

# Conceptos y técnicas en ecología fluvial

Edición a cargo de:

**ARTURO ELOSEGI**

Profesor titular de Ecología en la Universidad del País Vasco

**SERGI SABATER**

Catedrático de Ecología en la Universidad de Girona

---

Separata del capítulo 19

## Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial

**ISABEL MUÑOZ**

**ANNA M. ROMANÍ**

**ALBERTO RODRIGUES-CAPÍTULO**

**JORGE GONZÁLEZ ESTEBAN**

**EMILI GARCÍA-BERTHOU**

Primera edición: abril 2009

ISBN: 978-84-96515-87-1

© los autores, 2009

© de la edición en español, Fundación BBVA, 2009



## Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial

ISABEL MUÑOZ, ANNA M. ROMANÍ, ALBERTO RODRIGUES-CAPÍTULO,  
JORGE GONZÁLEZ ESTEBAN Y EMILI GARCÍA-BERTHOU

### 19.1. Introducción

El estudio de las redes tróficas de los ecosistemas se revitalizó en los años 1970 (Cohen 1978, Pimm 1982) y ha recibido un nuevo impulso en los últimos años. La creciente cantidad de datos obtenidos en redes tróficas naturales ha permitido la modelización de la estructura de las cadenas y redes tróficas y, especialmente, el análisis de su estabilidad (Montoya et al. 2006). Si se conoce la red trófica de un ecosistema fluvial es posible integrar la dinámica de la materia orgánica y el procesado de los nutrientes con las interacciones dentro de la comunidad. En los ecosistemas acuáticos prácticamente todos los organismos son omnívoros, ya que tanto el material vegetal como el biofilm están colonizados por bacterias, hongos y pequeños invertebrados, que son ingeridos en conjunto. Por ello, en el caso de los invertebrados, una forma de conocer la estructura trófica es clasificando los organismos en función de estrategias tróficas más generales (ramoneadores, recolectores, filtradores, trituradores y depredadores). Generalmente esta clasificación se basa en la bibliografía (por ejemplo, Cummins 1973, Merritt y Cummins 1996), aunque se puede corregir y completar con la experiencia propia en cada zona de estudio. La determinación de la dieta de los peces permite obtener, además de datos propios acerca de esta comunidad, información sobre los niveles tróficos superiores, que generalmente ocupa este grupo. La proporción en abundancia o biomasa de cada una de estas estrategias ayuda a conocer la estructura de la comunidad en función de los recursos disponibles.

El estudio de las redes tróficas fluviales es complejo, ya que el omnivorismo es muy frecuente

---

De todos modos, para un estudio más detallado de la transferencia de energía en ecosistemas fluviales es necesario empezar con una buena identificación de todos los niveles tróficos y de sus interacciones. En este análisis no pueden faltar muestras de todos los recursos disponibles en el río (materia orgánica, perifiton, macrofitos, etc.) y de sus consumidores. La técnica del análisis de dietas (técnica 48) describe cómo determinar el consumo de recursos que realizan los animales. Es una técnica que requiere la observación de muchos individuos, de todas las especies presentes en el río y en sus diferentes fases de crecimiento. También hay que tener en cuenta, que las dietas pueden variar en el tiempo y en el espacio, siendo en muchos casos difíciles de identificar o cuantificar.

Las relaciones isotópicas usando isótopos estables ofrecen nuevas posibilidades para analizar las relaciones tróficas en el ecosistema

En los últimos años, se ha extendido el uso de los isótopos estables en ecología (Lajtha y Michener 1994, Fry 2006). Los isótopos estables del carbono ( $^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $^{15}\text{N}$ ) son especialmente útiles para seguir las transferencias desde las plantas y el material detrítico hasta los herbívoros y consumidores secundarios. En muchos ecosistemas, las distintas fuentes de materia orgánica tienen diferentes relaciones isotópicas  $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ , por lo que las dietas de los animales se pueden inferir a partir de la señal isotópica de sus tejidos. En el paso entre niveles tróficos sucesivos ocurre un cambio en las proporciones isotópicas, debido al propio metabolismo de los compuestos de carbono y nitrógeno. Los tejidos animales se enriquecen levemente (entre 0,3 y 0,5 ‰ de media) en  $^{13}\text{C}$  respecto a su comida, pero el enriquecimiento es mayor en  $^{15}\text{N}$  (entre 1 y 5 ‰). Por ello, este enriquecimiento predecible en nitrógeno se utiliza como indicador del nivel trófico. La combinación de ambos isótopos se usa para determinar las vías de transferencia de la materia orgánica y la estructura trófica de los ecosistemas.

Estudiar estos patrones de transferencia de energía es generalmente insuficiente para inferir muchos procesos de interés ecológico. Sin embargo, la biogeoquímica de los elementos esenciales proporciona una perspectiva funcional de la red trófica que complementa la aproximación energética y dinámica explicada anteriormente. Así, la ecología estequiométrica se ocupa del balance de energía y de elementos químicos en las interacciones ecológicas y, especialmente, en las relaciones tróficas. La estequiometría principalmente estudia los organismos en función de su composición elemental (y en particular C, N y P, Elser et al. 1996, Sterner y Elser 2002). Por ejemplo, la abundancia relativa de C respecto a N y P se halla estrechamente asociada con la tasa de crecimiento tanto en autótrofos como heterótrofos. Como principio general, los elementos limitantes se transfieren en la red trófica con una alta eficiencia. Cuando un consumidor tiene una dieta con cocientes C:N o C:P elevados, el N y el P son utilizados con una alta eficiencia por el animal, mientras que una buena parte del C no se asimila y es rechazado, excretado o respirado (Cross et al. 2003, Elser y Hessen 2005). La calidad de la dieta se mide en función de los requerimientos de los consumidores.

Por ello, es importante conocer los posibles desequilibrios entre las relaciones C:N:P del consumidor y de su alimento.

Este capítulo muestra alguna de las técnicas más recomendables para el estudio de las conexiones tróficas en los sistemas fluviales. Con el análisis de los contenidos estomacales (técnica 48) se obtiene una aproximación de la estructura trófica en términos de interacciones y del flujo de energía a partir de la cuantificación (técnica 51). Esta técnica puede complementarse con el análisis de los isótopos estables (técnica 50), que muestra la estructura trófica del material asimilado y, por tanto, integra la dieta en función del tiempo. La combinación de las distintas técnicas permite determinar la consistencia de las observaciones respecto a la clasificación de los grupos tróficos. La técnica del análisis estequiométrico de diferentes compartimentos biológicos (técnica 49) también permite determinar cómo se transfiere la materia orgánica desde los niveles basales a los consumidores, pero con una información más funcional.

