionan un excelente sus-

FIGURA 1. Diseño experimental de los estanques.

Experimental design of ponds.

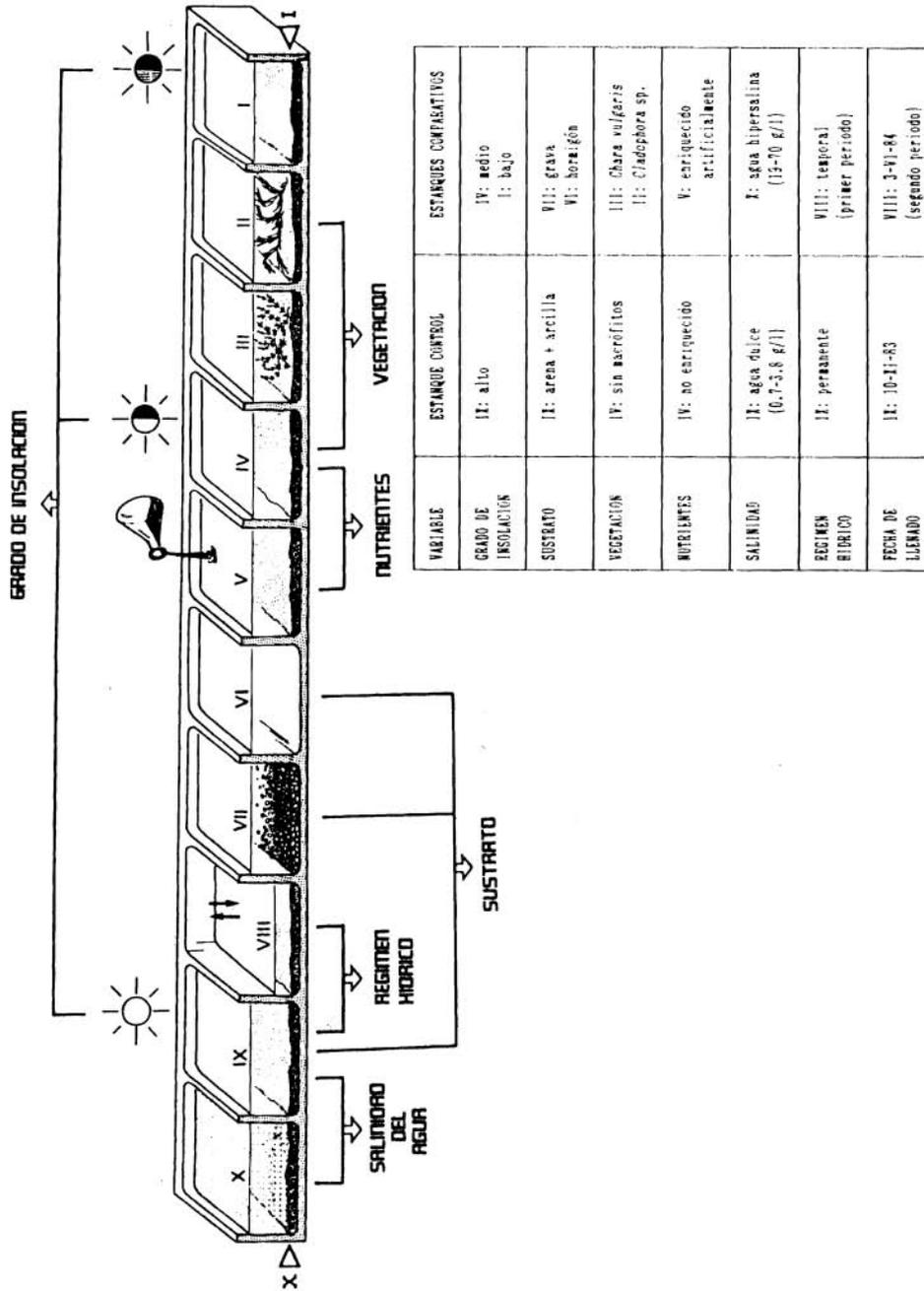


TABLA 1. Clasificación de las especies de insectos acuáticos en categorías tróficas basadas en la naturaleza del alimento dominante. (A), estado adulto; (L), estado larvario.

Trophic classification of aquatic insect species based on the nature of their dominant food. (A), adult stage; (B), larval stage.

