

ESTRUCTURA ESPACIAL DE LA ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE LOS CILIADOS DEL MICROPLANCTON EN UNA LAGUNA COSTERA

CELIA BULIT, CARLOS DÍAZ-ÁVALOS
y DAVID J. S. MONTAGNES

RESUMEN

El espacio tridimensional es el escenario donde ocurren los procesos ecológicos relacionados con poblaciones y comunidades, aunque solo en las dos últimas décadas ha sido incorporado explícitamente en estudios ecológicos. En este trabajo se presenta una síntesis del estudio de estructuras espaciales en la distribución de ciliados del microplancton, usando métodos geoestadísticos, en la laguna costera de Chautengo, México. Los objetivos son 1) caracterizar la distribución de la abundancia y diversidad de los ciliados a distintas escalas espaciales, y 2) relacionar los patrones espaciales encontrados y su variabilidad con procesos ecológicos de la laguna. Las distribuciones

se modelaron y se hicieron mapas de kriging y de simulación condicional de la abundancia y la diversidad de ciliados del plancton, estimada con el índice de Shannon, en temporada seca y lluviosa. La abundancia y la diversidad se estructuraron espacialmente en manchones, a distintas escalas (de m a km). La presencia y las características de las estructuras espaciales variaron dependiendo de 1) la composición taxonómica de los ciliados, 2) las escalas espaciales consideradas, y 3) las estaciones climáticas. Se discuten características ecológicas de la laguna relacionadas con los procesos espaciales descritos.

 El espacio es el escenario donde ocurren las interacciones ecológicas. Sin embargo, su incorporación explícita en el estudio de los ecosistemas acuáticos ha enfrentado dificultades relacionadas con las características propias del medio fluido, con el acceso indirecto a la observación y distribución de muchos de los organismos y con el uso de métodos estadísticos adecuados.

Los esfuerzos realizados para superar estas dificultades se reflejan en el creciente número de estudios ecológicos en los que el componente espacial es básico, se reconoce explícitamente, y es tratado con métodos de estadística es-

pacial (Franklin y Mills, 2007). En la medida en que esto ha sucedido, la heterogeneidad espacial de distintos componentes de los ecosistemas se ha revelado como la regla, más que como la excepción (Pinel-Alloul, 1995). Las poblaciones y las comunidades biológicas tienen características propias de abundancia y de diversidad que exhiben distintos patrones de distribución espacial (Tuda, 2007), y la heterogeneidad espacial resulta fundamental para comprender la dinámica de las poblaciones y para la organización y estabilidad de la comunidad (Mehner *et al.*, 2005).

Los ciliados del microplancton (fracción del plancton cuyos or-

ganismos miden 20-200µm) tienen un papel clave en las redes tróficas acuáticas ya que participan como productores primarios (como *Myrionecta rubra* y los oligotricos mixótrofos), como consumidores de picoplancton y de nanoplancton auto y heterotrófico y, a su vez, son consumidos por otros organismos del microplancton, del zooplancton (Pierce y Turner, 1992) y por larvas de peces (Figueiredo *et al.*, 2005). Debido a la variedad de modos tróficos y a su papel en el circuito microbiano (Azam *et al.*, 1983), los ciliados son integrantes conspicuos del microplancton. Diversos autores han trabajado sobre la distribución espacial de distintos ciliados del plancton, a escala

PALABRAS CLAVE / Ciliados / Heterogeneidad Espacial / Laguna Costera / Plancton /

Recibido: 21/12/2009. Modificado: 27/07/2011. Aceptado: 28/07/2011.

Celia Bulit. Ph.D. en Ciencias Biológicas, University of Liverpool, RU. Profesora Investigadora, Universidad Autónoma Metropolitana (UAM)-Xochimilco, México. Dirección: Departamento El Hombre y su Ambiente, UAM-Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, 04960 México DF, México. e-mail: cbulit@correo.xoc.uam.mx

Carlos Díaz-Ávalos. Ph.D. en Ciencias Cuantitativas, Washington University, EEUU. Investigador, Universidad Nacional Autónoma de México. e-mail: carlos@sigma.iimas.unam.mx

David J. S. Montagnes. Ph.D. en Oceanografía, University of British Columbia, Canadá. Lecturer, University of Liverpool. E-mail: D.J.S.Montagnes@liverpool.ac.uk

pequeña y a mesoescala oceánica (Bulit *et al.*, 2003, Montagnes *et al.*, 2010), sobre la distribución espacial a distintas escalas y variabilidad en el tiempo de *M. rubra* (Bulit *et al.*, 2004; Montagnes *et al.*, 2008) y sobre la distribución espacial de la diversidad de ciliados a escala lagunar (Bulit *et al.*, 2009). En este trabajo se presenta una síntesis del estudio de estructuras espaciales en la distribución de ciliados del microplancton, usando métodos geoestadísticos, en la laguna costera de Chautengo, México. Los objetivos son 1) caracterizar la distribución de la abundancia y diversidad de los ciliados a distintas escalas espaciales, y 2) relacionar los patrones espaciales encontrados y su variabilidad con procesos ecológicos de la laguna.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La laguna de Chautengo está ubicada en la costa del Pacífico mexicano, en una cuenca poco industrializada (Figura 1); es un cuerpo de agua somero, con una profundidad máxima de 2m, una superficie de 36km² y recibe los aportes de los ríos Nexpa y Copala, y de algunos arroyos temporales. La laguna tiene una boca estrecha (80-150m) situada hacia el sur, en la parte central de la barra arenosa, que la comunica con el mar y conserva el proceso natural de apertura y cierre de la boca, que en otras lagunas ha sido alterado por modificaciones de origen antrópico.

