

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE POBLACIÓN DE *TIGRIOPUS CALIFORNICUS* (COPEPODA, HARPACTICOIDA) *

Rubén J. LOMBARDO ** y Rosa E. PALLARES ***

SUMMARY: From January 1976 to July 1979, samples of a population of the copepod *Tigriopus californicus* were collected at monthly intervals on lower supralittoral level tide pools at Peninsula Foca, ria Deseado (Santa Cruz).

Density and samples composition in males, ovigerous and nonovigerous females, coupled individuals and juveniles were determined. Females usually were significantly more abundant than males. The seasonal density changes are considered with respect to the physical environment. Copepods were present throughout the year, but abundance in summer is several orders of magnitude greater than in winter, through a rapid autumn decline. A large density increase in spring complete the annual cycle. The frequency of this maxima and minima appeared to be periodic in time during the sampling years, in annual cycles. Natural mortality and instantaneous rates of population increase were estimated, and the last compared with the species reproductive potential (computed "in vitro", previously published). The periodic density fluctuation is considered with respect to the seasonal changes in poblational structure through cyclical modifications of the instantaneous rates of population increase.

INTRODUCCIÓN

En el presente trabajo hemos intentado conocer la estructura y dinámica poblacional de *Tigriopus californicus* (Copepoda, Harpacticoida) basándonos en muestreos realizados en el hábitat natural.

El género *Tigriopus* presenta varias especies que habitan en un ambiente caracterizado por soportar amplias fluctuaciones. Se trata de piletas de marea poco profundas, ubicadas en el Supralitoral inferior, alimentadas normalmente por salpicaduras o "spray".

*Contribución Científica N° 184 del Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA).

** Investigador permanente del CIBIMA. Carrera del Personal de Apoyo a la Investigación y Desarrollo. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

*** Investigador permanente del CIBIMA, Carrera del Investigador Científico. (CONICET).

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325 — 108X	v.8	n.15	pág. 65-77	marzo 1981
--------	-----------	---------------------	-----	------	---------------	---------------

Muchas investigaciones se han realizado con las especies de este género, habiéndose obtenido interesante información respecto a su alimentación, ciclo de vida, comportamiento, resistencia a factores bióticos y abióticos, fisiología, etc., siendo las especies más utilizadas *T. brevicornis*, *T. fulvus* y *T. japonicus*.

En nuestra costa patagónica se presenta *T. californicus*, muy abundante en las roquerías de Península Foca, ría Deseado (Santa Cruz), formando una población casi pura durante todo el año. Con ella se han realizado observaciones en cultivos, de su ciclo de vida y comportamiento (Pallares, 1980). Se obtuvieron también datos fisiológicos respecto a su tasa respiratoria y presencia de proteínas con individuos tomados directamente de su ambiente natural (Pallares y Duville, 1973 y 1974).

En esta oportunidad obtuvimos, realizando muestreos mensuales, una serie de datos cuantitativos de la población en su hábitat natural, y su fluctuación a través de tres años y seis meses (enero de 1976 a julio de 1979).

Se determinó la variación de cada estado biológico y su correlación entre sí y respecto al total de la población, y la fluctuación de los mismos respecto a la salinidad y temperatura del agua de la pileta de marea, tomadas en el momento del muestreo.

Obtuvimos también la proporción sexual mensual de la población desde I. 1976 a VII. 1979, determinándose puntos altamente significativos, repitiéndose éstos en el mes de junio de cada año.

Se estimaron las tasas naturales de mortalidad y de incremento neto poblacional y además, se analizó qué proporción del potencial reproductivo de la especie calculado en cultivos (Pallares, 1980) es aprovechado en este ambiente.

MATERIAL Y MÉTODOS

Hemos trabajado con una población de *Tigriopus californicus* que habita en las piletas de marea del Supralitoral inferior de la ría Deseado, Sta. Cruz, cuyas características fisiográficas y biológicas se pueden consultar en un trabajo anterior (Pallares, 1980).

El muestreo consistió en la extracción de muestras planctónicas de la pileta indicada, con periodos que oscilaron entre 25 y 35 días. Se utilizó una red de plancton manual de malla 14 XX (90 μ de abertura). El volumen filtrado fue de 4 litros, que se concentró en un recipiente de 500 cm³. En el momento del muestreo se tomaron datos de temperatura y se determinó la salinidad del agua de la pileta. La muestra se fijó inmediatamente en formol neutro al 5%.