CATEGORÍAS TRÓFICAS BASADAS EN EL ALIMENTO DOMINANTE	MECANISMO DE ALIMENTACIÓN	ESPECIES	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS		
HERBÍVOROS Material vegetal vivo: algas, macro- fitos y perititon.	RAMONEADORES O RASPADORES	<i>Helochares lividus</i> (A)	PIRISINU, 1981		
		<i>Haliphus lineatocollis</i>	BERTRAND, 1972		
		<i>Ochthebius meridionalis</i> (A)	PIRISINU, 1981		
		<i>Cricotopus sylvestris</i>	CRANSTON et al., 1983		
		<i>Cricotopus</i> sp.2	CRANSTON et al., 1983		
		<i>Fsicrocladius harbianus</i>	FERRARESE & ROSSARO, 1981		
		<i>Fsicrocladius linbatellus</i>	FERRARESE & ROSSARO, 1981		
		DETRITÍVOROS Materia orgánica particulada fina (FPOM) o gruesa (CPOM) con micro- flora y microfauna asociadas.	COMEDORES DE DEPOSITOS	<i>Heliocoris vermiculata</i>	BARONYI, 1978
				<i>Sigara lateralis</i>	BARONYI, 1978
				<i>Chironomus riparius</i>	RASIUSSEW, 1984
<i>Polypedium lactum</i>	PINDER, 1986				
<i>Polypedium pullum</i>	PINOER, 1986				
<i>Cladotanytarsus atridorsum</i>	WARD & WILLIAMS, 1986				
<i>Cladotanytarsus exacus</i>	WARD & WILLIAMS, 1986				
<i>Tanytarsus eunicidus</i>	WARD & WILLIAMS, 1986				
<i>Tanytarsus</i> sp.2	WARD & WILLIAMS, 1986				
<i>Dasyhelea</i> sp.1	MERRITT & CUMMINS, 1984				
<i>Dasyhelea</i> sp.2	MERRITT & CUMMINS, 1984				
<i>Ephydra</i> sp.	MERRITT & CUMMINS, 1984				
HERBÍVOROS-DETRITÍVOROS Materia orgánica en descomposición y algas.	RAMONEADORES	<i>Cloeon dipterum</i>	CIANCHIARA, 1980		
		<i>Caenis lactuosa</i>	BASET et al., 1981		
HERBÍVOROS-DETRITÍVOROS Materia orgánica en descomposición y algas.	DESMENUZADORES	<i>Tipula</i> sp.	PRITCHARD, 1983		
	FILTRADORES	<i>Culiseta longicauda</i>	MERRITT et al., 1992		
		<i>Culex pipiens pipiens</i>	MERRITT et al., 1992		
CARNÍVOROS Presas vivas.	ENGOLLIDORES	<i>Ortethrum cancellatum</i>	CORRÉT, 1980		
		<i>Crocothemis erythraea</i>	CORRÉT, 1980		
		<i>Hydroglyphus pusillus</i>	FRANCISCILOLO, 1919		
		<i>Potamonectes variae</i>	ALAIN, 1912		
		<i>Agabus</i> sp.	BERTRAND, 1984		
		<i>Helochares lividus</i> (L)	PIRISINU, 1981		
		<i>Ochthebius meridionalis</i> (L)	PIRISINU, 1981		
		<i>Procladius sagittalis</i>	BACEER & McLACHLAN, 1979		
		SUCCIONADORES DE FLUIDOS INTERNOS	<i>Anisops debilis perplexa</i>	TAMBINI, 1979	
	<i>Anisops sardex</i>		TAMBINI, 1979		
	<i>Microvelia pygmaea</i>		REISBN, 1973		

trato para el desarrollo del perifiton (CUMMINS & KLUG, 1979).

Perifiton

Incluye algas fijadas al **sustrato** junto con finos detritos, así como la microflora y **microfauna** asociada. Aunque a partir de enero, comenzó a aparecer una capa de algas diatomeas sobre el sustrato, el perifiton alcanzó su máximo desarrollo sobre las paredes verticales de los estanques durante primavera y verano. Constituye el principal alimento de las especies herbívoras y detritívoras ramoneadoras.

Fitoplancton

Constituyó una importante fuente de alimento, sobre todo en los meses de primavera, cuando su desarrollo fue máximo. El estanque V, enriquecido artificialmente con nutrientes tras su llenado, fue el que presentó las mayores densidades de fitoplancton, registrándose dos máximos, uno durante diciembre y enero (**205,50 mg/l** clorofila "a"), y el segundo, de menor importancia (**105,54 mg/l** clorofila "a"), en primavera (VELASCO, 1989). En estado vivo es ingerido por especies filtradoras y en estado muerto constituye un excelente alimento para las especies comedoras de depósitos.

Presas

Debido a su alto contenido calórico y proteico, son el mejor recurso alimenticio en **ecosistemas acuáticos** (ANDERSON & CUMMINS, 1979), aunque es obtenido por los **depredadores** a costa de un considerable gasto energético. Crustáceos y larvas de insectos (Dípteros y Eferópteros fundamentalmente) fueron las principales presas. En los estanques III, IV y V, fueron observadas altas densidades de **Ostrácos** y Copépodos a partir de primavera y hasta finales del período de estudio (diciembre), constituyendo el alimento básico para los depredadores de menor tamaño.