En esta región tropical hay dos estaciones climáticas, conocidas localmente como 'lluvias' (mayo a octubre) y 'secas' (noviembre a abril). El ciclo estacional influye sobre la apertura y el cierre periódicos de la boca, que permanece abierta, generalmente, desde junio hasta enero. El momento de la apertura depende, fundamentalmente, de que la precipitación se concentre en unos pocos días al inicio de la temporada lluviosa.

Diseño del muestreo, recolección, identificación y recuento de organismos

Las muestras de agua para la identificación, cuantificación de ciliados y cálculo del índice de diversi-

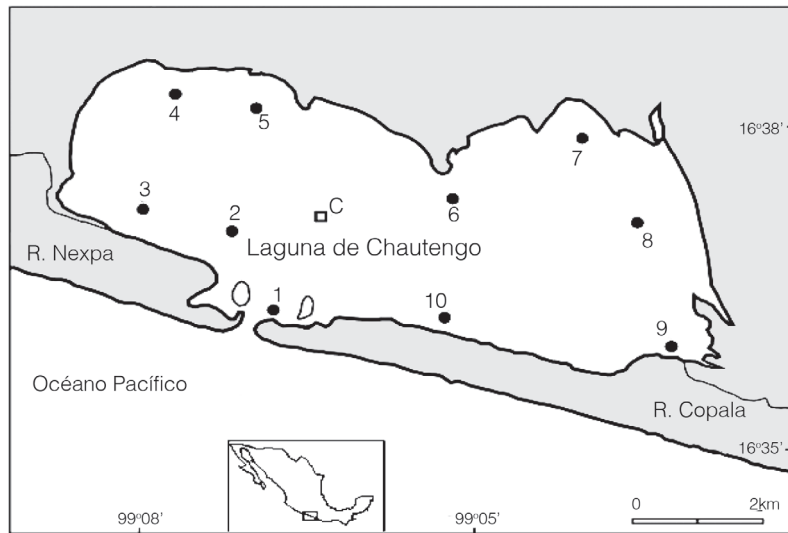


Figura 1. Localización de la cuadrícula central (C) y de diez estaciones de muestreo en la laguna de Chautengo, México. En la cuadrícula se tomaron entre 30 y 73 muestras en distintas épocas del año.

dad de Shannon fueron recolectadas en diversos sitios de la laguna, en estación seca (enero y marzo 2001; 40 muestras) y lluviosa (octubre 2000, mayo y septiembre 2001; 83 muestras). Diez sitios de muestreo se distribuyeron en distintos puntos de la laguna (1-10 en Figura 1) en ambas estaciones, y los restantes se ubicaron en una cuadrícula central (C en Figura 1), donde se estudió la distribución de varios ciliados a escala pequeña (40×40m). La distribución de *Myrionecta rubra* y de la diversidad de ciliados, a escala lagunar, fue evaluada y caracterizada con los datos de 45 sitios de muestreo. Adicionalmente, en el caso de *M. rubra*, se llevó a cabo una recolección de 73 muestras en la cuadrícula a 3 escalas pequeñas (4×4, 40×40 y 200×200m), con puntos de muestreo localizados a 1, 10 y 50m entre sí.

Las muestras de agua se tomaron a 0,4m de profundidad y se preservaron en solución ácida de lugol, con concentración final de 2% (Thronsen, 1978). Los organismos se observaron (×200, ×400 y ×1000) con un microscopio invertido Zeiss Axiovert 25 CFI, equipado con fluorescencia y contraste de fases. Los ciliados se enumeraron sedimentando una alícuota de la muestra en una cámara de 5ml y examinando todo el fondo, de acuerdo con el método de Utermöhl (Hasle, 1978) y se identificaron con base en literatura especializada (Bulit *et al.*, 2003). La diversidad de ciliados de cada muestra se determinó calculando el índice de Shannon:

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

donde p_i : proporción de individuos encontrados en la i -ésima especie, y s : número total de especies en la muestra (Magurran, 1988).

La temperatura y la salinidad se registraron con un multímetro YSI modelo 85 y la transparencia se midió con un disco de Secchi. Se registró la posición geográfica de todos los sitios con un geoposicionador Garmin.

Análisis geoestadístico

Los métodos estadísticos para evaluar y modelar la heterogeneidad espacial en ecología se han desarrollado y diversificado en la

últimas dos décadas (Legendre y Legendre, 1998). Uno de dichos métodos, la geoestadística, ha sido aplicada frecuentemente al análisis de datos ecológicos en ecosistemas acuáticos (Pinel-Alloul y Ghadouani, 2007).

En general, los datos sobre la distribución espacial de los microorganismos están espacialmente correlacionados y no pueden tratarse con el análisis estadístico tradicional porque violan el supuesto de independencia (Dutilleul y Legendre, 1993). Al igual que otros enfoques basados en estadística espacial, en geoestadística se utiliza un modelo probabilístico que incorpora la no independencia. La asociación espacial puede modelarse mediante el variograma, que es una función matemática que relaciona la variabilidad del factor estudiado con la distancia que separa a pares de puntos de muestreo dentro de un área de estudio (de la cuadrícula central, por ejemplo). En este trabajo, el primer paso del análisis geoestadístico consistió en calcular el llamado variograma empírico, y ajustarle posteriormente una función paramétrica o modelo permisible (Goovaerts, 1997). Los principales componentes del variograma son la pepita, la meseta y la rancho (Figura 2). La pepita representa la variabilidad existente a una escala espacial menor que la usada en el muestreo e incluye también el error experimental, representado en este estudio por las diferencias entre distintos conteos de abundancia y diversidad de los organismos realizados en la misma muestra de agua. La meseta es el valor límite alcanzado por el variograma e indica la

