

Alometría y producción de zooplanctones herbívoros

Allometry and production of herbivore zooplankters

RODRIGO RAMOS-JILIBERTO

Instituto de Biología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile

RESUMEN

El tamaño corporal explica la mayor parte de la variación observada en muchos procesos tales como ingestión, asimilación y respiración de organismos zooplanctónicos. Por otra parte, y a la luz de la hipótesis de eficiencia de tamaño, se ha aceptado desde hace ya 30 años que, en general, la dominancia numérica de poblaciones zooplanctónicas herbívoras es predecible a partir del tamaño relativo, promedio o adulto, de los organismos que las componen. Considerando un número de importantes trabajos publicados, se discuten las bases fisiológicas del proceso de producción en zooplanctones herbívoros (sobre todo dáfidos), en función del tamaño corporal, y se pone en evidencia la necesidad de buscar mecanísticamente la refutación de las hipótesis alométricas propuestas observacionalmente.

Palabras clave: zooplancton, producción, tamaño corporal, alometría.

ABSTRACT

Body size explains most of the observed variation in several processes such as ingestion, assimilation and respiration of zooplankters. On the other hand, and considering the size-efficiency hypothesis, it has been accepted, for more than 30 years, that the numerical dominance of herbivore zooplankton populations is predictable from the relative body size of their individual components. Considering several important papers, the physiological basis of the production process in herbivorous zooplankton are discussed, emphasizing the need of looking for a mechanistic refutation of allometric hypotheses proposed on observational grounds.

Key words: zooplankton, production, body size, allometry.

INTRODUCCION

A partir de observaciones hechas sobre las poblaciones zooplanctónicas de sistemas naturales lacustres se ha aceptado el siguiente patrón: 1) cuando la presión de depredación ejercida por peces planctívoros es importante, la comunidad presa (zooplancton) es dominada por individuos de tamaño pequeño. 2) cuando la presión de depredación ejercida por peces es nula o poco importante, el zooplancton es dominado por poblaciones cuyos organismos constituyentes presentan tamaños corporales grandes.

Brooks & Dodson (1965) plantean una hipótesis explicativa para las tendencias observadas en las abundancias relativas de las poblaciones zooplanctónicas, especialmente cladóceros y copépodos, que coexisten en aguas dulces. Su hipótesis es resumida en dos postulados fundamentales: 1) la depredación por parte de peces planctívoros sobre el zooplancton limnético es tamaño-selectiva, siendo las presas de mayor tamaño corporal las que sufren una depredación más intensa. Esto conduce a la eliminación preferencial de las formas grandes, y a la consecuente dominancia numérica de los pequeños zooplanctones. 2) en ausencia de depredación, las formas de mayor tamaño son numéricamente dominantes debido a su ventaja competitiva relativa sobre las formas de menor tamaño (Hall et al. 1976, Kerfoot & DeMott 1980, Tillmann & Lampert 1984, Sommer 1989, Gliwicz 1990).

Como propone Wiens (1990), los mecanismos que subyacen a los procesos ecológicos de mayor orden están basados en las características fisiológicas y conductuales de los organismos individuales. Por tanto, la búsqueda de una explicación causal a patrones poblacionales como los enunciados

precedentemente podría basarse en un análisis de las propiedades fisiológicas de los organismos involucrados, las cuales determinan su potencialidad de, una vez satisfechos los costos de mantención, acumular energía asignable a crecimiento y/o a reproducción y, en último término, el incremento, persistencia o decremento poblacional en un ambiente definido.

El incremento y persistencia de las poblaciones en su ambiente es un reflejo de sus adecuaciones biológicas respecto del medio referido. Cuando la causa de variación de las tasas de sobrevivencia, reproducción y/o tiempo generacional de los organismos que conforman una población son atribuibles a la acción de otra población coexistente, hablamos de interacciones interespecíficas. En el caso que exista una verdadera interacción competitiva por explotación, el resultado de tal interacción puede relacionarse, sobre la base mecanística de Tilman (1982), con la capacidad de los organismos interactuantes de mantener, bajo condiciones de severa limitación de recurso, tasas productivas poblacionales netas, de valor positivo.

Sin embargo, una situación de dominancia numérica de una población puede explicarse sin referencia absoluta a procesos competitivos, sino sólo como mejores capacidades inherentes de los organismos involucrados, para soportar y utilizar su ambiente (Keddy 1989), rindiendo, así, tasas de productividad que sean proporcionales a su adecuación biológica y puedan, por ello, ser utilizadas como una medida fenotípica de la última. De este modo, capacidad competitiva y productividad constituyen fenómenos claramente distintos, pero al mismo tiempo íntimamente relacionados, puesto que la capacidad competitiva de las poblaciones depende de la expresión, bajo determinadas condiciones, de la productividad relativa de las mismas.

El tamaño corporal aparece como la variable central en las observaciones y argumentos de Brooks & Dodson (1965); rasgo que, por su condición de variable agregada y por su facilidad de medición, se ha constituido en uno de los factores más extensivamente tratados en la literatura fisiológica, ecológica y evolutiva (Schmidt-Nielsen 1985, Peters 1986, Calder 1984). Tal es la importancia de la consideración del tamaño corporal como

variable explicativa y predictiva de la expresión individual y poblacional de organismos planctónicos, que autores como Chow-Fraser & Knoechel (1985) han propuesto que el tratamiento del zooplancton herbívoro como entidades caracterizadas únicamente por su tamaño corporal, independientemente de la afiliación taxonómica, podría permitir una estimación a priori de sus tasas de captación de recurso trófico, determinantes en la potencialidad de crecimiento individual y poblacional.

