



Les comunitats d'animals de les basses, estanys, llacunes i aiguamolls mediterranis

Dani Boix, Jordi Sala, Stéphanie Gascón, Jordi Compte i Xavier Quintana

Institut d'Ecologia Aquàtica, Universitat de Girona

MEDITERRANEAN COMMUNITIES OF VERNAL POOLS, PONDS AND WETLANDS. – The study of pools, ponds and wetlands has received significantly less attention than streams, rivers and lakes. This is surprising when several studies have established that (1) globally they cover a total area greater than lakes, (2) they are typically characterized by shallower depths and smaller sizes, which imply a different ecological functioning, (3) they play a major role in global cycles, and (4) they have high aquatic biodiversity. In the Mediterranean area, two types of wetlands are clearly determined by climatic and hydrologic features: coastal wetlands and temporary ponds. In this manuscript we focused on three aspects of the functioning of these wetland types: seasonal succession, environmental gradients and the role of predation. Succession in Mediterranean coastal wetlands is characterized by the existence of successive phases (periods of time with a similar fauna composition) between flooding and confinement situations. In the case of temporary ponds, a three-phase model has been observed in accordance with the succession patterns observed in other regions. In both wetland types, different spatiotemporal patterns for several floral and faunal groups have been reported. Finally, predation plays an important role in determining population structure, community composition, and food-web functioning.

Les llacunes, estanys o basses mediterrànies

La ciència que estudia els ecosistemes aquàtics continentals, la limnologia, en el seu origen es va centrar en l'estudi dels llacs. De fet el seu nom (*limnos*- llac + *lògia* ciència) ja ens denota aquest fet. Així, els primers tractats d'aquesta disciplina que van aparèixer als anys 20 del segle XIX bàsicament descrivien les comunitats i aspectes del funcionament dels llacs. Aquest fet pot ser explicat perquè sovint les entitats grans han despertat més interès que les petites, però segurament també per la localització de molts llacs a la zona on es va començar a desenvolupar aquesta ciència (centre i nord d'Europa i a Amèrica del Nord). Ara bé, en els darrers 40 anys la quantitat i qualitat de coneixement limnològic s'ha estès cap a altres ecosistemes, especialment en aquells amb una flux que els confereix una direccionalitat, és a dir els cursos d'aigua (rius, rierols i rieres, coneguts com sistemes lòtics). En canvi, els protagonistes d'aquest escrit, els ecosistemes d'aigües estanyades (anomenats sistemes lenítics) de poca fondària o soms, han rebut menor atenció malgrat presentar aspectes que els diferenciaven tant dels sistemes lòtics com dels llacs (Boix *et al.*,

2012). Òbviament, l'absència del flux ja comentat els diferencia clarament dels rius, però alhora no cal considerar-los uns llacs de mida petita. A diferència dels llacs, la reduïda fondària dels estanys fa que, d'una banda, al fons s'hi pugui desenvolupar vegetació gràcies al fet que hi arriba llum suficient i, d'altra banda, la columna d'aigua no s'estratifica tèrmicament, és a dir que no existeixi una zona pelàgica veritable, on trobaríem el plàncton, organismes amb adaptacions per viure en la columna d'aigua (Margalef, 1983; Alonso, 1998; Scheffer, 1998; Wetzel, 2001). Darrerament s'ha posat de relleu la importància d'aquests ambients no només per la seva abundància, que havia estat menystinguda, sinó també pel seu paper en els cicles globals (p.e., en el cicle del carboni) i especialment per la seva biodiversitat (Wood *et al.*, 2003; Downing *et al.*, 2006; Downing, 2010).

Si la limnologia hagués nascut i crescut a casa nostra probablement s'hauria fixat més en les llacunes i estanys per la seva gran abundància aquí, ja que a la zona mediterrània, com en la majoria de zones àrides i semiàrides del planeta, els llacs són més l'excepció que la norma. Un bon exemple d'això és la península Ibèrica on, sense considerar els llacs d'alta muntanya, només hi ha dos llacs veritables: Sanabria a la província de Zamora



Figura 1. Exemple de llacuna costanera: Connectada. Aquesta llacuna està localitzada en el Parc Natural dels Aiguamolls de l'Empordà i s'hi han realitzat estudis sobre el funcionament de la xarxa tròfica. En la imatge s'observen mesocosms (espais tancats situats dins de la llacuna) on es poden eliminar o afegir predadors per tal de veure els efectes sobre la resta de la xarxa tròfica (autor: Jordi Compte).

i l'estany de Banyoles. Val a dir que la toponímia a vegades no coincideix amb la terminologia científica, com succeeix amb l'únic llac de Catalunya que toponímicament l'anomenem "estany" o en alguns dels anomenats "llacs" dels Pirineus que per la seva fondària serien "estanys". A més, els llacs de les zones temperades fredes (nord d'Europa, i nord dels EUA i Canadà) s'han considerat com a model del funcionament general dels llacs d'arreu per ser els més estudiats, malgrat que sabem que en altres latituds alguns dels processos són diferents (p.e., el model estacional d'estratificació en llacs tropicals). Així, a la zona mediterrània, l'alta variabilitat i la impredictibilitat climàtica fa que no siguin vàlids alguns aspectes considerats generals (Álvarez-Cobelas *et al.*, 2005). Per això és especialment interessant l'estudi dels sistemes mediterranis que presenten un aspecte singular o característic d'aquest territori i clima. En aquest sentit cal destacar un parell de processos que determinen en bona mesura la dinàmica i l'estructura de les comunitats de llacunes i estanys de la zona mediterrània: el confinament i l'assecatge. El confinament és el procés que s'observa a llacunes i estanys que un cop inundats a partir de temporals de mar o pluges van reduint gradualment el seu nivell d'aigua. Així es produeixen llargs períodes d'estabilitat sense aportacions

externes d'energia (coneguts com a períodes de confinament), que són claus per entendre el seu funcionament ecològic. La durada i intensitat del confinament determina la concentració i composició dels nutrients que al seu torn comportaran canvis en la xarxa tròfica i, per tant, en l'estructura de la comunitat (Quintana *et al.*, 1998a, 1998b). Val a dir que la petita magnitud de les mareas (pocs centímetres d'oscil·lació) en la major part de la zona litoral mediterrània afavoreix la importància del confinament, i evita l'existència d'inundacions regulars com s'observa en la majoria de litorals del planeta. Per altra banda, la coincidència del període més calorós amb el de menor precipitació característica de la zona mediterrània, és a dir "l'estiatge", afavoreix l'existència de llacunes o estanys temporanis, masses d'aigua que un cop a l'any s'assequen completament. Dues tipologies d'estanys i llacunes tenen les seves comunitats fortament regulades per aquests dos processos: les llacunes litorals i els estanys temporanis (figs. 1 i 2). Llacunes costaneres i estanys temporanis tenen en comú, doncs, una hidrologia típicament mediterrània, d'inundació – confinament, de durades variables. En el present escrit es pretén respondre algunes preguntes del que coneixem de les comunitats d'aquests dos tipus de llacunes i estanys.



Figura 2. Exemple d'estany temporani: Cardonera de la Gutina. Aquest estany està inclòs dins l'espai de la Xarxa Natura 2000 "Basses de l'Albera". Cada any aquest estany s'asseca completament, si bé la durada de la fase seca varia entre anys (autor: Jordi Sala).

Successió: com i per què canvia la composició de les comunitats?