La extracción de las muestras estuvo a cargo del personal de la Estación de Biología Marina Puerto Deseado.

Una vez obtenida la muestra ya fijada se procedió a realizar el recuento total de los individuos de cada estado biológico. *Total de hembras adultas no ovígeras, total de hembras ovígeras, total de machos, total de parejas y total de juveniles*. Con respecto a estos últimos, solo hemos considerado los estados "copepodito", no se contaron "nauplius" porque son de hábitos bentónicos.

De esto se obtuvo el *total de población de adultos*, en el que se consideraron las hembras no ovígeras, hembras ovígeras, machos y machos acoplados. En

el *total de población de juveniles* se sumó a la población de juveniles libres, las hembras acopladas, y para obtener el *total de población de hembras*, se sumaron las hembras adultas no ovígeras y las ovígeras. Para el caso del *total de población de machos*, se sumó al total de machos adultos el de los machos acoplados.

Con estos datos se determinaron los porcentajes de cada estado biológico respecto de la población total y la fluctuación del *total* de adultos respecto al *total de juveniles*.

Del total de machos y hembras se determinó la proporción sexual de la población mensualmente a través del lapso indicado.

Se analizó la correlación entre los diferentes estados biológicos, ajustando cuatro modelos (lineal, potencial, logarítmico y exponencial) con y sin transformación angular de las unidades porcentuales (Bliss, 1970). Los mismos modelos se ajustaron para el análisis de correlación entre temperatura y salinidad.

Se probó la significación de la diferencia de la proporción de hembras en la población adulta respecto de $1/2$, como representativa de la proporción $1 : 1$, mes a mes, mediante prueba de Chi cuadrado (X^2) (Bliss, 1970). Considerando $1/2$ como el valor del parámetro "p" de la distribución binomial de los sexos en la población adulta, $X^2 = (TH - 0,5 TPA)^2 / (0,25 TPA)$, donde TH = total de hembras y TPA = total de población adulta.

Considerando que el crecimiento y disminución poblacionales sean procesos estocásticos (Margaleff, 1978) y que la variación de la densidad poblacional no presenta formas logísticas, sino de tipo exponenciales positivas y negativas alternadas de manera relativamente brusca, se seleccionó para el estudio de la dinámica poblacional el modelo de natalidad y mortandad puras (Bailey, 1964). Las características del ciclo reproductivo de la especie (Pallares, 1980) permiten ajustar el modelo a las densidades de hembras adultas, considerando que en ningún momento hay defecto tal de machos en la población, que no todas las hembras sean capaces de reproducirse. Durante los períodos en que se estimaron las tasas de incremento neto poblacional se considera que la población tiene una distribución de edades relativamente estable.

Siendo la ecuación diferencial del proceso seleccionado,

$$\frac{d P_N(t)}{d t} = - N(A+m) P_N(t) + A(N-1) P_{N-1}(t) + m(N+1) P_{N+1}(t),$$

donde:

$P_N(t)$ = probabilidad de que la población sea de tamaño N en el instante t;
A = tasa de incremento individual (natalidad); m = tasa de mortalidad individual.

De esta ecuación se determina directamente la media del tamaño poblacional en el instante t como:

$$\frac{d M(N/t)}{M(N/t)} = (A - m) dt \quad \text{donde } M = \text{media}$$

Entonces, denominando N_0 al tamaño poblacional en t_0 : $M(N/t) = N_0 e^{(A-m)t}$
donde $A - m = r$ = tasa de incremento neto. Coincide este tamaño esperado de la población en el instante t con el predecido por el proceso determinístico

Malthusiano como $N_t = N_0 e^{(rt)}$ (Pielou, 1977).

Para estimar la tasa intrínseca de incremento neto poblacional por hembra adulta por día (r), se usó entonces:

$$r = \frac{1}{t_2 - t_1} \ln \frac{N_{t_2}}{N_{t_1}}$$

dónde $N_{t_i} = N^\circ$ de hembras adultas en el instante t_i .

Cuando $N_{t_2} = 2 N_{t_1}$, $t_2 - t_1 = t$ será el tiempo necesario para que la población duplique su tamaño. Así, $t = (\ln 2)/r$.