La disciplina que se encarga del estudio de los efectos del tamaño corporal sobre el conjunto de características estructurales y fisiológicas de los organismos, con implicancias ecológicas y evolutivas, se ha denominado alometría. En general se acepta que un atributo biológico "Y" se relaciona con el tamaño corporal en la forma:

$$Y = iW^p$$

o, transformando logarítmicamente la expresión anterior para obtener una recta:

$$\log Y = \log i + p \log W$$

Las relaciones alométricas de variadas propiedades individuales y también poblacionales han sido establecidas con gran nivel de generalización, aunque a costa de sacrificar precisión. Cuando se aspira a obtener un nivel predictivo aceptable a partir de una hipótesis alométrica se debe restringir el nivel de universalidad de la relación y construir así una nueva hipótesis. Esta transacción entre generalidad versus precisión se verifica para todo tipo de hipótesis científica y es evidente para el caso del comportamiento de diferentes variables en función del tamaño corporal (Peters, 1986).

Es innegable que factores como la temperatura, fotoperiodicidad, concentración de oxígeno, tipos de presas y sus densidades, son elementos importantes en la explicación de las tasas de captación, incorporación y acumulación de energía. Sin embargo, estas variables constituyen restricciones extrínsecas al consumidor, mientras que el tamaño corporal como variable independiente se constituye en un factor intrínseco de los organismos que, obedeciendo leyes físicas, res-

tringe de modo directo o indirecto la expresión de rasgos fundamentales para la determinación de la producción secundaria, y con ello también de la capacidad competitiva.

Dado que resultaría simplista tratar de relacionar de modo directo el tamaño corporal con los patrones de dominancia observados, en este trabajo se pretende examinar y discutir la consistencia de la siguiente hipótesis: el patrón de dominancia poblacional observado en asociaciones zooplanctónicas naturales es explicado por la expresión diferencial del proceso individual-poblacional de productividad secundaria, proceso que estaría determinado por el atributo individual tamaño corporal.

Se presentarán algunos de los modelos alométricos concernientes, que se puedan extraer directa o indirectamente de la literatura y se mencionarán los principales eventos fisiológicos que explican la expresión de tasas de producción individual y poblacional en organismos zooplanctónicos. Se hará referencia especial a Cladocera puesto que constituye, junto a Copepoda, el grupo más importante desde el punto de vista de la capacidad de canalización de la energía hacia eslabones tróficos superiores en las comunidades limnéticas, y también porque se dispone de mayor cantidad de datos, en base a los cuales establecer las tendencias de interés. La nomenclatura taxonómica se mantiene de acuerdo a los respectivos trabajos referidos dentro del texto.

Definición alométrica de la producción secundaria

Siguiendo la ecuación de presupuesto energético, la cantidad de energía acumulada que puede ser asignada a crecimiento individual o a reproducción (P), depende de la diferencia entre asimilación (A) y gasto metabólico (R) (Lampert 1977a, b)

$$P = A - R$$

si, basados en el concepto metabólico de von Bertalanffy (Zaika 1973), definimos A alométricamente como:

$$A = aW^b$$

y análogamente el gasto metabólico:

$$R = cW^d$$

entonces:

$$P = aW^b - cW^d$$

Para intentar explicar la dependencia de P respecto del tamaño corporal, sería fundamental el conocer el rango de valores definidos para los parámetros b y d, los cuales representan la pendiente de la recta graficada sobre escalas logarítmicas (o de la ecuación linealizada mediante logaritmos, graficada en escala decimal), puesto que si se cumple que organismos de mayor tamaño presentan mayores potencialidades productivas en relación a los pequeños, significa que la diferencia entre asimilación y respiración debe relacionarse positivamente con el tamaño corporal. Esto se satisface con $b > d$.

Asimilación

El proceso de asimilación es de central importancia para la producción secundaria, puesto que aquél constituye el real parámetro de entrada energética que debe ser conocido para estimar la última.

La tasa de asimilación es dependiente de 1) la tasa de ingestión, y 2) la proporción de alimento ingerido que es efectivamente absorbido por la pared intestinal (eficiencia de asimilación).

Ingestión y filtración como índices de incorporación de energía

La tasa de ingestión se relaciona con la cantidad de oferta trófica disponible para el consumidor, en una forma típica que se conoce como respuesta funcional. Para un ítem dado, la respuesta funcional Holling tipo I se ajusta bien a la relación entre densidad de alimento y tasa de ingestión para el zooplancton herbívoro, aunque se ha propuesto que las funciones Holling tipo II y similares (como las ecuaciones tipo Michaelis-Menten y Monod), pueden describir igualmente bien dicho comportamiento (Lampert 1977a, Lampert 1987, McCauley et al. 1990). La mínima concentración de alimento que permite la máxima

tasa de ingestión (concentración limitante incipiente o CLI) es un parámetro de importancia pues determina las tasas máximas de consumo, en condiciones de abundancia de alimento.

En la literatura que concierne al forrajeo de zooplancton, los términos ingestión y filtración adquieren distintos significados: tasa de ingestión es la cantidad de alimento que entra al tubo digestivo, por unidad de tiempo; mientras que la tasa de filtración corresponde al volumen de agua que es liberado de partículas alimenticias en una unidad de tiempo (Peters 1984, Lampert 1987). Ambas tasas se pueden encontrar expresadas en términos individuales (por animal) o específicos (por unidad de masa del animal). Desde el punto de vista de la respuesta funcional del consumidor, la tasa de ingestión es directamente proporcional a la concentración de alimento, hasta un punto (la CLI) a partir del cual la tasa de ingestión se hace independiente de la concentración de alimento. La tasa de filtración se comporta diferente, pues ésta se mantiene constante y en su nivel máximo, hasta llegar a la CLI, a partir de la cual esta tasa disminuye conjuntamente con el aumento en la concentración de alimento (Fig. 1).

La tasa de ingestión (I) se relaciona con la tasa de filtración (F), a través de la concentración del alimento (C_A).

$$I = C_A F$$

Por tanto, si la concentración de alimento se mantiene constante durante cada estudio, el exponente de tamaño corporal respecto a la tasa de filtración resulta comparable entre distintos estudios y apropiado como índice de la dependencia de la captación de energía en función del tamaño corporal.

Ya explicado someramente el proceso de consumo de alimento, a continuación se presentarán resultados de algunos trabajos en los que se relacionan tasas de ingestión y filtración con tamaño corporal.