TABLA I

MODELOS Y PARÁMETROS DE LOS VARIOGRAMAS DE LA ABUNDANCIA DE CILIADOS

Ciliado, escala de muestreo y estación climática	Modelo ajustado	Parámetros		
		Pepita (cel·ml ⁻¹) ²	Meseta (cel·m ⁻¹) ²	Rango (m)
Distribución espacial de diferentes ciliados a escala constante				
<i>Lohmaniella oviformis</i> , 40×40m, seca	esférico	5,0	16,0	13,0
<i>Strombidium</i> sp., 40×40m, seca	exponencial	6	15	77
<i>Myrionecta rubra</i> , 40×40m, lluviosa	gaussiano	38	125	23
<i>Pleuronema</i> sp., 40×40m, lluviosa	efecto pepita	14,5	14,5	0
<i>Tintinnopsis</i> sp., 40×40m lluviosa	esférico	4,5	17,5	17,5
Distribución espacial de <i>M. rubra</i> , a diferentes escalas separadas, en estación lluviosa				
4×4m	efecto pepita	2010	2010	0
40×40m	exponencial	90	270	129
200×200m	gaussiano	3000	21000	83
Distribución espacial de <i>M. rubra</i> , a diferentes escalas conjuntas, en estación lluviosa				
40×40+4×4m (2 escalas conjuntas)	efecto pepita	850	850	0
200×200+40×40+4×4m (tres escalas conjuntas; Figura 4)	gaussiano	1000	7600	173

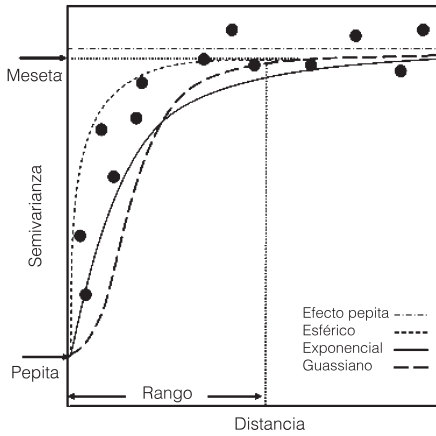


Figura 2. Esquema de los parámetros del variograma y de los modelos que se ajustaron. Los puntos corresponden al variograma empírico y las líneas, a los distintos modelos indicados.

variabilidad total en la distribución de la abundancia y de la diversidad de ciliados. La rango es la distancia hasta la cual existe autocorrelación entre los valores de abundancia y diversidad en función de la distancia y representa el tamaño promedio de los manchones, por lo que los valores obtenidos en sitios de muestreo separados por distancias mayores a la rango no están espacialmente correlacionados. La pepita y la meseta se expresan en unidades que representan el incremento de los valores (de abundancia o de diversidad, en este caso) elevado al cuadrado por la definición del variograma, mientras que la rango se expresa en unidades de longitud (Tabla I).

Los tipos y parámetros de los modelos fueron seleccionados tomando en cuenta los mínimos cuadrados ponderados (Cressie, 1993) y se usaron para calcular y predecir la abundancia y la diversidad de ciliados en los puntos no muestreados de la cuadrícula y para elaborar los mapas de predicción, mediante el método de *kriging* (así denominado en reconocimiento a su creador, DG Krige; Goovaerts, 1997). En este estudio se usaron modelos esféricos, exponenciales, gaussianos y efecto pepita, y se ajustaron a los variogramas empíricos (Figura 2). El modelo esférico muestra un crecimiento casi lineal hasta una cierta distancia y luego se estabiliza, mientras que el modelo exponencial crece más rápidamente al inicio y solo tiende asintóticamente hacia la meseta, sin alcanzarla. En cam-

bio, el modelo gaussiano representa un fenómeno extremadamente continuo. Finalmente, el modelo de efecto pepita corresponde a un proceso en el que no existe correlación entre los valores obtenidos, independientemente de la distancia (Armstrong, 1998).

Partiendo de la idea que los manchones son zonas de mayor abundancia o diversidad, dispersas sobre un fondo menos abundante o diverso, se considera que un manchón es una

zona del cuerpo de agua donde la abundancia o la diversidad de ciliados está por sobre el valor del tercer cuartil en la distribución de los datos (Bulit *et al.*, 2003).

Los mapas a escala lagunar para el análisis de la diversidad se elaboraron usando simulación condicional (Ross, 1990). En todos los casos, los variogramas se calcularon y se modelaron con el programa Variowin (Pannatier, 1996), mientras que los mapas,

