Descripción del ciclo anual de desarrollo del zooplancton de un lago de alta montaña mediante un análisis factorial

L. Cruz-Pizarro¹; R. Morales²; A. González³

Departamento de Ecología. Fac. de Ciencias. Universidad de Granada.

2 Departamento de Zoología. Fac. de Ciencias. Universidad de Granada.

3 Departamento de Estadística. Fac. de Ciencias. Universidad de Granada.

SUMMARY

DESCRIPTION OF THE ANNUAL ZOOPLANKTON DEVELOPMENT CYCLE IN A HIGH MOUNTAIN LAKE BY A FACTORIAL ANALYSIS

The development of the zooplankton in the high mountain lake La Caldera (Andalucía, Spain) is described by a principal components analysis carried on data concerning population density for each zooplanktonic species as well as physical, chemical and biotic parameters measured during the ice-free period in 1977 from the July to the beginning of October).

A previous analysis using 21 variables and 16 sampling dates (16 cases, 21 variables) showed convenience in elimination of five of these variables which caused singularity in the variance-covariance matrix. A second analysis, including 16 cases and 16 variables, allowed to establish that three factors account for more than 75% of the variance.

The three principal components are associated, respectively, with: 1st, temperature and development of the dominant species, both in number of individuals and time existence; 2nd, oxygen concentration, diversity and the "pioneer" species with short population development period; 3rd, surface-bottom thermic differences and species whose coexistence mechanisms seems to be based on a spatial segregation. An association of the sampling dates is proposed according to these three factors.

INTRODUCCION

La Caldera es un lago alpino de origen glaciar que se encuentra situado en la cara Sur de Sierra Nevada a 3.050 m. de altitud. Sus características morfométricas, morfológicas y, en parte, físico-químicas y bióticas ya han sido descritas (MARTINEZ, 1975, 1977), y en particular el estudio de la comunidad zooplanctónica durante los períodos libres de

hielo de los años 1975 a 1977 ha sido objeto de un trabajo (CRUZ-PIZARRO, 1981) que ha dado a conocer su composición específica así como su evolución en el tiempo y en el espacio (distribución vertical).

El presente trabajo es una caracterización del ciclo anual de desarrollo del lago en función de las tendencias de variación más acusadas, puestas de manifiesto mediante análisis factorial a partir de las abundancias de las

poblaciones zooplanctónicas presentes y de los valores de algunos parámetros físico-químicos y bióticos cuya importancia ya ha sido puesta de manifiesto en el desarrollo de estas poblaciones. (CRUZ-PIZARRO, 1981).

MATERIAL Y METODOS

Los datos de partida utilizados son los obtenidos en los 16 muestreos realizados durante el año 1977. Las densidades de las poblaciones de cada especie, en cada una de las diferentes fechas, se obtuvieron al integrar los valores correspondientes a cada una de las distintas profundidades muestreadas, expresándose el resultado en org/m². Posteriormente este valor sufrió una transformación logarítmica al objeto de normalizar su distribución: $X'_i = \log(X_i + 1)$. Los valores de los parámetros físicos, químicos y biológicos en cada muestreo, corresponden al valor medio de los obtenidos a cada profundidad. También en este caso los datos sufrieron la misma transformación logarítmica, salvo aquéllos en los que intervienen logaritmos en su evaluación.

Para el cálculo de la diversidad hemos usado el índice de Shannon (H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i$$

donde p_i es la proporción real de individuos (N_i/N) de la especie i y S es el número total de especies observadas.

La heterogeneidad vertical de la comunidad se ha obtenido como la diferencia entre el índice de diversidad calculado, en cada muestreo, para la columna de agua y el valor medio de la diversidad de la misma ($\bar{H}'$) obtenido, siguiendo a MIRACLE (1976), según una expresión semejante a la utilizada en la integración del número de individuos, o sea:

$$\bar{H}' = \frac{1}{Z_t} \sum_{k=1}^n \left(\frac{Z_{k+1} - Z_{k-1}}{2} \right) H'_k$$

donde Z_k son las n profundidades muestreadas; H'_k es la diversidad a la profundidad k y

Z_t es la altura (en mts.) de la columna de agua muestreada en cada caso.

