

VI.3 c Variación temporal y espacial del zooplancton en el Lago Mayor

ANITRA L. PAWLEY, PETER J. RICHERSON

El conocimiento de la distribución de las poblaciones de zooplancton en los lagos tropicales es aún muy limitado y se dispone de muy pocas informaciones sobre los lagos tropicales de altitud elevada (NILSSON, 1984). Estos lagos, con temperaturas medias semejantes a los de las zonas templadas, pero con regímenes estacionales similares a los lagos tropicales de poca altitud, representan medios importantes para el avance de nuestros conocimientos sobre los procesos que controlan las estructuras de comunidades y su variabilidad en el tiempo.

En los sistemas tropicales, el zooplancton se reproduce de manera permanente (GRAS *et al.*, 1967; HART, 1981) y numerosos limnólogos especialistas de zonas templadas opinan que los lagos tropicales no tienen ciclos estacionales. Sin embargo, es cada vez más evidente que las poblaciones de zooplancton tropical son variables (INFANTE, 1982) y que estas variaciones incluyen tanto los cambios imprevisibles a corto plazo (LEWIS, 1979; RICHERSON *et al.*, 1977) como las variaciones repetitivas anuales (TWOMBLY, 1983). El estudio del lago Titicaca, con sus bajas temperaturas medias anuales (alrededor de 12,5°C), su probable y débil tasa de turnover de sus poblaciones y su pobre diversidad específica, es un medio muy apropiado para describir y comprender estos procesos.

Este capítulo presenta una descripción preliminar de las variaciones estacionales y no-estacionales (durante un año) del zooplancton. La variabilidad estacional en los medios lacustres tropicales siendo generalmente discreta, los cambios observados en un lugar son considerados a menudo como de naturaleza efímera. Es fácil imaginar que pequeños cambios relativos en el tiempo, medidos en una estación, son confundidos con la heterogeneidad de la distribución espacial. Con el fin de evidenciar la importancia relativa de las variaciones espaciales y temporales, evaluamos las variaciones espaciales del zooplancton en 4 fechas diferentes.

Métodos

La cuenca principal (Lago Grande) del lago Titicaca fue muestreada cada 15 días en 1981 y 1982, para medir diferentes parámetros limnológicos (cf. cap. VI.1d). Durante este período, el zooplancton fue colectado con un muestreador de Clark Bumpus de 12,2 cm de diámetro, jalado verticalmente desde una profundidad de 150 metros hasta la superficie. Este aparato estuvo primero equipado de una red con mallas de 41 μ , luego con mallas de 80 μ . Generalmente 2 ó 3 sub-muestras procedentes de 3 juegos de muestras fueron contadas para cada fecha (con lupa binocular, por 30).

En 1981 y 1982 se estudiaron transectas en 4 fechas diferentes, en el marco de un programa conjunto UCD-IMAPRE con el fin de determinar la heterogeneidad de distribución del zooplancton. En cada ocasión, seis estaciones fueron muestreadas durante la noche en la transecta que va de Conima a Capachica.

Resultados

Composición del zooplancton

Se presenta una lista de las especies que forman parte del zooplancton pelágico del lago

ORSTOM Fonds Documentaire

N°

36626, ex 2

Cote

A

Titicaca en el capítulo VI.3b. El número de taxones presentes cada vez en una muestra procedente de algún lugar del lago es raramente menor que el número de especies colectadas a la escala anual. Esto ilustra el carácter de las variaciones estacionales de ocurrencia del zooplancton.

Empero, los grupos encontrados son menos diversificados que en los sistemas lacustres típicamente templados (NAUWERCK, 1983). También se debe observar que muchas listas establecidas para los lagos templados toman en cuenta las especies litorales, lo que dificulta la comparación (LEWIS, 1979).