## **Técnica 48. Análisis de dietas**

### **Técnica 48a. Contenidos estomacales en invertebrados**

El análisis de contenidos estomacales permite conocer la dieta de los invertebrados y estudiar el papel de cada especie en la estructura trófica de la comunidad. El rol de una especie en la red trófica está determinado por su densidad y biomasa, que hay que cuantificar en los tramos estudiados (técnica 34), y por la fuerza de sus interacciones tróficas con las especies depredadas, que es equivalente al consumo per capita. Esto es lo que se busca mediante la aplicación de esta técnica, aunque hay que tener en cuenta que el contenido estomacal refleja la dieta ingerida por el individuo, y no la asimilada. Por ello es conveniente completar esta información con otras técnicas, como la de análisis de los isótopos estables (técnica 50).

El análisis de contenidos estomacales muestra el alimento ingerido por el individuo y no necesariamente el asimilado

---

Para obtener una buena caracterización de la red trófica mediante esta técnica es necesario un examen exhaustivo del contenido estomacal de muchos individuos. Muchas veces es difícil identificar bien algunos de los componentes de las dietas; otras veces el consumidor sólo se alimenta de fluidos o partes blandas inidentificables. En ríos con hidrología o temperatura variable, las conexiones tróficas y, especialmente, su intensidad (cantidad consumida), pueden cambiar en el tiempo. De todos modos, esta técnica permite obtener esquemas y diagramas de la red trófica para, por ejemplo, conocer los efectos de la desaparición de un recurso o de una especie clave. Si se complementa la identificación con una cuantificación de cada ítem consumido, se pueden, además, construir flujos de energía entre algunas especies, por ejemplo las más abundantes o características del río estudiado.

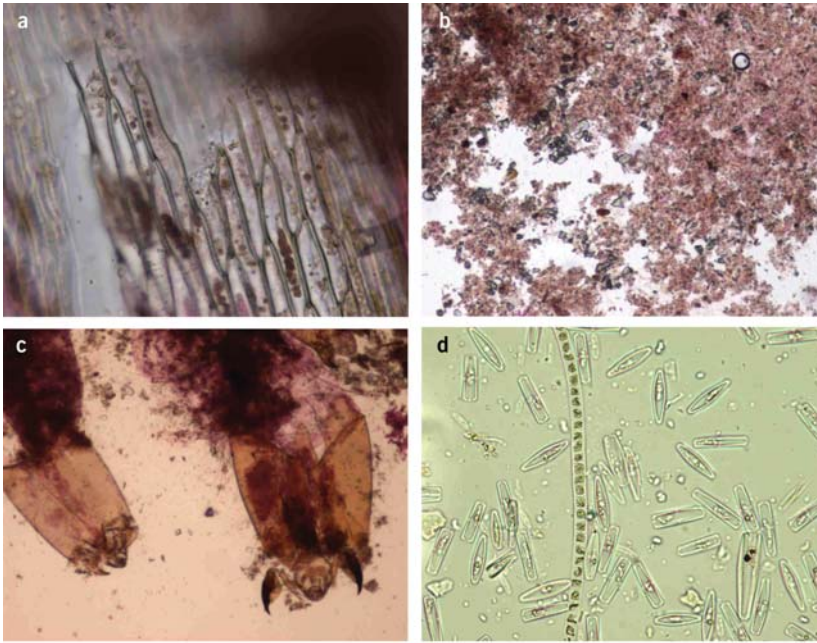
## MATERIAL

- Bisturí.
- Pinzas.
- Placas de Petri.
- Portaobjetos.
- Cubreobjetos.
- Solución de rosa de Bengala (1 g de polvo de rosa de Bengala por litro de agua destilada).
- Lupa estereoscópica.
- Microscopio óptico (100-400 X, preferiblemente, con sistema fotográfico).

## PROCEDIMIENTO

Hay que extraer el tracto digestivo a un mínimo de 10 animales por especie

1. A partir de las muestras recogidas en el campo y fijadas en formaldehído, separar al menos 10 individuos de cada especie a estudiar (las más abundantes o más representativas), y de cada estadio de crecimiento. Muchos taxones cambian de dieta con la edad. Diseccionar los animales bajo la lupa estereoscópica, extrayendo su tracto digestivo. En algunos taxones basta con estirar de la cabeza, en otros hay que abrir longitudinalmente el animal. En los gasterópodos hay que localizar la boca y separar el tubo digestivo a partir de una disección. Los esquemas de anatomía interna que se encuentran en cualquier tratado general de zoología son muy útiles. El contenido de los organismos o estadios más pequeños se puede observar directamente por transparencia.
2. Introducir los tubos diseccionados en botes pequeños con rosa de Bengala durante 12-24 horas. Este colorante tiñe la materia orgánica y ayuda a diferenciar los organismos del resto de material ingerido. Es aconsejable recoger el contenido del digestivo más próximo a la boca, ya que este material está menos digerido. Para los individuos de menor tamaño y cuya cutícula sea muy fina (por ejemplo, Naididae o Chironomidae) se puede teñir el animal entero.
3. Tras pasar 24 horas en rosa de Bengala, vaciar los tubos y montar su contenido en preparaciones. Utilizar el método del *squash* (presionar y rotar) entre el portaobjetos y el cubreobjetos, para garantizar la dispersión del contenido estomacal. Observar bajo el microscopio (100-400 X) y, si es posible, fotografiar lo representativo e identificable. Clasificar el contenido del tracto digestivo de las especies no carnívoras en: detritus (material no identificable), material vegetal (pequeñas porciones de hojas), algas filamentosas, diatomeas, hongos (conidios, hifas) y material mineral (fig. 19.1). En el caso de las especies carnívoras intentar llegar a la máxima resolución taxonómica de las presas consumidas.
4. Para estudios cuantitativos, calcular la proporción de cada tipo de alimento respecto al total. Para ello se debe cuantificar todo el contenido del tubo digestivo, o si éste es muy largo o está muy lleno, seleccionar una parte de longitud co-

**Figura 19.1:**

Fotografías del contenido estomacal de diversas especies: a) material vegetal, b) detritus y material mineral, c) restos de presas (quirónómidos) y d) diatomeas y algas filamentosas

*Nota:* Observaciones en macroinvertebrados de Fuirosos (Cataluña, NE de España; Guerra 2003).

nocida respecto a la longitud total. Las imágenes se pueden analizar con cualquier programa de tratamiento de las mismas, o a partir de una parrilla que se superpone a la imagen. Si la proporción se calcula directamente de la preparación, se observa un número representativo de campos al microscopio, y en cada campo se calcula la proporción de cada una de las presas encontradas.

Cuantificar la proporción de cada alimento en función del área que ocupa

### Técnica 48b. Contenidos digestivos y análisis de la dieta de peces

A continuación se revisa la metodología para estudiar los contenidos digestivos de peces y analizar la dieta, partiendo básicamente de las revisiones de Hynes (1950), Pillay (1952), Hyslop (1980) y Bowen (1983), y de nuestra propia experiencia en la materia (por ejemplo, García-Berthou 1999, García-Berthou 2002).