Dentro del amplio abanico de posibilidades de creación de factores para reducir la dimensionalidad del problema se ha elegido el método del análisis factorial de componentes principales, debido a que la naturaleza de las variables observadas, transformadas en normales, permite elegir dentro de un vasto marco de interpretaciones estadísticas el significado real de los diferentes coeficientes (HARMAN, 1980), con la consiguiente ayuda a su interpretación biológica.

Por su amplia capacidad de cálculo y ya que es citado por diversos autores como el mejor (DRAPER & SMITH, 1981) en el campo del análisis factorial, hemos utilizado el paquete de programas del BMDP en su versión 75, y más concretamente el programa P4M. Para eliminar el efecto debido a las diferentes magnitudes de cada variable se normalizaron trabajándose con la matriz de correlación, obtenida de la de varianzas-covarianzas.

RESULTADOS

Las tablas I y II recogen el número de individuos de cada especie obtenidos en cada muestreo y los valores de los parámetros físico-químicos mencionados durante el año 1977.

Se realizó un primer análisis utilizando las 21 variables que aparecen en las tablas citadas. Consecuencia de dicho análisis fue la singularidad de la matriz de varianzas-covarianzas (y consecuentemente de la de correlación), esto es el determinante es nulo $|Z| = 0$, no existiendo por tanto inversa, en el sentido clásico, de esta matriz; lo cual obliga al uso de una matriz inversa generalizada Ψ definida de la forma:

$$\Sigma = \Psi \Sigma \Psi$$

Ello es porque algún coeficiente de correlación múltiple de una variable con las demás es superior a 0.99999 (según el programa utilizado). Esto implica en la práctica que alguna variable depende linealmente de las

TABLA I. Número de organismos (ind/m²) observados en La Caldera durante el año 1977. 1: *Mixodiaptomus laciniatus*; 2: *Diaptomus cyaneus*; 3: *Acanthocyclops vernalis*; 4: *Keratella cochlearis cochlearis*; 5: *K. c. tecta*; 6: *Hexarthra bulgarica*; 7: *Polyarthra remata*; 8: *P. major/vulgaris*; 9: *Filinia longiseta/terminalis*; 10: *Euchlanis dilatata*; 11: *Daphnia pulex*; 12: *Chydorus sphaericus*; 13: *Bosmina longirostris*; 14: *Co-donella*; 15: *Diffugia*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
28-7	2188	187	250	1500	125	---	375	250	750	---	---	---	375	2313	---
8-8	9687	---	813	4000	---	438	---	---	313	188	---	63	375	5313	1938
11-8	19656	250	2438	63	---	250	---	---	---	---	---	594	219	3062	812
16-8	40253	---	250	8437	313	625	250	---	---	---	---	---	250	2313	2000
19-8	46870	---	4751	813	---	10313	---	---	---	500	---	188	---	2813	---
23-8	112123	250	5562	313	---	21251	---	---	250	250	---	813	---	4375	250
26-8	55499	---	3000	9375	125	2812	4625	750	375	---	750	125	500	3313	---
30-8	119756	---	5562	1313	63	10687	1563	---	125	---	63	63	---	1187	---
2-9	131461	---	3828	8859	---	6344	7765	1938	1297	---	266	422	138	6312	750
5-9	154738	---	1375	2313	5688	10876	1000	250	313	---	250	125	---	2126	188
9-9	137372	63	375	1000	---	1937	1313	---	250	---	563	63	---	---	---
12-9	132861	375	---	---	5687	250	188	---	---	1000	250	1250	---	---	---
15-9	136552	---	1282	---	---	12929	463	---	234	109	328	861	---	938	---
22-9	135456	---	1719	---	125	20063	---	---	---	688	94	463	188	---	---
29-9	114868	---	---	---	---	4438	---	---	---	250	---	433	---	---	63
3-10	107547	---	250	---	---	125	---	---	---	94	---	141	---	344	1203

TABLA II. Valores de los parámetros físicos, químicos y bióticos considerados en La Caldera durante 1977. ts - tf: diferencias de temperatura superficie-fondo; Div.: diversidad; Het: heterogeneidad vertical.

