

# ORGANITZACIÓ DEL ZOOPLÀNCTON D'AIGUA DOLÇA DURANT UN CICLE ANUAL: APLICACIÓ D'UN ÍNDEX DE FLUCTUACIONS

per MARIA ROSA MIRACLE

Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia.  
Universitat de Barcelona.

## INTRODUCCIÓ

En diverses ocasions<sup>4, 5</sup> s'ha posat de manifest que la diversitat és una mesura insuficient de l'organització dels ecosistemes. Així com la biomassa es complementa amb la producció, és a dir amb un altre mesura que té en compte el temps, la diversitat necessita d'alguna expressió que inclogui el temps. Dos sistemes ecològics o estats d'un sistema poden tenir la mateixa diversitat però presentar alhora diferents graus d'organització, ja que la diversitat instantània pot correspondre a estructures perdurables en uns, i en altres, a situacions inestables. MARGALEF<sup>6</sup> proposa l'expressió  $D - 1/S$ , on D és la diversitat i S l'estabilitat o persistència com una mesura més real del grau d'organització que només D i més relacionada amb el quocient P/B i altres característiques dels ecosistemes. L'estabilitat és un concepte no ben establert i pres en diferents sentits àdhuc contradictoris<sup>4</sup>. No cal dir, doncs, que també sobre la manera de mesurar-les hi ha diverses aproximacions<sup>2, 3, 4</sup> deslligades. En aquest context utilitzarem sempre l'estabilitat en aquell sentit de persistència (la S esmentada més amunt) ja que ens interessa només una mesura complementària de la diversitat per a descriure l'organització de l'ecosistema.

El sistema planctònic és un bon exemple de les consideracions esmentades sobre les mesures d'organització. Està sotmès a fluctuacions importants de les característiques ambientals que van d'aigua turbulenta i aportació de nutrients minerals a aigua més estabilitzada i reducció (per consum sense aportació) dels nutrients. El plàncton d'aigua dolça en les regions temperades sofreix dues perturbacions importants —una a la pri-

mavera i una altra a la tardor— que corresponen a períodes de turbulència i barreja vertical intensa. Llavors s'inicien unes successions que es repeteixen cada any. A l'estiu, quan es dona la màxima estabilitat de l'aigua, li correspon un desenvolupament màxim de la successió. Per a la descripció d'aquest cicle anual resulta especialment adient un índex de fluctuacions introduït per DUBOIS<sup>1</sup> que representa una mesura de la distància entre l'estat present, instantani, de l'ecosistema i un estat de referència (estat asimptòtic) al qual tendeix l'ecosistema.

L'objecte de la present comunicació és l'aplicació d'aquest índex a l'estudi del cicle anual (febrer 1970-febrer 1971) del zooplàncton del llac de Banyoles, amb dedicació d'atenció principal a les relacions d'aquest model amb altres característiques del sistema, com són la diversitat zooplàctònica i la productivitat primària.

#### MATERIAL I MÈTODES

Descripcions del llac de Banyoles i de la composició específica del zooplàncton d'aquest llac al llarg del mateix any 1970 es poden trobar en diferents referències<sup>6, 7, 8</sup>. Comentarem, sobre això, només aspectes d'interès concret per al present estudi.

El llac de Banyoles està format per quatre cubetes principals (I a IV, de fondàries respectives 30, 25, 20, 15 m) que s'omplen subterràniament per diversos punts.

Les mostres de zooplàncton foren preses amb dues ampolles de Van Dorn de 8 litres en el centre de cada una de les cubetes, cada 5 m de fondària aproximadament (a 0, 5, 10, 15, 20 i 30 m en la més fonda i fins a 15 i 20 m en les altres segons la fondària). El nombre total d'individus de les diferents espècies de zooplàncton de cada mostra fou comptat per sedimentació a 100 x.