Riqueza trófica

En la tabla 2 se muestra para cada estanque, la relación de especies de insectos acuáticos

colonizadoras, indicándose el estado o estados de desarrollo en los que han sido registradas, así como el número de especies pertenecientes a cada categoría trófica.

Como se puede observar, todos los estanques, excepto el VIII (1^{er} período) y X, fueron colonizados por un número similar de especies, pertenecientes a las cuatro categorías tróficas descritas. El estanque VIII, durante su primer período de existencia (10-XI-83 / 10-IV-84) sometido a un régimen temporal, solo fue colonizado por tres especies de Dípteros que se alimentan principalmente de detritos, *Culiseta longeareolata* (filtradora) y *Chironomus riparius* y *Dasyhelea* sp1, ambas comedoras de depósitos. En cambio, este mismo estanque, durante su segundo período (2-VIII-84 / 7-XII-84), sometido a un régimen permanente, presentó una composición trófica similar al resto de estanques, aunque con un menor número de especies. El estanque X, debido a su alta salinidad, fue colonizado por una sola especie (detritívora), *Ephydra* sp., habitante típico de aguas salinas y dotado de una gran capacidad de osmorregulación (WILLIAMS, 1985).

Los detritívoros son el grupo más rico en especies en todos los estanques, en cambio, los herbívoro-detritívoros son el grupo menos representado. Los carnívoros son el segundo grupo en importancia en los estanques I, IV, V, VII, VIII (2^o período) y IX, presentando los estanques IV y V el mayor número de especies carnívoras a la vez que las mayores densidades de algunas de las principales presas, como *Cloeon dipterum* (VELASCO, 1989). Sin embargo en los estanques III y VI los herbívoros son los segundos en importancia después de los detritívoros. En el estanque III, este hecho está justificado por la presencia de *Chara vulgaris*, mientras que en el estanque VI, el **sustrato** de hormigón, probablemente, proporciona una mayor superficie de fijación para el perifiton que en el resto de estanques, cuyos sustratos están constituidos por partículas de pequeño tamaño (arcilla + arena o grava).

Sin embargo, en el estanque II, que contiene *Cladophora* sp., el número de especies herbívoras es muy parecido al resto de estanques, probablemente debido, a que este alga puede producir ácidos químicos que inhiben el ramoneo (HUTCHINSON, 1981). Sin embargo, los fila-

TABLA 2. Relación de especies de insectos acuáticos colonizadoras de cada estanque.
L, larva; N, ninfa; P, pupa; A, adulto; +, hallada muerta; *, especies w n imagos no acuáticos,
registradas únicamente en dicho estado.

List of aquatic insect species with life stages found in each pond. L, larvae; N, nymph; P, pupa; A, adult; +, found dead; *, only aerial adults.

TAXONES	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII(1)	VIII(2)	IX	X
1 Cloeon dipterum	N	N,A	N,A	N,A	N,A	N,A	N,A		N,A	N,A	A+ *
2 Procloeon bifidum											A+ *
3 Caenis luctuosa		L,A	L,A	L,A	L,A					L,A	
4 Orthetrum cancellatum			L,A	L,A			1				
5 Grocoltheis erythraea				1	1						
6 Helicocoris vermiculata		L,A	A	A	A	1	L,A		L,A	L,A	
1 Sigara lateralis						L,A	A				
8 Anisops debilis-perplexa				A	L,A	A			A	A	
9 Anisops sardea	A		A				A				
10 Microvelia pygmaea				A	A					A	
11 Haliphus lineatocollis			1	L							
12 Hydroglyphus pusillus				L,A	L,A	L,A	A			L,A	
13 Potamonectes mariae	A										
14 Agabus sp.	L										
15 Helochares lividus	L	L,A			L,A	A				A	
16 Oethobius meridionalis		L				A				L	
17 Tipula sp.	1	1									
18 Culiseta longicaeolata	L,P,A	L,P	L,P,A	L,P,A							
19 Culex pipiens pipiens				1		L,P	1				
20 Procladius sagittalis	L,P,A	L,P,A	L,P,A	L,P,A	L,P,A	L,P,A	L,A		L,P,A	L,P,A	
21 Orthocladiinae sp.1									A *		
22 Cricotopus sylvestris	L,P,A	1	1			L	1			1	
23 Cricotopus sp2		L,P	L,P	L,A	1						
24 Psectrocladius barbimanus	L,P	L,A	L,P,A	A *	L,P	L,P	L,P,A		L	L,P	
25 Psectrocladius liabatellus			L,A	L,P,A							
26 Chironiini sp1										L	
27 Chironomus riparius	L,P,A	1	L,A	L,A	L,P,A	L,P	L,P,A	L	P	L	A+ *
28 Chironomus inermifrons					A *						
29 Polypedilum laelum		L,P,A	L,A	A	L,P,A	L,P,A	L,A		L,P,A	L,P,A	
30 Polypedilum pullum	L,P,A										
31 Polypedilum scalanum											A *
32 Tanytarsini sp.1					A *	A *			A *		
33 Cladotanytarsus atridorsum	L,P,A	L,P,A	L,A	L,P,A	L,P	L,P,A	L,A			L,P,A	A+ *
34 Cladotanytarsus nancus									L,P,A		
35 Microsetra atrofasciata											A *
36 Tanytarsus ejaucidus	L,P,A	L,P,A	L,A	L,P,A	L,A	L,P,A	L		A *	L,P,A	
37 Tanytarsus sp2		L,P,A	L,P,A	L,P,A	L,P,A	L,P,A	L,P,A		L,P,A	L,P,A	
38 Dasyhelea sp1	L,P	L,P,A	L,P	L,P	L,P	L,P	L,P	L,P		L,P,A	L,P,A
39 Dasyhelea sp2						1	L,P		L,P,A	1	
40 Ephydra sp.					A *					A *	L,A,b
NUMERO TOTAL DE ESPECIES	15	11	18	20	18	19	18	3	11	20	1
HERNIVOROS	2	3	5	3	2	4	2	0	1	3	0
DETRITIVOROS	6	9	9	9	9	10	10	2	7	11	1
HERB-DETRITIVOROS	2	2	1	2	1	2	2	1	1	1	0
CARNIVOROS	5	3	3	6	6	3	4	0	3	5	0

