
CONCEPTOS TAXONÓMICOS Y ZOOGEOGRÁFICOS EN EL ESTUDIO DE LOS COPÉPODOS PLANCTÓNICOS

E. SUÁREZ M. y E. CARRILLO
BARRIOS-GÓMEZ.
Centro de Investigaciones de Quintana
Roo
Chetumal, Quintana Roo

RESUMEN

El estudio zoogeográfico y taxonómico de los copépodos planctónicos ha sido histórica y actualmente, punto de contradicciones y opiniones encontradas. Los dinámicos procesos de especiación, de aislamiento reproductivo y de divergencia genética en el entorno pelágico, han generado una problemática muy *sui generis* en el desarrollo de la taxonomía de estos crustáceos del plancton. Originalmente se consideraba a la biota pelágica —incluidos los copépodos—, como un conjunto de especies circunglobales, con una distribución latitudinal más o menos restringida. Las teorías evolutivas y zoogeográficas actuales, y el desarrollo de la taxonomía del grupo, han generado información que permite dilucidar varios aspectos poco claros, sobre la dinámica ecológica y evolutiva de los copépodos, sugiriendo que el panorama actual sobre los patrones distribucionales de los copépodos resulta bastante más complejo. Se exponen en este trabajo, diversos conceptos documentados sobre el estudio zoogeográfico de estos crustáceos, que en conjunto resumen los cambios en su concepción dentro del ambiente pelágico, a través de los elementos taxonómicos de vanguardia.

Los copépodos planctónicos constituyen uno de los grupos más abundantes y diversos del ambiente marino. Ocupan una amplia variedad de hábitats dentro de los ecosistemas oceánicos y neríticos, y por ello, sus patrones de distribución en los mares y océanos del mundo, son también muy variables y diversos (Swell, 1948; Björnberg, 1981). Por ende, constituyen un elemento de gran significancia para estudiar y entender patrones zoogeográficos y procesos básicos de especiación y evolución en el reino marino.

La zoogeografía de los copépodos pelágicos ha sido escasamente estudiada. Sin embargo, destacan varios trabajos que contemplan aspectos biogeográficos generales y de algunas especies representativas. Entre éstos, destaca la contribución de Swell (1948), que describe algunos patrones zoogeográficos para los copépodos epipelágicos de aguas cálidas, así como los estudios de Van der Spoel y Pierrot-Bults (1979) y de Van der Spoel y Heyman (1983), que establecen patrones mundiales de distribución para varias especies de estos crustáceos pelágicos. Destaca también el trabajo de Frost y Fleminger (1968), sobre la distribución circunglobal y mutuamente exclusiva de dos especies muy cercanas del género *Clausocalanus*, *C. arcuicornis* y *C. paululus* en aguas ecuatoriales. El estudio de Fleminger y Hulsemann (1973), analiza y discute la distribución mundial de distintos copépodos epipelágicos y el efecto que tienen en ésta, algunas barreras zoogeográficas significativas, como son masas de agua con condiciones hidrológicas drásticamente distintas, o bien, las propias masas continentales.

Dentro de los estudios de la zoogeografía de copépodos pelágicos, destacan dos corrientes contrastantes y aparentemente contradictorias. Algunos autores como Swell (1981), determinaron con base en sus estudios, que en general la fauna de copépodos pelágicos de los Océanos Atlántico e Indo-Pacífico es continua, distribuyéndose ininterrumpidamente a lo largo de un cinturón circunglobal. Por otro lado, tomando como base estudios posteriores, investigadores como Jones (1966), Park (1970), Fleminger y Hulsemann (1973) y Van der Spoel y Heyman (1983), reportan distribuciones regionales definidas y no circunglobal es para varias especies de estos organismos.

En la raíz de ambas corrientes de investigación, se encuentran dos premisas básicas de trabajo. La primera, de naturaleza estrictamente geológico-evolutiva y la segunda de carácter taxonómico.

En la primera instancia, destaca el evento tectónico que dio lugar, durante el Periodo Terciario, a la separación de los Océanos Atlántico e Indo-Pacífico (Van der Spoel y Heyman, 1983) y en consecuencia, al aislamiento geográfico y a la interrupción de flujo genético entre las poblaciones originales de copépodos pelágicos de los océanos del mundo. En este sentido, Van der Spoel y Pierrot-Bults (1979), señalan que la fauna pelágica de especies circunglobales del océano se subdividió durante el Oligoceno, en especies tropicales y templadas, y que fue durante el Mioceno, cuando se separaron las Biotas Planctónicas Atlántica y del Indo-Pacífico. Por ende,

destaca en este caso la posibilidad de aislamiento reproductivo entre las poblaciones originales de copépodos pelágicos, como resultado del prolongado aislamiento geográfico a que han estado sujetas (Dobzhansky, 1951; Simpson, 1951; Grant, 1963; Mayr, 1963; Lewontin, 1974; Ross, 1974), y su consecuente separación en poblaciones bien definidas desde un punto de vista geográfico y biológico.