Se estima la tasa de mortalidad natural instantánea (m) en un período de mortandad constante, con natalidad nula ($A = 0$), considerándose en ese lapso un proceso estocástico de mortandad pura (Goel, 1974) con la ecuación diferencial:

$$\frac{dP_N(t)}{dt} = m(N + 1)P_{N+1}(t) - NmP_N(t);$$

con una media $M(N/t) = N_0 e^{-mt}$.

Entonces, análogamente al modelo anterior

$$m = \frac{1}{t_2 - t_1} \ln \frac{N_{t_1}}{N_{t_2}}$$

RESULTADOS

Fluctuación de la temperatura y la salinidad

Ambos factores abióticos fueron medidos mensualmente en el momento del muestreo. Como la temperatura presenta una variabilidad muestral superior a la dada por los promedios mensuales, se ajustó su marcha anual mediante una curva senusoidal representativa de las oscilaciones estacionales medias periódicas (fig. 1).

Las mínimas y máximas registradas fueron del orden de 2° C y 17° C en invierno y verano, respectivamente.

En 1976 la máxima se registró con la muestra del mes de enero y fue de 15,5° C y la mínima registrada fue la de julio con 3° C. En 1977 la máxima se observó en febrero con 15,5° C y la mínima con la muestra de agosto, de 2° C. En 1978 la máxima fue en diciembre con 17° C y la mínima en junio con 3,2° C. En 1979 podemos considerar en los seis primeros meses del año una máxima de 16° C en enero y una mínima de 4° C en julio.

La salinidad también presentó fluctuaciones relativamente amplias, entre 28,40 ‰ y 33,84 ‰, debidas a las características particulares del hábitat, que soporta amplias variaciones diarias de los factores abióticos, por estar sujeto a modificaciones notables en pocas horas, producidas por lluvias, granizo, nieve, mareas, insolación excesiva, vientos, temporales, etc.

La tendencia anual de variación de la salinidad, es a presentar valores elevados durante el verano y a medidos del invierno, con mínimos en otoño y fines de invierno o principios de primavera (fig. 1).