El cas de les llacunes costaneres

En llacs s'ha descrit l'existència de patrons de canvis estacionals de les espècies planctòniques, però quan s'han estudiat les comunitats de llacunes costaneres mediterrànies s'ha vist que el patró de canvi temporal no es troba tan relacionat

amb l'estacionalitat, sinó amb els episodis d'inundació i el posterior confinament. Així, en una sèrie d'estudis desenvolupats en llacunes dels aiguamolls de l'Alt i del Baix Empordà (Quintana *et al.*, 1998b; Brucet *et al.*, 2005; Badosa *et al.*, 2006) s'ha observat que després de la inundació de la maresma, la composició de la comunitat canvia i s'observen l'existència de sis fases o períodes de temps on la composició d'espècies és similar (fig. 3). Inicialment, i com a resultat de

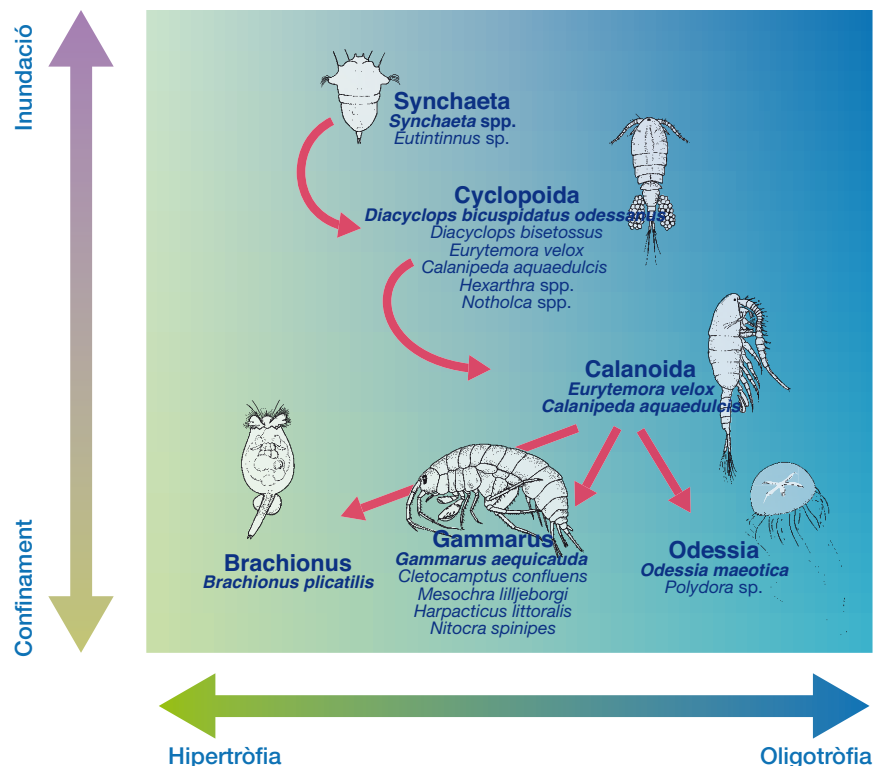


Figura 3. Model conceptual de la successió zooplànctonica en la maresma dels aiguamolls de l'Empordà. Cada grup d'espècies correspon a una fase i s'ha indicat els tàxons dominants en negreta (adaptat de Quintana *et al.*, 1998b; Brucet *et al.*, 2005 i Badosa *et al.*, 2006).

la inundació, s'observa la dominància de rotífers, especialment d'espècies del gènere *Synchaeta*. Aquesta fase és substituïda per una dominància de copèpodes cíclopoides entre els quals destaca l'abundància de *Diacyclops bicuspidatus*. Amb la disminució del nivell d'aigua la dominància passa a ser dels copèpodes calanoides i concretament de les espècies *Eurytemora velox* i *Calanipeda aquaedulcis* (la dominància d'una o altra espècie estaria relacionada amb la temperatura de l'aigua, així *C. aquaedulcis* substitueix a *E. velox* a la primavera). Aquesta substitució d'espècies es pot explicar per les interaccions tròfiques de les espècies implicades. Els copèpodes cíclopoides com *D. bicuspidatus* depreden sobre els rotífers i són els responsables de la desaparició de les *Synchaeta* pioneres. Aquesta pressió de depredació condiciona la persistència de les poblacions de *D. bicuspidatus*, que en eliminar els rotífers es queden sense aliment. En aquestes condicions, són substituïts pels copèpodes calanoides, de mida més grossa que els cíclopoides (poden evitar així la depredació) i d'alimentació més filtradora. S'ha observat diferenciació de nínxol tròfic entre els diferents estadis de desenvolupament dels calanoides: larves i adults filtren partícules de mides diferents, fet que limita la competència entre larves i adults i permet una millor persistència d'aquests organismes en condicions de baixa disponibilitat de recursos (Brucet *et al.*,

2008). A part d'aquestes tres fases, quan el nivell d'aigua de les llacunes ha disminuït considerablement, també s'ha observat l'existència de tres fases més segons el grau d'eutrofia. En nivells baixos de concentració de nutrients (oligotròfia), s'observa la presència de la medusa *Odessia maeotica*, mentre que en situacions d'hipereutrofia s'assoleixen altes densitats del rotífer *Brachionus plicatilis*, i en situacions intermèdies l'amfípode *Gammarus aequicauda* és l'espècie característica. Per tant, el gradient de situacions que va des de la llacuna s'inunda fins que queda confinada i el grau d'eutrofia en moments de confinament són els factors que determinen principalment la composició de la comunitat que viu en la columna d'aigua.

Un aspecte interessant observat quan es comparen els models de successió de llacunes costaneres permanents i temporànies és la dominància d'organismes planctònics de mida petita en les llacunes permanents (fig. 4). Això s'explica per més presència d'espècies petites (rotífers respecte crustacis) i, alhora, una proporció més alta d'individus petits d'una determinada població (larves naupli respecte adults i juvenils). La presència més alta de peixos en les llacunes permanents podria explicar aquestes diferències (Brucet *et al.*, 2005), ja que es coneix l'important efecte dels peixos sobre l'estructura de mides d'una comunitat.

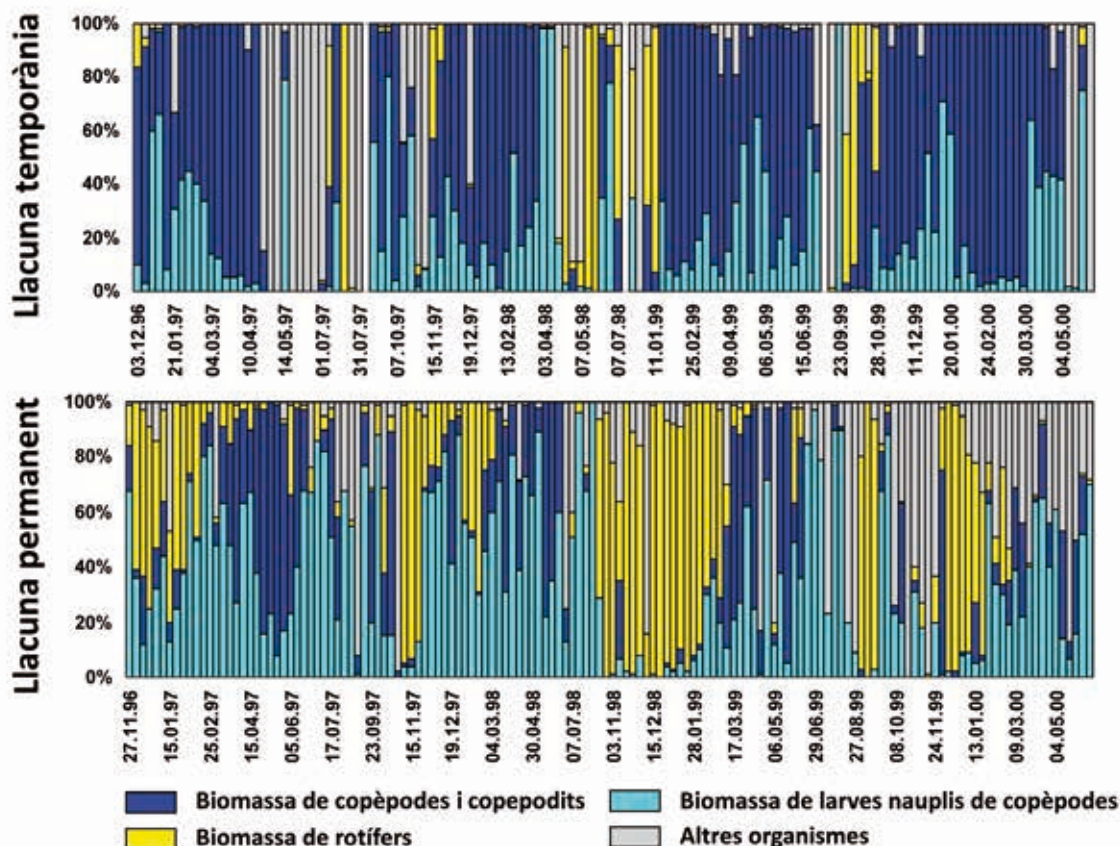


Figura 4. Comparativa entre les variacions temporals dels organismes de la columna d'aigua en una llacuna temporània i una de permanent. Cada barra indica la proporció de cada tipus d'organisme en un dia de mostreig (la freqüència del mostreig va ser setmanal). En la figura s'observa com la llacuna permanent té una proporció més gran d'individus de mida més petita, ja sigui per l'abundància de rotífers respecte als crustacis, com per la proporció més alta de larves de copèpodes respecte als copepodits i adults (adaptat de Brucet, 2003).