Aquestes dades del recompte de les espècies del zooplàncton foren convertides en organismes/m<sup>2</sup> segons la integració aproximada,

$$T_i = \sum_{k=1}^n X_{ik} \left( \frac{Z_{k-1} - Z_{k+1}}{2} \right)$$

on:  $Z_k$  són les  $n$  fondàries on es van agafar les mostres;  $X_{ik}$  el nombre d'individus per m<sup>3</sup> (deduït del nombre d'individus en 16 l) de l'espècie  $i$  que s'estima hi ha a la fondària  $Z_k$  i  $T_i$  representa el nombre total d'individus de l'espècie  $i$ , en una columna d'aigua d'1 m<sup>2</sup> de secció que va des de la superfície al fons.

*L'índex de fluctuacions: D<sub>o</sub>*

La fórmula de Shannon-Weaver

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

on  $p_i$  és la proporció de l'espècie  $i$  i  $s$  el nombre total d'espècies, ha estat emprada extensivament com a mesura de la diversitat instantània dels sistemes ecològics. Però, en canvi, les proporcions de cada espècie varien en l'espai i en el temps.

Una manera d'introduir el temps en la descripció de l'organització d'un ecosistema és suposar un estat de referència al qual tendeix i calcular per diferents temps una mesura de la distància entre l'estat present del sistema i el de referència.

Com a estat de referència es pot pensar en el definit per les proporcions mitjanes locals ( $p_i$ ) durant un període de temps suficient.

La diversitat mitjana del sistema ( $\bar{H}$ ) pot ésser llavors definida com la diferència entre la diversitat de l'estat de referència  $H_o$  i l'índex de fluctuacions mig ( $\bar{D}_o$ ). L'índex de fluctuacions  $D_o$  és una funció del temps i pot ésser emprat com un criteri d'estabilitat de l'ecosistema, en realitat representa la desviació de la distribució de les proporcions  $p_i$ , a cada moment, de l'estat de referència.

Aquest índex fou introduït per DUBOIS<sup>1</sup>, que el formulà a partir del desenvolupament (utilitzant la fórmula de Taylor) de la diversitat  $H$  al voltant de l'estat de referència, com:

$$D_o = \sum_{i=1}^s P_i \log_2 \frac{P_i}{\bar{P}_i}$$

En realitat  $D_o$  representa tots els termes del desenvolupament de  $H$  que segueixen al de primer ordre. La funció  $D_o$  és definida i positiva en el sentit de Liapunov i és 0 només a l'estat de referència ( $p_i = \bar{p}_i$ ).

Una altra mesura de la desviació respecte d'aquest estat de referència, definit per les mitjanes de les proporcions ( $p_i$ ), és l'índex  $D_o^*$

$$D_o^* = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^s \frac{(P_i - \bar{P}_i)^2}{\bar{P}_i}$$

deduït pel mateix autor <sup>1</sup> que resulta ser el primer terme del desenvolupament de  $D_0$ :

$$D_0 = D_0^* + o [(p_i - \bar{p}_i)^2]$$

Un índex de fluctuacions pot ésser també el referit a un estat de referència que sigui el de diversitat màxima,  $H_{\max} = \log_2 s$  ( $s$  nombre total d'espècies) que es dona quan les proporcions de totes les espècies  $p_i$  són

$$\text{iguals a la mitjana } p = \frac{1}{s}$$

El desenvolupament fins el terme de segon ordre de l'índex de Shannon-Weaver al voltant del seu màxim dona l'índex:

$$D_1 = \log_2 s - \frac{1}{2} s^2 \sigma^2$$

a on

$$\sigma^2 = \frac{1}{s} \sum_{i=1}^s \left( p_i - \frac{1}{s} \right)^2$$

És a dir,  $D_1$  depèn del nombre total d'espècies  $i$  de la variança de la distribució de les espècies respecte de la seva mitjana,  $1/s$ .

La validesa d'aquest índex,  $D_1$ , està reduïda a distribucions de espècies no molt allunyades de la mitjana (distribució més o menys uniforme). Per distribucions poc uniformes més millor definir els valors mitjans ( $\bar{p}_i$ ) de les proporcions per cada espècie per separat <sup>1</sup>.

