

El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lénticos.

J.M. Conde-Porcuna, E. Ramos-Rodríguez, R. Morales-Baquero

Instituto del Agua, Universidad de Granada, Ramón y Cajal 4, 18071 Granada, España

Uno de los componentes principales de las comunidades biológicas de los sistemas acuáticos es el zooplancton. Representa el eslabón entre el fitoplancton y los consumidores secundarios (peces y algunas aves). El conocimiento de su estructura permite caracterizar los sistemas acuáticos y conocer algunas de las interacciones dominantes en ellos.

Introducción

Uno de los aspectos de mayor interés en ecología ha sido, y sigue siendo, el estudio de los factores bióticos y abióticos que regulan la dinámica y estructura de las comunidades naturales. Conocer las interacciones entre estos factores y cuantificar su importancia relativa representa uno de los principales problemas con los que se enfrenta la ecología.

Las comunidades planctónicas de sistemas acuáticos están constituidas por organismos con periodos de vida cortos y muchos de ellos son fácilmente manipulables. Ello ha permitido la formulación, a partir de hipótesis experimentales basadas en interacciones biológicas y/o físicas, de modelos sobre la estructura de comunidades más fácilmente que en los sistemas terrestres. Además, el zooplancton de agua dulce está compuesto por animales con altas tasas de crecimiento, un rasgo que permite responder rápidamente a ambientes cambiantes. Otra de sus características es su capacidad para producir abundantes huevos de resistencia que mantienen su viabilidad durante décadas o siglos (Hairston, 1996). Las formas de resistencia en el sedimento de los lagos representan un banco de huevos, análogo al banco de semillas de muchas plantas terrestres (Marcus *et al.*, 1994).

La composición específica del zooplancton puede ser un excelente criterio para caracterizar el estado trófico de los sistemas acuáticos y para deducir la estructura de las comunidades acuáticas. Las diferencias en el estado trófico se manifiestan claramente en la estructura de la comunidad zooplanctónica y en las relaciones zooplancton-fitoplancton.

Componentes del zooplancton

Las comunidades zooplanctónicas dulceacuícolas están constituidas esencialmente por rotíferos y crustáceos (los ciliados y flagelados heterotróficos pueden ser incluidos dentro del zooplancton pero, generalmente, se estudian aparte). Sus características principales se reflejan en la **Tabla 1** (ver también la **Fig. 1**).

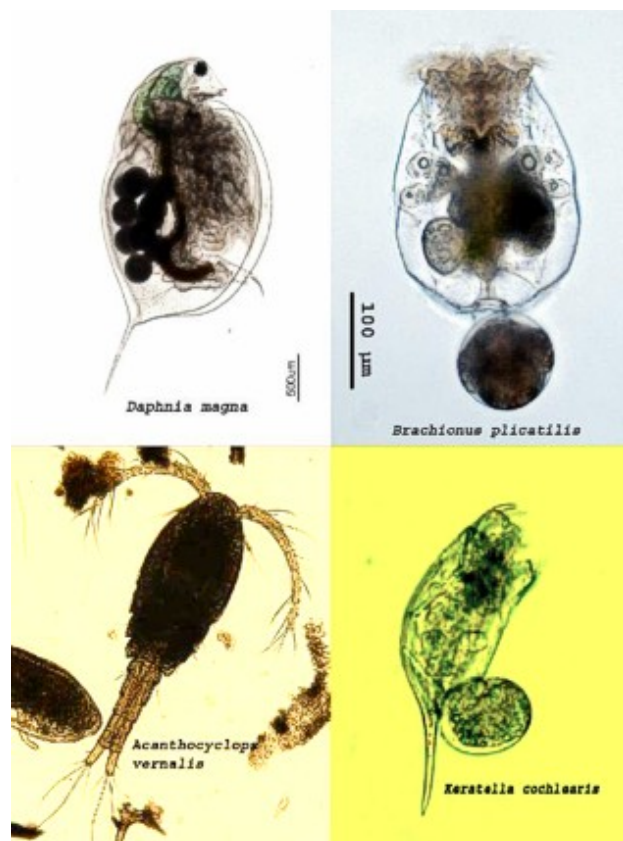


Figura 1.- Ejemplos de rotíferos (*Brachionus plicatilis* y *Keratella cochlearis*), cladóceros (*Daphnia magna*) y copépodos (*Acanthocyclops vernalis*) comunes en sistemas acuáticos.