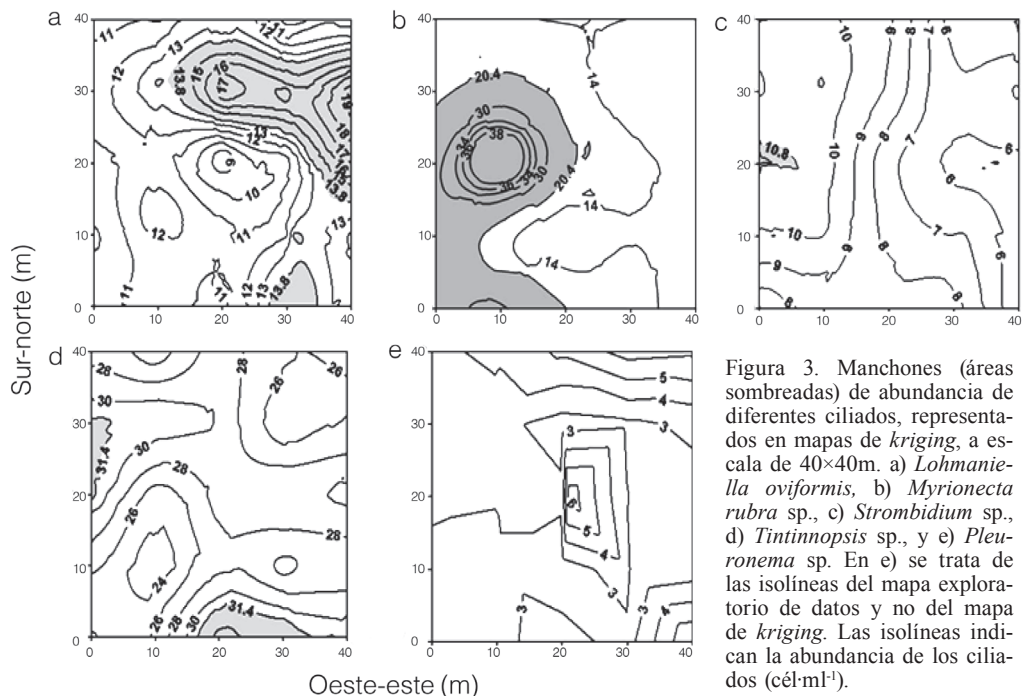


Figura 3. Manjones (áreas sombreadas) de abundancia de diferentes ciliados, representados en mapas de *kriging*, a escala de 40×40m. a) *Lohmaniella oviformis*, b) *Myrionecta rubra* sp., c) *Strombidium* sp., d) *Tintinnopsis* sp., y e) *Pleuronema* sp. En e) se trata de las isolíneas del mapa exploratorio de datos y no del mapa de *kriging*. Las isolíneas indican la abundancia de los ciliados (cel·ml⁻¹).

tanto de *kriging* como de simulación condicional, se obtuvieron con Surfer 8 (Golden Software) y con S-Plus (MathSoft), respectivamente. Detalles complementarios sobre los métodos se hallan en Bulit *et al.* (2003, 2004, 2009).

Resultados y discusión

Variabilidad en la distribución de distintos ciliados

La abundancia de *Lohmaniella oviformis*, *Myrionecta rubra*, *Strombidium* sp., y *Tintinnopsis* sp., a escala pequeña (40×40m), se distribuyó en manchones dispersos sobre un fondo de menor abundancia, mientras que *Pleuronema* sp. no formó manchones (Figura 3). La rango promedio de los manchones fue variable y se midió tomando la rango de los modelos ajustados a los variogramas (Tabla I). Dicha rango denota la distancia a la cual las observaciones dejan de estar correlacionadas. Sobrepasando el valor de la rango, no existe asociación entre la abundancia y la distancia de los puntos de muestreo que indique la pertenencia a un manchón.

Los manchones de *Tintinnopsis* sp. tuvieron un tamaño promedio de 17,5m, similar al sugerido por otros trabajos (Stoecker *et al.*, 1984), y los de *L. oviformis*, ciliado pequeño cuyo tamaño lo acerca al nanoplankton, fueron ligeramente menores en promedio. Los manchones de *M. rubra* se extendieron en 9m. Cabe agregar que la rango representa el tamaño promedio de los manchones si hubiera infinitas repeticiones de los muestreos, bajo las mismas condiciones, y los resultados de la Figura 3 corresponden solamente a una observación.

Los manchones de *Strombidium* sp. fueron mayores que el área muestreada (40×40m) ya que la rango del variograma fue de 77m, y resultaron más difusos que los de otros ciliados (Bulit *et al.*, 2003). Varias especies de este género son mixótrofas (Stoecker *et al.*, 1989) y podrían formar

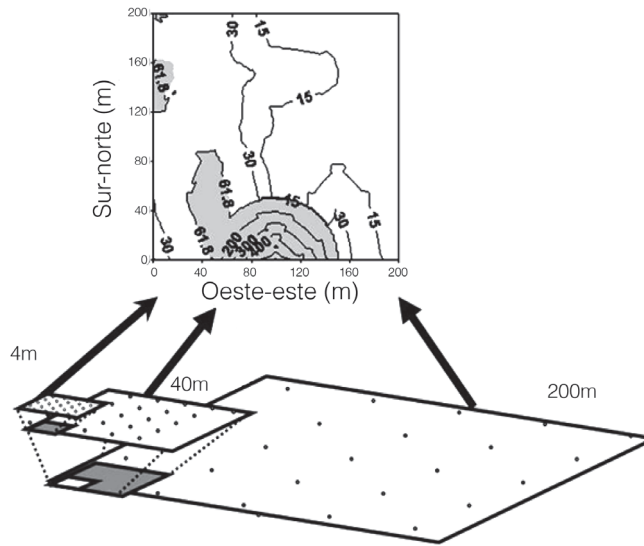


Figura 4. Esquema del muestreo intensivo de *Myrionecta rubra* a 3 escalas pequeñas y mapa con el manchón identificado cuando el variograma se calculó incluyendo todos los puntos de muestreo. Las isolíneas indican la abundancia en cél ml^{-1} .

conglomerados mayores que los de ciliados puramente heterótrofos, como *L. oviformis* y *Tintinnopsis* sp., ya que su capacidad de realizar fotosíntesis les permitiría localizarse en áreas donde no hay presas, asumiendo que éstas, a su

vez, se distribuyeran también heterogéneamente. En cambio, la distribución de *Pleuronema* sp. no mostró estructura espacial a la escala considerada y no pudieron identificarse sus manchones. En la Tabla I se indican los valores de la pepita y la meseta del variograma correspondiente a *Pleuronema* y se aprecia que se trata del efecto pepita puro, modelo que no permite establecer una estructura espacial. El mapa exploratorio de datos muestra la información de las isolíneas de abundancia (Figura 3). *Pleuronema* sp. es un ciliado bacterívoro (Fenchel, 1987) capaz de formar conglomerados sobre material detrítico suspendido (Sherr *et al.*, 1986; Artolozaga *et al.*, 2000).

Los resultados indican que la distribución espacial de la abundancia de ciliados no es homogénea y varía entre los diferentes taxones considerados.