Tasas de ingestión y filtración en función del tamaño corporal

Peters & Downing (1984) revisan la información publicada y establecen modelos de regresión múltiple para explicar la dependencia

de las tasas de ingestión y filtración de cladóceros lacustres, copépodos calanoides marinos y zooplancton total, en función del tamaño corporal (μg peso seco), la temperatura, concentración de alimento y otros factores. El tamaño corporal fue identificado como el factor más explicativo (entre el 66% y el 69%) de la variación de las tasas de ingesta y de filtración. Los exponentes de la relación alométrica entre tasa de filtración y masa corporal fueron: para zooplancton total, 0,546; para cladóceros, 0,75; para copépodos, 0,534.

En los trabajos de Knoechel & Holtby (1986a, 1986b), se estudian las tasas de filtración de seis especies de cladóceros y un copépodo calanoide. El tamaño corporal explica entre el 87% y el 95% de la variación observada, para un rango de tamaño de presas entre $1 \mu\text{m}$ y $20 \mu\text{m}$, con oferta mono-específica y combinada. Todas las especies fueron capaces de ingerir el rango completo de tamaños de presa, aunque los pequeños depredadores consumen más eficientemente las pequeñas presas, y viceversa. Los modelos de Knoechel & Holtby (1986a, 1986b) se transformaron mediante el empleo de regre-

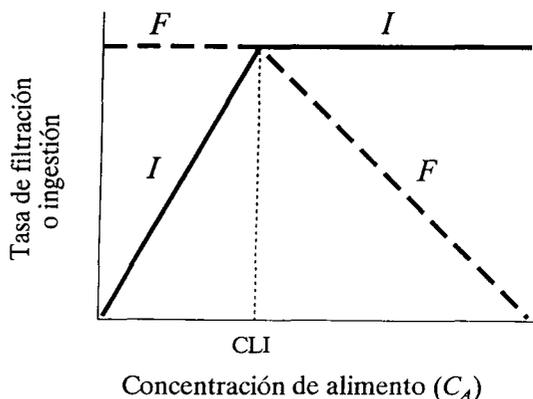


Fig. 1: Representación comparativa esperada para zooplanctones filtradores entre tasas de filtración (F) e ingestión (I), en función de la concentración de alimento disponible como recurso (C_A). Nótese para cada curva las distintas fases de dependencia e independencia respecto de C_A , delimitadas en la concentración limitante incipiente (CLI, ver texto) de alimento.

Comparative representation, expected for filtering zooplankters, between filtering rate (F) and ingestion rate (I), as a function of the food concentration available as resource (C_A). For each curve note the distinct phases of dependence and independence respect to C_A , delimited by the incipient limiting concentration (CLI, see text) of food.

siones masa versus longitud (Botrell et al. 1976), a fin de expresarlos en función de la masa corporal de los organismos (μg de peso seco). Estos resultados establecen una relación alométrica entre la tasa de filtración de los crustáceos planctónicos y su tamaño corporal elevado a los siguientes exponentes: sobre oferta de bacterias, 0,8202; sobre oferta de levadura, 0,9333; sobre oferta de *Pandorina* sp., 1,1289. Los coeficientes de determinación que se obtuvieron para las regresiones originales fueron de 0,874, 0,93 y 0,946, respectivamente.

Por otro lado, los resultados de Jarvis et al. (1988) sugieren que el tamaño corporal explica la mayor parte de la variación observada, siendo el tipo de alimento ofertado el segundo factor, en orden de importancia. Los coeficientes de correlación de los modelos son notablemente mejorados cuando son considerados sólo los cladóceros. Esto último sugiere que la variación residual atribuible a las diferencias morfofuncionales en modos de captura del alimento pasan a ser importantes al tratar el zooplancton herbívoro como unidad de estudio. Parece ser apropiado entonces, cuando se pretende analizar el tamaño corporal como variable independiente, restringir el universo de estudio a un grupo filogenéticamente cercano. Los cladóceros cumplen con este requisito, además de disponerse de gran cantidad de descripciones poblacionales, conductuales y fisiológicas, particularmente para el género *Daphnia*.

Jarvis et al. (1988), realizaron su trabajo con cinco especies de cladóceros, un copépodo calanoide y un rotífero, con un total de quince clases de tamaños. Considerando sólo a los cladóceros, el tamaño corporal explicó hasta el 70% de la variación observada en las tasas de filtración individual medidas in situ sobre partículas alimenticias de un amplio rango de tamaños y disponibles en abundancia.

Transformando la unidad de tamaño original a masa, mediante el mismo procedimiento descrito en párrafos anteriores, los exponentes fueron: 0,632 sobre *Chlorella* sp. (células libres, $r^2 = 0,58$); 0,772 sobre colonias de *Microcystis* sp. (5-20 μm , $r^2 = 0,7$); 1,088 sobre colonias de *Microcystis* sp. (20-100 μm , $r^2 = 0,67$); y $\approx 0,7$ para zooplancton total sobre oferta combinada ($r^2 = 0,43$).

Trabajos más recientes, como el de Mourelatos & Lacroix (1990), confirman que el tamaño corporal es el principal factor que regula las tasas de filtración de los cladóceros planctónicos (44-57% en los coeficientes de determinación). En segundo lugar de importancia se ubica la temperatura ambiental. Las pendientes de la relación obtenida entre tasa de filtración individual y tamaño corporal, para cada especie de cladóceros por separado, se ubican entre 0,77 y 0,89 excepto para bosmínidos (0,47), los cuales tienen un modo de captura de alimento particularmente distinto al resto de los cladóceros limnéticos (DeMott 1982).