Los rotíferos juegan un papel fundamental en las cadenas tróficas pelágicas. Son un eslabón entre el fitoplancton y los consumidores secundarios, pero su importancia se acrecienta porque pueden transferir materia y energía desde bacterias y partículas detríticas de pequeño tamaño, que son recursos no utilizables por otros organismos planctónicos. Unas pocas especies pueden ser depredadoras de otras especies de rotíferos.

Los crustáceos planctónicos se dividen en branquiópodos y copépodos. De los distintos ordenes de branquiópodos, los más conocidos y estudiados son los anomópodos, conocidos tradicionalmente como cladóceros. Los copépodos son crustáceos más complejos que se pueden localizar tanto en aguas continentales como en aguas marinas, siendo mucho más abundantes y diversos en aguas marinas que los rotíferos y cladóceros.

Tabla 1. Características generales de los principales grupos del zooplancton de sistemas continentales.

	Tamaño aprox. (mm)	Reproducción	Fuentes principales de alimento	Sistemas acuáticos donde predominan
Rotíferos	0.05-1.5	Partenogenética (sexual ocasionalmente)	- Algas - Detritos - Bacterias - Otros rotíferos	- Eutróficos - Sistemas no limitados en P - Sistemas con peces planctívoros
Cladóceros	0.5-3.0	Partenogenética (sexual ocasionalmente)	- Algas - Bacterias	- Oligotróficos - Sistemas sin peces planctívoros
Copépodos	0.5-2.0	Sexual	- Algas - Rotíferos - Ciliados	- Eutróficos - Sistemas salinos

Zooplankton y estado trófico de los sistemas acuáticos lénticos

Los sistemas acuáticos lénticos se pueden dividir en diferentes tipos de acuerdo con su carga de nutrientes y capacidad productiva. Las actividades humanas contribuyen a incrementar la carga de nutrientes de los sistemas acuáticos provocando la conocida eutrofización.

Las lagunas y embalses mesotróficos y eutróficos son bastante comunes en Europa. Las lagunas someras son particularmente vulnerables a la eutrofización, a variaciones de nivel hídrico y a la infiltración de pesticidas. De forma particular, los sistemas someros oligotróficos están caracterizados por aguas transparentes, presencia de macrófitos en el fondo y pequeñas biomasas y concentraciones de fitoplancton y sólidos en suspensión. Por su parte, los sistemas eutróficos están caracterizados por aguas turbias, ausencia de macrófitos y alta biomasa de fitoplancton (**Fig. 2**). Las poblaciones zooplanctónicas dominantes varían en los sistemas oligotróficos y eutróficos (**Tabla 1**).

La turbidez del agua de un lago afecta inmediatamente a su valor ecológico, económico y recreativo. Por consiguiente, conviene potenciar estrategias encaminadas a reducirla como, por ejemplo, la aplicación de técnicas de biomanipulación. Estas técnicas implican una modificación de la red trófica. Pueden utilizarse diferentes mecanismos: reducción de la resuspensión de sedimentos mediante la eliminación de peces bentívoros y supresión del crecimiento de fitoplancton mediante la eliminación de peces planctívoros que consumen el zooplankton, es decir, sus depredadores. La supresión del crecimiento del fitoplancton requiere un control eficiente de dichas poblaciones por parte del zooplankton, el cual puede no ser suficientemente capaz de reducir de forma significativa las densidades poblacionales de fitoplancton.



Figura 2. A) Laguna Tinaja (Parque Natural de Ruidera): sistema de aguas claras con el fondo cubierto de macrófitos. B) Laguna de Zoñar (Córdoba): sistema eutrófico de aguas turbias.

