

RELACIÓ ENTRE GRANDÀRIA I NOMBRE D'OUS EN UN COPÈPODE D'AIGUA DOLÇA

Tecla Riera *

Rebut: gener 1982

SUMMARY

The relation between body size and egg number in a freshwater copepod

Both in poikylotherms and in homeotherms there is a clear relationship between the animal's body size and the number of eggs laid. Not only the egg number, but the individual egg size varies; usually, there is an inverse relation between them. In a sense, the variation being more accused in the number than in the size can be thought as an expression of opposed evolutionary strategies or trends.

This study is intended to show the real relationship between the egg number and size and the individual size in the freshwater copepod **Tropocyclops prasinus** from Spanish dams. The copepods from northern water masses have a greater egg number than those from southern impoundments. The allometric relation between body size and egg number nears 3, but if the volume of an oviger sac germ mass is considered the relation is more clear-cut.

Egg size varies less than egg number; when the copepod size increases the egg number also increases, not its size. That is to say, the metabolism of the somatic and germ cells is differently influenced by the environmental conditions.

INTRODUCCIÓ

El nombre d'ous produïts pels diferents organismes té un rang de variació molt ampli; depèn de l'espècie que es consideri, però en cada espècie aquesta producció és sotmesa a una variació pròpia, deguda a moltes causes no sempre conegudes. En general, el nombre de descendents es relaciona amb les característiques del medi en què viuen els progenitors; entre aquestes característiques són importants la tem-

peratura i la quantitat d'aliment disponible, que poden influir directament o bé indirectament en afectar la grandària de la mare. En una gran varietat d'organismes homeotermes, els més corpulents produeixen més descendents que els de menor grandària; si la mida dels organismes es troba relacionada inversament amb la temperatura podríem considerar la relació entre descendents i mida com un aspecte de la regla de Bergmann.

La relació entre el nombre d'ous pro-

* Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Avgda. Diagonal, 645. Barcelona, 28.

duïts i la grandària de la mare és evident, no únicament en homeotermes sinó també en poiquiloterms, i en els copèpodes hi ha una correlació positiva entre la mida de la femella i el nombre d'ous (MARGALEF, 1953b, 1955; RAVERA & TONOLLI, 1956; RØEN, 1957; DAVIS, 1959). Si considerem aquesta relació com un cas de creixement relatiu tindrem: $H = aL^b$, en què H = nombre d'ous per sac; L = longitud de la femella (sense les sedes de la furca); a i b són les dues constants d'al·lometria. Una relació d'aquest tipus s'ha trobat en cladòcers i malacostracis (GREEN, 1958; JENSEN, 1958; citats per McLAREN, 1963).

MARGALEF (1953b, 1955) troba en els ciclòpids que els valors de l'exponent b no s'aparten molt de 3, és a dir, que el nombre d'ous estaria relacionat amb el cub de la longitud de la femella, la qual cosa significa relacionar el nombre d'ous amb el volum de la femella, resultat que s'ha trobat en molts animals des d'aranyes a peïxos. El valor d' a es relaciona amb el nombre de cromosomes: les espècies amb més cromosomes tenen els ous més grans i en produeixen menys; aquest fet també es pot relacionar amb una major longevitat dels organismes. La relació entre el nombre d'ous per sac i el nombre de cromosomes és tal que es pot aproximar a la següent fórmula: $H = (15L/n)^3$, en què L = longitud de la femella (sense les sedes de la furca) i n = nombre haploide de cromosomes. Les espècies del grup *Cyclops strenuus* amb més cromosomes viuen molt temps (1 any); les espècies dels gèneres *Eucyclops* i *Tropocyclops* viuen pocs mesos; són espècies amb un menor nombre de cromosomes. Es podria dir que la diferència en el nombre de cromosomes comporta en si la situació de l'espècie en l'ecosistema (MARGALEF, 1974).