#### CAPTURA Y PRESERVACIÓN DE CONTENIDOS

Para analizar la dieta de animales es esencial conservar los contenidos digestivos desde el momento de su captura. Las distintas técnicas de captura de peces tienen influencia en la determinación de la dieta. La mayoría de técnicas provocan una cierta probabilidad de regurgitación, especialmente en los piscívoros, y por

El método de pesca influye en los contenidos digestivos de los peces. A ser posible, conviene analizar la dieta de peces pescados por métodos activos

---

tanto un sesgo en la descripción de la dieta. La digestión de los contenidos es más importante si se usan técnicas de captura pasivas, como redes agalleras, trasmallos, trampas o nasas, ya que el pez una vez capturado está un cierto tiempo sin alimentarse y digiriendo; las trampas y nasas también pueden conducir a los peces capturados a consumir otras presas capturadas que, normalmente, no consumirían. Para analizar la dieta es preferible usar métodos activos (pesca eléctrica, redes de arrastre litoral (*seines*) o salabres (sacaderas), o reducir el tiempo de colocación de los pasivos, especialmente en climas cálidos, donde la digestión es más rápida. Los peces capturados pueden conservarse en neveras con hielo hasta su congelación en el laboratorio, o bien ser fijados con formol, después de sacrificarlos con una sobredosis de anestésico; los peces muy grandes pueden diseccionarse en el campo y fijar sólo el tubo digestivo. Después de la disección en el laboratorio conviene pasar los tubos digestivos a alcohol (70%), para posteriormente analizar los contenidos.

Otra posibilidad, si no se quiere sacrificar los peces (por ejemplo, para especies amenazadas o poblaciones con interés de conservación), es extraer los contenidos estomacales por medios mecánicos (succión con peras peristálticas o similares), o con sustancias eméticas (Hyslop 1980). Estos métodos pueden presentar sesgos para peces que coman presas muy grandes.

#### MEDIDAS DESCRIPTORAS DE LA DIETA

De los contenidos digestivos, se puede medir la presencia/ausencia de diferentes categorías alimentarias, lo que permite calcular la frecuencia o porcentaje de ocurrencia, es decir, el porcentaje de depredadores que consumían un cierto tipo de presa. Alternativamente, se puede contar el número de presas de las distintas categorías tróficas presentes en el contenido digestivo, lo que proporciona una medida más cuantitativa. También se puede medir el peso o el volumen de las diferentes presas, ya sea directamente (con balanzas, probetas, etc.) o preferiblemente midiendo el tamaño y convirtiéndolo posteriormente en peso mediante regresiones peso-longitud previamente establecidas. Esto debe hacerse preferiblemente para las especies en el área de estudio; para peces muy pequeños (por ejemplo, larvas o poecílidos) también puede medirse el volumen con una cámara de las que se usan para contar glóbulos sanguíneos. Finalmente, se puede estimar visualmente el volumen de las diferentes categorías alimentarias. Estas medidas subjetivas suponen menos esfuerzo, pero pueden introducir errores que deberían evaluarse y dificultan la comparación entre autores.

Las distintas medidas proporcionan visiones diferentes de las dietas, y tienen distintas ventajas. El número da más importancia a presas pequeñas pero abundantes, y aunque refleja el esfuerzo en la selección de alimento, no es aplicable a ca-



tegorías no contables (por ejemplo, detritus, macroalgas, plantas, restos de vegetales, etc.). El peso, volumen o similar da más importancia a las presas mayores (a menudo poco abundantes), refleja mejor el aporte energético de las distintas presas y permite medir las categorías no contables. Recomendamos medir siempre el número, y una medida de peso o volumen (directa o preferiblemente por conversión de una medida de tamaño); las medidas de ocurrencia vienen implícitas con las medidas de número y peso.

Conviene determinar el número y, además, el peso o volumen de cada tipo de presa ingerida

---

## MATERIAL

- Tijeras.
- Bisturí.
- Agujas enmangadas.
- Pinzas.
- Placas de Petri.
- Lupa binocular con micrómetro.
- Papel de filtro para secar las presas antes de pesar.
- Balanza de precisión.

## PROCEDIMIENTO

Para los peces con estómago diferenciado (por ejemplo, centrárquidos o salmónidos) se debe analizar sólo el contenido estomacal. Para peces sin estómago diferenciado (como ciprínidos), algunos autores sólo examinan el contenido de la parte anterior del tubo digestivo, por ejemplo, el primer tercio o la primera mitad, pero no está claro que este método sea el mejor. Aunque la parte anterior del tubo digestivo contiene el contenido menos digerido y la parte posterior debería tener mayor proporción de categorías de difícil digestión, Schoener (1989) no detectó estos efectos en una revisión para reptiles, sugiriendo en cambio que considerar todo el tubo digestivo aumenta el tamaño muestral y, por tanto, la precisión para las presas mayores (menos frecuentes).

Para especies con estómago diferenciado, cabe analizar sólo el contenido estomacal

---

Los tubos digestivos conservados en alcohol se abren y se separa su contenido, que se examina en una placa de Petri mediante una lupa binocular. En el caso de peces con estómago diferenciado, que suelen consumir presas grandes, se puede analizar todo el contenido estomacal; en el caso de peces detritívoros, planctívoros u omnívoros grandes, a menudo se puede analizar en detalle sólo una submuestra (aproximadamente 10-25%) del contenido, después de examinarlo todo para detectar todas las especies presa posibles, así como contar y medir las presas grandes, que son poco frecuentes. Inicialmente se examina todo el contenido para intentar identificar todos los grupos taxonómicos presentes con la mayor precisión posible.

## DESCRIPCIÓN Y ANÁLISIS DE LA DIETA

Para describir la dieta se suele usar:

- a) El porcentaje de ocurrencia, o porcentaje de tubos digestivos que presentaban una cierta categoría alimentaria.
- b) El porcentaje en número, o porcentaje de individuos de una cierta especie presa respecto al total de individuos en el conjunto de tubos digestivos. Este descriptor sólo considera las categorías contables (es decir, no se calcula para detritus, trozos de plantas, etc.).
- c) El porcentaje en biomasa o biovolumen es la medida equivalente a la anterior, pero para la biomasa o biovolumen.

El porcentaje medio de biomasa de una categoría alimentaria, a diferencia de los dos anteriores, separa los datos por individuo depredador o tubo digestivo, y es el porcentaje de cada especie presa en cada tubo digestivo, promediado para todos los individuos depredadores. Más que para una descripción general de la dieta, este descriptor se usa para comparar distintos grupos (por ejemplo, de tamaño o de lugar de captura de los depredadores), en los que es necesario juntar las especies presa en categorías alimentarias más generales (por ejemplo, zooplankton, peces, etc.). A diferencia de los dos anteriores, el porcentaje medio de biomasa reduce la importancia de tubos con un contenido distinto de la mayoría, pero da igual importancia a tubos digestivos llenos y más vacíos, por lo que sobrevalora las presas más presentes en tubos con menos contenido.