mentos muertos del alga pueden constituir una abundante fuente de alimento para especies detritívoras y herbívoro-detritívoras.,

En general, las especies que se alimentan de detritos (detritívoras y herbívoro-detritívoras) representan más del 50% del total de las especies de cada estanque, siendo este recurso, la principal fuente de alimento en los medios estudiados.

Dominancia trófica: Variación temporal

La abundancia relativa de las diferentes categorías tróficas, varía durante el período de estudio, en función de la disponibilidad de alimento en los estanques.

En la figura 2 se representa, para cada estanque, la variación de las abundancias relativas de cada una de las categorías tróficas, así como su valor medio, durante el período de estudio.

En general, los detritívoros, herbívoro-detritívoros y carnívoros presentan unos valores medios de dominancia similares, salvo en los estanques VI, VII, VIII (1^{er} período) y IX, donde se produce un claro dominio de las especies herbívoro-detritívoras. Sin embargo, los herbívoros tienen el porcentaje medio de abundancia más bajo, llegando a superar el 10% sólo en el estanque III.

En los primeros meses, después del llenado, las comunidades de insectos acuáticos están constituidas por especies detritívoras, en los cinco primeros estanques, y por especies herbívoro-detritívoras, en el resto, ya que los detritos son, básicamente, la única fuente de alimento disponible en esta época. Entre las especies detritívoras destaca por su abundancia *C. riparius*, y *C. longiareolata* como herbívoro-detritívora.

En los estanques VI y VII la ausencia de sedimentos al comienzo del estudio, hace que las especies típicamente detritívoras no se desarrollen hasta febrero o marzo, cuando empieza a aparecer una ligera capa de sedimento, resultado de los procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica. En cambio, en el estanque IX, con idénticas condiciones de sedimento que el resto de estanques, hay un claro dominio de las especies herbívoro-detritívoras frente a las especies detritívoras que no

llegan a predominar en ninguna época del año, presentando, estas últimas, valores de abundancia relativa generalmente inferiores al 10%.

Los herbívoro-detritívoros dominan, principalmente, en los meses de primavera, cuando el desarrollo de las algas planctónicas y bénticas es máximo y existe una gran cantidad de detritos generados por la propia comunidad acuática. Por ejemplo, el estanque V, enriquecido inicialmente con nutrientes, es el que soporta la mayor densidad del filtrador *Culiseta longiareolata* coincidiendo con los máximos fitoplanctónicos (VELASCO, 1989).

Los herbívoros sólo llegan a ser dominantes en el estanque I durante enero y febrero, coincidiendo con el máximo desarrollo del alga *Haematococcus pluvialis* en el mismo (VELASCO, 1989); y en el estanque III en primavera, cuando *Chara vulgaris* está en plena fase de crecimiento.