## RESULTATS I DISCUSSIÓ

La taula 1 mostra les mitjanes de les proporcions per a cada espècie durant el cicle anual esmentat. Els crustacis són predominants perquè es troben pràcticament sempre. Els rotífers, en canvi, es succeeixen en el temps i això fa que les mitjanes siguin més baixes. Les estacions I i II, que constitueixen la part sud del llac tenen una composició bastant similar, mentre que les dues del nord, menys profundes, difereixen d'aquelles.

Les variacions en el temps dels índexs de diversitat  $H$  i fluctuacions,  $D_0$  i  $D_0^*$  es troben a les taules 2 i 3 per dues de les estacions I i III, les

TAULA 1.— Proporcions mitjanes (en tants per cent) de les espècies del zooplàncton de Banyoles en les cubetes I a IV estimades de les dades de organismes/m<sup>2</sup> durant un cicle anual

	ESTACIONS			
	I	II	III	IV
<b>COPEPODES</b>				
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	24.2	22.3	11.9	14.2
<i>Tropocyclops prasinus</i>	32.2	34.6	35.3	27.5
<i>Cyclops abyssorum</i>	2.2	2.0	4.6	1.2
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	1.2	1.2	1.9	0.3
<b>GLADOCERS</b>				
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	6.3	5.7	3.3	6.6
<i>Daphnia longispina</i>	< 0.1	< 0.1	0.1	0.1
			< 0.1	< 0.1
<i>Bosmina longirostris</i>	< 0.1	< 0.1	0.1	0.1
			< 0.1	< 0.1
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	< 0.1	< 0.1	0.1	0.1
			< 0.1	< 0.1
<i>Scapholeberis mucronata</i>	< 0.1	< 0.1	0.1	0.1
			< 0.1	< 0.1
<b>ROTIFERS</b>				
<i>Hexarthra mira</i>	9.2	9.6	7.2	9.6
<i>Hexarthra fennica</i>	4.4	5.5	4.7	8.9
<i>Filinia terminalis</i>	7.9	5.0	16.4	10.1
<i>Filinia limnetica-longiseta</i>	0.1	0.1	0.7	0.1
<i>Asplanchna girodi</i>	0.5	0.5	0.5	1.1
<i>Keratella quadrata</i>	0.6	0.7	0.9	1.4
<i>Brachionus calyciflorus</i>	< 0.1	< 0.1	0.1	0.1
			< 0.1	< 0.1
<i>Epiphanes senta</i>	< 0.1	0.6	0.1	0.1
			< 0.1	< 0.1
<i>Polyarthra vulgaris-dolichoptera</i>	5.4	3.5	5.5	9.1
<i>Polyarthra remata</i>	1.3	3.1	0.5	1.9
<i>Synchaeta pectinata</i>	2.4	4.1	4.4	5.5
<i>Trichocerca similis</i>	1.9	1.4	1.0	1.6
<i>Collotheca sp.</i>	0.1	0.1	0.1	0.6
<i>Anuraeopsis fissa</i>	< 0.1	< 0.1	1.0	0.3

unitats utilitzades són bits, ja que els índexs estan calculats amb logaritmes de base 2. Per a comparació s'inclouen també una sèrie de sumes de les desviacions a un estat mitjà. Sempre, per cada dia de mostreig, s'ha

fet el càlcul considerant el nombre total, 23, d'espècies de crustacis i rotífers de presència important durant l'any, és a dir, equivalen a la variació en el temps de les variacions (en realitat les tres últimes columnes de la taula són les variacions multiplicades per una constant, 22). Aquestes corresponen a les desviacions de les diferents espècies a: (1) les proporcions mitjanes anuals; (2) les abundàncies absolutes mitjanes anuals i (3) la constant  $1/23$  que equival a l'estat en què totes les espècies són igual de freqüents relativament. Posat que es considera sempre el mateix nombre d'espècies ( $s = 23$ ), aquesta última mesura que denominarem  $D_1$ :

$$D_1 = \sum \left( p_i - \frac{1}{23} \right)^2,$$

representa la variació de l'índex  $D_1$  i no té l'inconvenient d'aquest, que es fa negatiu quan la diversitat  $H$  és petita.