El cas dels estanys temporanis

Igual que en les llacunes costaneres, en els estanys temporanis s'ha observat l'existència de fases al llarg del temps en la composició de la comunitat d'animals aquàtics. Tant en estudis realitzats en estanys situats en zones mediterrànies, com en altres zones, s'ha observat l'existència de tres fases al llarg de l'hidroperíode (període de temps entre la inundació i l'assecatge de l'estany): una primera amb la fauna que apareix immediatament després de la inundació, una segona que apareix quan les espècies inicials o pioneres comencen a disminuir i una tercera que s'inicia amb la disminució del nivell de l'aigua, amb la corresponent acumulació d'organismes (p.e., Kenk, 1949; Lake *et al.*, 1989; Bazzanti *et al.*, 1996; Boix *et al.*, 2004; Culioli *et al.*, 2006). En la primera fase dominen les espècies amb estratègies per resistir el període sec de l'estany, o amb una alta capacitat de dispersió. Entre les primeres trobem espècies que es mantenen en forma d'estructura de resistència (ous, cists, formes juvenils en diapausa, etc., com seria el cas dels crustacis) o, si el període sec és prou curt, resisteixen en zones amb certa

humitat (serveixi d'exemple algunes espècies de gasteròpodes) o en forma d'adults enterrats en el sediment (es coneix que espècies de coleòpters del gènere *Berosus* s'enterren quan són larves i poden resistir períodes de sequera enterrats mentre fan la metamorfosi). Aquestes espècies es caracteritzen per tenir cicles biològics curts, ja que han d'assolir la maduresa abans que els seus predadors siguin massa abundants. En la segona fase la competència i la predació determinen en bona mesura les espècies que dominen la comunitat. Val a dir que molts predadors són dispersors aeris i, per tant, a mesura que s'incrementa la durada de l'hidroperíode van apareixent més espècies. Finalment, a la tercera fase s'observa una acumulació d'organismes com a conseqüència de la disminució del volum d'aigua de l'estany, la qual cosa serveix de reclam per a molts predadors que s'hi acumulen, disminuint de manera molt important la presència de les seves preses. Així, una espècie és present en un o altre moment de l'hidroperíode a partir principalment de la seva capacitat de resistir el període sec, del seu cicle biològic i de l'estratègia tròfica (Wiggins *et al.*, 1980; Wellborn *et al.*, 1996). Els canvis ob-

servats en la comunitat durant la primera i tercera fase són causats per canvis de l'ambient (inundació i assecatge), mentre que els canvis que s'observen a la segona fase són principalment causats per les interaccions entre els organismes. Per això podem parlar que al llarg de l'hidroperíode s'observa una alternança de la successió al·logènica (l'ambient determina els canvis) i autogènica (els organismes determinen els canvis).

En un estudi realitzat a l'estanyol temporani d'Espolla (Boix, 2000), un estanyol càrstic situat al Pla de l'Estany, s'ha observat justament com les diferents espècies d'un determinat grup de fauna apareixen en unes determinades fases i situacions. A mode d'exemple comentarem el cas de dos grups faunístics ben diferents: els microcrustacis i els amfibis. Els primers són organismes d'una mida aproximada d'1 mm que són presents en la majoria de sistemes aquàtics, i són més abundants en ambients lenítics que en els lòtics. En el moment de la inundació dues espècies d'ostracodes, *Heterocypris incongruens* i *Eucypris virens*, esdevenen clarament abundants. El fet que aquestes dues espècies visquin al fons de l'estany afavoreix la seva presència, ja que les espècies que colonitzen la columna d'aigua serien arrossegades per l'alta taxa de renovació de l'aigua que s'hi observa (s'han observat màxims on l'estanyol es buida i s'emplena gairebé 20 cops al dia). Cal comentar que l'estany en qüestió s'emplena bàsicament per aigua subterrània i que mentre el nivell de l'aigua és alt, l'aigua surt de l'estany per un rec superficial. En la segona fase, però, hi ha altres espècies de microcrustacis que presenten la seva màxima abundància coincidint amb una disminució de la taxa de renovació de l'aigua, com serien el copèpode *Megacyclops virens* i el cladòcer *Simocephalus vetulus*. Aquestes espècies són d'hàbits litorals, si bé es troben tant a la columna com a prop del fons. Finalment, en el moment de l'assecatge, quan la taxa de renovació de l'aigua és mínima, es veuen substituïts per una altra parella, el copèpode *Cyclops* sp. i el cladòcer *Daphnia pulicaria*, (espècies que viuen principalment en la columna d'aigua). Ara bé, si l'hidroperíode té lloc a la primavera, el cladòcer dominant que s'observa en la tercera fase és *Moina brachiata*. De manera similar, en les larves d'amfibis s'ha observat espècies típiques de l'inici i que dominen en la part central de l'hidroperíode (*Pelodytes punctatus* i *Discoglossus pictus*), espècies que apareixen a la part final (*Pelobates cultripes*) i espècies que principalment apareixen a la primavera (*Epidalea calamita* i *Hyla meridionalis*).

El model conceptual de les tres fases de la successió en estanys temporanis, observat inicialment en latituds temperades fredes i considerat el model general, s'ha validat pels estanys mediterranis, si bé també s'hi han observat algunes diferències. A latituds temperades fredes la durada de l'hidroperíode sembla que determina en bona mesura els canvis que observem en la comunitat (p.e., riquesa

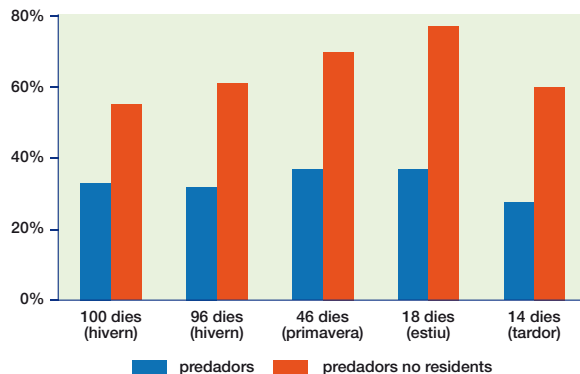


Figura 5. Proporció d'espècies de predadors respecte a les espècies de preses; i proporció de les espècies de predadors que no poden residir a l'estany en el període sec respecte al total d'espècies de predadors; observats en diversos hidroperíodes en l'estanyol temporani d'Espolla. Els hidroperíodes es diferencien tant per la seva durada com per l'estació en què van tenir lloc. A diferència del que es considera el patró general, el màxim d'ambdues proporcions no s'observa en els hidroperíodes més llargs, sinó en els que van succeir a la primavera o estiu (adaptat de Boix, 2000).

sa d'espècies o nombre de predadors augmenten amb la llargada de l'hidroperíode), mentre que en les zones mediterrànies l'estacionalitat també hi juga un paper, tot i què menor. La major importància de l'estacionalitat pels estanys temporanis mediterranis s'explica per la variabilitat del moment d'inici de l'hidroperíode, la qual cosa no s'observa a latituds temperades fredes (Boix et al., 2011). Així, en aquestes latituds els patrons d'inundació són molt més predictibles i es caracteritzen per una inundació a principi de primavera quan la neu que emplena l'estany es fon. Segons l'estany, aquesta aigua hi romandrà més o menys temps, i s'assecarà completament a l'estiu. Per tant, a major durada de l'hidroperíode s'incrementa el nombre de dies amb les condicions que afavoreixen el vol de molts insectes (p.e., més temperatura i menor precipitació) afavorint l'arribada d'espècies. En canvi, la variabilitat més gran del clima mediterrani, i el fet que rarament tota l'aigua es trobi en forma de neu a l'hivern, possibiliten que la inundació es doni tant a la primavera, com a l'hivern, com a la tardor, i més rarament, a l'estiu (Boix et al., 2001). Així, la durada més gran de l'hidroperíode no sempre implica un increment de les condicions òptimes de vol pels insectes. Això fa que en hidroperíodes més llargs però hivernals accedeixin a l'estany menys colonitzadors aeris que en hidroperíodes més curts però primaverals (fig. 5). Cal comentar que molts insectes predadors (p.e., espècies d'odonats, heteròpters o coleòpters) són colonitzadors aeris i, en absència de peixos, fan el paper de predadors del darrer nivell tròfic. Per tant, la seva arribada comporta canvis importants en l'estructura de la comunitat, molt sensible a la predació en estar composta per espècies poc adaptades a la presència de predadors (Blaustein et al., 1995; Wilcox, 2001).