En molts copèpodes el nombre d'ous no és únicament relacionat amb la mida de les femelles, sinó que també hi ha relació amb la quantitat i la qualitat de l'aliment disponible de les femelles (MARSHALL & ORR, 1952).

A més del nombre d'ous pot variar la mida d'aquests. En general, en les aus i també en els copèpodes hi ha una relació inversa entre el nombre i la grandària dels ous. Per regla general, la mida varia menys que el nombre; això podria posar de manifest que, almenys en alguns grups de crustacis, el metabolisme de les cèl·lules somàtiques i el de les germinals resulten

afectats de manera diferent per les variacions de temperatura (MARGALEF, 1953b).

Veiem, doncs, com les característiques dels ous, mida i nombre, mostren una relació al·lomètrica amb els caràcters somàtics, fet que és d'enorme importància des del punt de vista de les estratègies de reproducció i llur avantatge en relació amb les característiques somàtiques i de longevitat definides. Així, doncs, la relació entre la grandària de la mare i el nombre d'ous és molt important des d'un punt de vista evolutiu, ja que la variació del nombre d'ous i el de la seva mida és un caràcter important a considerar de cara a la dinàmica de les poblacions. En certa manera, que variï més el nombre o la mida es pot considerar com a expressió d'estratègies o tendències evolutives oposades.

L'objecte d'aquest treball és veure la relació realment existent entre el nombre i la mida dels ous i la grandària dels organismes, i si la seva variació segueix les regularitats abans esmentades.

MATERIAL I MÈTODES

El treball s'ha portat a terme utilitzant *Tropocyclops prasinus* (copèpode ciclòpid d'aigua dolça). La mida d'aquest organisme oscil·la entre 0,6 i 0,9 mm en les femelles, i entre 0,5 i 0,6 mm en els mascles.

S'han estudiat organismes agafats en dues èpoques de l'any diferents, en 15 embassaments situats en diversos punts de la península Ibèrica (fig. 1). Les mostres pertanyen al Departament d'Ecologia, procedents de l'estudi d'embassaments portat a terme per investigadors d'aquest departament. Per a qualsevol referència de com s'han pres les mostres o els resultats d'anàlisis físiques, químiques o biològiques, vegeu MARGALEF *et al.* (1977).

De cada mostra s'han separat 50 femelles i s'han mesurat, entre altres parts de l'organisme, la longitud total sense les sedes de la furca; s'han comptat el nombre d'ous per sac i s'ha mesurat el diàmetre dels ous; s'ha calculat el volum de l'ou (considerant-lo esfèric) i el volum de la massa germinativa d'un sac (nombre d'ous \times volum; RIERA, 1981).

Amb les mesures obtingudes i per poder posar de manifest les variacions de les variables, s'han calculat les mitjanes i els errors estàndars de cada variable, en cada localitat i època de l'any. A la taula 1 es

