AVANCES EN EL ESTUDIO DE REDES TROFICAS EN LIMNOLOGIA Y OCEANOGRAFIA

J. Rodríguez

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. Campus de Teatinos, 29071 Málaga.

Palabras clave: Redes tróficas, limnología, oceanografía.

ABSTRACT

Some comments are presented in relation to the need for developping common approaches to limnology and oceanography. In particular, the analysis of the size structure of communities is presented as a powerful tool in the understanding of freshwater or marine plankton, an effort being currently carried out by the Pelagic Food Webs Research Group which includes people from the Universities of Málaga, Granada and Cádiz.

INTRODUCCION

El momento actual de desarrollo de la limnología y la oceanografía, y la realidad cada vez más evidente de la escala global de numerosos problemas ambientales, exige y justifica la realización de cualquier esfuerzo dirigido hacia la síntesis de teorías al nivel de la ecología acuática (ver, por ejemplo, ASLO (1988)). La importancia de esta línea de acción queda claramente resumida por Trevor Platt (1990) quien, como Presidente de la American Society of Limnology and Oceanography, ha escrito:

"The principal scientific goals of ASLO over the next two years are to promote awareness of the essential unity of aquatic science, freshwater and salt, basic and applied, and to exploit the implied cross fertilization to further understanding of aquatic systems in general."

ENFOQUES EN EL ESTUDIO DE REDES TROFICAS

El estudio de las redes tróficas en los sistemas acuáticos es un tópico acerca de cuya importancia en ecología no parece necesario insistir. Si, de una forma laxa, puede entenderse una red trófica como una representación de las vías por las que fluye la energía en un ecosistema, a la hora de su definición operativa suelen aparecer problemas.

En una fracción no despreciable, dichos problemas se relacionan con el tipo de ecosistema objeto de estudio y afectan, por tanto, a los intentos de síntesis entre la limnología y la oceanografía. La figura 1 representa una visión, seguramente simplificada en exceso, de los aspectos que subyacen en la diversificación y homogeneidad de enfoques de estudio en las ciencias ecológicas y, en particular, en la ecología acuática. La predominancia de modelos de redes multiespecíficas gobernadas por las leyes de la evolución es comprensible en el contexto de sistemas bidimensionales (bentos) o de relativa baja biodiversidad (aguas epicontinentales), mientras que los enfoques de tipo

termodinámico se hacen necesarios cuando se trata con comunidades diluidas y de elevada biodiversidad (océano abierto).

En cualquier caso, la reducción de la complejidad de las redes tróficas a la hora de su manipulación experimental o modelado parece una necesidad ineludible. En este sentido, el concepto de nivel trófico (Lindeman, 1942) ha estado durante años en la base del análisis trofodinámico del flujo de energía en los ecosistemas, siendo hoy su validez -fuera del ámbito estrictamente conceptual- fuertemente cuestionada (Cousins, 1985).

Ha sido en el ámbito de la investigación oceanográfica donde, a través del empleo de contadores electrónicos de partículas (Sheldon et al., 1972), se ha promovido un enfoque alternativo de simplificación en el análisis de comunidades pelágicas, enfoque basado en el tamaño de los organismos más que en su identificación taxonómica. Como se ha señalado (Platt, 1985; Cousins, 1985), la caracterización de una comunidad como un espectro de abundancia *versus* tamaño no es otra cosa que el redescubrimiento de Elton y sus pirámides de números (fig. 2; original de Elton, 1927), lo que lleva a estos autores al convencimiento de que la introducción del concepto de nivel trófico -y su representación formal en pirámides de biomasa- ha supuesto un retraso de 50 años en el avance de la ciencia ecológica.

FIG. 1

FIG. 2

Aunque es innegable la relevancia biológica del tamaño individual a los niveles fisiológico y ecológico (ver, por ejemplo, Peters, 1983 y Calder, 1984), no es fácil escapar de la dicotomía que supone la elección entre "especie" o "tamaño" como variables básicas en el análisis de ecosistemas. El Grupo de Investigación en Redes Tróficas Pelágicas (GIRTP) se constituye sobre el convencimiento de la complementariedad de ambos enfoques y de la necesidad de tal complementariedad en la búsqueda de regularidades y particularidades en Limnología y Oceanografía.

REGULARIDADES EN LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS

Las propiedades de los modelos de distribución de abundancias de especies constituyen una porción importante en cualquier texto de ecología. Hasta hace relativamente poco tiempo, sin embargo, no se ha explorado la existencia de regularidades en las curvas que relacionan la abundancia con el tamaño de los organismos, a pesar de la evidencia de la dependencia que numerosas tasas fisiológicas muestran respecto al tamaño individual.