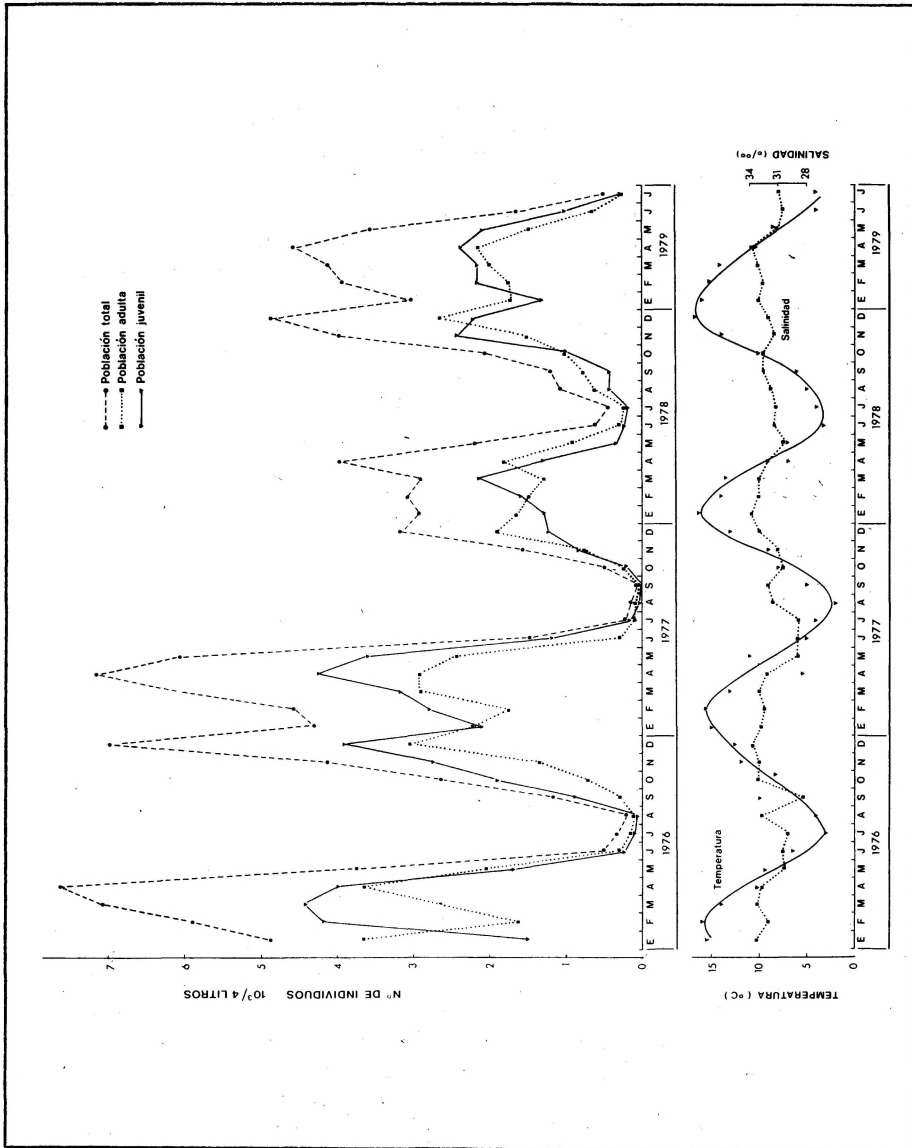


Fig. 1. Fluctuación estacional de densidad poblacional, temperatura y salinidad.

Estudiando la relación T° - $S\%$, se encontró correlación lineal positiva entre temperatura y salinidad, con un coeficiente no muy elevado ($r = 0,53$) pero significativo ($p < 0,001$) como reflejo de las oscilaciones mencionadas.

Fluctuaciones de la densidad poblacional

La densidad poblacional presenta fluctuaciones periódicas anuales, correlacionadas con la variación estacional de la temperatura (fig. 1). Los muestreos reflejan máximos estivales y mínimos invernales de frecuencia constante, presentando variación solamente en la amplitud, atribuible a la variabilidad de la capacidad volumétrica media de las piletas de marea en los diferentes años, debida a las oscilaciones anuales de pleamares (fig. 2), así como las de precipitaciones y la relación de estos factores con la abundancia de especies forrajeras y/o depredadoras de la estudiada.

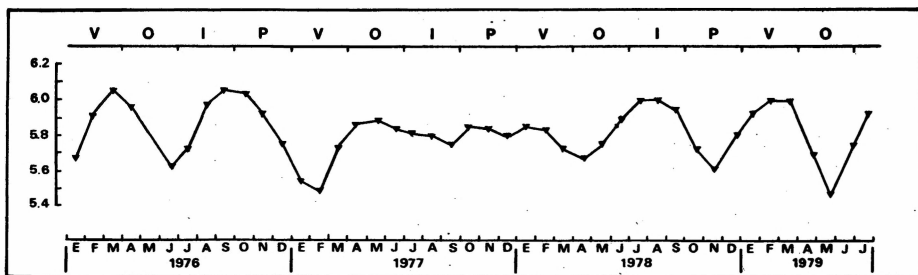


Fig. 2. Régimen de pleamares de la localidad muestreada.

Los máximos estivales de densidad presentan durante todo el lapso muestreado dos picos de similar amplitud, el primero a fines de primavera y el segundo al final del verano (fig. 1). El primer máximo es resultante del proceso de crecimiento poblacional que ocurre durante la primavera en forma exponencial alcanzándose densidades que superan la capacidad de porte del ecosistema, sea por limitación física del hábitat, por intensidad de depredación, por factores volumétricos de variación anual ya mencionados o alimentarios, con el consecuente decremento de la población. Este se produce a través de un proceso de autorregulación de la densidad de población, variando sensiblemente las tasas de incremento y mortalidad instantáneas (fig. 3), lo que produce una fluctuación alrededor de la capacidad de porte durante el verano, compuesta por este primer máximo, una disminución y un nuevo incremento hasta alcanzar el segundo pico a fines del verano.

Sigue un nuevo período de disminución, acentuado por el descenso de temperatura media en la zona, que se extiende durante el otoño e invierno, de tipo exponencial negativo con una pendiente muy acentuada en otoño que se atenúa durante el invierno (fig. 1) y alcanza los niveles invernales de densidad mínima, con que subsiste la población durante este período, hasta que las condiciones climáticas de la primavera permiten un nuevo crecimiento poblacional.