La superioridad del zooplankton de gran tamaño (generalmente del cladóceros *Daphnia*) como supresor del crecimiento de las poblaciones fitoplanctónicas es la base de muchos estudios de biomanipulación (Lammens *et al.* 1990). Se ha

evidenciado que la importancia relativa del macro-zooplankton como depredador del fitoplancton es mayor en sistemas de estado trófico intermedio. En sistemas oligotróficos y eutróficos, la estructura de tamaños de la comunidad zooplanctónica no afecta a la biomasa de fitoplancton total ni a la biomasa de fitoplancton comestible por el zooplankton (Elser *et al.*, 1990; Morales-Baquero *et al.*, 1994). Sin embargo, las técnicas de biomanipulación pueden tener éxitos apreciables en sistemas hipereutróficos (Declerck *et al.*, 1997). Este hecho sugiere que, en lagunas eutróficas turbias en las que no aparecen especies zooplanctónicas grandes como *Daphnia magna*, puede ser útil el inocularlas al comienzo de la estación de crecimiento como medida adicional a la eliminación de peces planctívoros y bentívoros. Estos peces en muchos casos han sido artificialmente introducidos en las lagunas alterando toda su estructura. Lógicamente, si se lleva a cabo esta acción se deben utilizar preferentemente clones aislados de hábitats similares o cercanos, que es más probable que se adapten mejor a las condiciones específicas del hábitat (DeMeester, 1996). Para lograr una rápida restauración de una pequeña laguna de 1 ha de superficie y una profundidad media de 1 m, la inoculación de 10.000 a 100.000 *Daphnia magna* (1 ind/100 l) puede ser suficiente (Declerck *et al.*, 1997).

Estructura de las comunidades de zooplankton: interacciones planctónicas

Inicialmente, en el estudio del plancton predominaron aproximaciones autoecológicas interesadas por el análisis de la influencia de los factores físicos y químicos del medio sobre los organismos y su sucesión. En consecuencia, la sucesión de especies era generalmente considerada como el resultado de la diferente tolerancia ecológica a varios factores ambientales abióticos, tales como la intensidad de la luz y la densidad del agua o la viscosidad (Hutchinson, 1967). En décadas más recientes los ecólogos del plancton han mostrado un interés creciente en el estudio de las interacciones bióticas, la competencia por recursos comunes y la depredación por invertebrados, manifestando su importancia en la regulación de las comunidades acuáticas. Un resumen esquemático de dichas interacciones se refleja en la **Figura 3**.

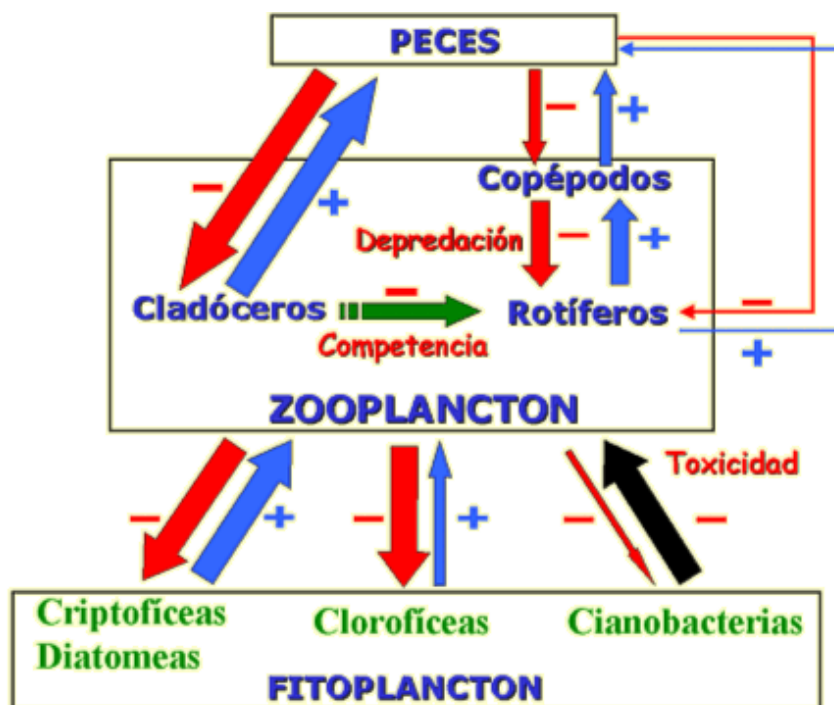


Figura 3. Esquema general de las interacciones biológicas que implican al zooplankton (las flechas con mayor grosor indican un mayor efecto relativo).

