SOBREPOSICIÓN DE TAMAÑOS CORPORALES EN
COMUNIDADES DE CRUSTACEOS ZOOPLANCTONICOS
LACUSTRES DE LA PATAGONIA (41-53°S, CHILE)

A SIZE SHARING NULL MODEL FOR ZOOPLANCTONIC CRUSTACEAN
COMMUNITY FROM PATAGONIAN LAKES (38-53° S, CHILE)

Patricio De los Ríos-Escalante¹ & Catterina Sobenes^{2,3}

ABSTRACT

The zooplankton assemblages in Chilean lakes are characterized by their low species number due to the marked oligotrophy of these ecosystems. In this scenario, the present study done a null model analysis of size overlap for zooplankton communities in a wide group of ecosystems in Chilean Patagonia (38-53° S) with the aim to determine the presence or absence of energetic resources that regulate the size structure of the communities. The analysis revealed that the size structure is randomly, this because the resources availability is not limited in spite of the oligotrophy of studied sites. In this scenario, it is probable that the species that join the community are specialized if it is considered the availability resources condition.

Key words: oligotrophy, zooplankton, copepods, cladocerans.

RESUMEN

Los ensambles zooplanctónicos lacustres chilenos se caracterizan por su bajo número de especies lo debido principalmente a la marcada oligotrofia de los ecosistemas. Dentro de este contexto, el presente trabajo realizó un análisis de modelos nulos de sobreposición de tallas corporales para datos de comunidades zooplanctónicas de diversos grupos de ecosistemas lacustres de la Patagonia chilena (38-53°S) con la intención de determinar si existe o no disponibilidad de recursos energéticos que regulen la estructura de las comunidades. Los resultados mostraron que la estructura del tamaño es aleatoria, lo que se debería a

¹ Laboratorio de Ecología Aplicada y Biodiversidad, Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco, Casilla 15-D, Temuco, Chile. patorios@msn.com

² Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

³ Departamento de Ingeniería Ambiental y Recursos Naturales, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Alonso de Rivera 2850, Concepción, Chile.

que la disponibilidad de recursos no es limitada a pesar de la oligotrofia de los sitios. En este contexto, es probable que las especies que forman las comunidades estén especializadas considerando las condiciones de disponibilidad de recursos tróficos.

Palabras clave: oligotrofia, zooplancton, copépodos, cladóceros.

INTRODUCCIÓN

Los cuerpos de agua del sur de los Andes se caracterizan por presentar lagos con grandes profundidades y presentan características particulares al ser oligotróficos, monomícticos y origen glaciario (Thomasson 1963; Campos 1984; Geller 1992; Soto *et al.* 1994; De los Ríos & Soto 2009). Estos lagos poseen ensamblajes zooplanctónicos caracterizados por una baja riqueza de especies con un marcado predominio de dos familias: Centropagidae y Diaptomidae (Soto & Zúñiga 1991; Menu-Marque *et al.* 2000; Soto & De los Ríos 2006). Este predominio de copépodos calanoideos en el zooplancton es diferente a los antecedentes encontrados en el hemisferio norte, donde predominan los cladóceros de la familia Daphnidae (Soto & Zúñiga 1991).

Los crustáceos zooplanctónicos en condiciones de oligotrofia depredarían sobre protozoos ciliados mixotróficos y/o microflagelados (Woelfl 2007), en este escenario la riqueza de especies es baja, siendo notoria la ausencia de cladóceros de la familia Daphnidae y copépodos ciclopoideos (Woelfl *op. cit.*). Estos dos últimos grupos ocurren condiciones de mesotrofia, y simultáneamente desaparecen los ciliados mixotróficos (Modenutti *et al.* 1998; Woelfl *op. cit.*). En lagunas superficiales del sur de Chile *Parabroteas sarsi*, copépodo calanoideo de mayor tamaño, es el depredador más importante de los copépodos, en la cual estudios han evidenciado su alta tasa de alimentación, influenciado por el tamaño y forma de la presa (Balseiro & Vega 1994, Vega 1995, 1996, 1997, 1999), lo cual generaría un impacto en la supervivencia de especies zooplanctónicas (Vega 1998).