Las distribuciones de material particulado en el océano, descritas por Sheldon et al. (1972), llevan a estos autores a proponer la hipótesis de la constancia de la biomasa (material vivo por unidad de volumen o área) cuando los organismos se agrupan en clases logarítmicas de tamaño. Kerr (1974) y Platt y Denman (1978) proponen modelos teóricos relativos a la estructura de tamaños en el ecosistema pelágico. Ambos modelos reposan sobre la dependencia de las tasas de crecimiento y metabolismo del tamaño individual pero exhiben profundas diferencias conceptuales: El primero toma como punto de partida el concepto de nivel trófico y una relación constante de tamaños entre depredador y presa, mientras que los segundos asumen un flujo continuo y unidireccional de energía desde partículas pequeñas a grandes. Platt y Denman (1978) proponen la existencia de una estructura alométrica en el ecosistema pelágico, descrita por la expresión

$$B(w) = aw^{-1.22}$$

donde $B(w)$ es la biomasa normalizada (biomasa en una clase de tamaño, dividida por la amplitud de dicha clase). Platt et al. (1984) y Rodríguez y Mullin (1986) aportan evidencia empírica acerca de dicha estructura alométrica para el caso del Giro Central del Pacífico Norte, un ejemplo de ecosistema oceánico oligotrófico cercano al estado estacionario y, por tanto, adecuado para el ensayo del modelo teórico propuesto previamente.

VARIABILIDAD EN LAS ESTRUCTURAS DE TAMAÑOS

La realidad más frecuente con la que se enfrenta el oceanógrafo -y no digamos el limnólogo- es la de alejamiento del estado estacionario en ecosistemas caracterizados por la heterogeneidad a diferentes escalas en el espacio y en el tiempo. Así, la evidencia derivada del estudio de ecosistemas de agua dulce (ver, p.e., Sprules et al., 1983) recomienda prestar atención a las fuentes de variabilidad que afectan a la estructura del modelo así como a los valores de sus parámetros. En particular, el desfase entre los procesos de producción y consumo se traduce en fluctuaciones de biomasa que, en una proporción variable, es exportada a las capas profundas del sistema pelágico o al sistema béntico, pudiendo escapar así al flujo "interno" del espectro de biomasa. La figura 3 (tomada de Rodríguez et al., 1987) sugiere la consideración de flujos y bucles externos al espectro de biomasa en un modelo conceptual que puede servir de punto de partida para el análisis común de ecosistemas marinos y epicontinentales.

En este contexto, el GIRTP hace uso de dos aspectos de este último tipo de

FIG. 3

rápida gracias a la aportación de investigadores no formalmente ligados al GIRTP. La descripción desde este punto de vista de ecosistemas bien conocidos taxonómicamente, como el lago Cisó (Gasol et al., 1991;), la laguna hipersalina de Fuente Piedra (García, 1991) o el Mar Menor (Gilabert et al., 1990) como laguna litoral oligotrófica y también hipersalina, van contribuyendo a enriquecer nuestra percepción de los aspectos unificadores y diversificadores a la luz de la estructura de tamaños.

Los experimentos de biomanipulación suelen ser ilustrativos en relación con la discriminación de factores controladores de la estructura y dinámica de comunidades naturales. En relación con este aspecto, el GIRTP ha desarrollado ya algunas iniciativas. Por una parte, sobre la base de limnocorrales instalados en el embalse de Bermejales (Granada) se ha estudiado el impacto de perturbaciones sobre las estructuras taxonómica y de tamaños del plancton. Mediante la adición de nutrientes y la reducción o aumento de determinadas clases de tamaño de consumidores, Pérez-Martínez (1992) ha discutido la importancia relativa de la competencia por recursos y la presión de depredación en la composición específica y productividad del fitoplancton, en el contexto de teorías como las formuladas por McQueen et al. (1989). El análisis de la dinámica de espectros de biomasa en el mismo conjunto de experiencias (Jiménez-Gómez, en preparación y este volumen) completará la discusión anterior desde la perspectiva alternativa que ofrece la consideración de la estructura de tamaños.

FIG. 4 La realización de experimentos similares en relación con el ecosistema pelágico marino plantea problemas logísticos mucho mayores. Al menos parcialmente, dichos problemas han podido ser reducidos al contar la Universidad de Málaga, desde 1990, con un sistema de mesocosmos agrupados en la Estación Experimental "Grice-Hutchinson" (figura 4). Asumiendo las limitaciones inherentes al uso de mesocosmos para el estudio del plancton oceánico, es indudable

que un sistema de este tipo permite abordar problemas en relación con lo que podríamos llamar una ecología de las perturbaciones, de enorme utilidad en la evaluación de un enfoque reciente de estudio como es el de la dinámica de espectros de biomasa y su variabilidad a corto plazo.