Reuniendo los datos que se presentan aquí junto a los recopilados por Jarvis et al. (1988) para establecer la tendencia modal del exponente de la relación alométrica que define las tasas individuales de filtración para el grupo de los cladóceros limnéticos (Fig. 2), se obtiene que 0,8 parece ser una aproximación razonable a un valor representativo de la generalidad de los casos considerados, valor que coincide con el proporcionado por Peters (1986) para las tasas de ingestión de crustáceos. Una vez estimada la magnitud relativa del cambio en ingestión cuando se varía el

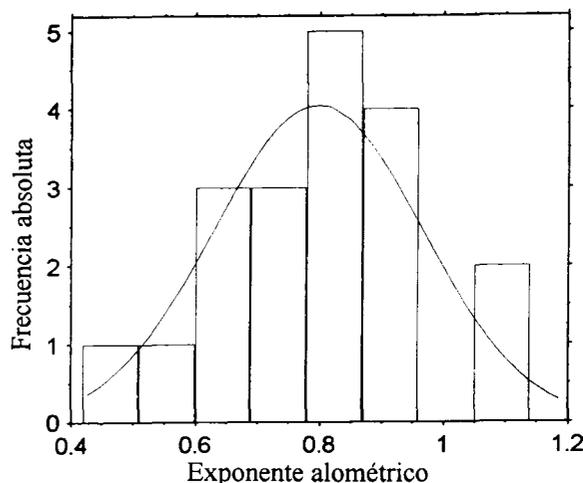


Fig. 2: Distribución de frecuencias del exponente de masa corporal, en la relación alométrica con tasas de filtración. Se sobreimpone una curva normal ajustada (nivel de significancia: 0,9175, prueba de Kolmogorov-Smirnov), media: 0,7968; d.e.: 0,1685.

Frequency distribution of body-mass exponent, in the allometric relationship with filtering rate. A fitted normal curve is overlaid (significance level: 0,9175, Kolmogorov-Smirnov test), mean: 0,7968; s.d.: 0,1685.

tamaño corporal, el cálculo de la relación entre tamaño corporal e incorporación energética a los tejidos, dependerá de la forma de dependencia de aquella fracción de alimento ingerido que es asimilado, respecto del tamaño del animal.

Aunque se reconoce que el tipo de alimento consumido participa como variable de interés en la formulación de modelos multivariados que explican las tasas de ingestión o filtración de organismos planctónicos, comúnmente se sostiene que, en orden a evitar una complejización innecesaria de los modelos, es posible despreciar el impacto de este factor ambiental sobre la actividad alimentaria de los zooplanctones. Sin embargo, en la literatura se encuentra abundante evidencia que implica a las algas verdeazuladas (cianobacterias) como fuente de alimento inadecuado para la comunidad planctónica de aguas dulces, debido, entre otros motivos, a la interferencia mecánica de las colonias filamentosas de cianobacterias sobre los sistemas filtradores del zooplancton crustáceo (Sommer 1989, Gliwicz & Lampert 1990). Los copépodos parecen menos propensos a este efecto (Burns & Xu 1990), debido a que poseen sistemas sensoriales y mecánicos que le permiten una cierta selectividad frente a los alimentos a ingerir. Los cladóceros, sin embargo, presentan una vulnerabilidad de inhibición de sus tasas de filtración en presencia de algas filamentosas, que se relaciona positivamente con el tamaño corporal (Hawkins & Lampert 1989, Gliwicz & Lampert 1990). Este ejemplo nos advierte que las tendencias alométricas de producción obtenidas bajo una condición experimental particular pueden llegar a oponerse radicalmente a las tendencias obtenidas en condiciones, por ejemplo tróficas, diferentes.

Eficiencia de asimilación

El medir las tasas de asimilación directamente haría innecesario incorporar las tasas de ingestión como parámetro de estimación de la producción. Sin embargo, debido a dificultades técnicas o a la naturaleza de cada investigación, los trabajos en los que se estiman tasas de filtración e ingestión del zooplancton herbívoro son mucho más frecuen-

tes que aquellos que miden asimilación. Ello hace importante el conocer la dependencia de la asimilación respecto a la ingestión de partículas alimenticias por parte de los zooplanctones.

Del total del alimento ingerido, una fracción será asimilada. Esta fracción depende de la digestibilidad de la presa, disminuida muchas veces por la presencia de cubiertas extracelulares de mucílago, y de las capacidades intrínsecas del consumidor (restricciones de reacción y procesamiento digestivo, sensu Penry 1993). Sin embargo, la eficiencia de asimilación del zooplancton herbívoro ha sido tradicionalmente relacionada sólo con la digestibilidad de la presa, y aunque hay argumentos y algunas pruebas que permiten sostener que la tasa de tránsito del alimento respecto a un punto del tubo digestivo es constante, no hay información respecto a otros factores que puedan afectar el tiempo de retención del alimento, como por ejemplo modificaciones ambiente-inducidas en el área de absorción intestinal. Como sugiere Penry (1993), las mediciones de digestibilidad o eficiencias de asimilación requieren obligadamente, para efectos explicativos, de mediciones en el tiempo de retención de las partículas alimenticias en el tracto digestivo.

Puesto que las relaciones alométricas que han sido descritas para las tasas de asimilación e ingestión en función del tamaño corporal presentan exponentes muy similares, y las respuestas funcionales para asimilación e ingestión son gráficamente indistinguibles (Lampert 1987), es posible presentar la tasa de incorporación de energía como dependiente linealmente de la tasa de ingestión. De lo anterior se desprende, en forma indirecta, que la eficiencia de asimilación es independiente del tamaño corporal (Lampert 1987, McCauley et al. 1990). Sin embargo sería conveniente someter a prueba dicha hipótesis con ensayos experimentales directos. En relación a la hipótesis planteada se espera entonces que el exponente de la ecuación alométrica para tasas de ingestión o filtración, sea mayor que el exponente alométrico para gasto respiratorio, el cual se discutirá luego de analizar brevemente la posible relación entre magnitud de la oferta energética y tamaño del consumidor.

Captación de partículas alimenticias

La explicación al por qué la tasa de ingestión o filtración de los zooplanctones aumenta junto al tamaño corporal es aún imprecisa.

Los datos sobre tasas de filtración, que se muestran más arriba, sugieren que el tamaño de las partículas alimenticias que se ingieren con mayor eficiencia se relaciona positivamente con el tamaño corporal. Esto se deduce de los exponentes alométricos respecto de las tasas de filtración, los cuales suelen ser mayores mientras mayor sea el tamaño del alimento.