La densidad mínima invernal se estimó en un promedio de aproximadamente 50 individuos por litro.

Las curvas de densidades de individuos adultos y de juveniles presentan la misma forma general que la de densidad poblacional (fig. 1) con periodicidad para los mínimos invernales y los máximos estivales, éstos con dos picos también, y similar tipo de crecimiento exponencial en primavera y decremento en "U" en otoño.

La misma forma presenta la curva de fluctuaciones de densidad de hembras adultas (fig. 4) sobre la cual se ajustaron los modelos matemáticos.

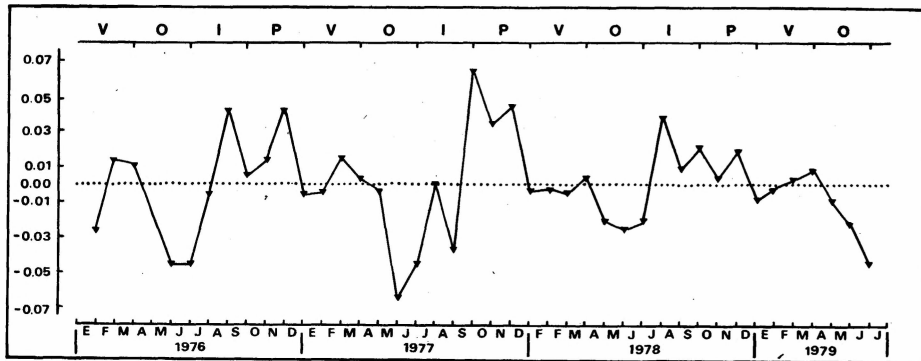


Fig. 3. Variación estacional de la tasa de incremento neto poblacional.

Variaciones estacionales de la estructura poblacional

El análisis de la correlación entre los diferentes estados biológicos mostró cifras significativas, pero relativamente bajas, considerándose más conveniente entonces el análisis de la periodicidad en el lapso de muestreo.

a. Proporción sexual

Presenta una variación estacional con predominio de machos desde mediados de primavera hasta mediados de otoño. Los porcentajes de hembras son significativamente menores que los de machos durante la primavera y principios del otoño, manteniéndose esta tendencia durante el verano, aunque por

TABLA I

Variación anual de la proporción sexual dada en hembras.

Año	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1976	49,9	49,1	45,4**	46,1**	47,5*	84,5**	38,7**	49,0	62,7**	30,8**	22,9**	38,0**
1977	44,3**	48,2	44,4**	47,9*	52,1*	61,5**	47,3	55,7	70,0*	43,8*	35,4**	48,2
1978	50,1	50,1	48,6	39*	42,0**	62,5**	45,2	45,9*	47,1	66,6**	48,1	45,9**
1979	53,4**	50,0	47,0**	52,1*	56,3**	65,4**	46,4	—	—	—	—	—

(*) Significativamente diferente de 50% ($p < 0,05$)(**) Diferencia altamente significativa ($p < 0,01$)