Dentro de la ecología de comunidades, se han desarrollado los modelos nulos, los que se basan en que los patrones comunitarios, esto es las especies que componen una comunidad, no tienen patrón regulador, o sea son aleatorias (Gotelli & Graves 1996). Estos modelos han sido considerados recientemente para estudios de comunidades de aguas continentales (De los Ríos 2008), encontrándose

concordancias parciales con otros tipos de enfoques de análisis (De los Ríos & Soto 2009). Dentro de los modelos nulos, la sobreposición de tamaños considera que poblaciones de tamaños similares de una comunidad indicarían que los recursos tróficos están disponibles para las especies (Gotelli & Graves 1996). En este escenario, se realizó un análisis de modelo nulo basado en la sobreposición de tamaños en comunidades zooplanctónicas de diferentes lagos y lagunas de la Patagonia entre los 38 y 53°S.

MATERIALES Y MÉTODOS

Desde ensamblajes zooplanctónicos de lagos y lagunas temporales y permanentes localizadas entre los 43 y 53° S (Tabla 1), se midieron los tamaños corporales de los especímenes observados, considerando estadios juveniles y adultos (Tabla 1). Para el total de datos, se procedió a usar el análisis de estructura de tallas. Con el fin de evaluar la presencia de patrones no aleatorios en la sobreposición de tamaño (Gotelli & Graves 1996) se utilizó el módulo de sobreposición de tamaño del programa Ecosim 1.0 (Gainsbury & Colli 2003; Ward & Beggs 2007; Gotelli & Entsminger 2009). Los datos para este análisis consistieron en una matriz en que cada especie constituye una fila y cada sitio una columna. La entrada de la matriz representa el tamaño promedio de la longitud de cada especie. La matriz original es re-ordenada para generar patrones aleatorios que serían esperados en ausencia de competencia entre especies. Se usaron las siguientes opciones del programa Ecosim: varianza en largo de segmentos como sobreposición métrica de tamaño eso es porque se tiende a medir la tendencia general de las observaciones, así en un ensamble estructurado habría una varianza menor que en un ensamble aleatorio. De igual modo se utilizó transformación logarítmica de manera previa al análisis de los datos lleva a un análisis de tamaño que puede ser adecuado cada vez que hay grandes diferencias en este entre especies (Gainsbury & Colli 2003).

Tabla 1. Promedio y desviación standard (en mm) del datos de largo total para especies zooplanctónicas en los sitios considerados en el presente estudio,

	Maldonado	Esmeralda	Poza cerca de laguna de Los Palos	Poza cerca de Cabeza de Mar	Kon Aiken 4	Kon Aiken 5	Río Seco
Geographical location	47°15' 72°31'	47° 18' 72° 35'	52° 43' 71° 02'	52° 46' 72° 02'	52° 51' 70° 55'	52° 51' 70° 55'	52° 06' 70° 53'
<i>Boeckella gracilipes</i> (Daday, 1901)							
<i>B. gracilis</i> (Daday, 1901)							
<i>B. michaelsoni</i> (Mrázek, 1901)	2,0 ± 0,3	1,6 ± 0,2					
<i>B. poppei</i> (Mrázek, 1901)			2,3 ± 0,2	1,4 ± 0,1	3,7 ± 1,5	1,8 ± 0,7	2,0 ± 0,8
<i>Parabroteas sarsi</i> (Mrázek, 1901)					5,1 ± 0,2	5,0 ± 0,3	
<i>Mesocyclops araucanus</i> (Pilati & Menu-Marque, 2003)							
<i>Microcyclops</i> sp.					0,6 ± 0,2	0,7 ± 0,3	0,7 ± 0,3
Ostracoda indet.			0,9 ± 0,3	0,7 ± 0,1			
<i>Branchinecta gaini</i> (Daday, 1902)					20,1 ± 2,1	20,1 ± 2,1	
<i>Daphnia dadayana</i> (Paggi, 1999)			2,0 ± 0,2		1,9 ± 0,8	1,5 ± 0,6	1,5 ± 0,6
<i>D. pulex</i>							
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	1,5 ± 0,2	1,3 ± 0,2		0,7 ± 0,1			
<i>Neobosmina chilensis</i> (Daday, 1902)	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,1					
<i>Chydorus sphaericus</i>				0,3 ± 0,1			