- Variaciones espaciales de la abundancia del zooplancton, con relación a las variaciones temporales *

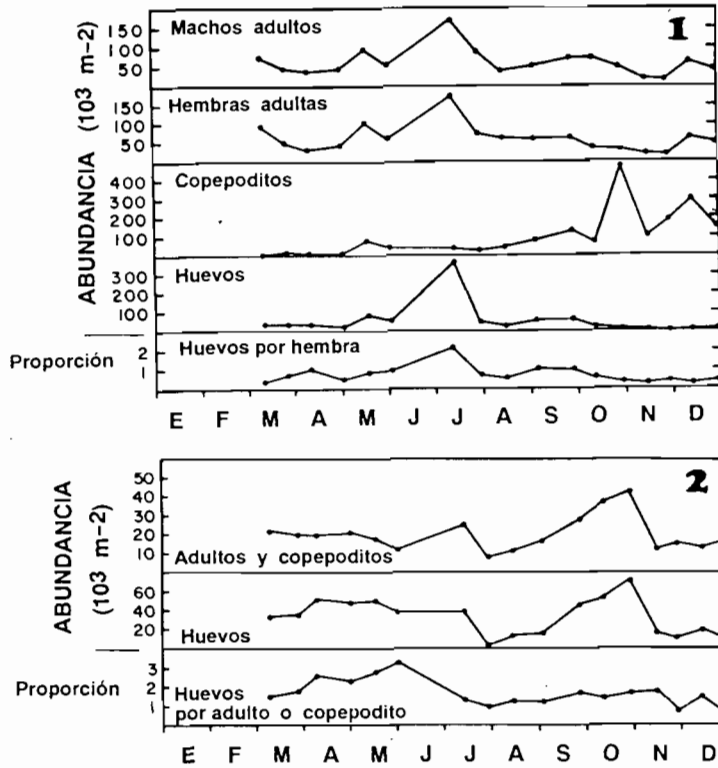
Un análisis de varianza (ANOVA) a una vía, efectuado sobre los datos de cada transecta, indica que para la mayoría de las especies y estados de desarrollo de los copépodos existe una diferencia significativa entre las estaciones ($F < 0,05$). Las gráficas indicando las abundancias de las especies revelaron que para la mayoría de las especies estas diferencias son poco importantes, en cualquier fecha, entre las estaciones. Una comparación de los dos métodos de colección indicó que no había diferencia significativa en la eficacia del muestreo con las redes de mallas diferentes.

Un ANOVA a dos vías fue efectuado para el conjunto de los datos (4 fechas y 6 estaciones) para evaluar la importancia relativa de las variaciones en el tiempo y en el espacio de los nauplius de copépodos que estaban siempre presentes y por este hecho eran los mejores elementos para estimar la relativa importancia de la variabilidad en el tiempo. En este análisis, el efecto de la fecha se interpreta como una variación en el tiempo, el efecto de estación como la variación fija existente entre estaciones, y el término de interacción (fecha x estación) como una medida de la heterogeneidad (LEWIS, 1978). Los resultados (cuadro 1) indican que para cada una de las dos especies dominantes el efecto estacional (fecha) y el efecto estación son significativos, aun cuando el efecto de fecha sobrepasa el de la estación en amplitud. Esto indica claramente que la variación en el tiempo es más pronunciada que los dos componentes fijos o efímeros de la variación espacial, lo que se evidencia particularmente para los nauplius de *Boeckella titicacae*, aunque para las de *Metacyclops leptosus* el efecto de estación y el efecto interactivo sean relativamente importantes. Como consecuencia de esto, la variación estacional es más importante que la variación en el tiempo si consideramos solamente el Lago Mayor.

Especies & estado	Fuente de Variación	DF	MS	F	Nivel de significación (p)
<i>Boeckella titicacae</i> nauplius	Estación	5	3.71	4.22	< 0.005
	Fecha	3	27.44	31.29	< 0.001
	Est. x Fecha	15	1.36	1.55	
	Error	48	0.88		
<i>Metacyclops leptosus</i> nauplius	Estación	5	56.44	14.47	< 0.001
	Fecha	3	120.07	30.79	< 0.001
	Est. x Fecha	15	49.83	12.78	< 0.001
	Error	48	3.90		

Cuadro 1 - Estudio de la heterogeneidad espacial : análisis de varianza a dos vías sobre todas las series de muestreos (3 réplicas cada vez; $n = 72$). Las muestras representan el error.