De les taules 2 i 3 i de la representació (fig. 1) de l'índex de diversitat i de fluctuacions, a les tres cubetes més fondes, es posa de relleu una evolució en el temps que correspon clarament a la que caldria esperar de les descripcions clàssiques<sup>5</sup> utilitzant altres variables del cicle anual dels llacs de la zona temperada: un període d'estiu marcat per un màxim de l'índex de diversitat i per un mínim dels índex de fluctuacions, així com un mínim de les variacions definides més amunt. Aquest període queda ben emmarcat per uns valors màxims dels índexs de fluctuacions a la primavera i tardor, i més baixos durant l'hivern.

Les variacions de les tres columnes finals de les taules 2 i 3 no són bons indicadors de les fluctuacions. L'índex denominat  $D_1$  es comporta com l'invers de l'índex diversitat  $H$ , donant, pràcticament, la mateixa informació que aquest. Les desviacions respecte de les proporcions mitjanes de les diferents espècies presenten gairebé el mateix comportament que l'índex  $D_1$ , però amb pics més marcats del que correspondria en aquells punts on els índex  $D_0$  i  $D_0^*$  tenen màxims importants (per exemple a la primavera i la tardor). Les desviacions de les abundàncies absolutes mitjanes tenen poc a veure amb qualsevol dels altres índexs de la taula ja que depenen, en gran part, de si es troben molts o pocs organismes en el zooplàcton. Per exemple, la suma de les desviacions és màxima a finals d'estiu degut al fet que es va enregistrar llavors un mínim d'individus per a la majoria de les espècies<sup>7</sup>.

Els índexs  $D_0$  i  $D_0^*$  tenen una correspondència clara, ja que són quasi bé el mateix, la diferència és solament que  $D_0^*$  té unas fluctuacions més àmplies, és a dir, té els màxims més elevats i els mínims més baixos que  $D_0$ , bé que ambdós s'esdevenen alhora.

TAULA 2. — *Index de diversitat (H), de fluctuacions (D<sub>0</sub> i 2D<sub>0</sub>\*) i varian-  
ces respecte de les proporcions mitjanes i les abundàncies mitjanes, i la  
proporció mitjana total (r/s) a l'estació I durant un cycle anual*

Mes	Dia	H	D <sub>0</sub>	2D <sub>0</sub> *	$\sum_{i=1}^{23} (p_i - \bar{p}_i)^2$	$\sum_{i=1}^{29} (x_i' - \bar{x}_i')^2$	$\sum_{i=1}^{29} (p_i - \frac{1}{23})^2$
2	14	1.43	0.707	0.828	0.130	114.3	0.413
	28	1.34	0.720	0.824	0.134	127.7	0.424
3	14	1.64	0.554	0.604	0.090	104.8	0.353
	28	1.88	0.518	0.548	0.049	131.1	0.276
4	11	1.68	0.899	1.267	0.159	123.2	0.326
	25	1.59	1.518	3.950	0.333	136.5	0.392
5	9	1.92	1.069	2.274	0.191	129.8	0.285
	23	1.97	0.557	0.676	0.078	60.1	0.273
6	9	2.63	0.583	1.144	0.072	101.4	0.159
	20	2.62	0.504	1.102	0.073	119.2	0.174
7	6	2.97	0.616	1.823	0.046	113.5	0.112
	20	3.01	0.329	0.578	0.029	97.8	0.116
8	3	2.79	0.416	0.671	0.044	92.4	0.137
	18	2.94	0.600	1.091	0.066	70.7	0.111
9	3	2.94	0.616	1.085	0.050	156.1	0.111
	14	2.61	0.728	1.223	0.101	144.2	0.161
	28	2.67	0.408	0.606	0.044	92.5	0.151
10	10	2.78	0.311	0.379	0.040	102.7	0.142
	24	2.92	0.748	1.931	0.082	87.6	0.111
11	1	2.47	0.631	1.073	0.099	104.1	0.189
	21	2.63	0.496	0.701	0.060	91.6	0.169
12	5	2.52	0.369	0.423	0.049	98.2	0.217
	19	1.72	0.588	0.732	0.162	81.5	0.442
1	2	1.85	0.698	0.950	0.150	73.4	0.403
	16	2.08	0.841	1.240	0.115	88.1	0.312
	30	1.91	0.793	1.016	0.134	96.4	0.369

$x_i'$  logaritme natural del nombre d'individus per m<sup>3</sup> pertanyents a l'espècie *i*.  
 $\bar{x}_i'$  mitjana de les  $x_i'$  durant un cycle anual.