Cierta fracción de la oferta trófica total puede resultar inadecuada para algunos consumidores debido a restricciones morfofuncionales que limitan la ingestión de partículas de ciertos tamaños (excesivamente grandes o pequeñas) o formas (filamentosas o con prolongaciones), o a defensas químicas de la presa, como es el caso de la producción de toxinas por ciertas cianobacterias.

La visión tradicional (Hall et al. 1976) sostiene que las especies de zooplancton de tamaño corporal pequeño son incapaces de utilizar partículas alimenticias superiores a cierto tamaño, que los zooplanctones grandes sí consumen. Esto se traduce en que los organismos consumidores presentarían un espectro de presas potenciales proporcional a su tamaño corporal, lo que brindaría una ventaja competitiva al poseedor de un cuerpo más grande.

La morfología del sistema filtrador de los crustáceos planctónicos determina el rango de tamaños de partícula factible de ser utilizado como oferta alimenticia, cuyos límites superior e inferior, para copépodos y cladóceros, suelen encontrarse alrededor de los 1 μm y 30 μm , respectivamente. Para el caso de cladóceros, el tamaño de la abertura anterior del caparazón es importante en la definición del límite superior de tamaños de partícula disponible como alimento, puesto que elementos de mayor tamaño que dicha abertura no pueden entrar en contacto con los apéndices recolectores y manipuladores del alimento. Los copépodos no estarían sujetos a una restricción de este tipo y se ha observado que ellos presentan preferencia sobre presas de mayor tamaño que las preferidas por

cladóceros (Peters 1984). Por otro lado, la distancia intersetular en los apéndices filtradores de cladóceros y copépodos está fuertemente correlacionadas con el tamaño mínimo de partícula ingerible (Geller & Müller 1981, Brendelberger 1985, Lampert 1987). Sin embargo, sobre una base de comparación inter-específica de los aparatos filtradores, esta distancia intersetular es independiente del tamaño corporal y, por tanto, la habilidad de exportación de partículas pequeñas no sería tamaño-dependiente.

Más aún, considerando sólo las partículas que caen dentro del rango de aceptabilidad de un organismo zooplanctónico, las eficiencias con que ellas son ingeridas son distintas. La explicación radica en que el tamaño de malla filtradora (distancia intersetular) no es homogéneo dentro de un mismo organismo, sino que presenta una distribución normal. Esto explica que la eficiencia de captura e ingestión del alimento en función del tamaño de partícula tiende también a encontrarse normalmente distribuida para cada individuo.

El rango total de tamaños de partículas disponibles como oferta alimenticia se sobrepone extensamente en un buen número de especies zooplanctónicas (Geller & Müller 1981, Brendelberger 1985, Lampert 1987) y, contrariamente a lo propuesto por Brooks & Dodson (1965) y por Hall et al. (1976), no es posible correlacionar este rango con el tamaño corporal de los organismos adultos de las diferentes especies zooplanctónicas.

Los trabajos recién citados sugieren la existencia de gremios tróficos dentro de la comunidad zooplanctónica, caracterizados sobre la base del rango de tamaño de sus presas potenciales. La estructuración de estos gremios es independiente del tamaño corporal y de afiliación taxonómica.

Respiración

La fracción de la energía asimilada que se destina a satisfacer las demandas de todos los procesos individuales que no signifiquen reproducción o crecimiento, se manifiesta a través del gasto respiratorio, y éste determina entonces la eficiencia de retención energética y la productividad neta del organismo. La hipótesis de Brooks & Dodson (1965) propone que esta tasa de acumulación de biomasa

como crecimiento o su utilización en reproducción debe relacionarse positivamente con el tamaño corporal de los zooplanctones (Hall et al. 1976, Gliwicz 1990).

La dependencia del gasto respiratorio respecto del tamaño corporal del zooplancton herbívoro ha sido estudiada extensivamente, pero las dificultades metodológicas se han traducido en una dispersión importante de los datos generados (Lampert 1984, Peters 1987). Una dificultad adicional, atendiendo a La Barbera (1989), radica en el tratamiento indistinto que ejecutan algunos autores a las tendencias interespecíficas e intraespecíficas, cuando establecen relaciones alométricas respecto del gasto metabólico (véase Peters 1987). Lo anterior es importante, puesto que, en un caso, las diferencias interespecíficas de tamaño corporal están mezcladas con diferencias en la totalidad de características que se derivan de las distancias filogenéticas y, en el otro, las diferencias de tamaño se confunden con las desigualdades de desarrollo o de etapas de la historia de vida de los organismos.

Es particularmente incierta, aún, la respuesta de la respiración respecto a la concentración de alimento en la que se realizan las mediciones, puesto que aunque podría esperarse un aumento del gasto metabólico con la ingestión (por aumento en la acción dinámica específica), se han registrado también tendencias de estabilización y descenso del gasto respiratorio con el aumento de la concentración de alimento (Lampert 1977b).

Entre los trabajos más citados, que estiman la relación general entre respiración y tamaño corporal, Richman (1958) encontró para *Daphnia pulex* una pendiente de 0,881 en su regresión de consumo de oxígeno versus masa corporal, transformados logarítmicamente. Lynch et al. (1986) encontraron una pendiente de 0,897 para *Daphnia ambigua* y 1,090 para *Daphnia pulex*. Glazier (1991) estableció una pendiente de 0,95 para *Daphnia magna*. Los coeficientes de correlación fueron, para todos los casos anteriores, superiores a 0,9.

Se realizaron, a partir de los datos recopilados por Lampert (1984), regresiones lineales entre gasto respiratorio y masa corporal, ambos transformados logarítmicamente, a fin

de analizar la respuesta alométrica del gasto respiratorio sobre una base interespecífica. La pendiente para 21 grupos de crustáceos limnéticos, pertenecientes a 16 distintas especies, fue de 0,82 ($r = 0,97$). Considerando sólo los cladóceros, la pendiente fue de 0,79 ($r = 0,99$), y 0,76 ($r = 0,92$) para copépodos solamente (Fig. 3).