* Para más amplios detalles, véanse los resultados de este estudio en la publicación de MORENO (1983).



Figs. 1 y 2. - Variaciones estacionales de abundancia de los diferentes estados de desarrollo de *Boeckella titicacae* (1) y *Metacyclops leptosus* (2) en 1973. Desviación estandar de las cuentas (varias cuentas para una sola muestra) : *B. titicacae*, adultos 3.000 m⁻², copepoditos 9.250 m⁻², huevos 1.700 m⁻² ; *M. leptosus*, adultos y copepoditos 1.300 m⁻², huevos 2.000 m⁻² (según RICHERSON *et al.*, 1977).

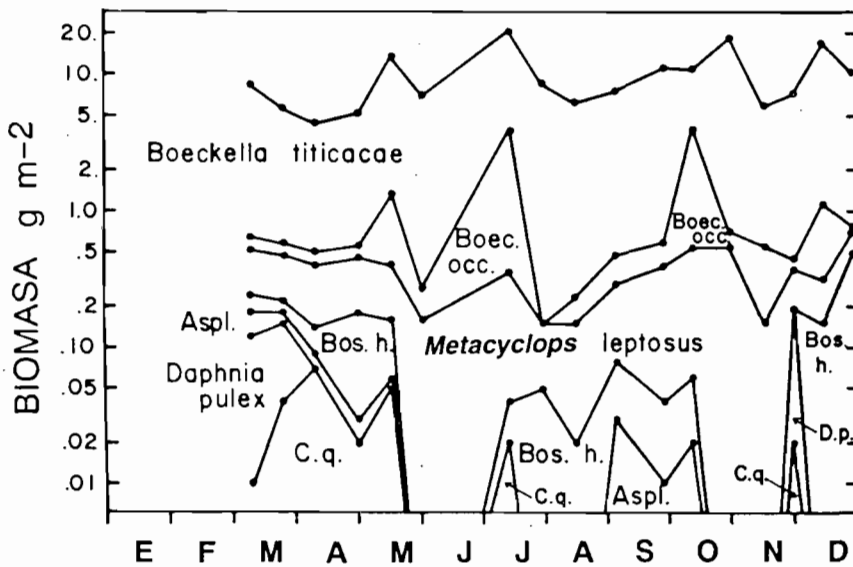


Fig. 3. - Variación estacional de la biomasa del zooplancton en 1973 para *Boeckella occidentalis* (Boec. occ.), *Bosmina hagdmani* (Bos. h.), *Daphnia pulex* (D. p.), *Ceriodaphnia quadrangula* (C. q.) y *Asplanchna* (Aspl.). Escala logarítmica, biomasa en peso fresco (según RICHERSON *et al.*, 1977).

No obstante, para algunas especies, las heterogeneidades fija y efímera pueden jugar un papel en la distribución espacial y afectar un poco las estimaciones estacionales en una estación.

- Tipos de variaciones en el tiempo

Un estudio preliminar realizado en 1973 (RICHERSON *et al.*, 1977), utilizando una red agallera de 300 μ , evidenció las variaciones cuantitativas de los mayores componentes del zooplancton, incluyendo *Boeckella titicacae* y *Metacyclops leptosus* (figs. 1, 2 y 3). *Boeckella titicacae* (fig. 1) presenta, en el mes de julio, un pico bien marcado en su producción de huevos, seguido de un pico de los nauplius en octubre, por lo que RICHERSON y sus colaboradores creen que un ciclo dura 6 meses. Los datos también sugieren, aunque vagamente, que *Metacyclops leptosus* (fig. 2) podría tener un tiempo de reproducción de la misma duración. La producción de huevos por los copépodos, aunque variable para cada especie, es con toda evidencia continua, por lo tanto todos los cambios constatados de las poblaciones no estuvieron ligados a la presencia o a la ausencia, sino a la densidad. Durante el estudio de 1981-1982 los copépodos fueron nuevamente el elemento más abundante del zooplancton (figs. 4 y 5). *Boeckella titicacae* se halló con la misma abundancia mientras que *Metacyclops leptosus* fue mucho más abundante en 1981-82 que en 1973. En cambio, *Boeckella occidentalis*, una gran forma de copépodo Calanoide, fue hallado raramente (fig. 6).