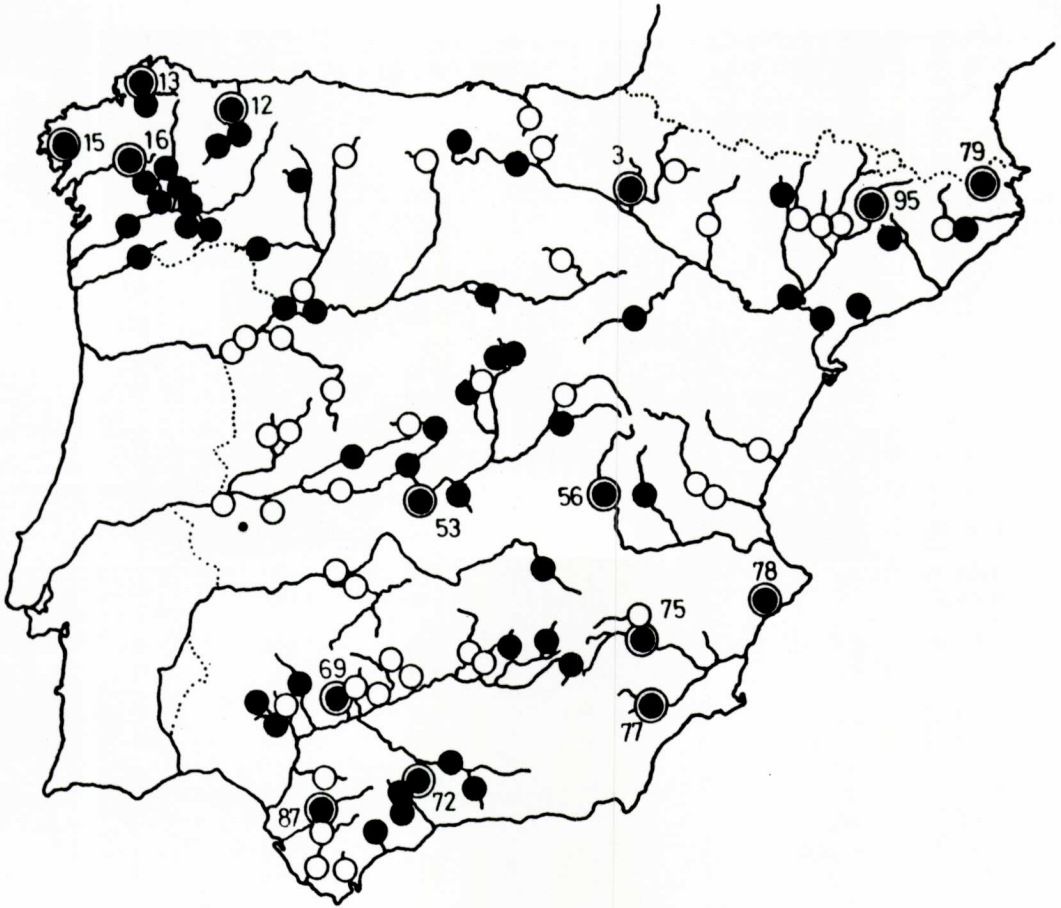


FIG. 1. Localització dels embassaments estudiats en el programa d'embassaments del Departament d'Ecologia. Les rodones plenes corresponen als embassaments on s'han trobat *Tropocyclops prasinus*, i d'aquests, els que estan encerclats corresponen a les mostres utilitzades en el present estudi; el nombre que hi ha al costat de cada un d'aquests fa referència a quin embassament de la taula 1 correspon.

presenten els valors de les mitjanes de les variables per a cada embassament i en les dues èpoques considerades (les mitjanes de la longitud de les femelles corresponen únicament a les femelles amb sacs ovígers).

D'altra banda, com s'ha vist abans, interessava veure què varia més, si el nombre d'ous o la seva mida; per això s'han calculat els coeficients de variació (σ/\bar{X} , taula 3).

Per poder posar de manifest la relació entre la longitud de la femella i el nombre i la mida dels ous, s'han calculat els coeficients de correlació i els de regressió lineals. Les dades, abans d'utilitzar-les per a aquesta anàlisi, s'han transformat loga-

rítmicament ($x \rightarrow \ln [x]$); en general aquesta transformació contribueix a normalitzar les distribucions (MARGALEF, 1974), i és útil per a linearitzar les relacions exponencials de tipus al·lomètric.

RESULTATS I DISCUSSIÓ

Tropocyclops prasinus és una espècie cosmopolita que presenta unes 5 o 6 generacions anuals; cada generació té una durada de 3 a 4 mesos. La proporció sexual varia durant el cicle anual; en les èpoques més favorables per aquesta espècie (finals d'estiu i començaments de tardor) domi-

TAULA 1. *Tropocyclops prasinus* (femelles). Mitjanes de: A, longitud de la femella sense les sedes de la furca (únicament s'han considerat les que portaven ous), en μm ; B, nombre d'ous; C, diàmetre dels ous, en μm ; V, volum d'un ou, en $\mu\text{m}^3 \times 10^{-5}$; VN, volum per nombre d'ous d'un sac, en $\mu\text{m}^3 \times 10^{-6}$. Es fa la distinció entre la primera i la segona campanya de mostratges (1a. C, 2a. C).