En segunda instancia, destaca la premisa básica e ineludible de la correcta identificación de las especies, como base de trabajo para llevar a cabo estudios confiables de naturaleza zoogeográfica. Fleminger y Hulsemann (1977), discuten la capital importancia de tres fuentes de información interactuantes, como elementos fundamentales para los estudios zoogeográficos: a) La correcta identificación de especies; b) La sistemática de la biota; y c) El establecimiento de los rangos de distribución correspondientes. En este sentido, las identificaciones erróneas den lugar a inconsistencias y discrepancias en los rangos reales de distribución de las especies y, consecuentemente, a juicios incorrectos de carácter biogeográfico.

Existen en la literatura especializada, varios reportes que ilustran las aparentes contradicciones de carácter zoogeográfico, en lo que respecta a la distribución especial de copépodos pelágicos. Destaca en muchos de éstos, la incorrecta identificación de varias especies. Por ejemplo, se presenta el caso de *Temora stylifera*. Esta especie había sido considerada como circunglobal en zonas tropicales y subtropicales (Mori, 1937; Swell, 1948), siendo identificadas y registradas en varias zonas del Pacífico Tropical. A partir de revisiones zoogeográficas y taxonómicas más recientes, Park (1970), Fleminger y Hulsemann (1973) y Van der Spoel y Heyman (1983), indican que *T. stylifera* solamente habita el Océano Atlántico. Sin embargo, tanto Mori (1937), como Swell (1948), reportaron hembras adultas y machos juveniles de esta especie en aguas del Océano Pacífico.

Esta aparente contradicción zoogeográfica fue finalmente resuelta a través del análisis taxonómico de las descripciones de *T. stylifera* presentadas por Mori (1937). De este análisis, es aparente que el autor describió, para aguas japonesas, un estadio copepodito V, de una hembra de la especie *T. discaudata* (Fleminger, com. pers.), morfológicamente similar a *T. stylifera*, pero exclusiva del Pacífico Tropical. Las características taxonómicas que fundamentan este planteamiento son: a) La terminación libre del último segmento cefálico, que es típica de un desarrollo incompleto del cefalotorax y b) La ausencia, tanto del poro como de la placa genital, en la parte ventral del segmento genital en la hembra, indicando inmadurez sexual. Evidentemente, Mori (1937), incurrió en un error taxonómico, que de no haber sido detectado, apoyaría la idea de una distribución circunglobal para *T. stylifera*.

Otro caso similar al anterior, es el de *Centropages velificatus* y *C. furcatus*. La primera especie es considerada como exclusiva del Océano Atlántico y la segunda es endémica del Indo-Pacífico (Fleminger y Hulsemann, 1973); al igual que en el caso anterior, es probable que ambas hayan derivado a partir del aislamiento y divergencia de una sola especie (*C. furcatus*). Muchos autores aún identifican a *C. velificatus* como *C. furcatus* en el Atlántico; sin embargo, las diferencias morfológicas entre ambas son claras y se encuentran ampliamente documentadas por Fleminger y Hulsemann (1973).

En el Atlántico Norte coexisten tres de las especies de copépodos pelágicos más abundantes en las zonas oceánicas: *Calanus finmarchicus*, *C. helgolandicus* y *C. glacialis*. Las dos primeras son simpátricas y la tercera es parcialmente simpátrica con las otras dos (Fleminger y Hulsemann, 1977). En este sentido, no es necesario que las poblaciones estén aisladas por una barrera geográfica para que haya divergencia entre éstas. Por ejemplo, Mayr (1963), discutió la importancia del aislamiento en la formación de especies y concluyó que entre organismos con reproducción sexual, aislados geográfica, ecológica o reproductivamente, únicamente los últimos pueden ser considerados como especies.

Aunado a lo anterior, se han presentado históricamente importantes problemas de identificación, en relación con el género *Calanus* en aguas del Atlántico Norte (Brodsky, 1965; Frost, 1974; Raymond, 1983). Estudios taxonómicos profundos sobre el número y ubicación de los órganos y poros tegumentarios en el segmento genital de las hembras de estas tres especies (Fleminger y Hulsemann, 1977), han mostrado que existen diferencias taxonómicas explícitas a nivel del segmento genital, las que además sugieren que esta divergencia en el patrón genérico de las ornamentaciones tegumentarias genitales, ha sido el producto de una selección para evitar la hibridación entre las tres especies.