La figura 1 mostra l'evolució en el temps dels índexs de fluctuacions i diversitat en les tres cubetes més profundes del llac. De manera general, els índexs de fluctuacions varien inversament al de diversitat, és a dir, al màxim de diversitat d'estiu li correspon el valor mínim dels índexs de

TAULA 3. — *Index de diversitat (H), de fluctuacions (D<sub>o</sub> i 2D<sub>o</sub>\*) i varian-  
ces respecte de les proporcions mitjanes, les abundàncies mitjanes i la pro-  
porció mitjana total (r/s) a l'estació III durant un cicle anual*

Mes	Dia	H	D <sub>o</sub>	2D <sub>o</sub> *	$\sum_{i=1}^{23} (p_i - \bar{p}_i)^2$	$\sum_{i=1}^{23} (x_i' - \bar{x}_i')^2$	$\sum_{i=1}^{23} (p_i - \frac{1}{22})^2$
2	14	1.70	0.908	1.399	0.113	137.5	0.353
	28	1.42	0.873	1.020	0.140	145.7	0.422
3	14	1.80	0.517	0.518	0.057	131.4	0.313
	28	1.80	0.806	1.269	0.130	157.5	0.307
4	11	1.65	0.951	1.385	0.201	146.6	0.338
	25	1.26	1.409	2.692	0.444	123.7	0.560
5	9	1.33	1.321	2.466	0.404	98.5	0.523
	23	2.22	0.467	0.649	0.082	41.3	0.228
6	9	2.63	1.187	2.822	0.193	141.2	0.175
	20	2.46	1.132	2.978	0.197	169.8	0.231
7	6	2.46	0.374	0.490	0.053	127.8	0.249
	20	3.07	0.309	0.641	0.016	214.5	0.128
8	3	3.21	0.570	1.607	0.043	215.5	0.100
	18	3.23	0.744	1.737	0.083	96.9	0.081
9	3	3.16	0.977	3.726	0.068	188.5	0.095
	14	2.93	0.566	1.013	0.080	92.7	0.109
	28	2.79	0.793	1.575	0.116	91.8	0.128
10	10	2.67	0.576	0.872	0.109	78.0	0.168
	24	2.25	1.741	6.005	0.326	60.9	0.284
11	7	2.71	0.572	0.922	0.058	96.3	0.174
	21	2.21	0.681	0.867	0.086	94.1	0.271
12	5	1.45	0.888	1.163	0.203	92.3	0.527
	19	1.89	0.810	1.040	0.125	75.4	0.360
1	2	1.90	0.915	1.188	0.121	87.7	0.339
	16	1.53	0.946	1.113	0.174	98.1	0.468
	30	1.44	1.015	1.304	0.184	112.2	0.484

$x_i'$  logaritme natural del nombre d'individus per m<sup>2</sup> pertanyents a l'espècie *i*.  
 $\bar{x}_i'$  mitjana de les  $x_i'$  durant un cicle anual.

fluctuacions. Però aquesta relació no es compleix sempre; l'índex de fluctuacions dona un altre tipus d'informació que el de diversitat. A la tardor, per exemple, l'índex de diversitat es manté bastant alt, en contra del que caldria esperar de les primeres etapes de la successió, en canvi l'índex