Desarrollo de las poblaciones zooplanctónicas y limitación de nutrientes

El desarrollo de las poblaciones de zooplankton no solo va a depender de la cantidad de alimento disponible sino también de su calidad. La diferente calidad nutricional de los diferentes taxones de algas sugiere que el zooplankton estará limitado por la calidad nutricional de las comunidades fitoplanctónicas cuando estas no estén sumamente dominadas por diatomeas o criptofíceas, u otros grupos de algas de alta calidad nutricional (Brett *et al.*, 2000; Ramos-Rodríguez y Conde-Porcuna, 2003).

En los sistemas acuáticos y terrestres el nitrógeno y el fósforo pueden encontrarse en concentraciones más bajas en las plantas que en los herbívoros (Skinner y Cohen, 1994; Sterner y Hessen, 1994) y, en consecuencia, los nutrientes de la dieta pueden limitar el crecimiento y la reproducción de estos organismos. Dentro del zooplankton, los rotíferos son más sensibles

a la limitación de fósforo que los crustáceos (Morales-Baquero y Conde-Porcuna, 2000; Conde-Porcuna *et al.*, 2002). En sistemas oligotróficos, las entradas atmosféricas de fósforo y las diferencias en las cuencas de captación pueden controlar la abundancia de los organismos zooplanctónicos en una escala regional (Morales-Baquero y Conde-Porcuna, 2000).

En los sistemas acuáticos y terrestres el nitrógeno y el fósforo pueden encontrarse en concentraciones más bajas en las plantas que en los herbívoros (Skinner y Cohen, 1994; Sterner y Hessen, 1994) y, en consecuencia, los nutrientes de la dieta pueden limitar el crecimiento y la reproducción de estos organismos. Dentro del zooplancton, los rotíferos son más sensibles a la limitación de fósforo que los crustáceos (Morales-Baquero y Conde-Porcuna, 2000; Conde-Porcuna, 2002). En sistemas oligotróficos, las entradas atmosféricas de fósforo y las diferencias en las cuencas de captación pueden controlar la abundancia de los organismos zooplanctónicos en una escala regional (Morales-Baquero y Conde-Porcuna, 2000).

Al igual que las plantas superiores, las algas tienen razones carbono:fósforo (C:P) y carbono:nitrógeno (C:N) relativamente altas y, bajo limitación de N o P, la razón C:N:P del fitoplancton varía considerablemente. Las algas suelen estar limitadas por P en los ecosistemas acuáticos al final de la primavera (Sommer, 1989; Conde-Porcuna *et al.*, 2002). Diversos estudios experimentales muestran que razones C:P elevadas en el medio se traducen en razones C:P elevadas en las células de las clorofíceas y en razones C:P reducidas en las criptofíceas (Sterner *et al.*, 1993; Ramos-Rodríguez & Conde-Porcuna, 2003). Bajo dichas condiciones, las clorofíceas representan un mal alimento para el zooplancton mientras que las criptofíceas serían un alimento de alta calidad nutricional, hechos evidenciados de forma experimental (Conde-Porcuna, 2000; Ramos-Rodríguez & Conde-Porcuna, 2003). En consecuencia, y paradójicamente, en sistemas acuáticos el zooplancton podría desarrollarse mejor bajo limitación de nutrientes en el medio dependiendo del tipo de población fitoplanctónica dominante.

Interacciones entre poblaciones zooplanctónicas

Los cladóceros, más concretamente el género *Daphnia*, pueden eliminar poblaciones de rotíferos por competencia de explotación por los recursos de algas compartidos, por interferencia mecánica, en la cual los rotíferos son arrastrados a la cámara branquial de *Daphnia* para posteriormente ser expulsados muertos o con graves daños, y/o por interferencia química (Burns y Gilbert, 1986; Conde-Porcuna *et al.*, 1994; Conde-Porcuna, 1998). Estos mecanismos pueden operar simultáneamente en sistemas acuáticos, si bien la interferencia mecánica es el principal mecanismo de supresión de rotíferos cuando los cladóceros tienen un tamaño superior a 1,2 mm. En caso contrario, suele predominar la competencia de explotación por los recursos. En líneas generales, en aquellos sistemas donde la biomasa de cladóceros, en especial de *Daphnia*, sea elevada, la biomasa y riqueza específica de rotíferos será escasa.