A veces, los tres primeros descriptores se combinan en los llamados *índices de importancia relativa* (IRI), como el de Pinkas et al. (1971) o el de George y Hadley (1979). Estos índices han sido criticados por su redundancia y arbitrariedad. Mucho más interesante es estudiar la relación entre descriptores, como con el método de Costello (1990).

A parte de los descriptores básicos de dieta, de los datos se puede extraer información útil para la ecología de comunidades, tales como:

1. Estima de índices de diversidad, que en el contexto de alimentación se llaman índices de amplitud de nicho o dieta.
2. Las útiles técnicas de ordenación, como el análisis de correspondencias.
3. Índices de solapamiento de nicho, que de hecho son índices de similitud, entre los cuales el más utilizado es el de Schoener.
4. Índices de electividad, que comparan el alimento consumido con el disponible (requieren datos de disponibilidad de bentos o plancton).

A partir de los contenidos digestivos se conoce la dieta del individuo, y se puede derivar información ecológica muy útil

## Técnica 48c. Análisis de la dieta de mamíferos

Existen distintas técnicas para estudiar la dieta de los mamíferos: 1) a través de la observación directa de animales mientras se alimentan, 2) mediante el estudio de alimentos parcialmente comidos, 3) del contenido del aparato digestivo, o 4) de las heces (Jordan 2005). Detallaremos el procedimiento para el análisis de contenidos estomacales, ya que este método es el que proporciona la información más precisa.

En algunas especies de mamíferos se puede analizar la dieta por observación directa

---

### MATERIAL

- Bisturí.
- Pinzas.
- Placas de Petri.
- Etanol.
- Tamiz de 250  $\mu\text{m}$  de poro.
- Lupa estereoscópica.

### PROCEDIMIENTO

A pesar de haber técnicas para inducir la regurgitación del alimento en animales vivos, en pocas especies de mamíferos es posible obtener de esta forma contenidos gástricos que permitan estudiar su dieta. La técnica más utilizada es el análisis del contenido del aparato digestivo recogido *post mortem*, siendo el contenido del estómago el más utilizado. Es obvio que estos estudios sólo pueden realizarse en especies cuyas poblaciones puedan soportar la extracción de ejemplares sin poner en peligro su supervivencia. Detallamos aquí el procedimiento seguido en el estudio de la dieta de los musgaños (género *Neomys*) (Castián 1995), un pequeño mamífero insectívoro semiacuático. Una vez que se han extraído los estómagos, se almacenan en etanol al 60% hasta realizar el análisis. El contenido estomacal se extrae y se lava con agua en un tamiz de 250  $\mu\text{m}$  de poro. Posteriormente, se deposita en una placa de Petri y se procede a su examen.

La identificación se realiza con la ayuda de una lupa estereoscópica comparando los fragmentos de las presas con material de colección. Los musgaños se alimentan de invertebrados (insectos, arácnidos, miriápodos, crustáceos, gasterópodos, oligoquetos). El número de individuos de cada taxón-presa por estómago se estima como el mínimo coherente con el número de cuerpos completos y/o partes encontradas.

El número de presas ingeridas se estima como el mínimo coherente con los fragmentos encontrados

---

### TRATAMIENTO DE LOS DATOS

A partir de la información obtenida se puede construir la matriz trófica que expresa la importancia de cada presa en la dieta (cuadro 19.1). Otra posibilidad es

**Cuadro 19.1:**  
Ejemplo de matriz trófica  
para el musgano patiblanco,  
*Neomys fodiens*

Taxón-presa		N	%N	%P	D
Oligochaeta		12	4,03	22,45	0,77
Gastropoda		11	3,69	20,41	0,34
Crustacea	Isopoda	1	0,33	2,04	0,008
	Amphipoda	9	3,02	18,37	0,46
Myriapoda	Chilopoda	14	4,70	28,57	0,63
	Diplopoda	28	9,39	46,94	2,86
Arachnida	Araneae	10	3,35	20,41	0,33
	Opilioneida	27	9,06	48,98	2,28
	Pseudoscorpionida	2	0,67	4,08	0,15
	Acarina	6	2,01	8,16	0,30
Insecta	Coleoptera adulto	26	8,72	32,65	1,23
	Coleoptera larva	6	2,01	12,24	0,41
	Diptera adulto	10	3,35	16,33	0,31
	Diptera larva	45	15,10	34,69	1,54
	Hemiptera	17	5,70	24,49	0,92
	Orthoptera	1	0,33	2,04	0,01
	Hymenoptera	2	0,67	4,08	0,03
	Ephemeroptera larva	13	4,36	22,45	0,34
	Plecoptera larva	29	9,73	30,61	1,30
	Trichoptera larva	27	9,06	30,61	2,16
Materia vegetal		2	0,67	4,08	0,15

N: frecuencia absoluta; %N: frecuencia relativa; %P: porcentaje de estómagos con un determinado tipo de alimento; D: índice de Simpson.

Fuente: Tomado de Castián (1995).

realizar un estudio de la variación estacional de la dieta, para lo cual es necesario contar con un número suficiente de ejemplares capturados en distintas épocas del año.

## Técnica 49. Ecología estequiométrica. Análisis elemental

Las relaciones C:N y C:P  
proveen información  
sobre las conexiones  
tróficas en el ecosistema

La cantidad de N y P en los alimentos, expresada normalmente como relación molar de átomos C:N y C:P, puede determinar la capacidad de la comunidad bentónica fluvial para absorber uno u otro nutriente del medio. La determinación de la estequiometría de la comunidad (contenido de C, N y P) permite relacionar posibles desequilibrios entre estos elementos en los diferentes compartimentos (cuadro 19.2) y los procesos que tienen lugar en el ecosistema, como por ejemplo, la utilización y el reciclaje de la materia orgánica (Frost et al. 2002). Las proporciones de C, N y P pueden indicar la ruta metabólica que la comunidad necesita utilizar para obtener estos elementos. Al mismo tiempo, si la composición de los recursos difiere mucho de la relación estequiométrica característica de la comunidad, la tasa de descomposición del material puede cambiar, y la calidad del alimento puede limitar el crecimiento de los consumidores. La composición elemental de la comunidad bentónica microbiana depende, también, de la pro-

	Fuirosos			Cross et al. (2003)					
	Biofilm	MOPF	Invertebrados	Trituradores	Ramoneadores	Depredadores	MOPG	MOPF	Biofilm
%C	7,95	36,63	22,48						
%N	1,06	3,41	3,63						
%P	0,11	0,62	0,25						
C:N	8,84	13,83	8,03	6,7	6,2	5,1	73	34	6,1
C:P	222,00	151,84	289,57	498	369	223	4858	1015	324
N:P	21,33	12,1	32,25	73	59	43	67	28	52

*Nota:* Valores medios en febrero de 2004. Se muestran también las relaciones molares para diferentes estrategias tróficas y recursos en un río con abundancia de detritus (Cross et al. 2003).