Embassaments							
Nom	Núm.	A	B	C	V	VN	
Alloz 1a. C	3	698,83	4,66	109,00	6,78	4,23	
Alloz 2a. C		738,20	7,00	104,89	6,04	4,23	
Arbon 1a. C	12	779,08	9,51	97,97	4,92	4,68	
Arbon 2a. C		805,56	15,81	85,03	3,22	5,09	
Forcadas 1a. C	13	843,20	16,11	90,53	3,86	6,22	
Forcadas 2a. C		713,30	11,45	70,57	2,64	3,02	
P. de Mouros 1a. C	16	784,00	13,00	101,25	5,39	7,01	
P. de Mouros 2a. C		733,04	14,08	82,20	2,91	4,09	
Guajaraz 1a. C	53	754,32	6,10	90,39	3,86	2,36	
Guajaraz 2a. C		707,50	5,52	97,01	4,78	2,64	
Retortillo 1a. C	69	755,72	8,08	100,98	5,39	4,35	
Retortillo 2a. C		778,54	10,45	86,33	3,37	3,52	
C. de Guadalhorce 1a. C	72	798,70	7,71	113,00	7,55	5,82	
C. de Guadalhorce 2a. C		787,36	8,54	89,43	3,74	3,20	
Cenajo 1a. C	75	748,12	8,37	85,06	3,22	2,69	
Cenajo 2a. C		774,90	10,02	89,98	3,81	3,82	
Puentes 1a. C	77	809,45	7,63	106,36	6,30	4,80	
Puentes 2a. C		758,95	10,06	86,09	3,34	3,36	
Boadella 1a. C	79	753,64	8,13	92,94	4,20	3,47	
Boadella 2a. C		687,00	9,39	78,45	2,52	2,37	
Bornos 1a. C	87	765,57	11,13	88,99	3,69	4,10	
Bornos 2a. C		749,74	7,81	77,79	2,46	1,92	
Oliana 1a. C	95	723,47	6,20	95,20	4,51	2,80	
Oliana 2a. C		712,02	5,94	82,61	2,95	1,92	
Ferverza 1a. C	15	763,00	13,50	101,00	5,39	7,28	
Alarcon 1a. C	56	684,72	3,45	104,87	6,04	2,08	
Amadorio 1a. C	78	735,30	9,73	91,15	3,96	3,86	

nen els mascles, i en les menys favorables, les femelles; en algunes de les mostres estudiades la desproporció és tal (com en l'embassament de Ferverza) que la major part de les femelles estudiades porten sacs ovígers però no es troba cap mascle; això pot ser degut al fet que, com que són més petits, tenen una vida mitjana inferior i que la femella pot produir diverses postes amb una sola fecundació.

Les femelles de *Tropocyclops prasinus*, com les de la majoria de ciclopidis, porten els ous en dos sacs. El nombre d'ous és molt semblant en cada sac, però el nombre d'ous per sac és molt variable; per regla general oscil·la entre 2 i 18 (MARGALEF, 1953; DUSSART, 1969); en àrees limitades aquesta variació és menor, de 5 a 7 ous per sac a Ivars (MARGALEF, 1950) i de 3 a 7 a Banyoles (MIRACLE, 1976).

En aquest treball, que comprèn una àrea més àmplia, la variació és també més elevada (taula 1); es troben poblacions amb 3 ous per sac com a mitjana a l'embassament d'Alarcón (56), i d'altres amb 16 ous per sac al de Forcadas (13); en alguns embassaments (Arbón, 12) s'han trobat individus amb 24, 25 i 26 ous per sac (RIERA, 1981).