Finalmente, en estudios zoogeográficos previos al de Swell (1948), Dah; (1894) y Schumaus y Lenhoefer (1927), entre otros, observaron diferencias morfológicas entre poblaciones de varias especies de copépodos epiplanctónicos como *Rhincalanus cornutus* y, como es descrito por Jones (1965), también en *Candacia pachydactyla*. De igual manera, en el Océano Pacífico, donde coexiste una amplia gama de especies y variedades de *Eucalanus*, la distribución regional de ciertas especies de este género es muy definida y en gran medida, está determinada por las condiciones locales de temperatura y salinidad de las masas de agua que habitan. Esto también se ha observado en la distribución, a mesoescala, de varias especies de eufausidos que habitan en el

Antártico (Raymont, 1983).

La identificación taxonómica de los copépodos marinos, al igual que la de los demás organismos terrestres y acuáticos, está basada principalmente en diferencias morfológicas, como el criterio decisivo para la asignación de rango específico y su subsecuente tratamiento sistemático y zoogeográfico (Esterly, 1924; Wilson, 1932; Mori, 1937; Brodsky, 1950; Fleminger, 1960; Owre y Foyo, 1967). Sin embargo, la validez de este criterio ha sido cuestionada desde hace tiempo, debido a que las diferencias morfológicas entre organismos son frecuentemente mayores dentro de una especie, que entre especies distintas (Simpson, 1951); también, debido a la presencia de variación intraespecífica dentro de una misma población o entre poblaciones conespecíficas y, debido a la existencia de especies hermanas (Mayr, 1963).

Es evidente que dentro del grupo de los copépodos pelágicos, las similitudes morfológicas entre poblaciones congénicas hacen más compleja la agrupación taxonómica, y la identificación específica requiere cada vez de mayor detalle. Esto es particularmente cierto para especies circunglobales de aguas cálidas, que ocurren regularmente en aguas subtropicales y/o templadas. Estas tienen la posibilidad de un flujo genético elevado, que previene variaciones morfológicas apreciables. Por el contrario, los copépodos que ocurren principalmente en límites estrechos (30°N-30°S; 20°N-20°S) de distribución ecuatorial, tienden a mostrar un grado variable de provincialismo regional (Fleminger y Hulsemann, 1973).

Distintos especialistas en taxonomía de copépodos, han hecho identificaciones y descripciones que incluyen detalles que difieren, en grado variable, de las originales. Esto es muy común en géneros que agrupan especies como *Euaugaptilus* y *Haloptilus*, donde el intervalo de variación morfométrica y morfológica puede ser muy amplio (Matheus, 1972). Es por ello que un aspecto importante de los procedimientos taxonómicos, debe incluir el estudio de las limitantes de la variabilidad intraespecífica para lograr el establecimiento de características taxonómicas más confiables.

Así, es posible inferir que aunque muchas especies de copépodos pelágicos sigan siendo consideradas como circunglobales en el cinturón ecuatorial, es necesario adoptar los criterios taxonómicos más adecuados para resolver una problemática zoogeográfica que obscurece el avance del conocimiento en el medio ambiente marino. En este sentido, los criterios morfológicos aplicados por el taxónomo, deben ser utilizados únicamente como indicadores secundarios de aislamiento reproductivo (Mayr, 1963).

Es imprescindible complementar los análisis morfológicos tradicionales, efectuados sobre los copépodos marinos con otros elementos adicionales, como los implementados por Fleminger y Hulsemann (1973), para la evaluación taxonómica de las estructuras reproductivas de estos organismos, mismas que por su variabilidad adquieren cada vez, mayor importancia taxonómica, así como a través del análisis de los órganos y poros tegumentarios (Fleminger y Hulsemann, 1977). Adquieren también mayor relevancia, otros análisis de carácter experimental, como los desarrollados por Carrillo *et al.* (1974), con poblaciones anfiamericanas del copépodo calanoideo *Acartia clausi*, para evaluar y comparar la relevancia de los conceptos morfológico y biológico de especies, en la asignación de rango específico para este complejo grupo de crustáceos marinos.

AGRADECIMIENTOS

Con nuestro más profundo reconocimiento, dedicamos este artículo a la memoria del Dr. Abraham Fleminger, científico eminentísimo, que dedicó inexorablemente su vida a estudiar y comprender los más variados aspectos de la taxonomía y la distribución de los copépodos planctónicos. Una mente científica privilegiada como fue la del Dr. Fleminger, está destinada a seguir trascendiendo.