Escalas espaciales de los manchones de *M. rubra* y procesos relacionados

Los datos del muestreo intensivo realizado a tres escalas pequeñas se analizaron por separado y en conjunto. A la escala menor (4m), no se detectaron manchones de *M. rubra*; a escalas mayores (40 y 200m, Tabla I), los manchones alcanzaron 83 y 129m de tamaño medio. Cuando los datos de las tres escalas de muestreo se incluyeron conjuntamente en el cálculo, en la modelación del variograma y en el mapa de *kriging*, se identificaron manchones espaciales de *M. rubra* de 173m de tamaño medio (Tabla I), con una estructura de abundancia creciente en forma continua, hacia un núcleo con más de $600\text{cél}\cdot\text{ml}^{-1}$ (Figura 4). Estos resultados indican que hay estructuras con una jerarquía espacial, como se ha reconocido recientemente en otros sistemas y que no se identifican sin un diseño de muestreo apropiado (Pinel-Alloul y Ghadouani, 2007). El tipo de muestreo realizado permitió localizar un manchón de mayor jerarquía que no fue detectado a escalas menores, tal como mencionan Kotliar y Wiens (1990).

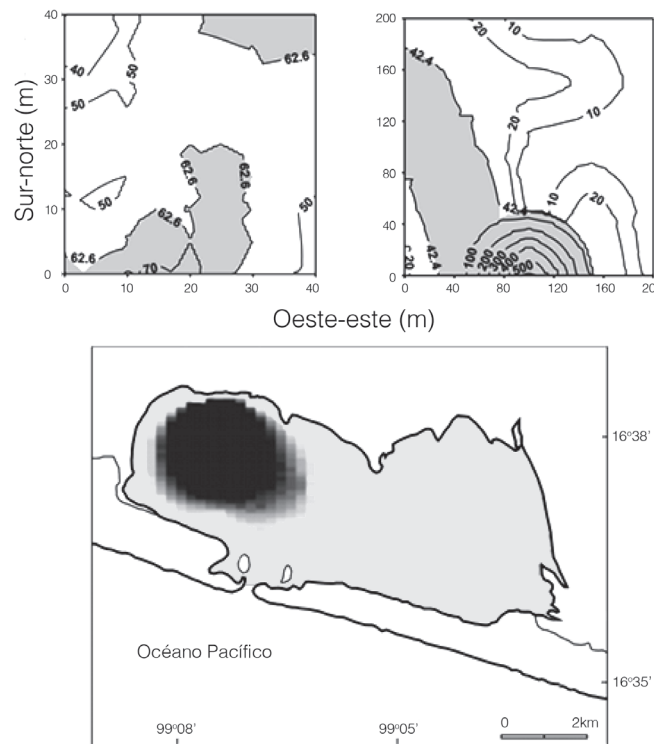


Figura 5. Heterogeneidad espacial de la abundancia de *Myrionecta rubra* a diferentes escalas. Panel superior: manchones a escala de 40 y 200m; panel inferior: manchón a escala lagunar, mapa obtenido mediante simulación condicional. Las isolíneas indican la abundancia en $\text{cél}\cdot\text{ml}^{-1}$.

Respecto a la variabilidad de la estructura espacial a diferentes escalas, la Figura 5 ilustra manchones de *M. rubra* de 83m, 129m y 2km, este último ubicado en el noroeste de la laguna, en un área rica en nutrientes (Bulit *et al.*, 2004, Soto-Castor *et al.*, 2002). Por otra parte, en aguas oceánicas del Atlántico Norte, se han observado manchones de *M. rubra* con un tamaño de 100km en promedio (Montagnes *et al.*, 2008), de manera que estas estructuras espaciales se presentan a diferentes escalas y en distintos ambientes acuáticos.

Tanto los patrones espaciales como los procesos generadores ocurren a distintas escalas, definidas en aguas marinas y en lagos (Haury *et al.*, 1978; Pinel-Alloul, 1995). Sin embargo, no existe una sistematización comparable para las escalas en lagunas costeras, que son ecosistemas de transición entre el ambiente marino y el terrestre. Tomando como base la información obtenida del análisis de *M. rubra*, podrían considerarse tres escalas espaciales en la laguna de Chautengo: escala pequeña (manchones de 1-100m), escala media (manchones de 100-1000m) y escala lagunar (manchones >1km; Bulit *et al.*, 2004). Los manchones de decenas de metros (Tabla I), pueden formarse y dispersarse en término de horas, por procesos relacionados con la circulación de Langmuir (Powell *et al.*, 1975). Además, la velocidad de desplazamiento de *M. rubra* es alta (>5mm·s⁻¹; Lindholm, 1985) y puede contribuir a formar conglomerados en poco tiempo. A escala media, procesos bióticos tales como la migración y el crecimiento de *M. rubra* y procesos hidrodinámicos de corrientes y de mezcla, provocados por los patrones de vientos, podrían generar manchones de organismos del plancton (Pinel-Alloul *et al.*, 1999), incluso a escala de cuencas (Thackeray *et al.*, 2004). La laguna de Chautengo es somera y está caracterizada por la fuerza dominante de los vientos termales que soplan regularmente a mediodía, desde el mar hacia el continente, induciendo mezcla en la columna de agua y que podrían contribuir a formar y a disipar manchones a escala lagunar.

La distribución espacial heterogénea de *M. rubra*, estructurada en zonas de acumulación y en zonas de menor abundancia, puede tener impacto sobre la red trófica. Este ciliado es un productor primario y las fluctuaciones espaciales en su abundancia afectan tanto a los organismos de los niveles tróficos superiores como a la disponibilidad de nutrientes. En ese sentido, se hizo una cuantificación aproximada de la biomasa