Aquestes variacions del nombre d'ous presenten una regularitat: els embassaments del nord (12, 13, 15 i 16) tenen un nombre més elevat d'ous (mitjana superior a 10) que els del sud i llevant (mitjana de 7; taula 1).

Aquesta distribució latitudinal és coneguda en altres grups d'animals, com les aus, en què, per regla general, el nombre d'ous és més elevat en les poblacions més corpulentes, pròpies de climes freds; els nostres copèpodes, doncs, no farien més que seguir una norma general de comportament.

En els ciclòpids, com ja s'ha dit abans, hi ha una relació al·lomètrica entre el nombre d'ous i la llargada total de l'animal (MARGALEF, 1953), el valor de l'exponent de l'equació al·lomètrica seria pròxim a 3. Aquesta relació no és tan clara quan s'estudien mostres amb menys variabilitat (MIRACLE, 1976). En les poblacions estudia-

des en el present treball succeeix un fet semblant; en estudiar les mostres de cada localitat el valor de l'exponent sol ésser inferior a 3 (taula 2), però en considerar totes les mostres en conjunt o bé per campanyes, el valor de l'exponent és més pròxim a 3. Això faria pensar en una tendència a l'estabilització, és a dir, a reduir la dependència de la mida entre cada població.

Potser és més evident la relació entre la mida de l'animal i el volum de la massa germinativa d'un sac (és a dir, el producte del nombre d'ous d'un sac pel volum mitjà d'aquests). En la figura 2 es poden veure aquestes relacions: els dos pendents són bastant semblants.

La variació del nombre d'ous és determinada per diversos factors; segons MIRACLE (1976), un dels més importants seria l'aliment disponible. A Banyoles això ho fa suposar en trobar individus d'una mida semblant que presenten una fecunditat diferent segons siguin de primavera o d'hivern. En el cas estudiat aquí, les relacions entre nombre o volum dels ous i aliment disponible (expressat en mg de clorofil·la) o temperatura no queden clares, fet que no és estrany tenint en compte el tipus de mostratge realitzat.

La grandària dels ous varia menys que el seu nombre; en general, en els organis-

TAULA 2. *Tropocyclops prasinus* (femelles). Coeficient de correlació (r) entre els logaritmes de les variables (en la primera fila horitzontal); coeficients a i b de l'equació $y = a x^b$, calculats pel mètode de mínims quadrats. Les dades corresponen a la mitjana dels organismes de la 1a. campanya, de la 2a. campanya i a tots els organismes en conjunt. Les variacions exagerades del tema independent a, en el diàmetre i volum dels ous, són un artefacte degut a les baixes correlacions entre les variables.

	Nombre d'ous			Diàmetre dels ous		
	r	a	b	r	a	b
1a. C	0,56	$1,41 \times 10^{-9}$	3,38	-0,13	520,09	-0,255
2a. C	0,41	$4,0 \times 10^{-6}$	2,21	0,13	17,71	0,24
TOTS	0,41	$11,9 \times 10^{-6}$	2,03	0,16	12,679	0,29
	Volum de l'ou			Volum \times nombre d'ous		
	r	a	b	r	a	b
1a. C	-0,15	7259,02	-0,88	0,41	0,02	2,85
2a. C	0,13	2705,38	0,13	0,46	0,004	3,07
TOTS	0,16	1208,33	0,86	0,49	0,003	3,12

mes que tenen un major nombre d'ous aquests són una mica més petits que en els que en tenen menys. A Banyoles (MIRACLE, 1976) troba una relació d'aquest tipus: quan el nombre d'ous és mínim, el diàmetre és màxim. En els embassaments, en comparar les dues èpoques de mostratge

això també es compleix (taula 1), si bé hi ha algunes excepcions, com són els embassaments de Forcadas, Oliana i Porto de Mouros (en aquest últim, però, només s'han pogut observar dues femelles amb ous a la primera campanya). La relació entre la mida dels ous i la del cos (fig. 3) no