Los carnívoros dominan, fundamentalmente, a partir del verano, cuando las comunidades son lo suficientemente ricas y complejas para abastecerlos de presas. *Procladius sagittalis* (Quironómido) es la especie que más contribuye a la abundancia de los carnívoros, ya que presenta los valores máximos de densidad en todos los estanques, excepto el X [VELASCO et al. 1993, a)]. *P. sagittalis* es un depredador generalista que consume un amplio espectro de presas, incluyendo individuos de su propia especie y detritos (MORGAN, 1949; BACKER & McLACHLAN, 1979).

En el estanque VIII, durante su primer llenado, dominan las especies herbívoro-detritívoras, mientras que en el segundo período, se produce una clara y rápida sucesión, desde las especies detritívoras a carnívoras, llegando a establecerse solo una especie típicamente herbívora, *Psectrocladius barbimanus*, al final del estudio.

DISCUSIÓN

Los detritos constituyen la principal fuente de alimento de los estanques, nutriéndose de ellos más del 50% de las especies. La mayoría de estas especies son comedoras de depósitos que se alimentan de materia orgánica finamente particulada depositada en el fondo y genera-

FIGURA 2. Variación temporal de las abundancias relativas de las diferentes categorías tróficas y valor medio en cada estanque.

Temporal variation in relative abundance of the different trophic categories in each pond, and mean value.

DOMINANCIA TROFICA

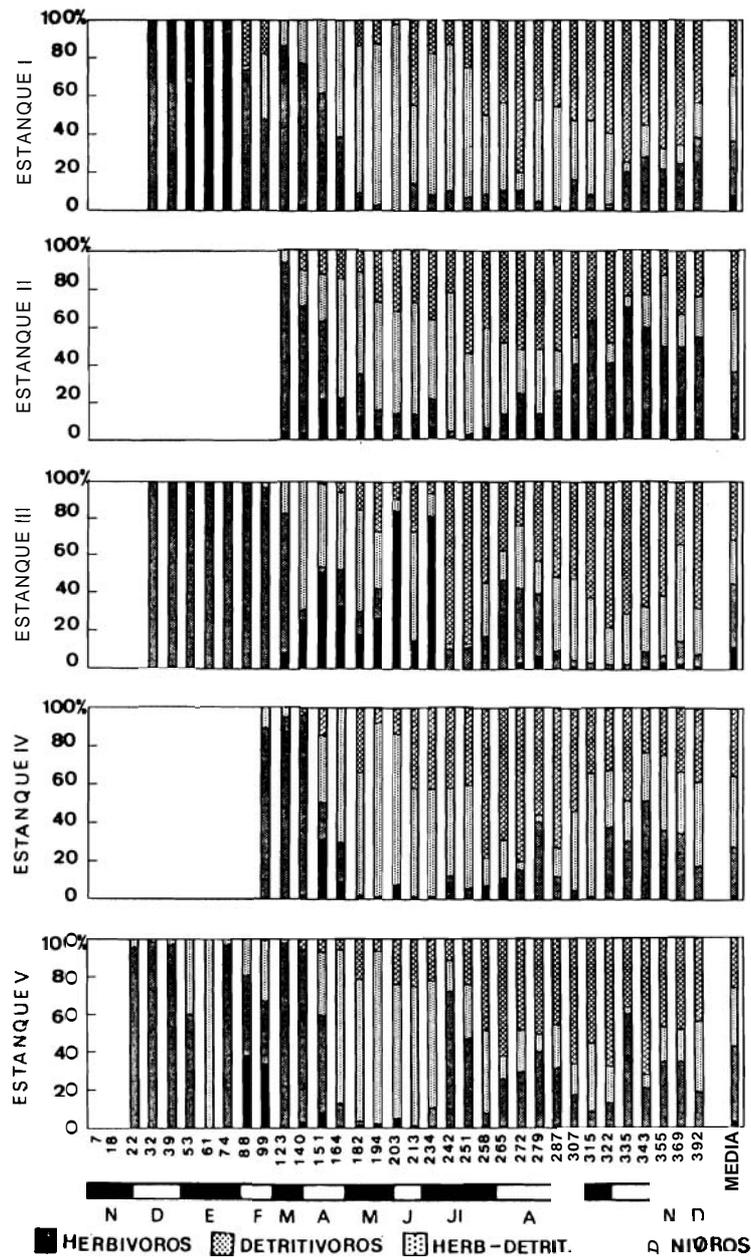
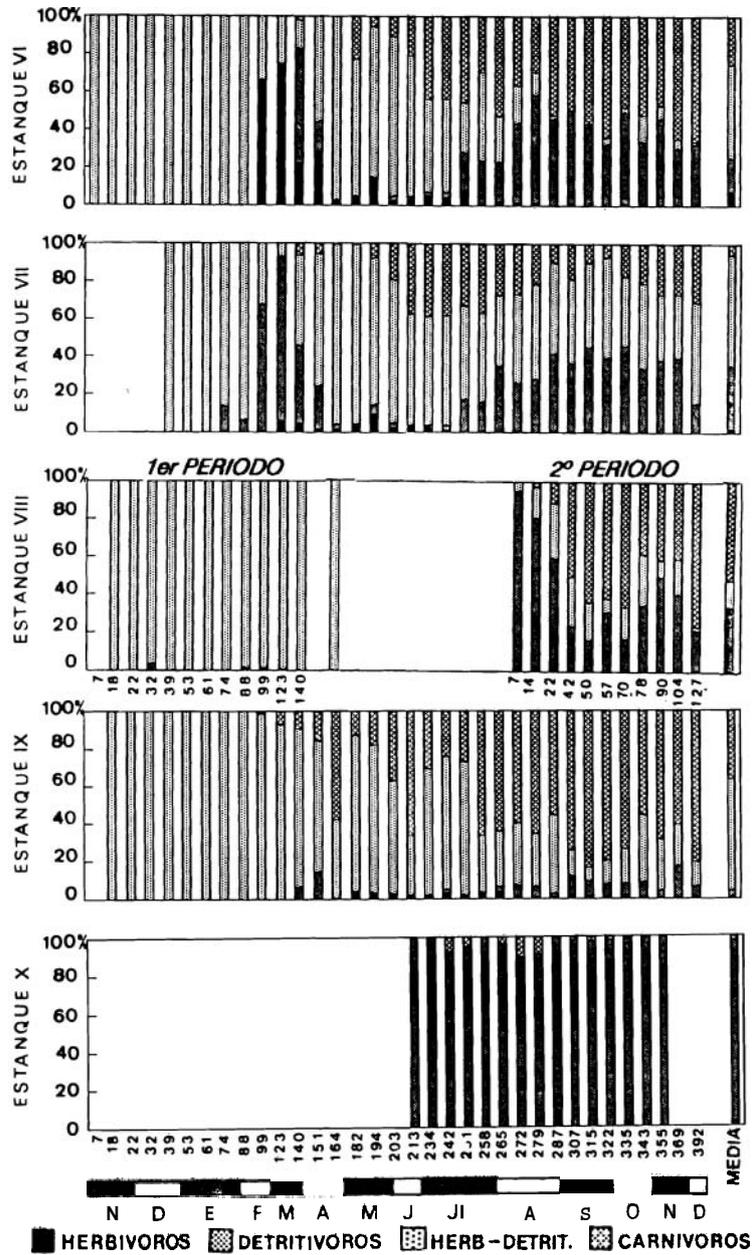