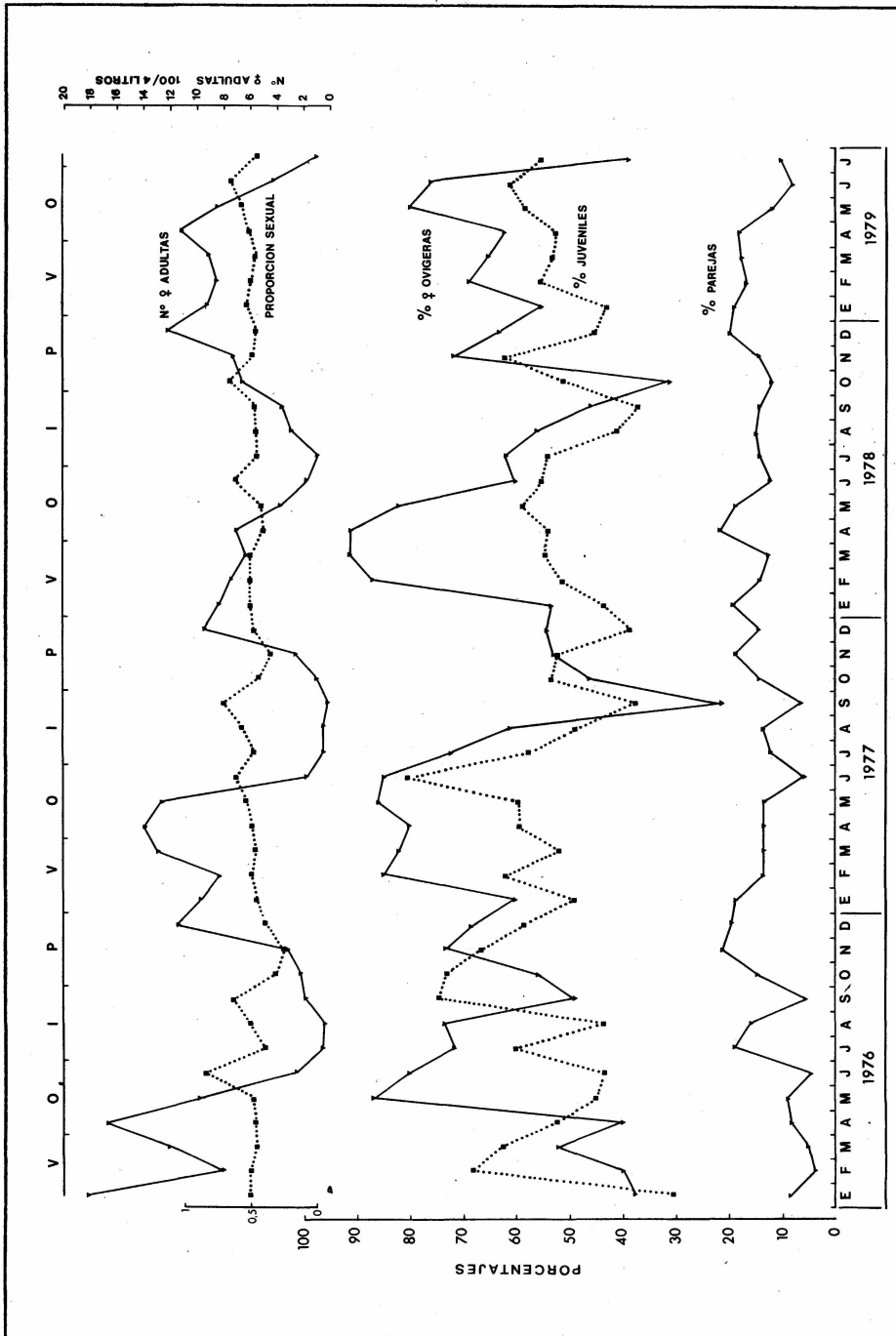


Fig. 4. Variación estacional de la estructura poblacional.

lo general sin diferir significativamente de la proporción 1:1 (tabla I). Los mínimos porcentajes de hembras en la población se registran en primavera, alcanzando 23% en 1976. Los porcentajes elevados de hembras, significativamente mayores que los de machos solamente se alcanzan a fines de otoño e invierno-principios de primavera (tabla I), períodos en los cuales la población desarrolla el potencial reproductivo. Los máximos porcentajes de hembras se registran generalmente en junio, llegando a 85% en 1976.

b. Proporción de parejas

Osciló entre 4 y 23% de la población, registrándose los máximos en primavera y manteniéndose relativamente alta durante el verano (alrededor del 15%) (fig. 4). Sigue un descenso durante el otoño, observándose los mínimos a fines de éste y del invierno, separados por un pico secundario que ocurre a principios del invierno.

c. Proporción de hembras ovígeras

Considerando el tipo de ciclo sexual de la especie (Pallares, 1980), la variación de la proporción de hembras ovígeras respecto de las hembras adultas da idea del grado de explotación del potencial reproductivo de la población. Se registraron fluctuaciones entre 20 y 90%, con mínimos a fines de invierno (fig. 4). A principios de primavera hay un incremento de la proporción de hembras ovígeras, previo al que sufre la densidad poblacional. El ritmo incremental disminuye a principios del verano, coincidentemente con los picos de densidad, continuando luego hasta alcanzar los máximos a mediados del verano. Se mantienen proporciones relativamente altas de ovígeras hasta principios del otoño, cuando comienza una disminución que se prolonga hasta fines de invierno. Ésta presenta una atenuación o inversión de pendiente en los períodos de densidades poblacionales mínimas, a fines de otoño-principio de invierno.