Els diferents organismes responen de manera similar als gradients ambientals?

El cas de les llacunes costaneres

Un cop establert el model conceptual de la successió en les llacunes costaneres de l'Empordà, semblava interessant preguntar-se si la composició d'altres grups d'organismes amb un cicle biològic més llarg, com el macrozoobentos (fauna més gran d'1 mm que habita al fons de les llacunes), també experimentaria canvis similars als observats pels organismes planctònics quan estiguessin sotmesos a les mateixes pertorbacions (pluges intenses o temporals de mar; Gascón *et al.*, 2007a). Així, després d'un temporal de mar, o pluges intenses, la comunitat planctònica passa a estar dominada per un mateix tipus d'organismes (rotífers generalment del gènere *Synchatea*) i això passa tant si la llacuna és temporània com permanent. En canvi, en el bentos el que s'observa és una pèrdua d'identitat de les comunitats. A diferència dels organismes planctònics, les comunitats bentòniques tenen una composició d'espècies diferents segons la permanència de l'aigua a la llacuna. Així, en les llacunes d'aigües permanents la comunitat està dominada per l'amfípod *Corophium orientale*, mentre que a les temporànies l'espècie dominant és el dípter *Chironomus* gr. *salinarius*. La reacció de les comunitats enfront les pertorbacions es tradueix en una reducció de la dominància d'aquests tàxons, l'esmentada pèrdua d'identitat. Per tant, la pertorbació no comporta l'inici d'una seqüència d'espècies dominants que se substitueixen les unes a les altres (com passa al plàncton), sinó que el canvi consisteix en què les espècies característiques de cada tipologia de llacuna disminueixen de manera important la seva abundància, fent que la composició de macrozoobentos d'ambdós tipus de llacunes esdevingui més similar. Per tant, s'ha observat l'existència de patrons espaciotemporals diferents entre els organismes planctònics i bentònics: en l'espai, els organismes planctònics

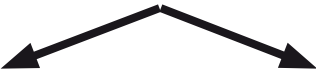
formen comunitats relativament similars en totes les llacunes, mentre que els organismes bentònics presenten comunitats diferenciades segons la permanència de l'aigua (taula 1). També s'ha estudiat la severitat de les pertorbacions en ambdós grups d'organismes (el grau de canvi de la comunitat com a conseqüència d'una pertorbació), i s'observen l'existència de diferències: les pertorbacions que impliquen el canvi més important en el macrozoobentos no són les que impliquen el canvi més gran en el plàncton i viceversa.

En els aiguamolls litorals, a més de la variabilitat intraanual (la que es dona al llarg d'un mateix cicle d'inundació o any), també hi ha una destacable variabilitat interanual. En determinats anys tenen lloc sequeres importants que comporten l'assecatge a uns nivells que rarament s'observen en la majoria d'anys. En aquests moments, les condicions ambientals esdevenen molt rigoroses (la concentració d'oxigen passa de la sobresaturació a l'anòxia, les fluctuacions tèrmiques són molt amples, etc.), i poden afavorir la presència d'algues i bacteris productors de toxines i, fins i tot, generar brots de botulisme que poden anar associats a altes mortalitats d'ocells (López-Flores *et al.*, 2010). En aquestes situacions les espècies bentòniques més abundants de les llacunes permanents, l'amfípod *C. orientale* i l'anèl·lid poliquet *Nereis diversicolor*, gairebé desapareixen i, en canvi, es fan més abundants espècies oportunistes com són els anèl·lids *Paranais* sp. i *Streblospio shrubsolii* (Gascón *et al.*, 2007b).

El cas dels estanys temporanis

En llacunes temporànies també s'ha estudiat si els patrons espaciotemporals de grups d'organismes de biologia molt diferent es podien considerar similars (Bagella *et al.*, 2011; Ruhí *et al.*, 2014; Rouissi *et al.*, 2014). En aquest sentit, s'ha observat que, en les llacunes temporànies, el nombre d'espècies de flora i de fauna aquàtica estan relacionades positivament, sempre que es considerin totes les es-

Taula 1. Patrons espaciotemporals dels organismes que viuen a la columna d'aigua i al fons de les llacunes dels aiguamolls de l'Empordà (adaptada de Gascón *et al.*, 2007a).

	Animals de la columna d'aigua ("zooplàncton")	Animals del fons de la llacuna ("zoobentos")
ESPAI	En condicions estables, la composició de la comunitat és similar independentment de la tipologia de llacuna on es trobi	Existeixen comunitats característiques, segons les diferents tipologies de llacunes
TEMPS	No existeix un patró estacional. Els principals canvis són causats per pertorbacions intenses  S'estableix una situació on domina un taxó característic Es perd l'estructura pròpia de les comunitats característiques de condicions estables	

pècies observades al llarg d'un hidroperíode. Ara bé, aquestes relacions no s'observen quan s'analitza la riquesa trobada en un únic dia de mostreig. Aquest resultat ens posa en avís de l'existència de patrons temporals clarament diferenciats entre els diversos grups d'organismes. Concretament quan es comparen plantes vasculars, crustacis (dispersors passius) i coleòpters (dispersors actius) s'observa que mentre l'abundància de plantes disminueix al final de l'hidroperíode, la dels coleòpters augmenta. L'abundància de crustacis no coincideix amb cap dels dos patrons anteriors, ja que és màxima a la part central de l'hidroperíode. Les taxes de successió (el nivell de canvi de l'estructura de la comunitat entre dos moments de temps) també solen ser superiors en els coleòpters, mentre que en les plantes s'assoleixen els valors mínims i en els crustacis valors intermedis. Aquestes diferències en els patrons temporals comporten aspectes importants que cal considerar en les polítiques i estratègies de conservació. Així, mentre que per a les plantes cada estany presenta una composició d'espècies força diferenciada de la resta, en els cas de la fauna s'observa una destacada coincidència entre la composició d'espècies dels diferents estanys d'un territori. Val a dir que això no implica que per a la fauna la pèrdua d'un determinat estany és menys important, sinó que els efectes no són similars. En el cas de la fauna, més que l'existència d'una població en cada estany, cal considerar que el conjunt d'estanys d'una àrea configuren l'hàbitat d'una població (el terme adient seria metapoblació) i, per tant, la pèrdua d'un estany és la pèrdua d'un recurs de la metapoblació que es troba en un territori. Si aquesta pèrdua és significativa es posa en perill la persistència de l'espècie no en un estany, sinó en un territori.

A més, les variables ambientals que s'han relacionat més amb els patrons espaciotemporals dels diferents grups d'organismes tampoc no han estat coincidents, observant-se que la fauna està més relacionada amb variables amb més component temporal, mentre que la flora ho està amb variables amb més component espacial (Bagella *et al.*, 2010). Alhora, s'ha evidenciat la dependència d'aquests patrons amb les condicions climàtiques de cada zona (Ruhí *et al.*, 2014). Així, a Catalunya s'han observat diferències entre els estanys temporanis amb un clima més semiàrid, els estanys dels Secans de Lleida, amb estanys situats en zones menys àrides, els estanys de l'Albera (Empordà). Aquests resultats impliquen un altre aspecte a considerar en les estratègies de conservació i gestió d'aquests ambients: no es pot utilitzar un únic grup d'organismes per avaluar la biodiversitat d'aquests hàbitats ni els efectes que les variables ambientals tenen sobre la mateixa biodiversitat (Gascón *et al.*, 2009).

Predació: què en sabem de les interaccions tròfiques entre els organismes de la comunitat?