En este trabajo, los valores obtenidos son próximos a los aportados para los mismos grupos por Peters (1986), aunque hay que considerar que estos cálculos se realizaron a partir de datos promedios como variables dependiente e independiente. Aunque, de disponer de los datos originales, sería conveniente realizar un análisis estadístico para detectar diferencias entre pendientes, es notorio que los valores del exponente alométrico

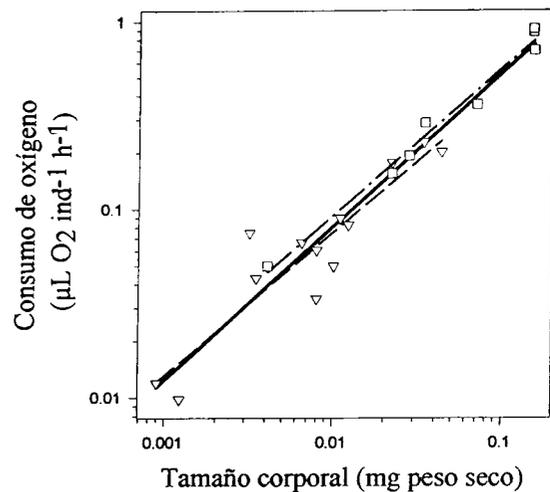


Fig. 3: Relación entre gasto metabólico estándar y tamaño corporal para 21 grupos (16 especies) de microcrustáceos planctónicos. Triángulos indican copépodos, cuadrados indican cladóceros. La línea continua es la recta de regresión para el total de datos, con pendiente = 0,82 ($r = 0,97$, $p < 0,0001$); la línea de trazos es la recta de regresión para copépodos, con pendiente = 0,76 ($r = 0,92$, $p < 0,0001$) y la línea de trazos y puntos es la recta de regresión para cladóceros, con pendiente = 0,79 ($r = 0,99$, $p < 0,0001$). Los datos fueron tomados de Lampert (1984).

Relationship between standard metabolic demand and body size, for 21 groups (16 species) of planktonic microcrustaceans. Triangles indicate copepods, squares indicate cladocerans. Solid line is the regression for the whole data set, with slope = 0,82 ($r = 0,97$, $p < 0,0001$); dashed regression line is for copepods, with slope = 0,76 ($r = 0,92$, $p < 0,0001$) and dotted-dashed regression line is for cladocerans, with slope = 0,79 ($r = 0,99$, $p < 0,0001$). Data obtained from Lampert (1984).

para gasto metabólico estándar son muy cercanos al mismo parámetro para incorporación energética, y al considerar la variación residual en torno a ellos, se hacen indistinguibles. Aunque este resultado no constituye una refutación sólida a la hipótesis inicial, sí invita a diseñar el ensayo empírico para esto.

Requerimientos tróficos mínimos y tamaño corporal

Quizá la falta más importante que aparece en los trabajos de Brooks & Dodson (1965) y Hall et al. (1976) es que confunden la potencialidad de desarrollo de grandes tasas de producción, con una mayor capacidad competitiva. Aunque ambas características poblacionales podrían llegar a determinar las abundancias relativas en los ecosistemas, los mecanismos que operan son diferentes. Para estudiar la capacidad competitiva de los organismos en relación a su tamaño, Gliwicz (1990) realiza una interesante prueba que apoya, desde esta perspectiva, la hipótesis de Brooks & Dodson, al establecer en laboratorio, con oferta monoespecífica y estable, que para ocho especies de cladóceros dáfnidos, la concentración de alimento en la que los animales presentan una producción igual a cero ($A = R$), llamada concentración umbral individual de alimento (CUI en Fig. 4; véase también Lampert & Schober 1980), fue inversamente correlacionada con el tamaño corporal. Es decir, los animales más pequeñas satisfacen sus gastos individuales de mantención bajo condiciones de mayor abundancia de alimento. Las especies de mayor tamaño, por el contrario, aparecen resistentes a condiciones más severas de limitación trófica. Este trabajo fue realizado sobre un grupo filogenéticamente cercano de animales, aunque con capacidades diferenciales de captación de alimento.

En ambientes estables y libres de depredadores, la persistencia de poblaciones zooplanctónicas estará definida por la capacidad relativa de los organismos de sobrevivir y reproducirse, manteniendo una concentración de recurso trófico por bajo de los mínimos aceptables por las poblaciones competidoras. Bajo esta perspectiva, los resultados de Gliwicz (1990) sugieren que, al menos para

el conjunto de sus condiciones experimentales, la capacidad de los organismos para excluir competitivamente a sus similares vía explotación de alimento sería, bajo las hipótesis de Tilman (1982), tamaño-dependiente. Sin embargo, la complejidad estructural y la dinámica espacial y temporal de las condiciones naturales en los ambientes acuáticos no permiten extrapolar con facilidad sus conclusiones al terreno.

Es conveniente considerar aquí que la probable dependencia de la CUI respecto del tamaño corporal no implica necesariamente que la concentración umbral poblacional (CUP, Fig. 4), en la cual las tasas de natalidad y mortalidad de la población son iguales, siga el mismo patrón alométrico. Bajo la teoría mecanística de la interacción competitiva (Tilman 1982) la CUP es realmente el parámetro definitorio del resultado de la interacción.

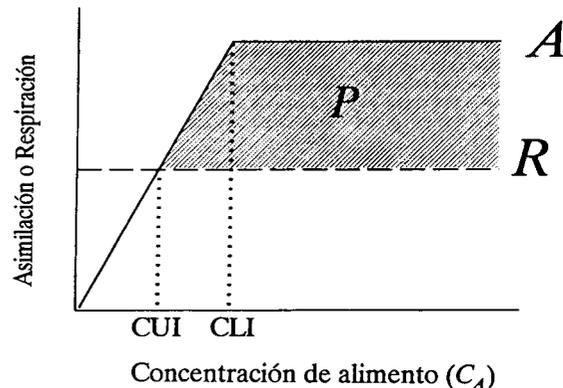


Fig. 4: Representación gráfica del comportamiento esperado de las tasas de asimilación (A) y respiración (R) en función de la concentración alimento (C_A). Se supone una respuesta funcional Holling tipo I y un gasto metabólico uniforme. El área achurada señala una producción (P) positiva. La concentración umbral individual (CUI, ver texto) ocurre donde $A = R$ y $P = 0$. La concentración umbral poblacional (CUP, ver texto), donde $r = 0$, se encuentra en algún punto entre CUI y CLI (definida en texto y Fig. 1).