d. Proporción de juveniles

Se observan las máximas proporciones de juveniles en los períodos previos al crecimiento exponencial de la densidad poblacional, alcanzándose hasta 80% de juveniles a fines de invierno-principio de primavera. Siguen un descenso y nuevo incremento porcentuales coincidentes con las oscilaciones estivales de densidad, manteniéndose proporciones de juveniles relativamente elevadas durante el otoño. Los mínimos de aproximadamente 40% a mediados de invierno, en general son más pronunciados que los correspondientes a principios de verano. Este rango de oscilación indica que la población mantiene una elevada tasa de renovación permanente.

Mortalidad

Como esta especie se encuentra en estado reproductivo durante todo el año, con estructura de edades que presenta una alta variabilidad en períodos cortos, se estimó en agosto-setiembre de 1977 la mortalidad, dada la coincidencia de los mínimos de % de juveniles, % de hembras ovígeras, % de individuos acoplados, densidad de hembras adultas, % de machos y por tanto de densidad total (fig. 1 y 4). La tasa de incremento neto en este lapso puede considerarse así, casi totalmente conformada por la tasa de mortalidad instantánea ($r = A - m$), estimándose ésta en base al cambio de densidades de adultos (fig. 1) como $m = 0,046$; siendo m la tasa de mortalidad individual diaria, calculada para el invierno de 1977, y $m = 0,038$ como la tasa de mortalidad diaria por hembra adulta.

Variación de la tasa de incremento neto

Durante el otoño la tasa de incremento neto es negativa (fig. 3), reflejando una disminución de la densidad poblacional en esta estación, y alcanza sus mínimos entre mediados y fines de otoño, llegando a $-0,066$ en mayo-junio de 1977. Al finalizar el otoño la tasa comienza a aumentar y presenta oscilaciones relativamente pronunciadas, pero se mantiene positiva durante todo el invierno y primavera, registrándose los máximos entre mediados y fines de invierno, llegando a $0,065$ en setiembre-octubre de 1977. La variación de la tasa en las estaciones refleja la estrategia de supervivencia de la población durante el período más desfavorable del ciclo anual mediante aprovechamiento del potencial reproductivo, y el desarrollo poblacional que tiene lugar en primavera, con el aumento progresivo de temperatura y abundancia de alimento que lleva al pico estival.

A fin de la primavera y principio del verano se observa un decremento de la tasa, asumiendo valores negativos, correlacionado con el que sufre la densidad poblacional en este período posterior al primer pico estival. Nuevamente se hace positiva a mediados del verano, paralelamente al segundo pico estival de densidad, hasta principios del otoño, cuando se vuelve negativa, entrando en un nuevo período del ciclo anual desfavorable al crecimiento poblacional.

El período de tiempo necesario para duplicar el tamaño poblacional (t) en primavera se estimó oscilando entre 11 y 17 días.

El potencial reproductivo estimado "in vitro" para la especie (Pallares, 1980) ha sido de $r = 0,131$ y $t = 5,2$ días. Para su determinación se consideró un tiempo medio de generación de 40 días, con 8 ovisacos y 60 huevos por ovisaco, para un porcentaje de hembras ovígeras del 40% de la población. Ajustando este valor con una tasa de mortalidad natural estimada, $m = 0,038$, se obtienen los valores $r = 0,093$ y $t = 7,5$ días. En la población natural la tasa de incremento neto máximo promedio es de $\bar{r}_{\text{máx.}} = 0,045$ con $t = 15$ días y $\bar{r} = 0,030$ con $t = 23$ días si se consideran en su totalidad los períodos primaverales de los tres años analizados. Esto indica que la población natural solo alcanza a desarrollar en promedio, $1/3$ del potencial reproductivo de la especie, llegando a $1/2$ como máximo, en los lapsos de mayor incremento poblacional.