### Cuadro 19.2:

*Porcentaje de C, N y P y sus correspondientes relaciones molares en el arroyo de Fuirosos (Cataluña, NE de España)*

porción de los distintos grupos (bacterias, hongos, algas), por lo que informa sobre la composición de la misma (Makino et al. 2003).

## MATERIAL

- Estufa
- Mortero de porcelana, o triturador que no contamine la muestra (por ejemplo, de ágata).
- Cápsulas de aluminio para análisis de C/N.
- Filtros Whatman GF/F de 25 mm de diámetro.
- Equipo de filtración.
- Balanza de precisión (microgramos).
- Analizador elemental de carbono y nitrógeno.
- Autoclave.
- Reactivos para la digestión de P (reactivo de oxidación):
  - a. Solución de NaOH 0,375 M: 15 g de NaOH en 1 L de agua desionizada (se puede almacenar durante meses en la nevera en una botella de polietileno).
  - b. Reactivo de oxidación: disolver 5 g de peroxidisulfato de potasio ( $K_2S_2O_8$ ) y después 3 g de ácido bórico ( $H_3BO_3$ ) en 100 mL de la solución de NaOH anterior. No invertir el orden de los reactivos en esta preparación.

## PROCEDIMIENTO

1. *Recogida de muestras.* Hay que tomar muestras de los principales compartimentos de la red trófica: peces, macroinvertebrados, biofilm, hojarasca, macrófitos, y material particulado fino bentónico y en suspensión en el agua. En el caso que un determinado compartimento sea muy poco abundante en un río, no debe tenerse en cuenta. Recoger como mínimo tres réplicas por cada compartimento y tramo de estudio. Transportar las muestras en nevera hasta el

Recoger muestras de los principales compartimentos de la red trófica

laboratorio para su extracción. Si no es posible realizar el protocolo directamente, se pueden congelar las muestras, pero es preferible realizar la extracción con las muestras frescas, o, en todo caso, guardar los extractos congelados.

2. *Extracción de la muestra.* Para cada compartimento el protocolo es distinto.
  - a) *Peces.* Si los individuos son pequeños, retirar el tubo digestivo y guardar los animales enteros. Si son de suficiente tamaño, cortar y obtener una submuestra de tejido muscular. Si hay distintas especies, considerarlas por separado.
  - b) *Macroinvertebrados.* Recoger tantos individuos como biomasa se necesite para analizar las especies o grupos tróficos por separado. Los individuos se recogen directamente en el campo, o si se trata de muestras de sedimento, se separan en el laboratorio mediante la lupa. Los organismos deben estar limpios y vivos. Dejarlos entre 8 y 12 horas, en función del tamaño, en agua del río y manteniendo su temperatura, para vaciar el contenido estomacal. En especies de tasa de excreción alta como los gasterópodos, ir limpiando los excrementos con una pipeta Pasteur para evitar que sean de nuevo ingeridos.
  - c) *Biofilm.* Distinguir entre material sobre arenas o gravas, sobre piedras, o sobre macrófitas. Para obtener el biofilm de la arena, añadir un volumen conocido de agua Milli-Q (unos 2-10 mL), sonicar la muestra en un baño de ultrasonidos (5 minutos), recuperar el líquido y repetir la operación (añadir un volumen conocido sobre la arena y sonicar). Juntar los extractos obtenidos en cada sonicación para obtener un solo extracto por muestra. Para biofilms epilíticos, además de sonicar se recomienda raspar la superficie de la piedra con un cepillo de dientes. Para el biofilm epifítico (sobre macrófitas), tomar una submuestra del extracto después de sonicar la muestra.
  - d) *Hojarasca, macrófitas.* Separar una fracción de las hojas acumuladas en el lecho del río y de macrófitas frescas y acumuladas en el lecho. Considerar separadamente cada especie. En las zonas de acumulación de materia orgánica, se puede separar el material fino y grueso y analizarlo separadamente.
  - e) *Material particulado del agua.* Filtrar un volumen conocido de agua en filtros Whatman GF/F previamente calcinados (4 horas a 450 °C) y pesados.
3. *Preparación y análisis del C/N.* Dejar secar los extractos a 60 °C en la estufa hasta peso constante (2-3 días) y triturarlos, si es necesario, con un mortero o molinete para obtener una muestra homogénea (partículas de diámetro no superior a 0,1 mm). Pesar el material seco en polvo en una microbalanza de alta precisión y, antes de empaquetar en cápsulas de estaño, añadir una pequeña cantidad (la punta de una espátula pequeña) de pentóxido de vanadio como catalizador. Para los extractos líquidos como los provenientes de las muestras del biofilm, verter 1 mL del extracto concentrado directamente en las cápsulas de estaño previamente pesadas, secar y volver a pesar. Para los filtros del particulado, pesar el filtro seco y envolverlo en la cápsula de estaño. Añadir también el catalizador. Las cápsulas se guardan en seco en una gradilla hasta su análisis en un analizador de carbono y nitrógeno mediante combustión. La

Las muestras de animales para el análisis elemental no deben incluir el contenido de su tracto digestivo

cantidad de material necesario para el análisis está en función del compartimento analizado, ya que la cantidad de C y N es diferente en material vegetal que en animal. En general, es suficiente con 1 mg para material vegetal. Las cápsulas de estaño suelen tener una capacidad máxima de 1,5 mg. Para el análisis de material particulado del agua acumulado en los filtros se suelen usar unas cápsulas diferentes. No hay que olvidar las características y especificaciones del analizador a utilizar.

4. *Preparación y análisis de P.* Obtener un peso conocido de muestra (de 2 a 20 mg de peso seco, en función del contenido de fósforo) y colocarlo en un tubo de teflón. Añadir 20 mL de agua Milli-Q y 2 mL de reactivo de oxidación. Digerir en autoclave (90 minutos a 110 °C). Analizar el contenido de P con el método descrito para el fósforo reactivo soluble en el agua (técnica 12a).

## Técnica 50. Análisis de la red trófica mediante isótopos estables de C y N

La composición isotópica del C de una muestra se expresa como las partes por mil (‰) de la relación isotópica en unidades delta ( $\delta$ ), respecto a un material estándar (roca carbonatada PeeDee belemnita, PDB):

$$\delta^{13}\text{C} = \left[ \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{muestra}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{estándar}}} \right) - 1 \right] 1000 \quad (19.1)$$

Las muestras más ricas en  $^{13}\text{C}$  son más *pesadas* y tienen  $\delta^{13}\text{C}$  mayores o menos negativos. Por el contrario, las muestras más empobrecidas en  $^{13}\text{C}$  son más *ligeras* y tienen  $\delta^{13}\text{C}$  más bajos o más negativos. La relación isotópica del C cambia poco a través de la red trófica (entre 0,3-0,5‰), lo que la convierte en un buen indicador de la fuente de alimento.