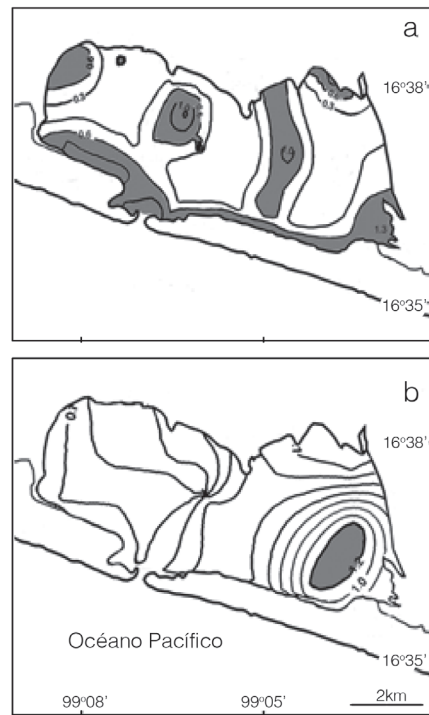


Figura 6. Mapas de diversidad de ciliados a escala lagunar obtenidos mediante simulación condicional. a: estación lluviosa; b: estación seca. Las isolíneas representan valores del índice de diversidad de Shannon (H') y las áreas sombreadas corresponden a los manchones con mayor diversidad.

de *M. rubra*, dentro y fuera de los manchones, tomando el ejemplo de la Figura 4. Considerando un biovolumen medio por célula de 22000 μm^3 (Löder, *et al.* 2011) y un factor de 0,19pg C· μm^{-3} calculado para ciliados fijados con lugol (Putt y Stoecker, 1989), y a partir del número medio de células, se obtuvieron resultados promedio de biomasa de 760 $\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}$ dentro de los manchones y de 104 $\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}$ fuera de los manchones, respectivamente. El zooplancton y las larvas de peces dispondrían, por lo tanto, de más biomasa dentro de los manchones. Por otra parte, la demanda de nutrientes también sería mayor en los manchones.

En esta sección se ha descrito la existencia de manchones de *M. rubra* a distintas escalas y la falta de estructura espacial a otras escalas. Un fenómeno similar se ha encontrado en la distribución de grupos de protistas del suelo (Griffiths, 2002), por lo que el concepto tendría, potencialmente, un alcance ecológico más amplio.

Variabilidad temporal de estructuras espaciales de diversidad

La estructura y la distribución de los manchones de diversi-

dad de ciliados muestra una dinámica cambiante a través de las distintas estaciones climáticas. En temporada de lluvias se presentaron varios manchones de diversidad con un tamaño promedio de 1,6km (Figura 6), en zonas del cuerpo de agua donde el índice de Shannon estuvo por encima del tercer cuartil ($H'>0,6$) de la distribución global de los datos. En la región cercana a la barra se encontró un manchón alargado, bordeando la ribera sur de la laguna, y allí se obtuvo el valor más alto de diversidad ($H'=1,9$). En cambio, en temporada seca, se identificaron manchones únicos, con un tamaño promedio de 2,7km, localizados en zonas donde $H'>1,1$ (Figura 6). En otros muestreos, tanto en época lluviosa como seca, se repitieron patrones similares en cuanto al número y al tamaño de los manchones de diversidad (Bulit *et al.*, 2009).

La diversidad de ciliados a escala lagunar fue mayor durante la estación lluviosa y cuando la barra arenosa de la laguna permaneció abierta (Bulit y Díaz-Avalos, 2009). En esas condiciones hay entrada a la laguna de agua marina que transporta ciliados de estirpe nerítica como *Favella ehrenbergii* y *Eutintinnus franknoi*. El agua marina también puede promover la diversidad al disparar el exquistamiento de quistes de ciliados presentes en los sedimentos (Kim y Taniguchi, 1997). Simultáneamente, durante la estación lluviosa, la descarga de los ríos y la escorrentía favorecieron la entrada a la laguna de ciliados dulceacuícolas como *Coleps* sp. y *Halteria* sp., entre otros.

Durante la estación lluviosa el sistema lagunar es hidrodinamicamente más variable y se presentan distintos manchones de diversidad, de menor tamaño. Cuando la barra arenosa se abre por efecto de la acumulación de agua en el interior de la laguna, se produce descarga de agua desde la laguna hacia el mar; posteriormente se establece un intercambio dominado por la marea y la salinidad varía de 0 a 34m. Estos procesos hidrodinámicos se reflejan en una variabilidad amplia de los factores físicos, químicos y biológicos. La temperatura del agua cambia entre 23,0 y 34,7°C, el O₂ disuelto varía entre 0,50 y 10,18ml·l⁻¹, la transparencia entre 0,3 y 1,5m, mientras que la biomasa de fitoplancton estimada a través de la clorofila a, oscila entre 1,5 y >100mg·m⁻³ (Soto-Castor *et al.*, 2002). Estos cambios reflejan la existencia de ambientes diversos que pueden albergar distintas comunidades. En cambio, durante la temporada seca la laguna es físicamente más homogénea (salinidad entre 26,0 y

31,0, temperatura del agua entre 26,5 y 31,0°C, transparencia entre 0,3 y 0,7m) debido al aislamiento provocado por el cierre de la barra y por la reducción del aporte dulceacuicola, y se presentan entonces manchones únicos de diversidad, de mayor tamaño. La heterogeneidad espacial en la distribución de los factores ambientales es un fenómeno multidimensional (Medina-Gómez y Herrera-Silveira, 2003) y se refleja en una mayor diversidad de microambientes que favorecen la coexistencia de especies (Ettema y Wardle, 2002). También otros ambientes, como distintos tipos de suelos de selvas subtropicales, albergan manchones de diversidad de ciliados a escalas pequeñas (Acosta-Mercado y Lynn, 2002).

Cabe mencionar, finalmente, que en el ambiente lagunar de Chautengo se ha encontrado una estructuración espacial en factores como la penetración de la luz y la salinidad (Bulit *et al.*, 2009), y recientemente se ha señalado que la diversidad de organismos aumenta cuando existen perturbaciones ecológicas en un ambiente espacialmente estructurado (Büchi *et al.*, 2009). Las lagunas costeras muestran una alta variabilidad espacial y estacional, debido fundamentalmente al origen múltiple de sus aguas y a que constituyen ecosistemas de transición entre el ambiente marino y el terrestre, con características propias (Knoppers, 1994). Su producción primaria y secundaria son usualmente altas y pueden sostener actividades de explotación pesquera y de acuicultura (Kjerfve, 1994). Sin embargo, estos ecosistemas, potencialmente importantes tanto desde el punto de vista económico como de generación del conocimiento, han recibido poca atención.