Las interacciones intraespecíficas también pueden jugar un papel importante limitando el crecimiento poblacional de las poblaciones zooplanctónicas. Incluso en sistemas hipereutróficos se ha podido evidenciar un alto grado de densidad-dependencia intraespecífica independiente de la disponibilidad de alimento de algas (Declerck *et al.*, 2003). Tanto la interferencia química intraespecífica como los cambios en las estrategias de vida del zooplancton debidos a la interacción intraespecífica pueden ser mecanismos responsables de densidad-dependencias intraespecíficas.

Biodiversidad

Los lagos representan modelos óptimos para el estudio de la riqueza específica en relación a los gradientes ambientales, ya que forman entidades ecológicas que están bien delimitadas en el paisaje (Dodson *et al.*, 2000). Sin embargo, en comparación con los sistemas terrestres, los estudios sobre patrones de diversidad en lagos son escasos (Waide *et al.*, 1999). Como en los biomas terrestres, la riqueza específica en los lagos muestra una gran variedad de respuestas a los gradientes de productividad, dependiendo del taxón y estudio bajo consideración. La interpretación de los patrones de diversidad que se observan en sistemas naturales es complicada ya que diferentes procesos pueden estar teniendo lugar a la vez.

En el Proyecto Europeo BIOMAN realizado recientemente se ha evidenciado, tras estudiar 98 lagos europeos, que la búsqueda de un índice sencillo de diversidad para estimar la riqueza biológica total en un ecosistema sobre una escala regional es, probablemente, poco relevante (Declerck *et al.*, in prep.). En el caso de las lagunas españolas estudiadas en dicho proyecto, se ha observado que la riqueza genérica de rotíferos es mayor en aquellos sistemas con bajos niveles de fósforo total (menos productivos). En el caso de la riqueza específica de cladóceros y crustáceos no parece existir una clara relación con los niveles de fósforo total, mientras que la riqueza de estos grupos tiende a incrementarse cuando los valores de conductividad son reducidos (Declerck *et al.*, in prep.).

Llama especialmente la atención que el análisis de los huevos de resistencia del zooplancton presentes en los sedimentos (**Fig. 4**) puede ser una técnica más eficiente para las medidas de biodiversidad que el muestreo repetitivo de las comunidades activas acuáticas en diferentes localizaciones de las lagunas (Vandekerkhove *et al.*, en prensa; Vandekerkhove *et al.*, in prep.). El desarrollo de los estudios de las formas de resistencia enterradas en el sedimento

durante décadas e incluso siglos se manifestará como una extraordinaria herramienta de reconstrucción del pasado y de predicción de los efectos de cambios ambientales futuros en sistemas acuáticos.

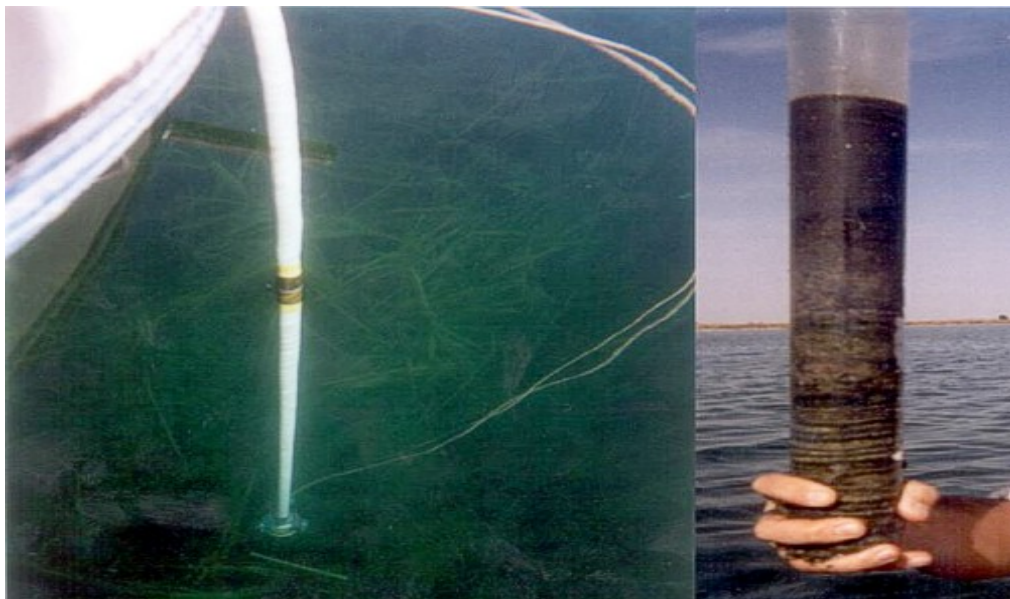


Figura 4. Toma de muestras de los sedimentos para la posterior identificación de formas de resistencia.