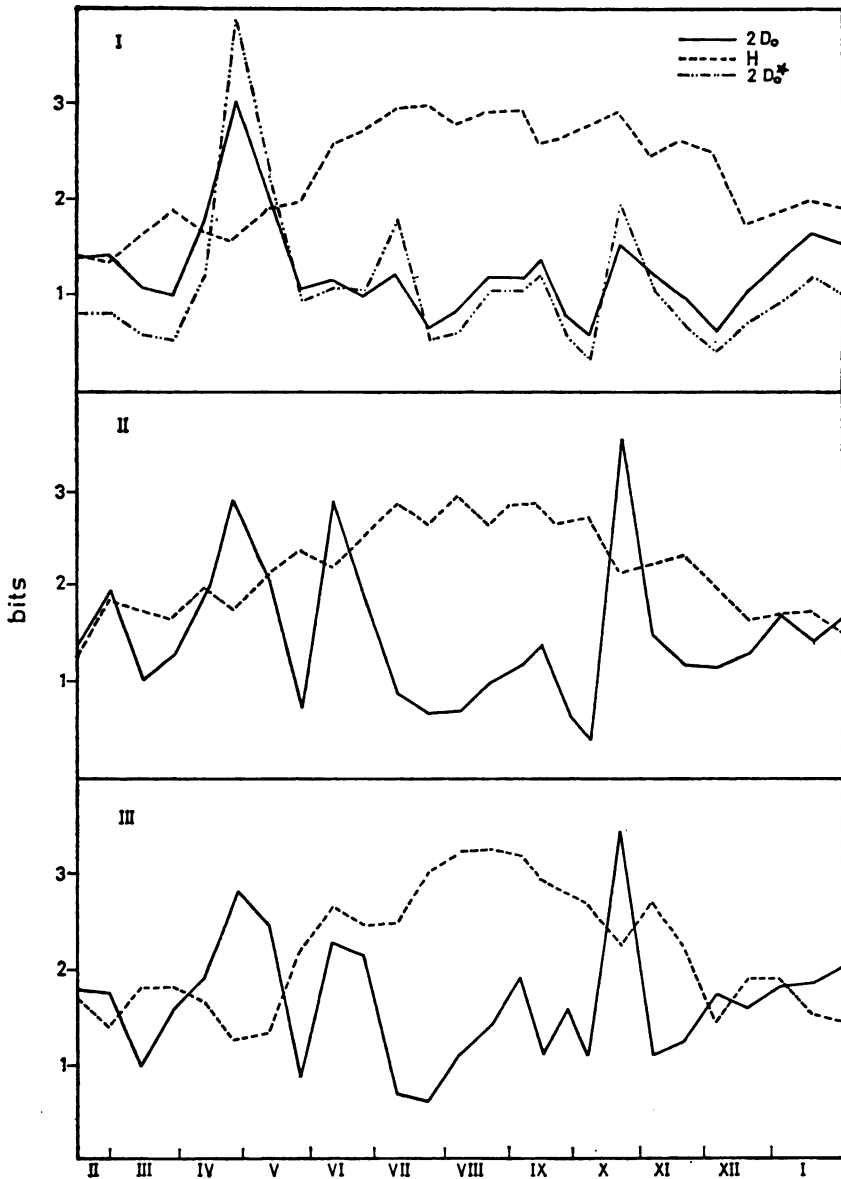


FIG. 1. — Variació dels índexs de diversitat  $H$  i de fluctuacions  $2D_0$ , (bits en ordenades, l'índex  $D_0$  està multiplicat per dos per a una millor comparació) en les tres cubetes més profundes del llac de Banyoles (I a III), durant un cicle anual (mesos en abscisses). Per a la cubeta I es representa també l'índex  $2D_0^*$ .

de fluctuacions és màxim, sobretot immediatament després de les inundacions que tingueren lloc a la segona quinzena del mes d'octubre de 1970. L'índex de fluctuacions, doncs, augmenta considerablement amb la turbulència. Igual passa a la primavera. La diversitat és solament una mica més baixa que a l'hivern, però mentre que en aquesta darrera estació l'índex de fluctuacions és més aviat baix (amb poques oscil·lacions) tan aviat com el fluxe d'entrada d'aigua es fa intens, durant l'abril i el maig, l'índex de fluctuacions augmenta extraordinàriament.