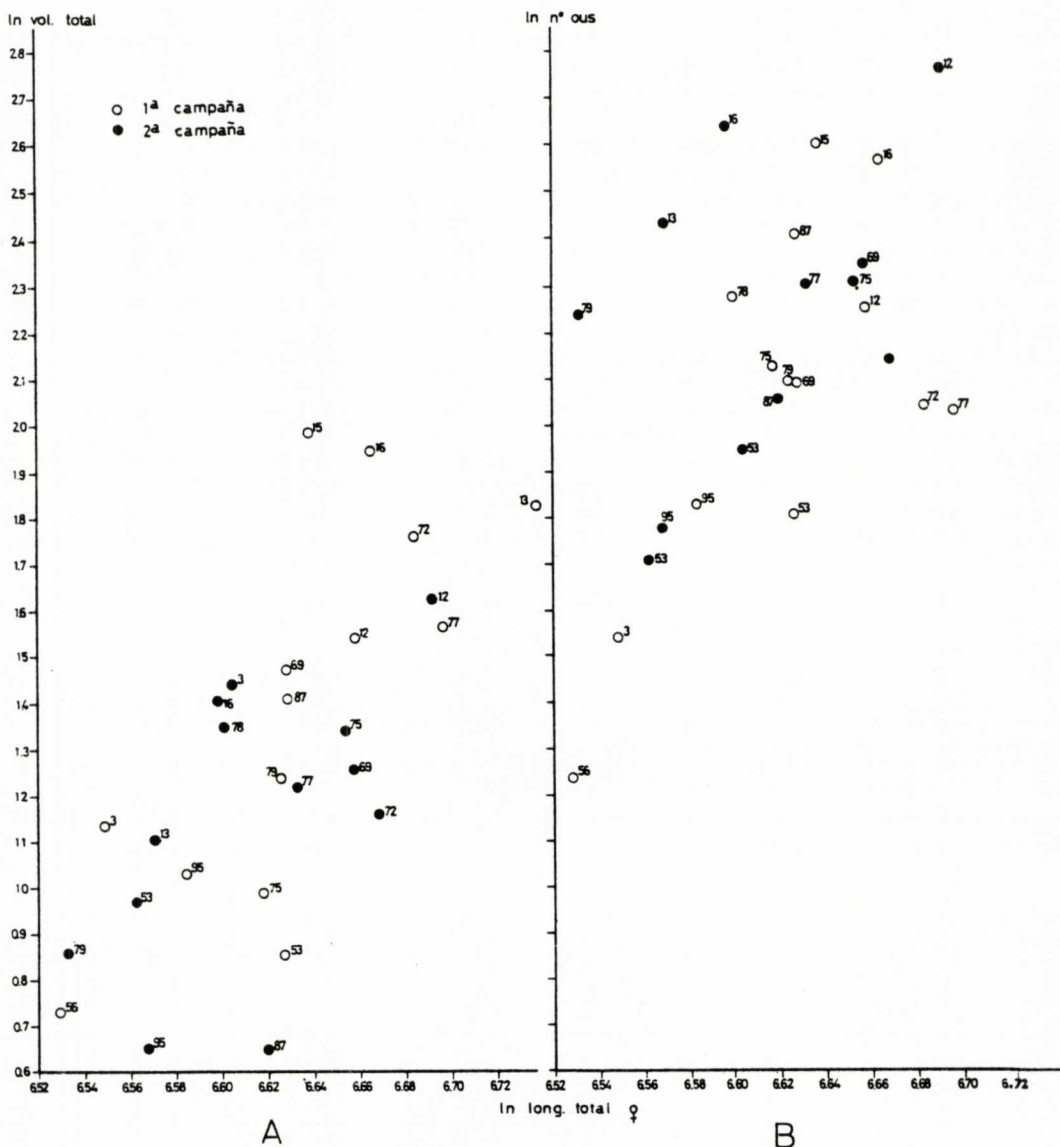


FIG. 2. A, Relació entre la longitud total de la femella sense sedes de la furca (logaritmes en abscisses) i el volum d'un ou x nombre d'ous per sac (logaritmes en ordenades). B, Relació entre la longitud de la femella (logaritmes en abscisses) i el nombre d'ous per sac (logaritme en ordenades). A la taula 1 s'identifiquen els embassaments.