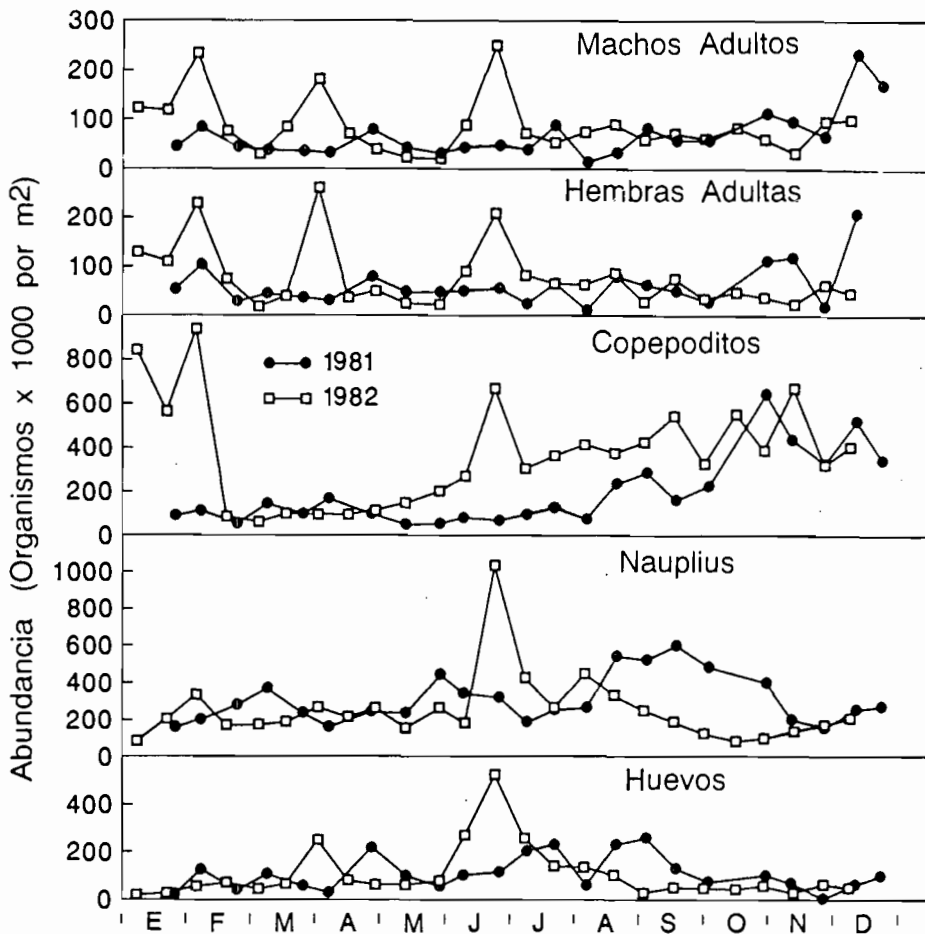


Fig. 4. - Variaciones de la abundancia de los diferentes estados de desarrollo de *Boeckella titicacae*. Los valores son el promedio de 3 series de réplicas muestreados cada dos semanas en el Lago Mayor.