DISCUSIÓN

La población presenta permanencia en el hábitat a lo largo de todo el año, encontrándose todos los estados biológicos estudiados, pero con marcadas diferencias de densidad y composición poblacionales en las diferentes estaciones. Entre los máximos de abundancia estivales y los mínimos invernales hay diferencias de varios órdenes de magnitud. Están separados por abruptos cambios en primavera y otoño, presentando, durante el período de muestreo, periodicidad en el tiempo, con ciclos anuales. Estas variaciones de densidad reflejan los cambios de la tasa de incremento neto poblacional, que se consideran correlacionados con las fluctuaciones porcentuales de los estados biológicos y de la proporción sexual.

A principios del invierno se detiene la declinación otoñal mediante un aumento de las proporciones de hembras respecto de machos y de individuos acoplados. Se mantiene elevado el porcentaje de hembras ovígeras, tendiendo la tasa de incremento neto a hacerse nula y la población se estabiliza en densidades bajas a mediados de la estación.

A fines de invierno-principio de primavera comienza un incremento proporcional simultáneo de individuos acoplados, hembras ovígeras y juveniles. La proporción de machos a hembras adultas tiende a hacerse 1 : 1, pero de éstas, la casi totalidad son ovígeras. Se produce entonces el aumento de la tasa de incremento neto, con el correspondiente aumento de densidad que llega a alcanzar abundancias máximas a mediados o fines de primavera.

En las oscilaciones estivales se encuentra involucrada una disminución de las proporciones de hembras ovígeras, individuos acoplados y juveniles, en forma similar aunque en menor escala que la que ocurre durante el otoño. En esta estación esas proporciones alcanzan niveles mínimos y se reduce entonces drásticamente la tasa de incremento neto, asumiendo valores negativos. Esta disminución obliga a la población a permanecer con baja densidad hasta que se repiten las condiciones ambientales que permiten un nuevo "boom" primaveral.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Lic. Julio H. Vinuesa la lectura crítica del manuscrito.

RESUMEN

Desde enero de 1976 hasta julio de 1979 fueron colectadas muestras mensuales de una población de *Tigriopus californicus*, copépodo, harpacticoide, en piletas de marea poco profundas del Supralitoral inferior en la Península

Foca, ría Deseado (Sta. Cruz) determinándose la densidad y la composición muestral en machos, hembras ovígeras y no ovígeras, individuos acoplados y juveniles. Generalmente las hembras fueron significativamente más abundantes que los machos.

Se estudian los cambios estacionales de la densidad poblacional en relación con los factores ambientales, encontrándose un nivel de abundancia estival de varios órdenes de magnitud mayor que la invernal, la cual es alcanzada por una rápida declinación otoñal. Mediante un gran incremento primaveral se cierra el ciclo anual, que presenta periodicidad en la frecuencia de estos máximos y mínimos durante el lapso muestreado. Se estimaron las tasas de mortalidad natural y de incremento neto poblacional, comparándose ésta con el potencial reproductivo calculado anteriormente "in vitro" para la especie. Se discute la relación de los cambios estacionales en la estructura de la población con la fluctuación periódica de la densidad, a través de modificaciones cíclicas de la tasa de incremento neto.

BIBLIOGRAFÍA

- BAILEY, N.T.J. 1964. The elements of stochastic processes with applications to the natural sciences. Wiley, New York.
- BLISS, C.I. 1970. Statistics in biology, I. Mc Graw-Hill, Inc. New York, 558 pp.
- GOEL, N.S. y N. RICHTER-DYN. 1974. Stochastic models in biology. Academic Press, New York, 269 pp.
- MARGALEFF, R. 1978. General concepts of population dynamics and food links. En: Marine Ecology, IV (O. Kinne, ed.). John Wiley & Sons, New York, pp. 617-698
- PALLARES, R.E. 1980. Observaciones sobre el ciclo biológico y comportamiento "in vitro": de un copépodo harpacticóide litoral, *Tigriopus californicus* (Backer). Contr. Cient. 169, CIBIMA, Buenos Aires.
- PALLARES, R.E. y DUVILLE, C.A. 1973. Determinación de la tasa respiratoria en copépodos harpacticóides. *Physis*, 32 A (85): 441-466. Contr. Cient. 88, CIBIMA, Buenos Aires.
- 1974. Estudio electroforético de las proteínas solubles de algunas especies de copépodos. Contr. Cient. 106, CIBIMA, Buenos Aires.
- PIELOU, E.C. 1977. Mathematical ecology. John Wiley & Sons, New York, 385 pp.