Los resultados permiten extraer conclusiones acerca de la organización espacial de la abundancia y de la diversidad de ciliados del plancton. Algunos taxones de ciliados micropláncnicos muestran una organización espacial en manchones, mientras que otros no la muestran. Por otra parte, los manchones ocurren a distintas escalas espaciales, aunque no necesariamente a todas las escalas consideradas. Desde un punto de vista dinámico, las características de las estructuras espaciales de abundancia y diversidad cambian en el tiempo y se relacionan con factores hidrodinámicos y biológicos, tales como el aporte de distintos tipos de aguas y la inmigración. Debido a que los ciliados del plancton son un grupo multitrófico, su distribución heterogénea en manchones puede tener implicaciones

más generales, puesto que afecta a organismos de múltiples niveles tróficos que se alimentan de ellos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Eliane Rodrigues la traducción al portugués y a un revisor anónimo las acertadas sugerencias sobre una versión previa de este trabajo.

REFERENCIAS

Acosta-Mercado D, Lynn DH (2002) A preliminary assessment of spatial patterns of soil ciliate diversity in two subtropical forests in Puerto Rico and its implications for designing an appropriate sampling approach. *Soil Biol. Biochem.* 34: 1517-1520.

Armstrong M (1998) *Basic Linear Geostatistics*. Springer. Berlín, Alemania. 55 pp.

Artolozaga I, Ayo B, Latatu A, Azúa I, Unanue M, Iriberrí J (2000) Spatial distribution of protists in the presence of macroaggregates in a marine system. *FEMS Microbiol. Ecol.* 33: 191-196.

Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.

Büchi L, Christin P-A, Hirzel AH (2009) The influence of environmental spatial structure on the life-history traits and diversity of species in a metacommunity. *Ecol. Modell.* 220: 2857-2864.

Bulit C, Díaz-Ávalos C (2009) Patrones de diversidad de ciliados del plancton en la laguna de Chautengo, Guerrero, México. *Hydrobiológica* 19: 109-118.

Bulit C, Díaz-Ávalos C, Signoret M, Montagnes DJS (2003) Spatial structure of planktonic ciliate patches in a tropical coastal lagoon: an application of geostatistical methods. *Aquat. Microb. Ecol.* 30: 185-196.

Bulit C, Díaz-Ávalos C, Montagnes DJS (2004) Assessing spatial and temporal patchiness of the autotrophic ciliate *Myrionecta rubra*: a case study in a coastal lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268: 55-67.

Bulit C, Díaz-Ávalos C, Montagnes DJS (2009) Scaling patterns of plankton diversity: a study of ciliates in a tropical coastal lagoon. *Hydrobiologia* 624: 29-44.

Cressie N (1993) *Statistics for Spatial Data*. Wiley. Nueva York, EEUU. 900 pp.

Dutilleul P, Legendre P (1993) Spatial heterogeneity against heterocedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152-171.

Ettema C, Wardle D (2002) Spatial soil ecology. *Trends Ecol. Evol.* 17: 177-183.

Fenchel T (1987) *Ecology of Protozoa: The Biology of Free-Living Phagotrophic Protists*. Science Tech. Nueva York, EEUU. 197 pp.

Figueiredo GM, Nash RDM, Montagnes DJS (2005) The role of the generally unrecognised microprey source as food for larval fish in the Irish Sea. *Mar. Biol.* 148: 395-404.

Franklin RB, Mills ALE (2007) *The Spatial Distribution of Microbes in the Environment*. Springer. Dordrecht, Holanda. 339 pp.

Goovaerts P (1997) *Geostatistics for Natural Resources Evaluation*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. 483 pp.

Griffiths BS (2002) Spatial distribution of soil protozoa in an upland grassland. *Eur. J. Protistol.* 37: 371-373.

Hasle G (1978) The inverted microscope method. In Sournia A (Ed.) *Phytoplankton Manual*. UNESCO. París, Francia. pp. 88-96.

Haury LR, McGowan JA, Wiebe PH (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. En Steele JH (Ed.) *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum Press, New York, EEUU. pp. 277-327.

Kim YO, Taniguchi A (1997) Seasonal variation of excretion pattern of the planktonic oligotrich ciliate *Strombidium conicum*. *Mar. Biol.* 128: 207-212.

Kjerfve B (1994) Coastal lagoons. En Kjerfve B (Ed.) *Coastal Lagoons Processes*. Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp. 1-8.

Knoppers B (1994) Aquatic primary production in coastal lagoons. En Kjerfve B (Ed.) *Coastal Lagoon Processes*. Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp. 243-286.

Kotliar NR, Wiens JA (1990) Multiple scale of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.

Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier. Amsterdam, Holanda. 853 pp.

Lindholm T (1985) *Mesodinium rubrum* - a unique photosynthetic ciliate. *Adv. Aquat. Microb.* 3: 1-48.

Löder MGJ, Kraberg AC, Aberle N, Peters S, Wiltshire KH (2011) Dinoflagellates and ciliates at Helgoland Roads, North Sea. *Helgol. Mar. Res.* DOI: 10.1007/s10152-010-0242-z

Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. Princeton, NJ, EEUU. 179 pp.

Medina-Gómez I, Herrera-Silveira JA (2003) Spatial characterization of water quality in a karstic coastal lagoon without anthropogenic disturbance: a multivariate approach. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58: 455-465.

Mehner T, Hölker F, Kasprzak P (2005) Spatial and temporal heterogeneity of trophic variables in a deep lake as reflected by repeated singular samplings *Oikos* 108: 401-409.