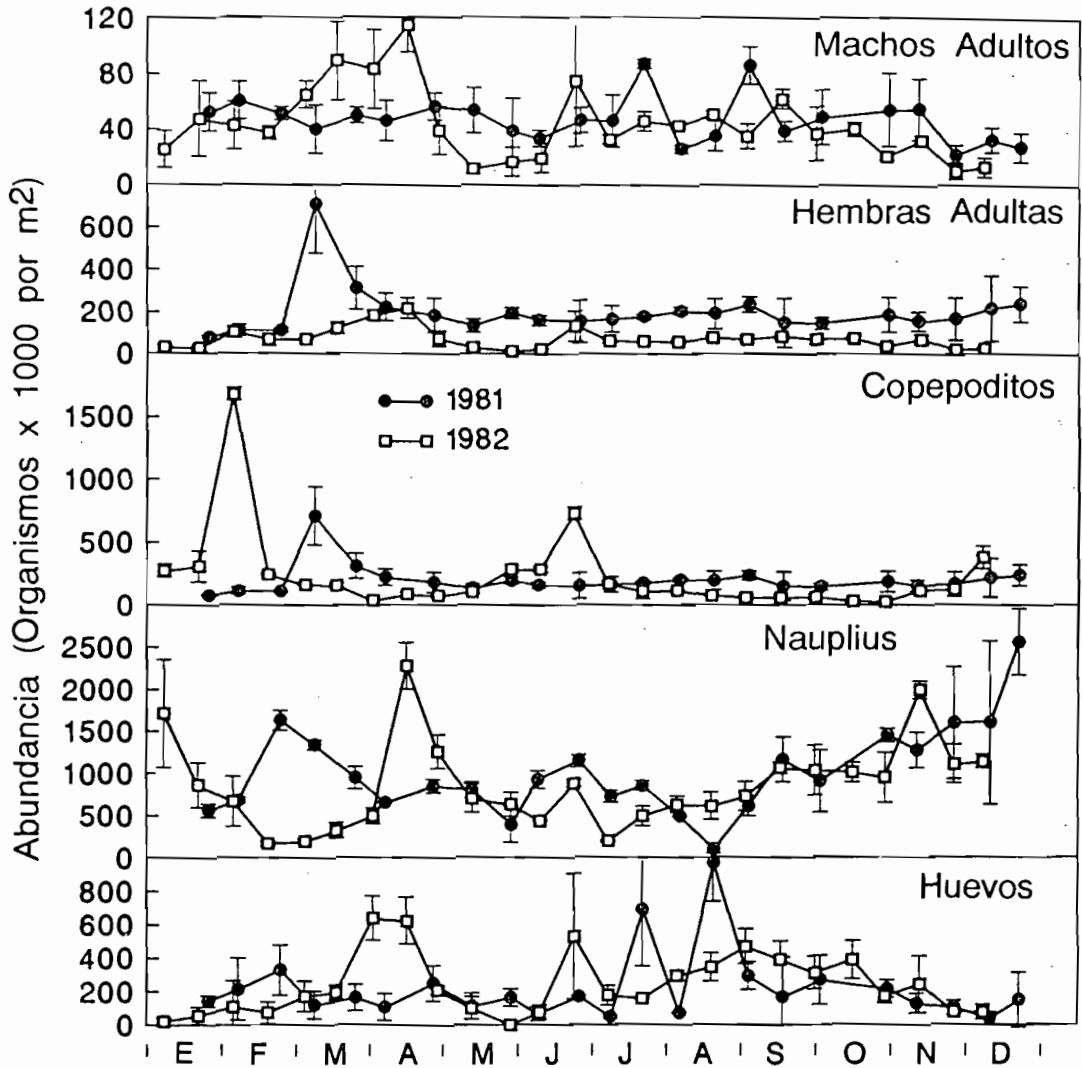


Fig. 5. - Variación de abundancia de los diferentes estados de desarrollo de *Metacyclops leptosus*. Los valores son el promedio de 3 muestras.