FIGURA 2. Variación temporal de las abundancias relativas de las diferentes categorías tróficas y valor medio en cada estanque. (Continuación.)

Temporal variation in relative abundance of the different trophic categories in each pond, and mean value.

DOMINANCIA TROFICA



da fundamentalmente por la propia comunidad acuática. El escaso aporte externo de materia orgánica gruesamente particulada a estos medios se manifiesta por la ausencia general de especies desmenuzadoras. Solamente una especie, *Tipula* sp., presente en los estanques I y II, es capaz de utilizar estos recursos.

La secuencia de colonización y sucesión de los estanques está determinada, fundamentalmente, por la disponibilidad de alimento. Los nueve primeros estanques describen un patrón común y razonablemente predecible: Aparecen en primer lugar aquellas especies con muy bajos requerimientos nutritivos, que pueden alimentarse, tras su llenado, con los escasos detritos presentes en el medio. Este es el caso del filtrador *C. longeareolafa* y el comedor de depósitos *C. riparius*. Posteriormente, con el desarrollo del fitoplancton y perifiton, y el aumento de detritos en primavera, se establecen otras especies detritívoras, herbívoras y herbívoro-detritívoras.

Conforme las comunidades se hacen más complejas, se van estableciendo las primeras especies carnívoras, como *P. sagittalis* e *Hydroglyphus pusillus*, no colonizando los estanques, hasta el verano, los grandes depredadores, como los Odonatos o los Notonéctidos. Una pauta similar de colonización ha sido descrita por varios autores (GORE, 1982; MINSHALL *et al.*, 1983, MALMQUIST *et al.*, 1991) en tramos de ríos perturbados o de nueva construcción.

Durante la primera mitad del ciclo estudiado hay un claro dominio de detritívoros y herbívoro-detritívoros. En cuanto a su abundancia relativa se refiere, mientras que a partir de verano dominan los carnívoros, y entre ellos, *P. sagittalis*, que alcanza los máximos valores de abundancia.