Referencias

- Brett, M.T., Müller-Navarra, D.C. y Park, S. 2000. Empirical analyses of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* 45: 1564-1575.
- Burns, C.W. y Gilbert, J.J. 1986. Direct observations of the mechanisms of interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnology and Oceanography* 31: 859-866.
- Conde-Porcuna, J.M. 1998. Chemical interference by *Daphnia* on *Keratella*: a life table experiment. *Journal of Plankton Research* 20: 1637-1644.
- Conde-Porcuna, J.M. 2000. Relative importance of competition with *Daphnia* (Cladocera) and nutrient limitation on *Anuraeopsis* (Rotifera) population dynamics in a laboratory study. *Freshwater Biology* 44: 423-430.
- Conde-Porcuna, J.M., Morales-Baquero, R. y Cruz-Pizarro, L. 1994. Effects of *Daphnia longispina* on rotifer populations in a natural environment: relative importance of food limitation and interference competition. *Journal of Plankton Research* 16: 691-706.
- Conde-Porcuna, J.M., Ramos-Rodríguez, E. y Pérez-Martínez, C. 2002. Correlations between nutrient limitation and zooplankton populations in a mesotrophic reservoir. *Freshwater Biology* 47: 1463-1473.
- Declerck, S., DeMeester, L., Podoor, N. y Conde-Porcuna, J.M. 1997. The relevance of size efficiency to biomanipulation theory: a field test under hypertrophic conditions. *Hydrobiologia* 360: 265-275.
- Declerck, S., Podoor, N., Geenens, V., Conde-Porcuna, J.M. y DeMeester, L. 2003. Intra-specific density dependence in the dynamics of zooplankton under hypertrophic conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 919-928.
- De Meester, 1996. Local genetic differentiation and adaptation in freshwater zooplankton populations: Patterns and processes. *Ecoscience* 3: 385-399.

- Dodson, S.I., Arbott, S.E. y Cottingham, K.L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81: 2662-2679.
- Elser, J.J., Carney, H.J., y Goldman, C.R. 1990. The zooplankton-phytoplankton interface in lakes of contrasting trophic status: an experimental comparison. *Hydrobiologia* 200/201: 69-82.
- Hairton, N.G., Jr. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* 41: 1087-1092.
- Hutchinson, B.P. 1967. *A Treatise on Limnology*. Vol. II. *Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. John Wiley & Sons, New York, Estados Unidos.
- Lammens, E.H.R.R., Gulati, R.D., Meijer, M.L. y Van Donk, E. 1990. The first biomanipulation conference: a synthesis. *Hydrobiologia* 200/201: 619-627.
- Marcus, N.H., Lutz, R., Burnett, W. y Cable, P. 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: Evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39: 154-158.
- Morales-Baquero, R. y Conde-Porcuna, J.M. 2000. Effect of the catchment areas on the abundance of zooplankton in high mountain lakes of Sierra Nevada (Spain). *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27: 1-5.
- Morales-Baquero, R., Conde-Porcuna, J.M. y Cruz-Pizarro, L. 1994. The zooplankton biomass and food availability in four reservoirs of contrasting trophic status. *Archive für Hydrobiologie Beihefte Ergebnisse der Limnologie* 40: 161-173.
- Ramos-Rodríguez, E. y Conde-Porcuna, J.M. 2003. Nutrient limitation on a planktonic rotifer: life history consequences and starvation resistance. *Limnology and Oceanography* 48: 933-938.
- Skinner, R.H. y Cohen, A.C. 1994. Phosphorus nutrition and leaf age effects on sweet potato whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). *Environmental Entomology* 23: 693-698.
- Sommer, U. 1989. *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Sterner, R.W. y Hessen, D.O. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 1-29.
- Vandekerkhove, J., Niessen, B., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde-Porcuna, J.M., Brendonck, L. y De Meester, L. Hatching rate and success of isolated versus non-isolated zooplankton eggs. *Hydrobiologia*, en prensa.
- Waide, R.B., Willing, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P. y Parmenter, R. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 257-300.