El cas de les llacunes costaneres

Es podria pensar que en les llacunes costaneres les interaccions entre les espècies no juguen un paper rellevant en la determinació de la composició de la comunitat ja que aquesta és determinada bàsicament per les condicions ambientals (Gascón *et al.*, 2005; Boix *et al.*, 2008). Però estudis sobre els efectes dels predadors superiors d'aquestes comunitats posen de manifest que no és així. Dos exemples d'estudis són els realitzats amb un predador superior invertebrat, el cas de la medusa *Odessia maeotica* (Compte *et al.*, 2010), i un de vertebrat, el cas del fartet, *Aphanius iberus* (Compte *et al.*, 2012), en els quals s'han estudiat els seus efectes directes sobre les seves preses, i els indirectes, on la disminució de les seves preses pot comportar efectes sobre altres espècies, els coneguts com a interaccions en cascada (fig. 6).

En el cas d'*Odessia maeotica* s'ha observat que els efectes directes són molt importants ja que la presència d'*O. maeotica* suposa gairebé la completa eliminació de les seves preses. En canvi, els efectes indirectes són de menor magnitud: no s'observa un augment del fitoplàncton com a conseqüència de l'eliminació del zooplàncton per part d'*O. maeotica*, si bé la composició del fitoplàncton sí que canvia. Pel que fa al fartet, aquest presenta tant efectes directes com indirectes sobre la comunitat provocant una cascada tròfica (disminució i augment alternatius de l'abundància dels nivells tròfics al llarg de la cadena tròfica). A diferència de les cascades tròfiques que desencadenen els predadors d'altres ambients aquàtics, en el cas del fartet es genera una cascada tròfica basada en la mida dels organismes ja que la comunitat està caracteritzada per tenir pocs nivells tròfics i per la dominància d'espècies omnívores. Així, la presència del fartet disminueix i augmenta l'abundància dels organismes de diferent mida al llarg de la cadena tròfica (fig. 7). Com a resultat de la cascada tròfica, es produeix una disminució de la terbolesa de l'aigua i un afavoriment de la vegetació aquàtica. Això succeeix perquè la presència de fartet disminueix l'abundància de dues espècies claus de la comunitat: l'amfípode *Gammarus aequicauda* i la medusa *O. maeotica*. L'amfípode incrementa la terbolesa de l'aigua a través de la bioturbació que genera remenant el fons de les llacunes i facilita l'alliberament de nutrients del sediment, que alhora afavoreix el desenvolupament del fitoplàncton. *O. maeotica*, com ja hem comentat, elimina de manera important les espècies que consumeixen fitoplàncton. Per tant, en presència de l'amfípode i de la medusa, les condicions afavoreixen el desenvolupament del



Figura 6. Predadors dels estudis que es comenten en el text. A dalt el fartet, *Aphanius iberus* (mascle a l'esquerra i femella a la dreta), a la dreta el cnidari *Odessia maeotica* i a baix a l'esquerra el crustaci *Triops cancriformis*. Mentre que el *T. cancriformis* és una espècie característica dels estanys temporanis, les altres dues espècies ho són de les llacunes costaneres (autors: fartet, Josep Armengol; cnidari, Jordi Bas; crustaci, Albert Ruhi).

fitoplàncton que competeix pels nutrients amb la vegetació aquàtica i que té efectes negatius sobre la vegetació aquàtica ja que augmenta la terbolesa disminuint la llum que arriba al fons de la llacuna. El fet que la presència de fartet disminueixi significativament ambdues espècies afavoreix el desenvolupament de la vegetació aquàtica, per exemple de *Ruppia* spp., afavorint-se ell mateix indirectament, ja que la vegetació com a refugi, té una gran importància per al fartet.

El cas dels estanys temporanis

Com ja s'ha comentat abans, la dinàmica de les comunitats de llacunes temporànies s'ha explicat sovint a partir del que es coneix dels treballs pioners realitzats en latituds temperades fredes. Malgrat que aquest model conceptual és vàlid en molts aspectes pels estanys temporanis mediterranis, també és cert que n'hi ha d'altres que no acaben de coincidir. Així, s'ha generalitzat un model de successió, agrupant la fauna segons el mode d'alimentació, caracteritzat per un domini de filtradors i recol·lectors a l'inici de l'hidroperíode i amb un augment dels predadors al llarg de l'hidroperíode. Per tant, s'ha considerat que els predadors són poc abundants en els moments inicials de l'hidroperíode, mentre que van arribant a la llacuna a mesura que s'allarga l'hidroperíode (Boulton i Lake, 1992; Higgins i Merri, 1999). A més, els estanys caracteritzats per un hidroperíode curt presenten una pressió

de predació molt menor que els estanys caracteritzats per hidroperíodes llargs (Wellborn et al., 1996; Schneider i Frost, 1996). Aquests resultats s'expliquen perquè en aquelles comunitats de latituds temperades fredes els predadors majoritàriament són dispersors actius i una bona quantitat d'espècies no tenen cap estratègia per restar a l'estany durant el període sec. Per tant, més durada de l'hidroperíode augmenta la probabilitat que els dispersors aeris localitzin l'estany i el colonitzin. Ara bé, en estanys mediterranis ja hem comentat que l'arribada dels dispersors aeris no només depèn de la durada de l'hidroperíode sinó també de l'estacionalitat (vegeu figura 5). A més, si els predadors dominants presenten la capacitat de restar a l'estany quan aquest està sec, no s'han perquè accomplir els patrons observats en altres zones. I és això justament el que passa en determinats estanys mediterranis com és el cas de l'estanyol temporani d'Espolla (fig. 8), on els dos principals predadors, el branquiòpode *Triops cancriformis* i el coleòpter *Agabus nebulosus*, poden restar en forma d'ou durant el període sec (Boix et al., 2006).

Justament quan es va estudiar l'alimentació de *T. cancriformis* (fig. 6) es va descobrir que el seu contingut digestiu contenia un gran nombre dels microcrustacis, sobretot dels més abundants de l'estany. La sorpresa va aparèixer quan es va identificar el sexe d'una de les preses més freqüents, el copèpode *Megacyclops viridis*, ja que els mascles eren molt més abundants dins de