Fecha	Oxígeno mg/l	Temperatura °C	ts-tf °C	Div. bits/ind.	Het.	Prof. max (m)
28-7	9,13	2,7	1,5	2,79	1,00	8,5
8-8	9,28	4,0	1,0	2,29	0,55	9,5
11-8	10,00	5,1	0,5	1,48	0,43	10,0
16-8	9,75	6,4	1,0	1,33	0,34	11,5
19-8	9,84	7,2	1,0	1,39	0,32	11,5
23-8	10,05	7,0	0,0	1,17	0,12	11,5
26-8	10,02	8,6	1,5	1,74	0,23	11,5
30-8	9,75	8,0	0,0	0,88	0,06	11,5
2-9	9,37	9,0	1,0	1,40	0,24	11,2
5-9	8,60	10,6	3,5	0,90	0,14	10,5
9-9	8,69	11,0	2,5	0,33	0,00	10,5
12-9	8,49	10,8	2,0	0,48	0,00	10,5
15-9	8,39	10,4	1,0	0,66	0,26	10,2
22-9	7,92	7,7	0,5	0,73	0,04	10,0
29-9	7,78	9,2	0,5	0,29	0,00	9,5
3-10	7,80	9,4	0,5	0,17	0,04	9,2

TABLA III. Porcentajes acumulados de la varianza explicada por los componentes con 21 y con 16 variables.

	21 variables	16 variables
Componente	29,6	34,4
Componente II	51,0	58,8
Componente III	67,0	74,9
Componente IV	73,5	81,9

restantes, por lo que se puede proceder a su eliminación en el resto del análisis.

Examinados dichos coeficientes de correlación múltiple así como las correlaciones múltiples cuadráticas de cada una de las variables con los componentes principales (lo que nos da una medida de la explicación de cada variable conseguida con n componentes, siendo $n < N$), se decidió la eliminación de las siguientes: *D. cyaneus*, *K.c. tecta*, *P. major/vulgaris*, *B. longirostris* y la heterogeneidad vertical.

Efectuado el análisis sobre las 16 variables restantes, se pudo comprobar que, en cuanto al agrupamiento de fechas, el resultado de ambos análisis fue coincidente. La interpretación de los componentes, por el contrario, experimentó una mejora, como queda reflejado en la tabla III, alcanzando un nivel de casi el 75% de varianza explicada en el tercer componente, lo que permitirá una mejor interpretación biológica de estos tres componentes principales. La tabla IV muestra las cargas de las diferentes variables para cada uno de los tres primeros componentes.

DISCUSION

En el componente I las especies con mayor carga son: *M. laciniatus*, *H. bulgarica* y *Ch. sphaericus*. Variando conjuntamente con ellas aparece la temperatura con valores de carga muy elevados en este primer componente. Asimismo con valores elevados, pero negativos, aparece la diversidad. Son estas especies las que presentan una permanencia

TABLA IV. Cargas de las variables en cada uno de los tres primeros componentes.

	Componentes		
	I	II	III
<i>M. laciniatus</i>	0,967	-0,211	0,019
<i>A. vernalis</i>	0,097	0,847	-0,047
<i>K.c. cochlearis</i>	-0,208	0,749	0,497
<i>H. bulgarica</i>	0,860	0,260	-0,196
<i>P. remata</i>	0,155	0,200	0,889
<i>F. longiseta</i>			
<i>terminalis</i>	-0,100	0,499	0,497
<i>E. dilatata</i>	0,151	-0,403	-0,736
<i>D. pulex</i>	0,542	-0,041	0,588
<i>Ch. sphaericus</i>	0,643	-0,142	-0,431
<i>Codonella</i> sp.pl.	-0,251	0,813	0,033
<i>Diffflugia</i> sp.pl.	-0,059	0,127	-0,124
Oxígeno	-0,126	0,876	0,057
Temp. media	0,903	-0,321	0,210
Ts-Tf	-0,086	-0,266	0,739
Prof. máxima	0,667	0,581	0,112

más continuada a lo largo de todo el periodo de estudio y además son las especies dominantes en cada uno de los grupos taxonómicos mayoritarios del zooplankton de La Caldera. Constituyen, pues, una fracción muy importante de la biomasa de la comunidad y el desarrollo de sus poblaciones, bien en cuanto a las variaciones en el número de individuos (*M. laciniatus*) como en cuanto a su aparición (*H. bulgarica* y en menor grado *Ch. sphaericus*), está estrechamente relacionado con la variación térmica del lago. Esto es especialmente evidente en el caso de *M. laciniatus*, la especie dominante en la comunidad, cuyo desarrollo se relaciona con la duración del periodo en que el lago se encuentra libre de hielo y, por ende, con la variación en la temperatura del agua (CRUZ-PIZARRO, 1981).