El cicle anual del plàncton pot ésser descrit d'una manera més completa utilitzant, a més de l'índex de diversitat d'ús comú, l'índex de fluctuacions,  $D_0$ , proposat. A més, aquest darrer sembla més relacionat amb altres característiques del ecosistema, tal com la producció primària i probablement més encara amb la relació: producció/biomassa. Les dades de producció primària obtingudes simultàniament als mostreigs de zooplàncton en el llac de Banyoles<sup>9</sup> mostren una correspondència notable amb més representatives i profundes de les parts sud i nord respectivament. Les l'índex de fluctuacions,  $D_0$ . La producció primària fou màxima a l'abril-maig, setembre-octubre i gener a l'estació de Banyoles, coincidint clarament amb els màxims de l'índex de fluctuacions,  $D_0$  (fig. 1).

D'aquests resultats es podria derivar la següent descripció del cicle anual del zooplàncton:

A l'hivern els índexs de diversitat i fluctuacions són, en general, baixos, reflex d'una època de condicions precàries o extremes (temperatures mínimes i producció primària baixa, en general) que no permeten diversitats elevades, però en canvi l'estabilitat és més aviat alta amb algunes excepcions. A la primavera, l'índex de diversitat és baix i el de fluctuacions molt elevat, característiques típiques de les primeres etapes de la successió que s'inicia com a conseqüència d'una barreja vertical intensa. A l'estiu, els índexs s'inverteixen; el de diversitat és màxim, el de fluctuacions mínim, corresponent a un període de màxima estabilitat i organització, fins l'esgotament dels nutrients a la superfície i de l'oxigen al fons, que fa baixar lleugerament l'índex de diversitat i incrementar el de fluctuacions. La pertorbació important, però, del sistema torna a ser deguda a una barreja vertical que correspon, ara, a la tardor, amb un marcat increment de l'índex de fluctuacions i una disminució (encara que no tan marcada) del de diversitat.

## CONCLUSIONS

A dos valors idèntics de l'índex de diversitat poden correspondre dos valors notablement diferents de l'índex de fluctuacions. Aquest darrer índex complementa el primer donant més informació sobre les desviacions del sistema del seu estat mig degudes a les perturbacions externes (turbulència i barreja vertical de l'aigua). L'índex de fluctuacions sembla ésser una bona mesura dels efectes d'aquestes perturbacions en el sistema zooplàctònic.

## BIBLIOGRAFIA

1. DUBOIS, D. M. — *An index of fluctuations,  $D_0$ , connected with diversity and stability of ecosystems: applications in the Lotka - Volterra model and in an experimental distribution of species*. Rapport de sythèse III, Programme National sur l'Environnement Physique et Biologique, Project Mer, Commission Interministérielle de la Politique Scientifique, étabeyp. (Liège) (1973).
2. LEIGH, E. G. — *On the relation between the productivity, biomass, diversity and stability of a community*. «Proc. Natl. Acad. Sci.», 35: 777-783 (1965).
3. MACARTHUR, A. J. — *Fluctuations of animal populations and a measure of community stability*. «Ecology», 36: 533-536 (1955).
4. MARGALEF, R. — *Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence*. In: Diversity and stability in ecological systems. «Brookhaven Sym. Biol.», 22: 25-37 (1969).
5. MARGALEF, R. — *Ecología*. Omega, Barcelona, 951 pp. (1974).
6. MIRACLE, M. R. — *Composició i distribució estacional del zooplàncton del llac de Banyoles*. «Treb. Soc. Cat. Biol.», 30: 81-87 (1971).
7. MIRACLE, M. R. — *Estructura y dinámica de las poblaciones de la comunidad zoopláctónica del lago de Banyoles*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona (1974).
8. MIRACLE, M. R. — *Zooplankton niche structure: a principal components approach*. Ecology, 55: 1306-1316 (1974).
9. PLANAS, M. D. — *Composición, ciclo y productividad del fitoplancton del lago de Banyoles*. «Oecol. aquat.», 1: 36-106 (1973).

*Nota.* — Desitjo agrair la col·laboració de J. Ocaña del Centre de Càlcul de la Universitat de Barcelona en el treball d'ordenador destinat a la computació dels índexs.