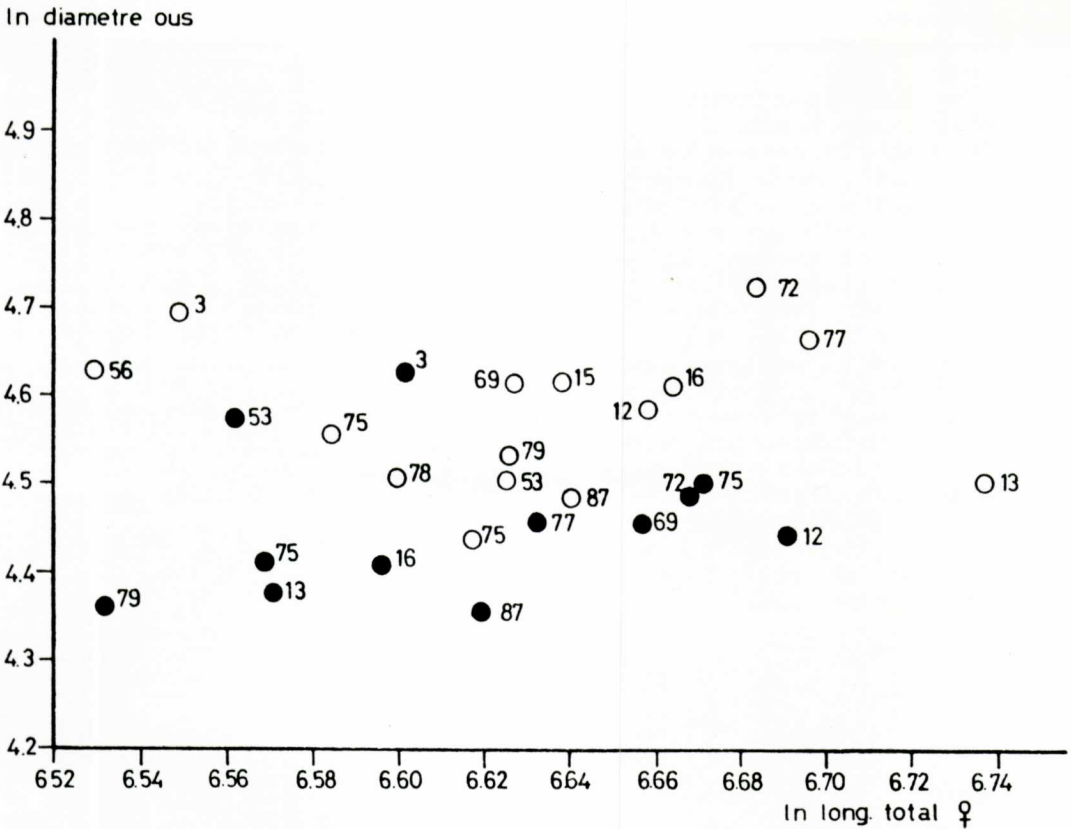


FIG. 3. Relació entre la longitud de la femella, sense sedes de la furca (logaritmes en abscisses) i el diàmetre dels ous (logaritme en ordenades). A la taula 1 s'identifiquen els embassaments.

fa més que evidenciar aquest fet: el pendent pràcticament és nul i les correlacions són molt baixes.