Organismos x 1000 por m²

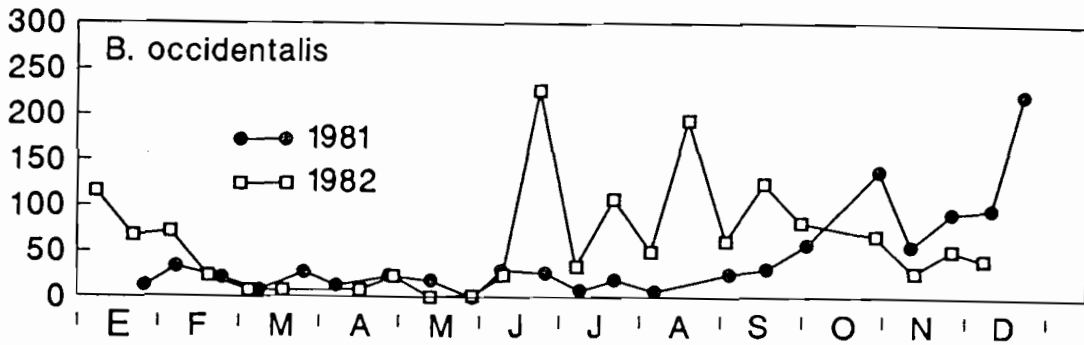


Fig. 6. - Variación de la abundancia del copépodo calanoideo más grande, *Boeckella occidentalis*.

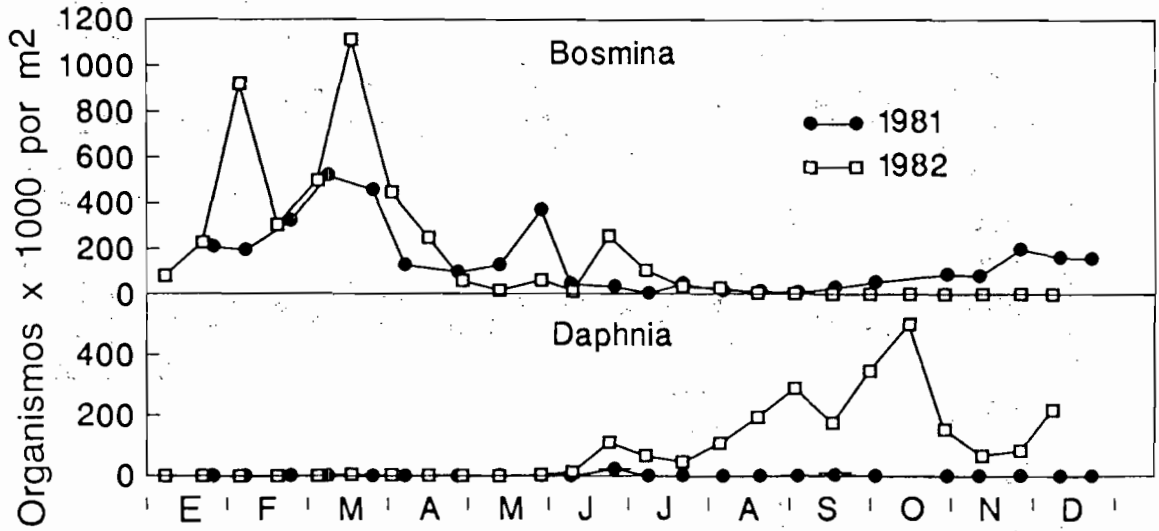


Fig. 7. - Variación de la abundancia de las dos especies dominantes de Cladóceros : *Daphnia* sp. y *Bosmina hagmanii*.