Montagnes DJS, Allen J, Brown L, Bulit C, Davidson R, Díaz-Ávalos C, Fielding S, Heath M, Holliday NP, Rasmussen J, Sanders R, Waniek JJ, Wilson D (2008) Factors controlling the abundance and size distribution of the phototrophic ciliate *Myrionecta rubra* in open waters of the North Atlantic. *J. Eukar. Microbiol.* 55: 457-465.

Montagnes DJS, Allen J, Brown L, Bulit C, Davidson R, Fielding S, Heath M, Holliday NP, Rasmussen J, Sanders R, Waniek JJ, Wilson D (2010) Role of ciliates and other microzooplankton in the Irminger Sea (NW Atlantic Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 411: 101-115.

- Pannatier Y (1996) *Variowin: Software for Spatial Data Analysis in 2D*. Springer. New York, EEUU. 91 pp.
- Pierce RW, Turner JT (1992) Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Rev. Aquat. Sci.* 6: 139-181.
- Pinel-Alloul B (1995) Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community. *Hydrobiologia* 300/301: 17-42.
- Pinel-Alloul B, Ghadouani A (2007) Spatial heterogeneity of planktonic microorganisms in aquatic systems. En Franklin RB, Mills AL (Eds.) *The Spatial Distribution of Microbes in the Environment*. Springer. Dordrecht, Holanda. pp 203-310.
- Pinel-Alloul B, Guay C, Angeli N, Legendre P, Dutilleul P, Balvay G, Gerdeaux D, Guillard J (1999) Large-scale spatial heterogeneity of macrozooplankton in Lake of Geneva. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1437-1451.
- Powell T, Richerson P, Dillon T, Agee B, Dzier B, Godden D, Myrup L (1975) Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe. *Science* 189: 1088-1090.
- Putt M, Stoecker DK (1989) An experimentally determined carbon: volume ratio for marine 'oligotrichous' ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1097-1103.
- Ross SM (1990) *A Course in Simulation*. MacMillan. Nueva York, EEUU.
- Sherr EB, Sherr BF, Fallon RD, Newell SY (1986) Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 31: 177-183.
- Soto-Castor R, Bulit C, Esquivel-Herrera A, Pérez-Rojas A (2002) Bacterial abundance and hydrological variation in a tropical lagoon during the rainy season. *Océanides* 17: 13-29.
- Stoecker DK, Davis LH, Anderson DM (1984) Fine scale spatial correlations between planktonic ciliates and dinoflagellates. *J. Plankt. Res.* 6: 829-842.
- Stoecker DK, Taniguchi A, Michaels AE (1989) Abundance of autotrophic, mixotrophic and heterotrophic planktonic ciliates in shelf and slope waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50: 241-254.
- Thackeray SJ, George DG, Jones RI, Winfield IJ (2004) Quantitative analysis of the importance of wind-induced circulation for the spatial structuring of planktonic populations. *Freshw. Biol.* 49: 1091-1102.
- Thronsen J (1978) Preservation and storage. En Sournia A (Ed.) *Phytoplankton Manual*. UNESCO. Paris, Francia. pp 69-74.
- Tuda M (2007) Understanding mechanism of spatial ecological phenomena: a preface to the special feature on "Spatial statistics". *Ecol. Res.* 22: 183-184.

SPATIAL STRUCTURE OF ABUNDANCE AND DIVERSITY OF MICROPLANKTIC CILIATES IN A COASTAL LAGOON

Celia Bulit, Carlos Díaz-Ávalos and David J. S. Montagnes

SUMMARY

Ecological processes related to communities and populations occur in a three dimensional space. However, only during the past two decades space has been incorporated explicitly to ecological studies. In this paper we present a synthesis of the study of spatial structures in the distribution of abundance and diversity of planktonic ciliates, using geostatistical methods, in Chautengo coastal lagoon, Mexico. The objectives are 1) to characterize the distribution of abundance and diversity of ciliates at different spatial scales, and 2) to relate the observed spatial patterns and their variability with ecological processes

in the lagoon. Distributions of abundance and diversity, calculated with Shannon index, were modeled and mapped using kriging and conditional simulation, during dry and rainy seasons. It has been found that abundance and diversity are spatially structured in patches, at scales ranging from m to km. Presence and characteristics of such spatial structures vary with 1) taxonomic composition of ciliate assemblage, 2) the spatial scale under consideration, and 3) season. Ecological characteristics related to the found spatial patterns are discussed.

ESTRUTURA ESPACIAL DA ABUNDÂNCIA E DIVERSIDADE DOS CILIADOS DO MICROPLANCTON EM UMA LAGOA COSTEIRA

Celia Bulit, Carlos Díaz-Ávalos e David J. S. Montagnes

RESUMO

Os processos ecológicos relacionados com as populações e as comunidades são processos que ocorrem em um espaço tridimensional. No entanto, somente nas últimas décadas a variável espaço vem sendo incorporada explicitamente nos estudos ecológicos. Neste trabalho, apresentamos uma síntese do estudo das estruturas espaciais na distribuição dos ciliados do microplancton, usando métodos geo-estatísticos, na lagoa de Chautengo, México. Os objetivos são: 1) caracterizar a distribuição da abundância e diversidade dos ciliados em diversas escalas espaciais, e 2) relacionar os padrões espaciais e sua variabilidade com processos ecológicos da lagoa. As dis-

tribuições se modelaram e fizeram-se mapas de krigagem e de simulação condicional da abundância e diversidade dos ciliados, estimada com o índice de Shannon, em temporada seca e chuvosa. A abundância e a diversidade dos ciliados são estruturadas espacialmente em manchas que aparecem em diversas escalas (desde metros até quilômetros). A presença e características da estrutura espacial variam dependendo de: 1) da taxonomia do conjunto dos ciliados, 2) das escalas espaciais consideradas, 3) das estações climáticas. Discutem-se características ecológicas relacionadas com os processos espaciais.