La relación isotópica del N ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  relativo al N atmosférico o  $\delta^{15}\text{N}$ ) se ha utilizado para estimar la posición trófica, ya que la  $\delta^{15}\text{N}$  de un consumidor es más alta que la de su dieta, y la magnitud de la diferencia es similar entre organismos. La diferencia se expresa como enriquecimiento ( $\Delta$ ) y se calcula:

$$\Delta = \delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{dieta}} \quad (19.2)$$

Este enriquecimiento oscila entre el 1 y 5‰ (media de 3,4‰) para cada salto de nivel trófico.

En los ríos, los consumidores tienen una dieta mixta, lo que dificulta la separación de la señal isotópica y la interpretación de la transferencia de materia orgánica.

Los depredadores tienen un contenido en  $^{15}\text{N}$  mayor que sus presas

nica a través de la red. Estas limitaciones pueden solventarse con la información de los contenidos estomacales.

Para evaluar la contribución relativa de cada recurso en la dieta del consumidor existen modelos de cálculo (Phillips y Gregg 2003), aunque no siempre es fácil su interpretación.

## MATERIAL

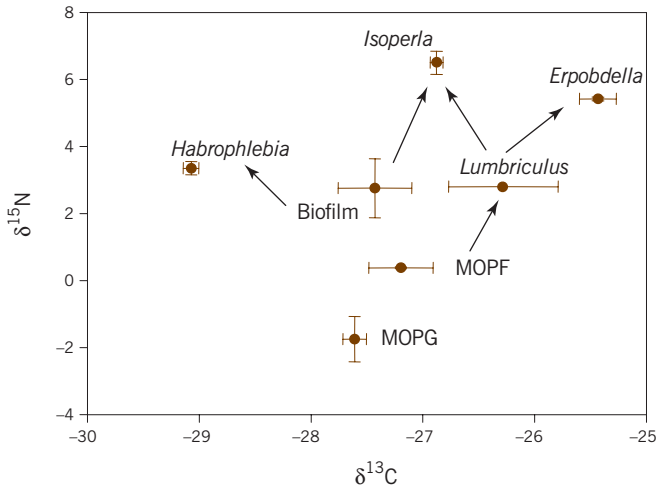
- Estufa o liofilizador.
- Mortero de porcelana.
- Cápsulas de aluminio.
- Filtros Whatman GF/F de 25 mm de diámetro.
- Equipo de filtración.
- Balanza de microprecisión (microgramos).
- Espectrómetro de masas acoplado al analizador elemental de carbono y nitrógeno.

## PROCEDIMIENTO

1. *Recogida de muestras en el campo.* Para considerar los distintos compartimentos de la red trófica, tomar muestras de peces, macroinvertebrados, biofilm, hojarasca, macrófitos, material particulado fino bentónico y en suspensión del agua.
2. *Extracción de la muestra.* Para cada compartimento el protocolo de extracción es distinto.
  - a) *Peces.* Si los individuos son pequeños, extraer el tubo digestivo y guardar los animales enteros. Si son de suficiente tamaño, cortar y obtener una submuestra de tejido muscular. Si hay distintas especies, considerarlas por separado.
  - b) *Macroinvertebrados.* Mantenerlos vivos en agua del río y a una temperatura similar a la del río entre 8 y 12 horas para vaciar el contenido estomacal. En especies de tasa de excreción alta (como los gasterópodos), se debe ir limpiando los excrementos con una pipeta Pasteur, para evitar que los ingieran. Una vez los tubos digestivos estén limpios, los crustáceos, gasterópodos o bivalvos se deben medir sin la concha, ya que el carbonato tiene un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  enriquecido respecto al tejido blando. Tener especial cuidado en separar, siempre que sea posible, los macroinvertebrados a nivel de especie, ya que especies similares pueden tener diferentes dietas. Separar también los individuos de diferente tamaño para estimar el cambio de la dieta con la edad. La posibilidad de conocer la variabilidad entre individuos, de analizar varias réplicas para cada especie o separar tamaños, está en función del material disponible y el coste del aná-

Los invertebrados deben mantenerse vivos y en ayunas hasta que vacíen el contenido de su tubo digestivo





**Figura 19.2:**  
Representación de los datos de la señal isotópica  $\delta^{13}\text{C}$  frente a la  $\delta^{15}\text{N}$  en el arroyo Fuirosos

Nota: Las flechas indican hipotéticas transferencias tróficas basadas en el fraccionamiento para cada nivel trófico del C y N.

Fuente: I. Muñoz, datos no publicados.

lisis. Tener en cuenta también que el análisis de un grupo de individuos da una mejor estima del valor medio de la señal isotópica de una población que un análisis limitado a un individuo.

- c) *Biofilm*. Extraer el biofilm según la técnica del análisis estequiométrico.
  - d) *Hojarasca, macrófitos*. Tomar muestras de hojarasca acumulada en el lecho del río y de macrófitas frescas y acumuladas en el lecho.
  - e) *Material particulado del agua*. Filtrar un volumen conocido de agua en filtros Whatman GF/F previamente calcinados (4 horas a 450 °C) y pesados.
3. *Preparación de las muestras*. Secar las muestras a 60 °C en la estufa o en liofilizador y triturar con un mortero o molinete cuando sea necesario, a fin de obtener una muestra homogénea (partículas de diámetro 0,1 mm).

Las muestras secas pueden mantenerse indefinidamente en un desecador antes de su análisis. También se pueden congelar antes de secar. No preservar las muestras con formol o alcohol, ya que altera la señal isotópica tanto del C como del N. Pesar el material seco en polvo en una microbalanza de alta precisión y empaquetar en cápsulas de estaño. Para los filtros, pesar el filtro seco para conocer el peso de muestra y envolverlo en la cápsula de estaño. Los filtros deben ser de pequeño tamaño (25 mm), en muchos casos incluso es necesario cortarlos. Guardar las cápsulas en seco en una gradilla hasta su análisis. La cantidad mínima analizable está en función del contenido de nitrógeno de la muestra y de los patrones que se utilicen, el peso mínimo suele ser de 300 µg. Es conveniente hacer pruebas de análisis previas para determinar el peso mínimo necesario. Los isótopos  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  se analizan con un espectrómetro de masas que complementa el analizador

Las muestras se miden mediante espectrometría de masas

elemental de carbono y nitrógeno mediante combustión, de forma que ambos resultados se obtienen a la vez. Se utilizan diferentes estándares para calibrar la señal isotópica: sacarosa, polietileno y grafito para el C; sulfato de amonio y nitrato de potasio para el N. Los estándares se analizan varias veces para garantizar la linealidad. Los resultados se referencian a la composición isotópica del N atmosférico para el N y de la roca carbonatada PeeDee belemnita (PDB) para el C.

Los resultados se representan en una figura con las señales isotópicas para el  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  (fig. 19.2).