RESULTADOS

Los resultados del largo total revelan que en los lagos Maldonado y Esmeralda, la especie de mayor tamaño es *Boeckella michaelsoni*, mientras que la de menor tamaño es *Neobosmina chilensis* (Tabla 1). En cuanto a las lagunas permanentes, que son las lagunas cercanas a Laguna Los Palos, Cabeza de mar y Río Seco, la especie de mayor de tamaño es *B. poppei*, mientras que la de menor tamaño fueron ostrácodos, *Chydorus sphaericus* *N. chilensis* y *Microcyclops* respectivamente (Tabla 1). Finalmente para lagunas temporales, como Kon-Aikén 4 y Kon-Aikén 5, el mayor tamaño fue

obtenido por *Branchinecta gaini*, mientras que el menor tamaño fue *Microcyclops* para Kon-Aikén 4 y 5 (Tabla 1). Los resultados del análisis de estructura de tamaño muestran que la estructura de tamaño es aleatoria para todos los sitios estudiados (Tabla 2).

DISCUSIÓN

A pesar de la oligotrofia de los sitios estudiados, los resultados del modelo nulo de sobreposición de tamaño revelan la existencia de recursos tróficos no limitados (Gainsbury & Colli 2003; Ward & Beggs 2007). Aunque los sitios estudiados tienen

Tabla 2. Resultados del análisis de modelo nulo para los sitios estudiados. Valores de "P" menores que 0.05 denotan la presencia de sobreposición de tamaño.

	Maldonado	Esmeralda	Poza cerca de laguna de los Palos	Poza cerca de Cabeza de Mar	Kon Aiken 4	Kon Aiken 5	Río Seco
Índice Observado	0,006	0,001	0,014	0,014	0,038	0,355	0,021
Índice Medio	0,015	0,007	0,010	0,011	0,055	0,689	0,038
Varianza del índice simulado	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,105	0,001
P	0,461	0,689	0,259	0,243	0,579	0,824	0,587

baja concentración de clorofila *a*, principalmente los sitios con *B. gaini* en estos sitios este género y el copépodo *B. poppei* tienen una dieta detritívora y ambas especies coexisten también en cuerpos acuáticos continentales oligotróficos de la Antártica, zona sur de Sudamérica, e islas adyacentes (Paggi 1994, 1996; Pugh *et al.* 2002; Almada *et al.* 2004; Dartnall 2005; Pocięcha & Dumont 2008), mientras que en casos de aumento de la concentración de clorofila está presente la especie *Daphnia dadayana*, y finalmente tenemos la presencia del copépodo zooplánctivo *Parabroteas sarsi* (Hansson & Tranvik 1997, 2003; Hansson *et al.* 1996; Brandl 2005; Buttler *et al.* 2005).

Mientras que en la laguna de Rio Seco, existe alta concentración de clorofila (De los Ríos *et al.*, 2008a) concuerda con los resultados del modelo nulo, siendo probable que los recursos alimenticios sean distribuidos entre la dieta detritívora de *B. poppei*, fitoplancton y bacterias por parte de *D. dadayana* y *Chydorus sphaericus*, y dieta zooplánctiva por parte de copépodos ciclopoideos. Por otro lado en lagos del norte de la Patagonia, como se observó en el presente trabajo para los lagos Maldonado, y Esmeralda, a pesar de la oligotrofia de los sitios en estudio (Soto & Zúñiga 1991; Modenutti *et al.* 1998), la ausencia de una estructuración por tamaño en las comunidades allí existentes indicaría que las especies estarían adaptadas a las condiciones de oligotrofia de los sitios, y por ende la cantidad de recursos alimenticios disponibles no sería un factor limitante para las comunidades existentes (Balseiro *et al.* 2001).