Además de la disponibilidad de alimento, la colonización también depende del período de vuelo de los imagos, en función de su tipo de ciclo de vida. *C. longeareolafa* y *C. riparius* tienen ciclos polivoltinos y adultos voladores durante todo el año (RIOUX, 1958; RASMUSSEN, 1984), por lo que pueden colonizar los estanques inmediatamente después de su llenado, en invierno. En primavera se observa la llegada a los estanques de un gran número de nuevas especies, principalmente Quironómidos Tanytarisinos y Tanypodinos, coincidiendo con la fina-

lización del ciclo **larvario** y emergencia de imagos de la mayoría de insectos acuáticos, que inician los vuelos de dispersión en busca de nuevos hábitats.

La acción de factores estresantes, como la alta salinidad del agua y la temporalidad del medio, limitan enormemente los procesos de colonización (WILLIAMS, 1987), y consecuentemente las comunidades de insectos en los estanques sometidos a su acción, están compuestas solamente por una o muy pocas especies, todas detritívoras.

Entre los factores microambientales estudiados, la presencia de vegetación acuática y la escasez de sedimentos son los que determinan las mayores diferencias en la estructura trófica de los estanques.

La existencia de macrófitos acuáticos en los estanques II y III (*Cladophora* sp y *Chara vulgaris*, respectivamente), aumenta la heterogeneidad del medio y los microhábitats disponibles para las especies, ya que constituyen un excelente **sustrato** para la microflora y macroinvertebrados (DUDLEY, 1988). Esto se traduce en un aumento de la diversidad y equitabilidad, fundamentalmente, en el estanque II [VELASCO *et al.*, 1993 a)]. Este mismo hecho ha sido observado por STREET & TITMUS (1979) y BARNES (1983) en charcas artificiales. Sin embargo, la producción de ácidos químicos por parte de *Cladophora*, limita el desarrollo de especies exclusivamente herbívoras, pudiendo ser ésta la causa del retraso de la colonización del estanque II, con respecto al resto de estanques [VELASCO *et al.*, 1993 b)]. Por el contrario, la descomposición de sus filamentos, contribuye enormemente a la producción de detritos.

La presencia de *C. vulgaris* favorece la colonización y el desarrollo de especies herbívoras, principalmente Orthocladinos, que se alimentan de las algas epífitas de la superficie de la planta y del Coleóptero *Haliplus lineatocollis*, ya que constituye su principal alimento (BERTRAND, 1972).

En cuanto al sustrato, en los estanques VI y VII, con hormigón y grava respectivamente, la ausencia de sedimento al comienzo del estudio, impide que las especies típicamente detritívoras se establezcan, hasta pasados tres o cuatro meses del llenado, cuando empieza a aparecer una ligera

capa como resultado de los procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica generada por la comunidad acuática.