Agradecemos a la Biol. Rosa Ma. Hernández, del CIQRO, la transcripción de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- BJÖRNBERG, T. K. S., 1981. Copepoda. In: Boltovskoy, D. (Ed.). Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental. I.N.D.E P., Mar de Plata, 587-679 pp.
- BRODSKY, KA., 1950. Calanoida of the far eastern and polar seas of the U.S.S.R. Tabl. Anal. Faune, U.S.S.R., Zool. Inst., Acad. Sci., 351442 pp.

- CARRILLO, B.G.E., C.B. MILLER and P.H. WIEHE, 1974. Failure of interbreeding between Atlantic and Pacific populations of the marine calanoid *Acartia clausi* Giesbrecht. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (3): 452-458.
- DAHL, F., 1894. Über die horizontale und vertikale Verbreitung der Copepoden in Ozean. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 4: 61-80.
- DOBZHANSKY, T., 1951. Genetics and the origin of species. Third Edition Revised, Columbia, Univ. Press., New York & London. 364 p.
- ESTERLY, C.O., 1924. The free-swimming Copepoda of San Francisco Bay. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 26 (5): 81-129.
- FLEMINGER, A., 1956. Taxonomic and distributional studies on the epiplanktonic calanoid copepods (Crustacea) of the Gulf of Mexico. Doctoral Dissertation. Harvard University library, 317 p.
- FLEMINGER, A. and K. HULSEMAN, 1973. Relationship of Indian Ocean epiplanktonic calanoids to the World Oceans. Ecological Studies. Analysis & Synthesis. Springer-Verlag, 3: 339-348.
- FLEMINGER, A. and K. HULSEMAN, 1977. Geographical range and taxonomic divergence in North Atlantic *Calanus* (*C. helgolandicus*, *C. finmarchicus* and *C. glucialis*). *Mar. Biol.*, 40: 233-248.
- FROST, B. W. and A. FLEMINGER, 1968. A revision of the genus *Clausocalanus* (Copepoda, Calanoida) with remarks on distributional patterns in diagnostic characters. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 17: 1-235.
- GRANT, V., 1963. The origin of adaptations. Columbia Univ. Press, New York & London, 606 p.
- JONES, E.C., 1966. Evidence of isolation between populations of *Candacia pachydactyla* (Dana) (Copepoda, Calanoida) in the Atlantic and Indo-Pacific Oceans. *Symp. Ser. Mar. Biol. Assoc., India*: 406-410.
- LEWONTIN, R.C., 1974. The genetic basis of evolutionary change. Columbia Univ. Press, New York & London, 346 p.
- MATTEWS, J.B.L., 1972. The genus *Euaugaptilus* (Crustacea: Copepoda). New descriptions and a review of the genus in relation to *Augaptilus*, *Haloptilus* and *Pseudaugaptilus* *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 24 (1): 1-71.
- MAYR, E., 1963. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 797 p.
- MORI, T., 1937. The pelagic Copepoda from the neighbouring waters of Japan. Published by the author. Yokendo Company, Tokio, 150 p.
- OWRE, H.B. and M. FOYO, 1967. Copepods of the Florida Current. Fauna Caribaea. No. 1. Crustacea, Part 1: Copepoda. *Inst. Mar. Sci., Univ. Miami*, 137 p.
- PARK, T., 1970. Calanoid copepods from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico, 2. Two new species and new records from plankton samples. *Bull. Mar. Sci.* 20 (2): 472-546.
- RAYMONT, J.E.G., 1983. Plankton and productivity in the oceans. Vol. II. Zooplankton. Pergamon Press Ltd., New York, 660 p.
- ROSS, H.H., 1974. Biological Systematics. Addison-Wesley Publ. Co., Inc., Reading Massachusetts, 345 p.
- SCHMAUS, P.H. and K. LEHNHOFER, 1927. Copepoda IV: Rhincalanus Dana 1852 der Deutschen Tiefsee-Expedition. Systematik und Verbeitung der Gattung. *Wiss. Ergeb. Dtsch. Tielsee Exped. "Valdivia"*, 23: 355-400.
- SEWELL, R. B.S., 1948. The free swimming planktonic Copepoda Geographical Distribution. *Sci. Rep. John Murray Exped.*, 8 (Zool.), (3): 317-592.
- SIMPSON, G.G., 1951. The species concept. *Evolution*, 5: 285-298.
- VAN DER SPOEL, S. and A. C. PIERROT-BULTS, 1979. Zoogeography and Diversity in Plankton. Bunge Scient. Publ., Utrecht, Nederlanda, 410 p.

VAN DER SPOEL, S. and R. P. HEYMAN, 1983. A comparative Atlas of Zooplankton. Biological Patterns in the Oceans. Wetenschappelijke uitgeverij, Bunge, Netherlands, 186 p.

WILSON, C.B., 1932. The copepods of Woods Hole Region Massachusetts. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 158: XIX 635 p.