En general este componente podría repre-

Fig. 1. Proyección de las fechas de muestreo en el plano definido por los dos primeros componentes principales.

sentar la variación de la temperatura que se correlaciona positivamente con el desarrollo de las especies dominantes, las cuales representan un porcentaje elevado de la biomasa de la comunidad y persisten durante la mayor parte del período de estudio por lo que la diversidad específica es casi siempre baja.

El segundo componente aparece gobernado por las especies *A. vernalis*, *K.c. cochlearis* y el *Codonella* así como por la concentración de oxígeno y, en menor grado, por la diversidad. Se trata de organismos cuyo máximo de densidad poblacional aparece en los primeros muestreos, posteriores al deshielo, en los que los valores de la diversidad son superiores a 1 bit/ind., por los altos valores de la uniformidad y de la riqueza específica en estos momentos. Asociada con ellas se encuentra la concentración de oxígeno que igualmente es máxima en los momentos siguientes al deshielo. En resumen, este eje representa la explotación del medio por las especies pioneras cuya aparición coincide con las concentraciones de oxígeno más elevadas y determinan los máximos valores de diversidad.

El tercer componente viene definido por

Fig. 2. Proyección de las fechas de muestreo en el plano definido por los componentes I y III.

las variables *P. remata* y $t_s - t_f$ (diferencia térmica superficie-fondo), aunque también tienen valores apreciables *D. pulex*, *K.c. cochlearis* y *F. longiseta/terminalis*. Se trata de especies, principalmente de Rotíferos, cuya presencia en la comunidad zooplancónica se restringe (y, en todo caso, es máxima) a los momentos en que la diferencia térmica superficie-fondo es más acusada y cuyas poblaciones muestran una tendencia clara a situarse en los niveles superficiales más calientes (*D. pulex* muestra, en este sentido, un comportamiento algo diferente). Podríamos decir que este eje viene definido por las poblaciones cuyo mecanismo de coexistencia dentro de la comunidad parece estar basado en una segregación espacial. Es de notar que *E. dilatata*, que presenta una carga negativa muy acusada en este eje, muestra un período de existencia limitado prácticamente a los muestreos de mayor uniformidad térmica en profundidad.

La proyección de las fechas de muestreo en los ejes I y II (fig. 1), permite apreciar una separación entre los cuatro primeros muestreos (hasta el día 16-8-77) y el resto, en cuanto al eje I. Son los momentos en los

que las especies dominantes, y sobre todo *M. laciniatus*, aún no han alcanzado su máximo poblacional. En función del segundo componente, las fechas se pueden separar por el día noveno (2-9-77) que marca el final de la explotación del medio por las especies pioneras.

Finalmente, en función del tercer componente (fig. 2), hay que señalar la agrupación de puntos que se produce entre los muestreos 7 y 12, que corresponde con el período de máxima segregación espacial de las poblaciones y de mayor diferencia térmica vertical. Un resultado semejante ha sido obtenido por MIRACLE (1974).

BIBLIOGRAFIA

- BIOMEDICAL PROGRAM (BMDP). 1979. Institute of Health Sciences
- CRUZ-PIZARRO, L. 1981. *Estudio de la comunidad zooplanctónica de un lago de alta montaña (La Caldera, Sierra Nevada, Granada)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 180 págs.
- DAGET, J. 1976. *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson. París.
- DRAPER, N.R. & H. SMITH. 1981. *Applied Regression Analysis*. J. Wiley and son. Nueva York.
- HARMAN, H.H. 1980. *Análisis factorial moderno*. Saltés. Madrid.
- MARTINEZ, R.M. 1975. First report on the limnology of the alpine lake La Caldera, in the Penibetic Mountains (Sierra Nevada, Granada, Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1.133-1.139.
- MARTINEZ, R.M. 1977. Phytoplankton species, biomass and diversity in lake La Caldera (Sierra Nevada, Granada, Spain). *Acta Hydrobiol.* 19 (2): 95-107.
- MIRACLE, M.R. 1974. Niche structure in freshwater zooplankton: a principal components approach. *Ecology* 55 (6): 1.306-1.316.
- MIRACLE, M.R. 1976. Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies del zooplancton del lago de Banyoles. *ICONA monografías* nº 5.