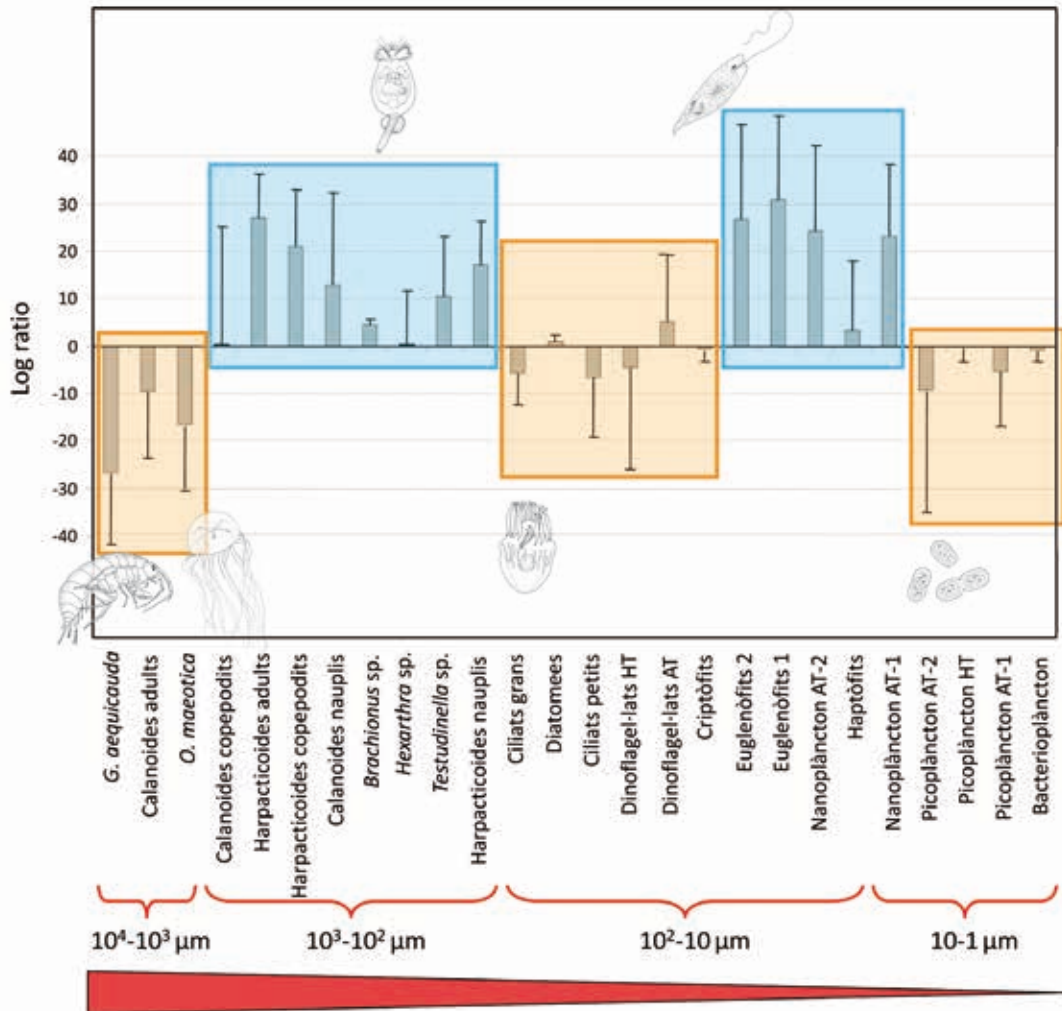


Figura 7. Log ratio ($\ln(NP+/NP-)$) per a cada grup planctònic de la xarxa tròfica. La log ratio és una mètrica que s'utilitza en estudis de cascada tròfica per veure els efectes que té el predador sobre cada tipus de presa ja que relaciona la biomassa de cada presa en presència (NP+) i absència (NP-) de predador. Així, valors positius suggereixen que la presència de fartet afavoreix la densitat d'un determinat grup planctònic, mentre que valors negatius suggereixen que la presència de fartet té efectes adversos sobre un determinat grup planctònic. Valors de 0 indiquen que el fartet no té efecte sobre aquell grup planctònic. Els diferents organismes planctònics han estat ordenats per la seva mida mitjana. Els acrònims AT i HT corresponen a autòtrofs i heteròtrofs, respectivament. A partir de la metodologia utilitzada, citometria de flux, s'han diferenciat dos grups d'organismes nano- i picoplànctònics autòtrofs que s'han identificat amb el número que acompanya el nom dels organismes (adaptat de Compte *et al.*, 2012).

l'aparell digestiu que les femelles (fig. 9). Una possible explicació podia ser que la població del copèpode estigués esbiaixada a l'estany, i per tant que la població es caracteritzés per una proporció més gran de mascles. Per això, es van comparar les proporcions dels sexes dins de l'aparell del *T. cancriformis* amb la proporció de sexes pel mateix dia a l'estany. Les diferències van ser molt evidents i la conclusió era que el *T. cancriformis* seleccionava el sexe de la presa. Existeixen altres estudis amb resultats similars, on un predador selecciona un dels sexes, i per tant altera l'estructura poblacional de les preses, ja sigui per la mida o per un comportament diferent entre els sexes

de la presa. Serveixi d'exemple del primer cas la predació d'ardeids sobre gambúsies estudiat a la Camarga. Les gambúsies, un petit peix present en gran nombre de sistemes aquàtics, presenten una diferència de mida molt gran entre sexes, essent les femelles més grans. Aquest fet fa que els martinets blancs i altres ardeids s'alimentin majoritàriament de femelles (Britton i Moser, 1982). En el cas de l'estanyol temporani d'Espolla, pot ser que l'explicació tingui a veure amb el mode de natació dels mascles, que són molt més actius, respecte al de les femelles, més que la mida (les femelles són més grans especialment quan porten les dues bosses d'ous), i que *T. cancriformis*

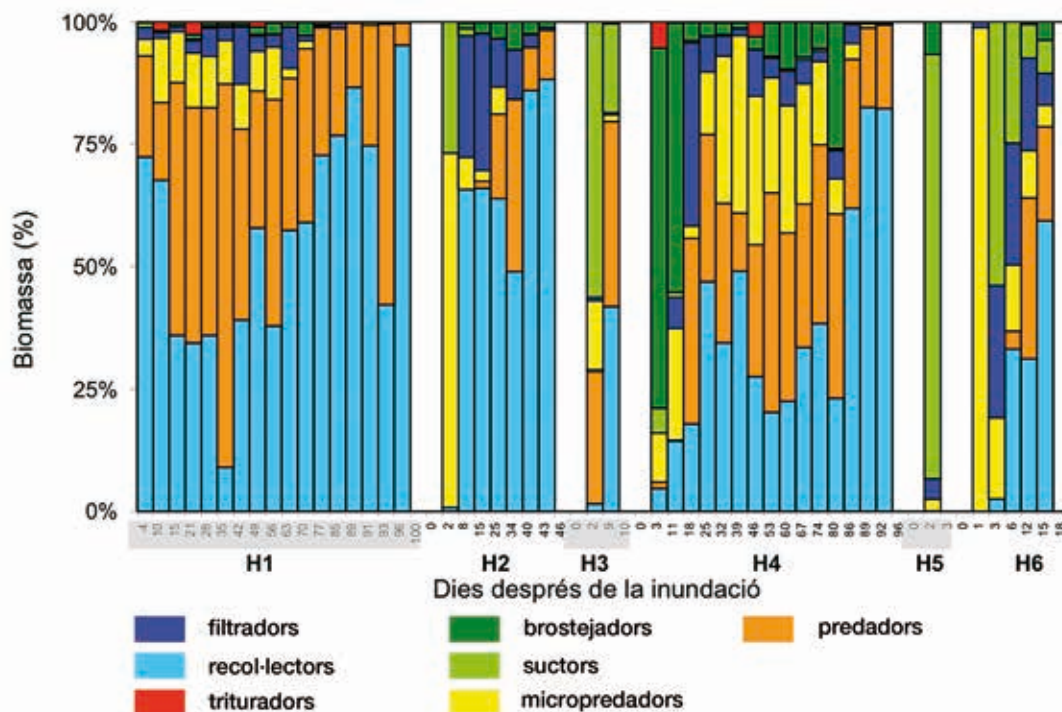


Figura 8. Composició dels grups funcionals segons el mode d'alimentació al llarg de sis hidroperíodes en l'estanyol temporani d'Espolla. Cada barra correspon a un dia de mostreig (freqüència de mostreig setmanal) i en l'eix de les abscisses apareixen els dies després de la inundació. A diferència del que prediu el model general no s'observa un increment de la pressió de predació, mesurada com la proporció de la biomassa en pes sec dels predadors, al llarg de l'hidroperíode (adaptat de Boix, 2000).

detecti més fàcilment les preses pel moviment. Val a dir que l'esbiaix sexual també s'observa en el mateix *T. cancriformis* al final de l'hidroperíode. La població de *T. cancriformis* d'Espolla està

composta al 50% per mascles i femelles, però al final de l'hidroperíode els mascles passen a ser dominants. Aquest canvi de proporcions no es pot explicar per més eclosió de mascles, ja que

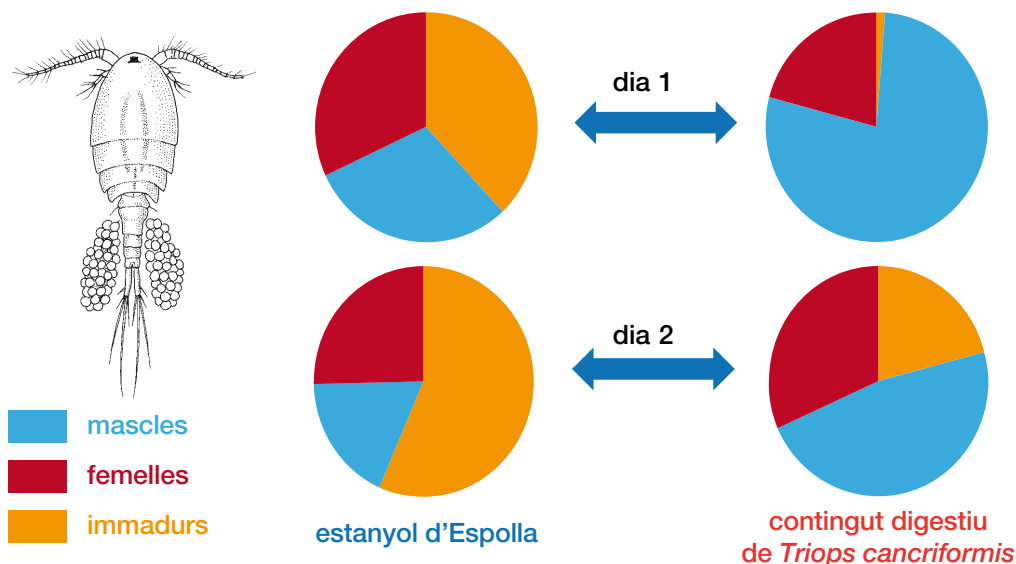


Figura 9. Proporcions de sexes del copèpode *Megacyclops viridis* a l'estanyol d'Espolla i dins del tracte digestiu de *Triops cancriformis* en dos dies diferents de mostreig. Els *T. cancriformis* dels quals s'ha estudiat el contingut digestiu van ser capturats el mateix dia que les mostres de copèpodes de l'estanyol. S'observa que els mascles són molt més abundants dins de l'aparell digestiu dels *T. cancriformis* que en l'estanyol, és a dir, els *T. cancriformis* seleccionen els mascles respecte les femelles de la seva presa (adaptat de Boix et al., 2006).