Graphic representation of the expected behavior of assimilation (A) and respiration (R) rates, as a function of food concentration (C_A). A Holling type I functional response and a uniform metabolic loss were assumed. The shaded area signs a positive production (P). The individual threshold concentration (CUI, see text) occurs where $A = R$ and $P = 0$. The populational threshold concentration (CUP, see text), with $r = 0$, lies in some point between CUI and CLI (defined in the text and Fig. 1).

COMENTARIOS FINALES

La dominancia numérica que presentan ciertas poblaciones zooplanctónicas naturales en un momento particular puede explicarse por fenómenos diferentes, entre los que es necesario discernir explícitamente. En ausencia de presiones de depredación importantes, una clase de fenómenos puede corresponder a competencia interespecífica, generalmente por explotación del recurso trófico (pico y nanoplancton). Otra clase diferente de fenómenos ocurre cuando las abundancias de ciertas poblaciones son reguladas por las capacidades intrínsecas diferenciales, para la tolerancia y la explotación de las condiciones y recursos ambientales. De este modo, los mayores valores de adecuación biológica para cada población zooplanctónica pueden segregarse espacial y/o temporalmente como reflejo de las variaciones ambientales.

La aparente relación, bajo condiciones experimentales definidas, de las concentraciones umbrales de alimento respecto del tamaño corporal, sugiere que el balance entre asimilación y respiración puede ser descrito alométricamente. Esto incentiva la búsqueda mecanística del entendimiento del comportamiento de los elementos que intervienen en el resultado productivo, y confirma el valor de las relaciones alométricas como hipótesis de nulidad en investigaciones que intenten llegar a explicar y predecir el funcionamiento de organismos planctónicos y su efecto sobre los niveles de organización de mayor orden.

Por otro lado, y debido a la enorme cantidad de supuestos bajo los cuales podrían replicarse los resultados obtenidos por Gliwicz (1990), el tamaño corporal de los organismos zooplanctónicos, por sí solo, no permite predecir el resultado final de una interacción competitiva en condiciones naturales (Frost 1980, Gliwicz 1990). Esto puede deberse, principalmente, a que las diferencias taxa-específicas en modos de captura, eficiencias de captura sobre determinadas presas y sensibilidad diferencial frente a la presencia de algas filamentosas, pueden determinar diferentes patrones de dominancia poblacional, dependiendo de las condiciones pico y nanoplanctónica particulares del momento y del lugar Tilmann & Lampert 1984).

La hipótesis planteada en la introducción emerge de la cadena rasgo-proceso-patrón, que conecta mecanísticamente atributos individuales determinados genéticamente y modulados por el ambiente, con patrones ecológicos de mayor orden. Sin embargo, los datos presentados aquí no permiten afirmar que la tasa de producción, entendida como la diferencia entre las tasas de asimilación y respiración, se relaciona positivamente con el tamaño corporal, aunque la posible independencia de esas variables debe ser probada en experiencias ad hoc. Por otro lado, las diferencias en los rangos utilizables de tamaños de las presas para el zooplancton parecen ser independientes del tamaño corporal, y no explican las tasas de ingestión-filtración tamaño-dependientes. Deberían estudiarse con mayor énfasis las restricciones de reacción y procesamiento digestivo, que puedan intervenir en la expresión de las tasas de incorporación de energía.

La información reunida en este trabajo sugiere que tanto las tasas de filtración como el gasto metabólico de los zooplanctones herbívoros son proporcionales a la masa corporal, elevada a un exponente algo mayor que el establecido según la regla general de Kleiber (Calder 1984, Peters 1986). Por lo tanto, un exponente de 0,8 podría utilizarse, como una mejor aproximación general, para el universo de los organismos considerados aquí.

La existencia de una variación residual importante en los parámetros de producción respecto al tamaño corporal, explicada, en parte, por diferencias ambiente-específicas, edad-específicas y taxa-específicas, parece deberse al hecho que las investigaciones conducentes central o lateralmente a establecer la dependencia de la habilidad competitiva y/o productividad de los organismos zooplanctónicos, respecto del tamaño corporal, han sido mayoritariamente observacionales y, por tanto, sin un adecuado aislamiento de la variable de interés respecto de factores adicionales, ambientales e intrínsecos. Ello hace sugerir que futuros estudios que intenten establecer la dependencia pura de una variable respecto del tamaño corporal, deberían procurar eliminar el efecto de ruido de variables no controladas, especialmente de diseño estructural. La ingeniería alométrica (sensu

Sinervo & Huey 1990) podría, de desarrollarse una técnica adecuada, ofrecer posibilidades de aplicación futura al problema del tamaño corporal como posible estructurador de comunidades zooplanctónicas.

Finalmente, el hecho de que la mayor parte de la información ecofisiológica de organismos zooplanctónicos se centre en cladóceros, en especial *Daphnia*, recalca la importancia de modelar a otras especies, a fin de explicar con propiedad ciertos rasgos comunitarios y ecosistémicos. La elección de las especies claves debería realizarse a la luz de observaciones sistemáticas y detalladas del comportamiento de la comunidad planctónica en nuestros sistemas naturales. El descubrimiento de patrones bióticos respecto al plancton animal de lagos, ríos y aguas marinas chilenos es una tarea urgente y científicamente prometedora, la cual, salvo honrosas excepciones, no se encuentra siquiera esbozada.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Francisco Bozinovic, de la Facultad de Ciencias de la U. de Chile, quien motivó la realización de este artículo durante su curso de postgrado "Fisiología Ecológica", en 1994, y aportó además importantes sugerencias que mejoraron la calidad del trabajo. Al Dr. Luis Zúñiga y a la Dra. Lorena Villalobos, por sus valiosas críticas al manuscrito inicial. A dos revisores anónimos, por sus atinados consejos respecto al orden y coherencia del escrito.