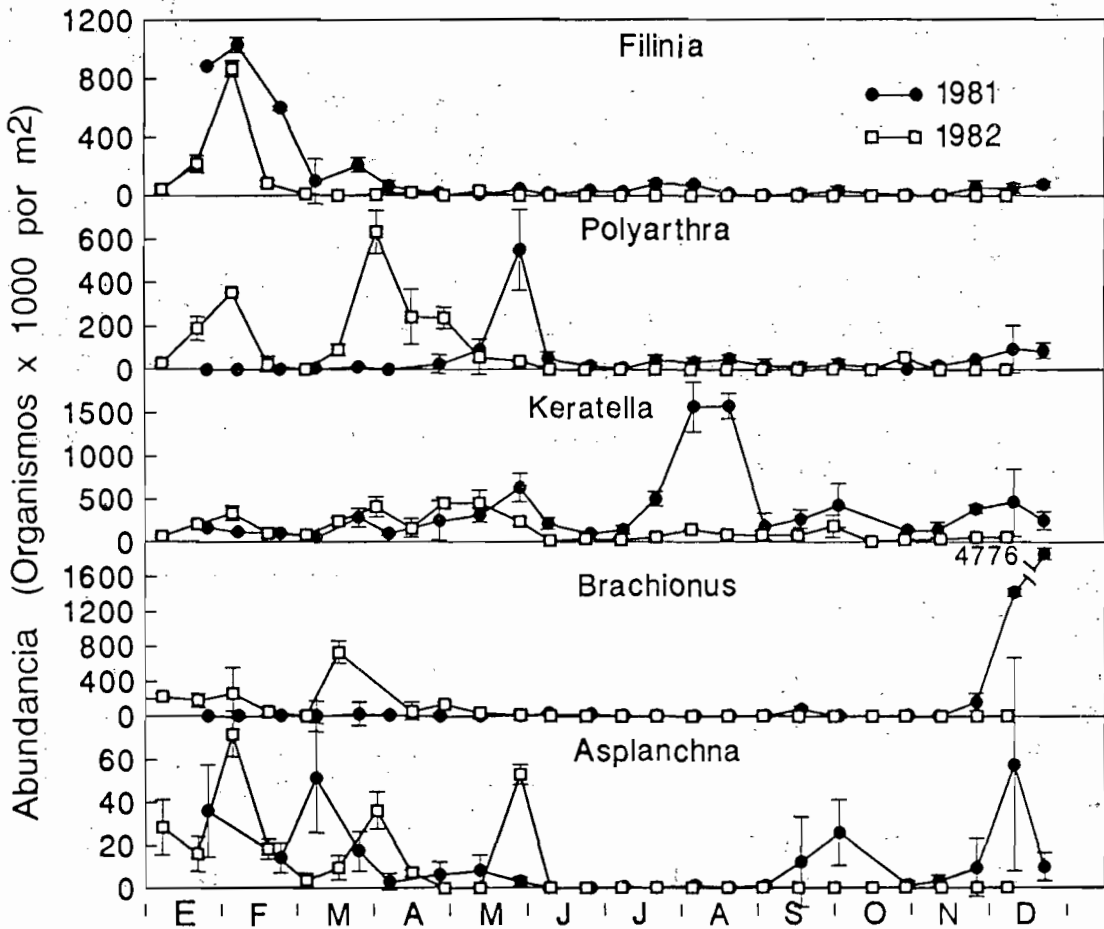


Fig. 8. - Variación de la abundancia de los Rotíferos en el lago Titicaca (Lago Grande) en 1981 y 1982.

Todos los copépodos se reproducen de forma continua, por lo que es muy difícil de estimar su tiempo de vida. Sin embargo, para *B. titicacae* (fig. 4) existe un pico regular de producción de nauplius de agosto a octubre de 1981, seguido por un pico del número de copepoditos que va de octubre de 1981 a febrero de 1982. Como en el caso del estudio de 1973, esto sugiere nuevamente que el tiempo de reproducción es de 6 meses. Es también interesante observar que la aparición en el tiempo del pico de producción de nauplius para *B. titicacae* coincide muy bien con el período de producción de los huevos en 1973 (fig. 1), lo que sugiere cierto grado de estacionalidad. Lo que sucede en 1982 no es muy diferente. Como resultado de un pico de producción de huevos y de nauplius para *B. titicacae* en julio, los copepoditos presentan solamente una gran intensidad durante el segundo semestre del año. En el estudio de 1973, es difícil distinguir este esquema de reproducción y desarrollo de los ciclopoideos. Los nauplius de *M. leptosus* (fig. 5) presentan un pico en febrero y de noviembre de 1981 a enero de 1982, luego nuevamente durante los siguientes meses de abril y de noviembre. Los copepoditos de *M. leptosus* (fig. 5) presentan un pico en febrero de 1982, luego otros en abril y noviembre. Esto indica un tiempo de reproducción levemente inferior a 6 meses y probablemente cierto grado de estacionalidad.