al final de l'hidroperíode els individus petits de *T. cancriformis* desapareixen. Així, desapareixen les femelles més ràpidament que els mascles. Possiblement l'esgotament reproductiu provoqui una mortalitat més gran de femelles, però no es pot descartar una segona explicació. Amb la disminució del nivell d'aigua, arriben a l'estanyol un bon nombre d'ardeids que s'alimenten de capgrossos i de *T. cancriformis*. Ja hem comentat que aquests ocells seleccionen les preses per la mida i, justament, les femelles són més grans que els mascles. Per tant, la predació potser està esbiaixant les proporcions de sexes per a més d'una espècie en el mateix estany.

En resum

Malgrat que els ecòlegs ens agrada trobar patrons simples i generalitzables, la natura és tossudament complexa. En el cas de les llacunes i estanys aquesta complexitat es reflecteix en la dificultat d'establir patrons únics arreu del planeta pel que fa al seu funcionament i als canvis de l'estructura de les seves comunitats. En regions diferents del planeta, els factors ambientals, com ara els relacionats amb el clima, no tenen la mateixa magnitud ni suposen els mateixos efectes sobre la comunitat (Ruhí *et al.*, 2013). I no només entre regions planetàries diferents, ja que es coneixen diferències en la importància relativa dels efectes dels diversos factors ambientals sobre l'estructura de les comunitats entre estanys d'una mateixa regió (Ruhí *et al.*, 2014), o fins i tot, dins una mateixa localitat (Smith *et al.*, 2003; Jeffries, 2003). En certa manera cada estany, llacuna, bassa o aiguamoll és un món a part que presenta singularitats de més o menys importància. Aquestes diferències, però, s'ordenen en les diferents escales espacials i així podem diferenciar factors i processos importants quan estudiem diverses regions, d'altres quan comparem diverses localitats i d'altres quan analitzem els diferents hàbitats d'una localitat. Per tant, conèixer aquells factors que són claus, encara que no ho siguin en totes les regions, o aquells patrons espaciotemporals vàlids en unes determinades regions, permet aprofundir el coneixement sobre el funcionament ecològic dels ecosistemes. Efectivament, el fet que determinades regions, ecosistemes o hàbitats no segueixin un patró més o menys generalitzable ens aporta molta informació sobre els seus processos ecològics.

A més, l'altra cara de la moneda és que aquesta diversitat, singularitat o idiosincràsia expliquen l'alta biodiversitat que aquests ambients contenen i que els fa punts d'atracció de les activitats humanes, des de la ciència fins a l'art. El privilegi que suposa disposar d'aquesta biodiversitat també ens reclama una gran responsabilitat a l'hora de conservar-la. Val a dir que tant les llacunes costaneres com els estanys temporanis s'han degradat, o fins i tot han desaparegut, de manera

alarmant els darrers 50 anys. Val més que ens arremanguem i anem per feina o farem tard i es perdrà una part valuosa del nostre patrimoni natural.

Bibliografia

- Alonso, M. (1998). Las lagunas de la España peninsular. *Limnetica*, 15: 1-176.
- Álvarez-Cobelas, M., Rojo, C. i Angeler, D.G. (2005). Mediterranean limnology: current status, gaps and the future. *Journal of Limnology*, 64: 13-29.
doi: [10.4081/jlimnol.2005.13](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2005.13)
- Badosa, A., Boix, D., Brucet, S., López-Flores, R. i Quintana, X.D. (2006). Nutrients and zooplankton composition and dynamics in relation to the hydrological pattern in a confined Mediterranean salt marsh (NE Iberian Peninsula). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 66: 513-522.
doi: [10.1016/j.ecss.2005.10.006](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.10.006)
- Bagella, S., Gascón, S., Caria, M.C., Sala, J., Mariani, M.A. i Boix, D. (2010). Identifying key environmental factors related to plant and crustacean assemblages in Mediterranean temporary ponds. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1749-1768.
doi: [10.1007/s10531-010-9801-5](https://doi.org/10.1007/s10531-010-9801-5)
- Bagella, S., Gascón, S., Caria, M.C., Sala, J. i Boix, D. (2011). Cross-taxon congruence in Mediterranean temporary wetlands: vascular plants, crustaceans, and coleopterans. *Community Ecology*, 12: 40-50.
doi: [10.1556/ComEc.12.2011.1.6](https://doi.org/10.1556/ComEc.12.2011.1.6)
- Bazzanti, M., Baldoni, S. i Seminara, M. (1996). Invertebrate macrofauna of a temporary pond in Central Italy: position, community parameters and temporal succession. *Archiv für Hydrobiologie*, 137: 77-94.
- Blaustein, L., Kotler, B.P. i Ward, D. (1995). Direct and indirect effects of a predatory backswimmer (*Notonecta maculata*) on community structure of desert temporary pools. *Ecological Entomology*, 20: 311-318.
doi: [10.1111/j.1365-2311.1995.tb00462.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1995.tb00462.x)
- Boix, D. (2000). *Estructura i dinàmica de la comunitat animal aquàtica de l'estanyol temporani d'Espolla*. Tesis Doctoral, Universitat de Girona.
- Boix, D., Sala, J. i Moreno-Amich, R. (2001). The faunal composition of Empolla pond (NE Iberian Peninsula): the neglected biodiversity of temporary waters. *Wetlands*, 21: 577-592.
doi: [10.1672/0277-5212\(2001\)021\[0577:TFCOEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2001)021[0577:TFCOEP]2.0.CO;2)
- Boix, D., Sala, J., Quintana, X.D. i Moreno-Amich, R. (2004). Succession of the animal community in a Mediterranean temporary pond. *Journal of the North American Benthological Society*, 23: 29-49.
doi: [10.1899/0887-3593\(2004\)023<0029:SOTACI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2004)023<0029:SOTACI>2.0.CO;2)
- Boix, D., Sala, J., Gascón, S. i Brucet, S. (2006). Predation in a temporary pond with special attention to the trophic role of *Triops cancriformis* (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca). *Hydrobiologia*, 571: 341-353.
doi: [10.1007/s10750-006-0259-0](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0259-0)
- Boix, D., Gascón, S., Sala, J., Badosa, A., Brucet, S., López-Flores, R., Martinoy, M., Gifre, J. i Quintana, X.D. (2008). Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies. *Hydrobiologia*, 597: 53-69.
doi: [10.1007/s10750-007-9221-z](https://doi.org/10.1007/s10750-007-9221-z)
- Boix, D., Magnusson, A.K., Gascón, S., Sala, J. i Williams, D.D. (2011). Environmental influence on flight activity and arrival patterns of aerial colonizers of temporary ponds. *Wetlands*, 31: 1227-1240.
doi: [10.1007/s13157-011-0234-z](https://doi.org/10.1007/s13157-011-0234-z)