LITERATURA CITADA

- BOTTRELL HH, A DUNCAN, ZM GLIWICZ, E GRYGIEREK, A HERZIG, A HILLBRICHT-ILKOWSKA, H KURASAWA, P LARSSON & T WEGLENSKA (1976) A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419-456.
- BRENDELBERGER H (1985) Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with Cladocera. *Archiv für Hydrobiologie* 21: 135-146.
- BURNS CW & Z XU (1990) Calanoid copepods feeding on algae and filamentous cyanobacteria: rates of ingestion, defaecation and effects on trichome length. *Journal of Plankton Research* 12: 201-213.
- BROOKS JL & SI DODSON (1965) Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- CALDER WA II (1984) Size, function and life history. Harvard University Press, Cambridge. xii + 431 pp.
- CHOW-FRASER P & R KNOECHEL (1985) Factors regulating in situ filtering rates of Cladocera. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 567-576.
- FROST BW (1980) The inadequacy of body size as an indicator of niches in the zooplankton. *American Society of Limnology and Oceanography Special Symposium* 3: 742-753.
- GELLER W & H MÜLLER (1981) The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh sizes and their implications on food selectivity. *Oecología* 49: 316-321.
- GLAZIER DS (1991) Separating the respiration rates of embryos and brooding females of *Daphnia magna*: implication for the cost of brooding and the allometry of metabolic rate. *Limnology and Oceanography* 36: 354-362.
- GLIWICZ ZM (1990) Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343: 638-640.
- GLIWICZ ZM & W LAMPERT (1990) Food thresholds in *Daphnia species* in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology* 71: 691-702.
- HALL DJ, ST THRELKELD, CW BURNS & PH CROWLEY (1976) The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 177-208.
- HAWKINS P & W LAMPERT (1989) The effect of *Daphnia* body size on filtering rate inhibition in the presence of a filamentous cyanobacterium. *Limnology and Oceanography* 34: 1084-1089.
- JARVIS AC, RC HART & S COMBRINK (1988) Cladoceran filtration rate-body length relations: model improvements developed for a *Microcystis*-dominated hypertrophic reservoir. *Journal of Plankton Research* 10: 115-131.
- KEDDY PA (1989) Competition. Population and community biology series, Chapman and Hall, London. x + 202 pp.
- KNOECHEL R & LB HOLTBY (1986a) Construction and validation of a body-length-based model for the prediction of cladoceran community filtering rates. *Limnology and Oceanography* 31: 1-16.
- KNOECHEL R & LB HOLTBY (1986b) Cladoceran filtering rate: body-length relationships for bacterial and large algal particles. *Limnology and Oceanography* 31: 195-200.
- LA-BARBERA M (1989) Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 97-117.
- LAMPERT W (1977a) Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. II. The dependence of carbon assimilation on animal size, temperature, food concentration, and diet species. *Archiv für Hydrobiologie* 48: 310-335.
- LAMPERT W (1977b) Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. III. Production and production efficiency. *Archiv für Hydrobiologie* 48: 336-360.
- LAMPERT W (1984) The measurement of respiration. In: Downing JA & FH Rigler (eds) A manual for the assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP handbook 17: 413-468. Blackwell scientific publications, Oxford.
- LAMPERT W (1987) Feeding and nutrition in *Daphnia*. In: Peters RH & R De Bernardi (eds) *Daphnia*. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia 45: 143-192. Pallanza.
- LAMPERT W & SCHOBBER (1980) The importance of "threshold" food concentration. *American Society of Limnology and Oceanography Special Symposium* 3: 264-267.

- LYNCH M, LJ WEIDER & W LAMPERT (1986) Measurement of the carbon balance in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 31: 17-33.
- Mc CAULEY E, WW MURDOCH, RM NISBET & WSC GURNEY (1990) The physiological ecology of *Daphnia*: development of a model a growth and reproduction. *Ecology* 71: 703-715.
- MOURELATOS S & G LACROIX (1990) In situ filtering rates of Cladocera: effect of body length, temperature, and food concentration. *Limnology and Oceanography* 35: 1101-1111.
- PENRY DL (1993) Digestive constraints on diet selection. In: Hughes RN (ed) *Diet selection. An interdisciplinary approach to foraging behaviour*: 32-55. Blackwell scientific publications, Oxford.
- PETERS RH (1984) Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. In: Downing JA & FH Rigler (eds) *A manual for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP handbook 17: 337-412. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PETERS RH (1986) The ecological implications of body size. Cambridge University Press. xii + 329 pp.
- PETERS RH (1987) Metabolism in *Daphnia*. In: Peters RH & R De Bernardi (eds) *Daphnia*. *Memorie dell'Istituto italiano di Idrobiologia* 45: 193-243. Pallanza.
- PETERS RH & JA DOWNING (1984) Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnology and Oceanography* 29: 763-784.
- RICHMAN S (1958) The transformation of energy by *Daphnia pulex*. *Ecological Monographs* 28: 273-291.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1985) *Scaling. Why animal size is so important?* Cambridge University Press, Cambridge. xi + 241 pp.
- SINERVO B & RB HUEY (1990) Allometric engineering: an experimental test of the causes of interpopulational differences in performance. *Science* 248: 1106-1108.
- SOMMER U, ed (1989) *Plankton ecology. Succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin. x + 369 pp.
- TILMAN D (1982) *Resource competition and community structure*. *Monographs in Population Biology* 17, Princeton University Press, Princeton 269 pp.
- TILLMANN U & W LAMPERT (1984) Competitive ability of differently sized *Daphnia* species: an experimental test. *Journal of Freshwater Ecology* 2: 311-323.
- WIENS JA (1990) *Ecology 2000: an essay on future directions in ecology*. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 309-315.
- ZAIKA VE (1973) *Specific production of aquatic invertebrates*. Wiley & Sons, New York. 154 pp.