### Técnica 51. Caracterización de la estructura trófica

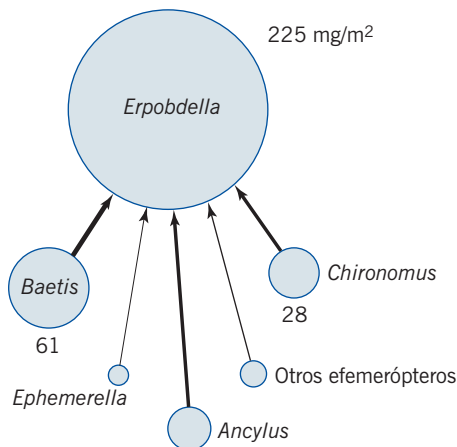
A partir de los datos de contenidos estomacales se puede determinar la estructura trófica del ecosistema y las interacciones entre consumidores y presas

La estructura de la red trófica se puede caracterizar simplemente por las conexiones tróficas entre las especies. Expresándola como flujo de energía en gramos de peso seco o de C, o como consumo de individuos, se puede caracterizar la fuerza de las interacciones entre los consumidores y sus presas (fig. 19.3). La técnica del análisis de los contenidos estomacales puede utilizarse para ambos propósitos (Tavares-Cromar y Williams 1996, Hall et al. 2000).

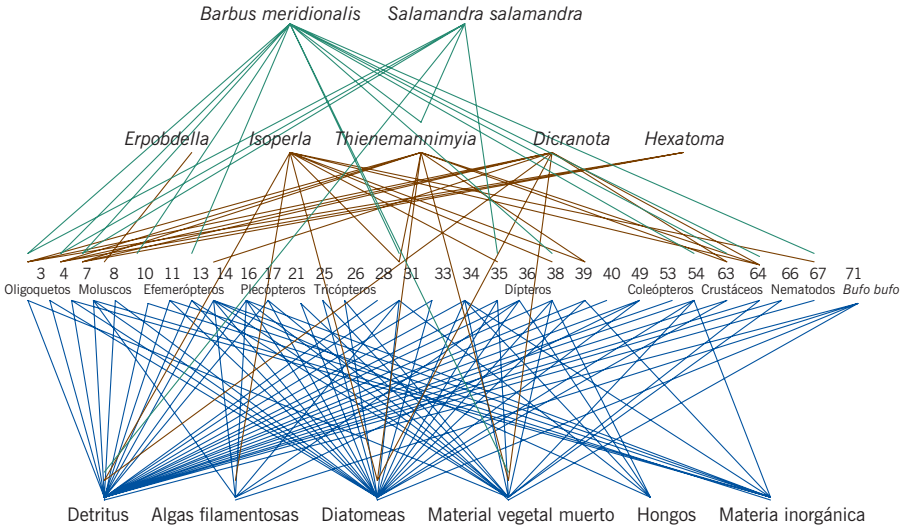
#### PROCEDIMIENTO

Para construir una red trófica completa hay que estudiar los contenidos estomacales de todas las especies presentes en el tramo de estudio. Para ello es necesari-

**Figura 19.3:**  
Flujo de materia orgánica en las relaciones tróficas entre el depredador *Erpobdella* y sus presas en el verano de 2002, en el arroyo de Fuirosos



*Nota:* Las unidades son mg peso seco/m<sup>2</sup>. El tamaño de los círculos indica la biomasa presente en el tramo de estudio, el grosor de las flechas la proporción de cada presa presente en el contenido estomacal.  
*Fuente:* I. Muñoz, datos no publicados.



**Figura 19.4:**  
Estructura de la red trófica en el arroyo Fuerosos durante la primavera de 2002

Fuente: Guerra (2003).

rio efectuar muestreos adicionales para incluir las especies poco abundantes. Las dietas cambian con la edad y en el tiempo (Thompson y Townsend 1999, Woodward et al. 2005, Basaguren et al. 2003, Omella 2003), por lo que es aconsejable analizar individuos de diferentes estadios y hacer muestreos, al menos dos veces al año, en función de la variabilidad temporal de la comunidad de macroinvertebrados en el tramo estudiado. Para construir un flujo de energía entre niveles tróficos es también importante conocer la disponibilidad de recursos, principalmente, la cantidad de algas, de materia orgánica bentónica gruesa y fina y de materia orgánica en suspensión.

Para construir una red trófica completa hay que estudiar el contenido estomacal de todos los estadios de todas las especies

1. A partir del análisis de los contenidos estomacales construir la red trófica enlazando cada consumidor con sus presas (fig. 19.4).
2. También se puede representar en forma de matriz de doble entrada, donde cada interacción se señala con un 1 (o con signo +) (cuadro 19.3).
3. A partir de los resultados se pueden calcular diversos parámetros (Morin, 1999) que caracterizan la estructura de la red trófica y su estabilidad (cuadro 19.4). Dichos parámetros son:
  - *Conexiones reales (L)*: número de líneas de interacción entre consumidores y consumidos.
  - *Tamaño de la red (S)*: número de especies en la red trófica.
  - *Conectancia (C)*: proporción de conexiones realizadas en nuestra red respecto las conexiones totales que podrían darse  $\{C = 2L/[S(S - 1)]\}$ .
  - *Densidad de conexiones (L/S)*: número de conexiones por elementos de la red.
  - *Complejidad de conexiones (C.S)*: tamaño de la red trófica por conectancia.

**Cuadro 19.3:**  
Matriz de interacciones  
tróficas

	Sp <sub>1</sub>	Sp <sub>2</sub>	Sp <sub>3</sub>	Sp <sub>4</sub>	Sp <sub>5</sub>	Sp <sub>6</sub>	Sp <sub>7</sub>	...	Sp <sub>n</sub>
Sp <sub>1</sub>		+	+	-	-	+	+		-
Sp <sub>2</sub>			-	+	+	+	-		-
Sp <sub>3</sub>				-	-	-	+		-
Sp <sub>4</sub>					-	-	-		+
Sp <sub>5</sub>						+	+		+
Sp <sub>6</sub>							-		-
Sp <sub>7</sub>									-
...									
Sp <sub>n</sub>									

- *Número de especies superiores*: especies que no son depredadas por otras.
- *Número de especies intermedias*: especies que representan tanto depredadores como presas.
- *Número de especies basales*: especies que son depredadas por otras, pero no depredan sobre ninguna.
- *Longitud de la cadena máxima*: número de conexiones que hay en la cadena trófica más larga, desde las especies superiores (máximos depredadores) hasta los elementos basales (Pimm 1982).
- *Longitud media de las cadenas de la red trófica*: longitud media de todas las cadenas descritas en la red.
- *Número de omnívoros*: el de organismos que se alimentan de más de un nivel trófico.
- *Relación depredador-presa (D/P)*: número de especies depredadoras entre el número de especies presas. Según Jeffries y Lawton (1985), *depredador* es un taxón que consume otro. *Presas* son aquellos individuos detritívoros, herbívoros o fungívoros. Las presas no pueden ser a su vez depredadores.