- Boix, D., Biggs, J., Céréghino, R., Hull, A.P., Kalettka, T. i Oertli, B. (2012). Pond research and management in Europe: "Small is Beautiful". *Hydrobiologia*, 689: 1-9.
doi: [10.1007/s10750-012-1015-2](https://doi.org/10.1007/s10750-012-1015-2)
- Boulton, A.J. i Lake, P.S. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology*, 27: 123-138.
doi: [10.1111/j.1365-2427.1992.tb00528.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00528.x)
- Britton, R.H. i Moser, M.E. (1982). Size specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations of the mosquito fish *Gambusia affinis* Baird and Girard. *Oecologia*, 53: 146-151.
doi: [10.1007/BF00545657](https://doi.org/10.1007/BF00545657)
- Brucet, S. (2003). *Zooplankton structure and Dynamics in Mediterranean marshes (Empordà Wetlands): a size-based approach*. Tesis Doctoral, Universitat de Girona.
- Brucet, S., Boix, D., López-Flores, R., Badosa, A., Moreno-Amich, R. i Quintana, X.D. (2005). Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: taxon-based and size-based approaches. *Archiv für Hydrobiologie*, 162: 535-555.
doi: [10.1127/0003-9136/2005/0162-0535](https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0162-0535)
- Brucet, S., Compte, J., Boix, D., López-Flores, R. i Quintana, X.D. (2008). Feeding of nauplii, copepodites and adults of *Calanipeda aquaedulcis* (Calanoida) in Mediterranean salt marshes. *Marine Ecology Progress Series*, 335: 183-191.
doi: [10.3354/meps07225](https://doi.org/10.3354/meps07225)
- Compte, J., Gascón, S., Quintana, X.D. i Boix, D. (2010). Top-predator effects of jellyfish *Odessia maeotica* in Mediterranean salt marshes. *Marine Ecology Progress Series*, 402: 147-159.
doi: [10.3354/meps08453](https://doi.org/10.3354/meps08453)
- Compte, J., Gascón, S., Quintana, X.D. i Boix, D. (2012). The effects of small fish presence on a species-poor community dominated by omnivores: example of a size-based trophic cascade. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 418-419: 1-11.
doi: [10.1016/j.jembe.2012.03.004](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.03.004)
- Culioli, J.L., Foata, J., Mori, C., Orsini, A. i Marchand, B. (2006). Temporal succession of the macroinvertebrate fauna in a Corsican temporary pond. *Vie et Milieu*, 56: 215-221.
- Downing, J.A. (2010). Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot. *Limnetica*, 29: 9-24.
- Downing, J.A., Prairie, Y.T., Cole, C.M., Duarte, J.J., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., McDowell, W.H., Kortelainen, P., Caraco, N.F., Melack, J.M. i Middelburg, J.J. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, 51: 2388-2397.
doi: [10.4319/lo.2006.51.5.2388](https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.5.2388)
- Gascón, S., Boix, D., Sala, J. i Quintana, X.D. (2005). Variability of benthic assemblages in relation to the hydrological pattern in Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Iberian Peninsula). *Archiv für Hydrobiologie*, 163: 163-181.
doi: [10.1127/0003-9136/2005/0163-0163](https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0163-0163)
- Gascón, S., Brucet, S., Sala, J., Boix, D. i Quintana, X.D. (2007a). Comparison of the effects of hydrological disturbance events on benthos and plankton salt marsh communities. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 74: 419-428.
doi: [10.1016/j.ecss.2007.04.031](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.031)
- Gascón, S., Boix, D., Sala, J. i Quintana, X.D. (2007b). Changes on macrobenthic fauna of a Mediterranean salt marsh (Empordà Wetlands, NE Iberian Peninsula) after a severe drought, with special emphasis on the *Corophium orientale* population. *Vie et Milieu*, 57: 3-12.
- Gascón, S., Boix, D. i Sala, J. (2009). Are different biodiversity metrics related to the same factors? A case study from Mediterranean wetlands. *Biological Conservation*, 142: 2602-2612.
doi: [10.1016/j.biocon.2009.06.008](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.06.008)
- Higgins, M.J. i Merrit, R.W. (1999). Invertebrate seasonal patterns and trophic relationships. A: Batzer, D., Rader, R.B i Wissinger, S.A. (eds.), *Invertebrates in Freshwater Wetlands of North America*, pp. 279-297. John Wiley, New York.
- Jeffries, M. (2003). Idiosyncratic relationships between pond invertebrates and environmental, temporal and patch-specific predictors of incidence. *Ecography*, 26: 311-324.
doi: [10.1034/j.1600-0587.2003.03348.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03348.x)
- Kenk, R. (1949). The animal life of temporary and permanent ponds in Southern Michigan. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 71: 1-66.
- Lake, P.S., Bayly, I.A.E. i Morton, D.W. (1989). The phenology of a temporary pond in western Victoria, Australia, with special reference to invertebrate succession. *Archiv für Hydrobiologie*, 115: 171-202.
- López-Flores, R., Boix, D., Badosa, A., Brucet, S. i Quintana, X.D. (2010). Is Microtox® toxicity related to potentially harmful algae proliferation in Mediterranean salt marshes? *Limnetica*, 29: 257-268.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*. Omega, Barcelona.
- Quintana, X.D., Moreno-Amich, R. i Comín, F.A. (1998a). Nutrient and plankton dynamics in a Mediterranean salt marsh dominated by incidents of flooding. Part 1: Differential confinement of nutrients. *Journal of Plankton Research*, 20: 2089-2107.
doi: [10.1093/plankt/20.11.2089](https://doi.org/10.1093/plankt/20.11.2089)
- Quintana, X.D., Comín, F.A. i Moreno-Amich, R. (1998b). Nutrient and plankton dynamics in a Mediterranean salt marsh dominated by incidents of flooding. Part 2: Response of the zooplankton community to disturbances. *Journal of Plankton Research*, 20: 2109-2127.
doi: [10.1093/plankt/20.11.2109](https://doi.org/10.1093/plankt/20.11.2109)
- Rouissi, M., Boix, D., Muller, S.D., Gascón, S., Ruhí, A., Sala, J., Bouattour, A., Ben Haj Jilani, I., Ghrabi-Gamar, Z., Ben Saad-Limam, S. i Daoud-Bouattour, A. (2014). Spatio-temporal variability of faunal and floral assemblages in Mediterranean temporary wetlands. *Comptes Rendus Biologies*, 337: 695-708.
- Ruhí, A., Boix, D., Gascón, S., Sala, J. i Batzer, D. (2013). Functional and phylogenetic relatedness in temporary wetland invertebrates: current macroecological patterns and implications for future climatic change scenarios. *PLoS One*, 8: e81739.
doi: [10.1371/journal.pone.0081739](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081739)
- Ruhí, A., Chappuis, E., Escoriza, D., Jover, M., Sala, J., Boix, D., Gascón, S. i Gacia, E. (2014). Environmental filtering determines community patterns in temporary wetlands – a multi-taxon approach. *Hydrobiologia*, 723: 25-39.
doi: [10.1007/s10750-013-1514-9](https://doi.org/10.1007/s10750-013-1514-9)
- Schneider, D.W. i Frost, T.M. (1996). Habitat duration and community structure in temporary ponds. *Journal of the North American Benthological Society*, 15:64-86.
doi: [10.2307/1467433](https://doi.org/10.2307/1467433)
- Scheffer, M. (1998). *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman & Hall, London.
doi: [10.1038/32567](https://doi.org/10.1038/32567)
- Smith, G.R., Vaala, D.A. i Dingfelder, H.A. (2003). Distribution and abundance of macroinvertebrates within two temporary ponds. *Hydrobiologia*, 497: 161-167.
doi: [10.1023/A:1025433103243](https://doi.org/10.1023/A:1025433103243)
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K. i Werner, E.E. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 337-363.
doi: [10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337)

- Wetzel, R.G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press, San Diego.
- Wiggins, G.B., Mackay, R.J. i Smith, I.M. (1980). Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie* supplement, 58: 97-206.
- Wilcox, C. (2001). Habitat size and isolation affect colonization of seasonal wetlands by predatory aquatic insects. *Israel Journal of Zoology*, 47: 459-475.
doi: [10.1560/92B4-15TH-U7WM-LLTW](https://doi.org/10.1560/92B4-15TH-U7WM-LLTW)
- Wood, P.J., Greenwood, M.T. i Agnew, M.D. (2003). Pond biodiversity and habitat loss in the UK. *Area*, 35: 206-216.
doi: [10.1111/1475-4762.00249](https://doi.org/10.1111/1475-4762.00249)