En relación a esto mismo Gainsbury & Colli (2003), indican que los resultados de presencia de sobreposición aleatoria de nicho indican que probablemente habrían procesos de colonización y extinción, lo que sucedería con crustáceos zooplánctónicos (Spencer *et al.* 1999; 2002), porque en el sur de la Patagonia sería una zona de amplia distribución de especies (Menu-Marque *et al.* 2000; De los Ríos, 2008). Si bien la literatura supone la existencia de procesos de dispersión y colonización a partir de huevos en diapausa para crustáceos zooplánctónicos en sur de Sudamérica como posible explicación de la distribución geográfica de especies de crustáceos (Menu-Marque *et al.* 2000), esto no está comprobado, solo hay evidencias otras especies como *Boeckella hamata* en Nueva Zelanda (Hall & Burns 2001a,b)

y *Branchinecta* para el hemisferio norte (Brendonck 1996). Los resultados revelan que los modelos nulos de sobreposición de tamaños corporales concuerdan con la literatura sobre las interacciones tróficas de lagunas poco profundas del sur de la Patagonia (De los Ríos *et al.* 2008a,b), donde es posible encontrar una segregación trófica de los recursos por parte de las especies observadas (Balseiro *et al.* 2001). Los presentes resultados indican que es necesario estudiar con más detalles las relaciones tróficas entre especies zooplánctónicas de ecosistemas lacustres de la Patagonia.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Dirección General de Investigación y Postgrado de la Universidad Católica de Temuco (Proyecto DGI UCT CDA 2007-01), Beca CONICYT D-21080436, el proyecto DIUC Patagonia 210.310.057-1SP y FONDECYT 1110441, y al Dr. Gonzalo Gajardo por el soporte logístico en las actividades en terreno.

LITERATURA CITADA

- Almada, P., L. Allende., G. Tell & I. Izaguirre 2004. Experimental evidence of the grazing impact of *Boeckella poppei* on phytoplankton in a maritime Antarctic lake. *Polar Biology* 28: 39-46
- Balseiro, EG & M. Vega 1994. Vulnerability of *Daphnia middendorffiana* to *Parabroteas sarsi* predation: the role of the tail spine. *Journ. Plankt. Res.*, 16: 783-793
- Brandl, Z. 2005. Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Hydrobiologia* 546: 475-489
- Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia*, 320: 85-97
- Campos, H. 1984. Limnological studies of Araucanian Lakes Chile. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 22, 1319-1327
- Dartnall, J.G. 2005. Freshwater invertebrates of subantarctic South Georgia. *Journal of Natural History*, 39: 3321-3342