A la taula 3 es donen els valors de les mitjanes i dels coeficients de variació del

nombre d'ous i del seu diàmetre. Aquest coeficient és menor en el diàmetre que en el nombre, i el mateix es troba a Banyoles; el resultat és coherent amb tot el que s'ha exposat abans. Com es pot veure a la tau-

TAULA 3. Mitjanes (\bar{X}), desviacions estàndards (σ) i coeficient de variació (σ/\bar{X}) en el nombre d'ous i el seu diàmetre en *T. prasinus* a Banyoles i en el conjunt dels embassaments estudiats (els valors corresponen a les mitjanes de les mitjanes de cada localitat).

		\bar{X}	σ	σ/\bar{X}
EMBASSAMENTS	Nombre d'ous	9,23	3,17	0,343
	Diàmetre dels ous	92,88	9,58	0,103
BANYOLES	Nombre d'ous	4,15	0,81	0,19
	Diàmetre dels ous	77,65	6,16	0,079

la 2, és el nombre d'ous i no la seva mida, allò que està relacionat amb la mida de l'organisme.

És a dir, que quan el copèpode és més gran, no augmenta la mida dels ous sinó el nombre d'aquests; en canvi, els animals més grans sembla que no ho són perquè tinguin un nombre de cèl·lules més gran que el dels petits (ja que el nombre de cèl·lules és bastant constant), sinó perquè aquestes són més petites (MARGALEF, 1953). Per això MARGALEF (1955) suposa que la temperatura de l'ambient disminuiria la mida de les cèl·lules somàtiques, però reduiria el nombre en les germinals. Dit d'una altra manera, el metabolisme dels ous és influït per la temperatura de manera diferent de com ho són les cèl·lules somàtiques, i per això no varien tant les seves dimensions; però, evidentment, tal hipòtesi no ens ajuda gens en no tenir una idea gaire clara de com actua l'augment de temperatura en cada cas.

BIBLIOGRAFIA

DAVIS, Y. 1959. Breeding of calanoid copepods in Lake Erie. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 14: 933-942.

DUSSART, B. 1969. *Les copépodes des eaux conti-*

mentales d'Europe occidentale, II. N. Boubée, Paris.

MCLAREN, J. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 20: 685-725.

MARGALEF, R. 1950. Segunda nota sobre la biología de las aguas estancadas del bajo Urgel. *Inst. Est. Ilerdenses*, 13: 329-375.

MARGALEF, R. 1953 a. Los crustáceos de las aguas continentales Ibéricas. *Biología de las aguas continentales*, 10. *Minist. Agricultura, Inst. Inv. y Exp.*, Madrid.

MARGALEF, R. 1953 b. Caracteres ligados a las magnitudes de los organismos y su significado sistemático y evolutivo. *P. Inst. Biol. Apl.*, 12: 111-121.

MARGALEF, R. 1955. Temperatura, dimensiones y evolución. *P. Inst. Biol. Apl.*, 19: 13-94.

MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona.

MARGALEF, R., PLANAS, D., ARMENGOL, J., VIDAL, A., PRAT, N., GUISET, A., TOJA, J. & ESTRADA, M. 1977. *Limnología de los embalses españoles. I y II*. Dpto. Ecología Univ. Barcelona. *Minist. Obras Públicas*.

MARSHALL, S. M. & ORR, A. P. 1952. On the biology of the small copepods in Loch Striven. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 28: 43-95.

MIRACLE, M. R. 1976. Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies del zooplancton del lago de Banyoles. *Monografías ICONA*, 5: 1-270.

RAVERA, O. & TONOLLI, V. 1956. Body size and number of eggs in diaptomids, as related to water renewal in mountain lakes. *Limnol. & Oceanog.*, 1: 118-122.

RIERA, T. 1981. *Variabilitat morfològica de Tropocyclops i Temora. Aproximació crítica a l'ús generalitzat de la biometria en la taxonomia de copèpodes*. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona.

ROEN, U. 1955. On the number of eggs in some free-living freshwater copepods. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 12: 447-454.