En 1973 y 1981, el pico de producción del Calanoideo dominante, *B. titicacae*, corresponde al período de mezcla profunda de las aguas. La mezcla aumenta la disponibilidad de los nutrientes y de la biomasa fitoplanctónica. Por lo que la variación de abundancia observada para los copépodos puede estar directamente ligada a la presencia de esta fuente de alimento. *Metacyclops* presenta un tipo de evolución bastante diferente, sus nauplius son generalmente más abundantes durante el período de estratificación.

La distribución de los cladóceros en el transcurso del estudio realizado en 1981–1982 está marcada por una fuerte variabilidad de las poblaciones y por una evolución imprevisible. *Daphnia* está casi ausente de todos los muestreos de 1981, pero por el contrario predomina en 1982, de agosto a octubre (fig. 7). Durante este último período la depredación de esta especie ha debido de tener una importante influencia sobre el fitoplancton (VINCENT *et al.*, 1984). Esta hipótesis se basa tanto en la disminución de la biomasa de las diatomeas, observada en septiembre (RICHERSON, sin publicar) como en la disminución del ultraplanton de mediados de mayo a agosto. Este resultado no es sorprendente puesto que es sabido que las *Daphnia* del lago Titicaca se alimentan principalmente de ultraplanton (HANEY y TROUT, 1985).

Las grandes fluctuaciones de las poblaciones de *Daphnia* se pueden también explicar por la existencia de fuertes depredaciones para este grupo (BROOKS y DODSON, 1965). En zonas tropicales, *Daphnia* predomina en medios donde es menor la depredación efectuada por los peces (NILSSON, 1984). En el lago Titicaca, VAUX *et al.* (1988) demostraron que las dos principales especies de peces pelágicos tenían una preferencia por *Daphnia*. Lo que confirma esta explicación es la mayor estabilidad de presencia de los Bosmina, cladóceros más pequeño (fig. 7).

En 1981–1982, las poblaciones de rotíferos muestran variaciones irregulares de abundancia muy fuertes, estos organismos están algunas veces virtualmente ausentes de las poblaciones y en otras ocasiones son abundantes (fig. 8). Los picos no coinciden nunca en el tiempo, lo que sugiere que las diferentes especies de rotíferos reaccionan a los diversos factores del medio ambiente. En 1981, *Filinia* aumentó excesivamente en febrero, luego fue seguido por un pico de *Polyarthra* en mayo, de *Keratella* en agosto y de *Brachionus* en diciembre. Al año siguiente, un fenómeno similar se produjo de la misma manera para *Filinia* y *Polyarthra*, sugiriendo un probable ciclo estacional estable para estas especies. En cambio, *Brachionus* y *Keratella* no fluctúan regularmente. Las densidades de *Keratella* son muy variables y *Brachionus*, que sólo fue muy abundante en 1981 en una muestra, tuvo en 1982 densidades muy fluctuantes.

Conclusiones

Estos datos confirman el hecho de que el análisis de sólo un año de resultados no puede permitir la descripción correcta de la distribución y de la ecología del plancton en los ecosistemas tropicales. Como lo sugieren RICHERSON *et al.* (1977), el factor selectivo "K" que traduce el ciclo de desarrollo de los copépodos parece darles una función competitiva en los lagos con variaciones relativamente no estacionales. Empero, el Lago Mayor presenta tanto variaciones intra como interanuales. Algunas especies parecen tener ciclos estacionales repetitivos. Las especies más ligadas al factor "r" como los cladóceros y rotíferos son, con toda evidencia, variables en abundancia. RICHERSON *et al.* (1987) subrayan la importancia de las variaciones intra-*anuales* de las poblaciones fitoplanctónicas del lago Titicaca. El zooplancton sigue una evolución similar. Sin embargo, se debe demostrar si las grandes variaciones irregulares de las poblaciones de zooplancton constatadas en 1973 y de 1981 a 1982 están más estrechamente ligadas a las leves variaciones físicas del medio que a los procesos biológicos como la competencia interespecífica o la depredación. Así como para el fitoplancton, la ausencia de una estrecha correlación con las principales variables físicas como los ciclos de estratificación indican que las complejas interacciones bióticas son más importantes que los factores de control físicos para determinar las estructuras de las comunidades del zooplancton.