- De los Ríos, P & D. Soto 2009. Estudios limnológicos en lagos y lagunas del Parque Nacional Torres del Paine (51° S, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia*, 37:63-71
- De los Ríos, P. 2008. A null model for explain crustacean zooplankton species associations in central and southern Patagonian inland waters. *Anales del Instituto de la Patagonia* 36:25-33
- De los Ríos, P., D.C. Rogers & N. Rivera 2008a. *Branchinecta gaini* Daday 1910 (Branchiopoda, Anostraca) as a bioindicador of oligotrophic and low conductivity shallow ponds in southern Chilean Patagonia. *Crustaceana.*, 81:1025-1034
- De los Ríos, P., N. Rivera & M. Galindo 2008b. The use of null models to explain crustacean zooplankton associations in shallow water bodies of the Magellan region, Chile. *Crustaceana*, 81:1219-1228
- Gainsbury, A.M. & C.R. Colli 2003. Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. *Biotropica*, 35:503-519
- Geller, W. 1992. The temperature stratification and related characteristic of Chilean lakes in midsummer. *Aquatic Science*, 54:37-57
- Gotelli, N.J & G.R. Graves 1996. Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger 2009. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. Jericho, VT 05465
- Hall, C.J & C.W. Burns 2001a. Effects of salinity and temperature on survival and reproduction of *Boeckella hamata* (Copepoda, Calanoida) from a periodically brackish lake. *Journal of Plankton Research* 23:97-103
- Hall, C.J & C.W. Burns 2001b. Hatching of *Boeckella hamata* (Copepoda: Calanoida) resting eggs from sediments of a tidally influenced lake. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35:235-238
- Hansson, L & L. Tranvik 1997. Algal species composition and phosphorus recycling at contrasting grazing pressure: An experimental study in sub-Antarctic lakes with two trophic levels. *Freshwater Biology*, 37:45-53
- Hansson, L.A., H.J. Dartnall., J.C. Ellis-Evans., H. Macalister & L.J. Tranvik 1996. Variations in physical, chemical and biological components in subantarctic lakes of South Georgia. *Ecography*, 19:393-404
- Hansson, L & L. Tranvik 2003. Food webs in sub-Antarctic lakes: a stable isotope approach. *Polar Biology*, 26:783-788
- Menu-Marque, S., J.J. Morrone & C. Locascio De Mitrovich 2000. Distributional patterns of the South American species of *Boeckella* (Copepoda, Centropagidae): a track analysis. *Journal of Crustacean Biology*, 20:262-272
- Modenutti, B.E., E.G. Balseiro., C.P. Queimaliños., D.A. Añón Suárez., M.C. Dieguez & R.J. Albariño 1998. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes and Reservoirs Research and Management*, 3:179-189
- Paggi, J.C. 1994. Ecología alimentaria de *Branchinecta gaini* (Crustacea, Anostraca) en lagunas de la península Potter, Isla 25 de mayo, Shetland del Sur, Antártida. *Tankay.*, 1:111-112
- Paggi, J.C. 1996. Feeding ecology of *Branchinecta gaini* (Crustacea: Anostraca) in ponds of South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology*, 16:13-18
- Pociecha, A & H.J. Dumont 2008. Life cycle of *Boeckella poppei* Mrázek and *Branchinecta gaini* Daday (King George Island, South Shetlands). *Polar Biology*, 31:245-248
- Pugh, P., H. Dartnall & S. Mcinnes 2002. The nonmarine Crustacea of Antarctica and the Islands of the Southern Ocean: biodiversity and biogeography. *Journal of Natural History*, 36:1047-1103
- Soto, D. & L. Zúñiga 1991. Zooplankton assemblages of Chilean temperate lakes: a comparison with North American counterparts. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64:569-581
- Soto, D & P. De Los Ríos 2006. Trophic status and conductivity as regulators of daphnids dominance and zooplankton assemblages in lakes and ponds of Torres del Paine National Park. *Biologia, Bratislava*, 61:541-546
- Soto, D., H. Campos., W. Steffen, O. Parra & L. Zúñiga 1994. The Torres del Paine lake district (Chilean Patagonia): a case of potentially N-limited lakes and ponds. *Archiv für Hydrobiologie*, 99:181-197

- Spencer, M., L. Blaustein., S.S Schwartz & R. Cohen. 1999. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. *Ecological Letters*, 2:157-166
- Spencer, M., S.S Schwartz & L. Blaustein. 2002. Are there fine-scale spatial patterns in community similarity among temporary freshwater pools? *Global Ecology and Biogeography*, 11:71-78
- Thomasson, K. 1963. Araucanian Lakes. *Acta Phytogeographica Suecica*, 47:1-139
- Vega, M.P. 1995. Morphology and defensive structures in the predator-prey interaction: an experimental study of *Parabroteas sarsi*. *Hydrobiologia*, 299:139-145
- Vega, M.P. 1997. The functional response of copepodid stages to adult of *Parabroteas* (Copepoda, Calanoida). *Internationale Revue Gesamt Hydrobiologie*, 82:95-105
- Vega, M. 1998. Impacts of *Parabroteas sarsi* (Copepoda, Calanoida) predation on planktonic cladocerans in a pond of the southern Andes. *Journal of Freshwater Ecology*, 13:383-389
- Vega, M. 1999. Life-stage differences in the diet of *Parabroteas sarsi* (Daday) (Copepoda, Calanoida): A field study. *Limnologia*, 29:186-190
- Villalobos, L. 1994. Zooplankton of andine temperate lakes in Southamerica with special emphasis on the *Daphnia* species: Taxonomy, geographical distribution, ecology, and functional morphology of the filtering apparatus (p. 197). Ph.D. thesis
- Ward, D. & J. Beggs, 2007. Coexistence, habitat patterns and the assembly of ant communities in the Yasawa islands. *Acta Oecologica*, 32:215-223
- Woelfl, S. 2007. The distribution of large mixotrophic ciliates (*Stentor*) in deep North Patagonian lakes (Chile): First results. *Limnologia*, 37:28-36