**Cuadro 19.4:**  
Cálculo de los parámetros  
de la red trófica del arroyo  
Fuirosos, en la primavera  
(véase figura 19.4)

Parámetro	
<i>L</i>	137,000
<i>S</i>	44,000
<i>C</i>	0,145
<i>L / S</i>	3,110
<i>C · S</i>	6,380
Longitud media de las cadenas	1,920
Número de especies superiores	22,000
Número de especies intermedias	16,000
Número de especies basales	6,000
Número de omnívoros	5,000
<i>D/P</i>	0,230

4. Para cuantificar los flujos de energía hay que conocer la biomasa de cada presa y consumidor en el tramo de estudio. Además es necesario cuantificar la cantidad o proporción de cada presa en la dieta, o una tasa de ingestión. También pueden utilizarse valores de la producción secundaria de una especie. Como todos estos cálculos son largos y complejos, se aconseja que estos estudios se realicen solamente en cadenas tróficas concretas que abarquen unos pocos depredadores y sus presas.

Una vez conocidas las conexiones se pueden cuantificar los flujos de energía

## 19.2. Bibliografía

- BASAGUREN A., RIAÑO P., y POZO J. «Life history patterns and dietary changes of several caddisfly (*Trichoptera*) species in a Northern Spain stream». *Archiv für Hydrobiologie* 155 (2002): 23-41.
- BOWEN S.H. «Quantitative description of the diet». En L.A. Nielsen y D.L. Johnson, eds. *Fisheries techniques*. Bethesda: American Fisheries Society, 1983: 513-532.
- CASTIÉN E. «The diet of *Neomys fodiens* in the Spanish western Pyrenees». *Folia Zoologica* 44 (1995): 297-303.
- COHEN J.E. *Food webs and niche space*. Nueva Jersey: Princeton University Press, 1978.
- COSTELLO M.J. «Predator feeding strategy and prey importance: A new graphical analysis». *Journal of Fish Biology* 36 (1990): 261-263.
- CROSS W.F., BENSTEAD J.P., ROSEMOND A.D., y WALLACE J.B. «Consumer-resource stoichiometry in detritus based streams». *Ecology Letters* 6 (2003): 721-732.
- CUMMINS K.W. «Trophic relations of aquatic insects». *Annual Review of Entomology* 18 (1973): 183-206.
- ELSER J.J., DOBBERFUHL D.R., MACKEY N.A., y SCHAMPEL J.H. «Organism size, life history, and N:P stoichiometry». *BioScience* 46 (1996): 674-684.
- ELSER J.J., y HESSEN D.O. «Biosimplicity via stoichiometry: The evolution of food-web structure and processes». En A. Belgrano, U.M. Scharler, J. Dunne, y R.E. Ulanowicz, eds. *Aquatic food webs: An ecosystem approach*. Nueva York: Oxford University Press, 2005: 7-18.
- FROST P.C., STELZER R.S., LAMBERTI G.A., y ELSER J.J. «Ecological stoichiometry of trophic interactions in the benthos: Understanding the role of C:N: P ratios in lentic and lotic habitats». *Journal of the North American Benthological Society* 21 (2002): 515-528.
- FRY B. *Stable isotope ecology*. Nueva York: Springer, 2006.
- GARCIA-BERTHOU E. «Food of introduced mosquitofish: Ontogenetic diet shift and prey selection». *Journal of Fish Biology* 55 (1999): 135-147.
- GARCIA-BERTHOU E. «Ontogenetic diet shifts and interrupted piscivory in introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*)». *International Review of Hydrobiology* 87 (2002): 353-363.
- GEORGE E.L., y HADLEY W.F. «Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year». *Transactions of the American Fisheries Society* 108 (1979): 253-261.
- GUERRA E. *Estructura de la comunidad de macroinvertebrados en un río mediterráneo (Fuïrosos): Redes tróficas y efecto de la fertilización*. Barcelona: Universidad de Barcelona, 2003.
- HALL R.O., WALLACE J.B., y EGGERT S.L. «Organic matter flow in stream food webs with reduced detrital recourse base». *Ecology Letters* 81 (2000): 3445-3463.

- HYNES H.B.N. «The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes». *Journal of Animal Ecology* 19 (1950): 36-58.
- HYSLOP E.J. «Stomach contents analysis—a review of methods and their application». *Journal of Fish Biology* 17 (1980): 411-429.
- JEFFRIES M.J., y LAWTON J.H. «Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: The role of enemy free space». *Freshwater Biology* 15 (1985): 105-112.
- JORDAN M.J.R. «Dietary analysis for mammals and birds: A review of field techniques and animal-management applications». *International Zoo Yearbook* 39 (2005): 108-116.
- LAJTHA K., y MICHENER R.H., eds. *Stable isotopes in ecology and environmental science. Methods in ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994.
- MAKINO W., COTNER J.B., STERNER R.W., y ELSEY J.J. «Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry». *Functional Ecology* 17 (2003): 121-130.
- MERRITT R.W., y CUMMINS K.W. eds. *An introduction of the aquatic insects of North America*. Dubuque: Kendall/Hunt, 1996.
- MONTOYA J.M., PIMM S.L., y SOLÉ R.V. «Ecological networks and their fragility». *Nature* 442 (2006): 259-264.
- MORIN P.J. *Community ecology*. Malden: Blackwell Science, 1999.
- OMELLA M. *Efecte de l'estiatge en l'estructura tròfica de la comunitat de macroinvertebrats en un riu mediterrani (Furió)*. Barcelona: Universidad de Barcelona, 2003.
- PHILLIPS D.L., y GREGG J.E. «Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources». *Ecosystems* 136 (2003): 261-269.
- PILLAY T.V.R. «A critique of the methods of study of food of fishes». *Journal of the Zoological Society of India* 4 (1995): 185-200.
- PIMM S.L. *Food webs*. Londres: Chapman and Hall, 1982.
- PINKAS L., OLIPHANT M.S., e IVERSON I.L.K. *Food habits of albacore bluefin tuna and bonito in California waters*. Department of Fisheries and Game. Fish Bulletin, 1971.
- SCHOENER T.W. «Should hindgut contents be included in lizard dietary compilations?». *Journal of Herpetology* 23 (1989): 455-458.
- STERNER R.W., y ELSEY J.J. *Ecological stoichiometry*. Nueva Jersey: Princeton University Press, 2002.
- TAVARES-CROMAR A.F., y WILLIAMS D.D. «The importance of temporal resolution in food web analysis: Evidence from a detritus based stream». *Ecological Monographs* 66 (1996): 91-113.
- THOMPSON R.M., y TOWNSEND C.R. «The effect of seasonal variation on the community structure and food-webs attributes of two streams: Implications for food-web science». *Oikos* 87 (1999): 75-88.
- WOODWARD G., THOMPSON R., TOWNSEND C.R., e HILDREW A.G. «Pattern and process in food webs: Evidence from running waters». En A. Belgrano, U.M. Scharler, J. Dunne, y R.E. Ulanowicz R.E., eds. *Aquatic food webs: An ecosystem approach*. Nueva York: Oxford University Press, 2005.