BIBLIOGRAFÍA

- ALAIN, G. 1972. *Etude autoecologique du coleoptere Dytiscidae Potamonectes cerisyi Aube dans les eaux saumâtres du littoral méditerranée français*. These, Universidad de Provence. 135 pp.
- ANDERSON, N. H. & CUMMINS, K. W. 1979. Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36: 335-342.
- BAKER, A. A. & McLACHLAN, A. J. 1979. Food preferences of Tanytopodinae larvae (Diptera: Chironomidae). *Hydrobiologia* 62: 283-288.
- BAKONYI, G. 1978. Contribution to the knowledge of the feeding habits of some water boatmen: *Sigara* spp. (Heteroptera: Corixidae). *Folia Entomologica Hungarica, Series Nova*, XXXI (2): 19-24.
- BARNES, L. E. 1983. The colonization of ball-clay ponds by macroinvertebrates and macrophytes. *Freshwater Biology*, 13: 561-578.
- BASSET, A.; ROSSI, L. & MONTALENTI, G. 1981. Factors affecting the habitat choice of *Baetis rhodani* and *Caenis* sp. (Ephemeroptera). Note 1: Role of three species of leaf detritus. *Accademia Nazionale dei Lincei, Serie VIII, vol. LXXI* (5): 115-159.
- BERTRAND, H. 1954. *Les insectes aquatiques d'Europe*. Encyclopedie Entomologique. Ed. Paul Lechevalier. Paris.
- BERTRAND, H. 1972. *Larves et nymphes de Coleopteres aquatiques du globe*. F. Paillart. Paris. 804 pp.
- CIANCIARA, S. 1980. Food preference of *Cloeon dipterum* (L.) larvae and dependence of their development and growth on the type of food. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 27(1): 143-160.
- CORBET, P. S. 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, 25: 189-217.
- CRANSTON, P. S.; OLIVER, D. R. & SAETHER, D. A. 1983. The larvae of Orthoclaadiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnosis. *Ent. Scand. Suppl.*, 19: 149-291.
- CUMMINS, K. W. & KLUG, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Rev. of Ecol. and Syst.*, 10: 147-172.
- DUDLEY, T. L. 1988. The roles of plant complexity and epiphyton in colonization of macrophytes by stream insects. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 1153-1158.
- FERRARESE, U. & ROSSARO, B. 1981. *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane*. 12. *Chironomini*, 1 (Diptera, Chironomidae: Generalità, Diamesinae, Prodiamesinae). Consiglio Nazionale delle Ricerche AQ/1/129, 96 pp.
- FRANCISCOLO, M. E. 1979. *Fauna d'Italia. Coleoptera: Haliplidae, Hygrobiidae, Gyrinidae, Dytiscidae*. Edizioni Calderini. Bologna, 804 pp.
- GORE, J. A. 1982. Benthic invertebrate colonization: source distance effects on community composition. *Hydrobiologia*, 94: 183-193.
- HUTCHINSON, G. E. 1981. Thoughts on aquatic insects. *BioScience*, 31: 132-141.
- MALMQVIST, B.; RUNDLE, S., BRONMARK, C. & ERLANDSSON, A. 1991. Invertebrate colonization of a new, man-made stream in southern Sweden. *Freshwater Biology*, 26: 307-324.
- MARGALEF, R. 1977. *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona. 951 pp.
- MERRITT, R. W. & CUMMINS, K. W. (Eds.) 1984. *An introduction to the aquatic insects of North America (2nd Edition)*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, IA, 441 pp.
- MERRITT, R. W.; DADD, R. H. & WALKER, E. D. 1992. Feeding behavior, Natural food, and Nutritional relationships of larval mosquitoes. *Annual Review of Entomology*, 37: 349-376.
- MINSHALL, G. W.; ANDREWS, D. A. & MANUEL-FALER, C. Y. 1983. Application of island biogeographic theory to streams: macroinvertebrates recolonization of the Teton river, Idaho. In: *Stream ecology; application and testing of general ecological theory*. (BARNES, J. R. & MINSHALL, G. W. eds.): 279-297. Plenum Press. New York. 399 pp.
- MORGAN, M. J. 1949. The metamorphosis and ecology of some species of Tanytopodinae (Dipt., Chironomidae). *Entomol. Mon. Mag.*, 85: 119-126.
- PINDER, L. C. V. 1986. Biology of Freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, 31: 1-23.
- PIRISINU, Q. 1981. *Guide per el riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane*, 13. *Palpicorni (Coleoptera: Hydraenidae, Helophoridae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydriphilidae, Spheridiidae)*. Consiglio Nazionale delle Ricerche, 97 pp.
- PRITCHARD, G. 1983. Biology of Tipulidae. *Annual Review of Entomology*, 28: 1-22.
- RASMUSSEN, J. B. 1984. Comparison of gut contents and assimilation efficiency of four instar larvae of two coexisting chironomids, *Chironomus riparius* Meigen and *Glyptotendipes paripes* (Edwards). *Can. J. Zool.*, 62: 1022-1026.
- REISEN, W. K. 1973. Invertebrate and chemical serial progression in temporary pool communities at

- Turner's Falls, Murray County, Oklahoma, USA. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 46(3): 294-301.
- RIoux, J. A. 1958, *Les Culicides du "Midi" méditerranéen. Etude systématique et écologique*. Paul Lechevalier. Paris. 292 pp.
- STREET, M. & TITMUS, G. 1979. The colonization of experimental ponds by Chironomidae (Diptera). *Aquatic Insects*, 1: 233-244.
- TAMANINI, L. 1979. *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane*, 6. *Eterotteri Acquatici (Heteroptera: Gerromorpha, Nepomorpha)*. Consiglio Nazionale delle Ricerche, 103 pp.
- VELASCO, J. 1989. *Estudio de los procesos de colonización de medios artificiales por insectos acuáticos en el sureste Ibérico*. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia. 502 pp.
- VELASCO, J.; MILLÁN & RAMÍREZ-DÍAZ, L. 1993 a. Colonización y sucesión de nuevos medios acuáticos. I. Composición y estructura de las comunidades de insectos. *Limnetica*, 9.
- VELASCO, J.; MILLÁN, A. & RAMÍREZ-DÍAZ, L. 1993 b. Colonización y sucesión de nuevos medios acuáticos. II. Variación temporal de la composición y estructura de las comunidades de insectos. *Limnetica*, 9.
- WARD, A. F. & WILLIAMS, D. D. 1986. Longitudinal zonation and food of larval chironomids (Insecta: Diptera) along the course of a river in temperate Canada. *Holarctic Ecology*, 9: 48-57.
- WILLIAMS, D. D. 1985. Biotic adaptations in temporary lentic waters, with special reference to those in semiarid regions. *Hydrobiologia*, 125: 85-110.