INTEGRACION DE LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS EN MODELOS GLOBALES

Como se apuntaba al principio de este artículo, la relevancia actual de diversos problemas de carácter global justifica cualquier esfuerzo integrador de disciplinas y enfoques usualmente desconectados. En este sentido, la generación de modelos es una herramienta fundamental en la comprensión de los mecanismos que generan o controlan el problema en cuestión.

Junto a la descripción puramente estructural de las estructuras taxonómica y de tamaños se hace necesaria la consideración de los procesos metabólicos que constituyen la base del balance energético del ecosistema. Desde el punto de vista de la estructura de tamaños, ello implica la valoración de los procesos de producción (auto- y heterotrófica) y respiración para compartimentos definidos por el tamaño nominal de los organismos

FIG. 5

incluidos, así como otras tasas también considerables desde el enfoque alométrico (sedimentación, consumo, reproducción, etc). Junto a los compartimentos y procesos ligados estrictamente al espectro de biomasa, la consideración de los bucles microbiano y detrítico (ver fig. 3) implica la integración de dicho espectro con los compartimentos de material detrítico y materia orgánica disuelta. El modelo conceptual que el GIRTP ha tomado como punto de partida se representa en la figura 5. Blanco (1991) ha llevado a cabo un primer planteamiento dinámico empleando dicho modelo para el análisis de fluctuaciones naturales en aguas costeras.

Uno de los problemas más interesantes surgidos en el desarrollo de la integración comentada se refiere a la caracterización estructural del material detrítico, sobre todo en situaciones de pulsos de producción no usada por los consumidores y consecuente generación de un compartimento de fitodetritus. La combinación de técnicas de análisis de imagen y contaje electrónico ha permitido resolver dicha caracterización durante un pulso generado en el sistema de mesocosmos presentado en la figura 4 (datos no publicados).

Otro de los problemas planteados, cuya resolución repercutirá sobre la comprensión dinámica de las redes tróficas pelágicas, se relaciona con la clarificación del origen y papel de las partículas submicrónicas de material no vivo, cuya importancia fué puesta de manifiesto por Koike et al. (1990) para las aguas oceánicas. A través de un programa de investigación cooperativa entre el grupo de investigación del Dr. Trevor Platt

(Bedford Inst. of Oceanography, Canadá) y el GIRTP, se han resuelto algunos de los problemas metodológicos inherentes a la cuantificación de dichas partículas y se ha puesto de manifiesto su importancia en aguas costeras (Longhurst et al., 1992).

Desde el punto de vista del análisis de redes tróficas y su inclusión en modelos globales, el aspecto importante se refiere, como se ha expresado anteriormente, al origen y papel de estas partículas. Según Koike et al.(op. cit.), este material provendría de la interacción trófica entre flagelados y bacterias, uno de los pasos fundamentales de la red microbiana que permite canalizar energía desde la materia orgánica disuelta hacia organismos de *status* superior y mayor tamaño. Hasta donde llega nuestro conocimiento, no existe información relativa a este aspecto en el contexto de las aguas epicontinentales (p.e. lagunas de alta montaña), en particular aquellas donde esta fuente de materia orgánica autóctona podría ser relevante frente a las fuentes alóctonas.

En definitiva, y retomando el mensaje de Platt citado al principio de este artículo, una combinación de enfoques basados en la estructura de especies y de tamaños como la que aquí se ha apuntado debe contribuir, a través de la inevitable fertilización mutua, al reconocimiento de la unidad esencial de la ecología acuática y a la comprensión de los sistemas acuáticos en general.

BIBLIOGRAFIA

- Anon. (1988). Comparative ecology of freshwater and marine ecosystems. Am. Soc. Limnol. Oceanogr., 649-1025.
- Blanco, J.M. 1991. Desarrollo de un modelo dinámico del ecosistema pelágico basado en interacciones alométricas. Tesis de Licenciatura, Univ. de Málaga, 45 p.
- Calder, W.A.III. 1984. Size, function and life history. Harvard Univ. Press.
- Cousins, S. 1985. Ecologists build pyramids again. New Scientist, 4: 50-54.
- Echevarría, F., P. Carrillo, F. Jiménez, P. Sánchez-Castillo, L. Cruz-Pizarro and J. Rodríguez. 1990. The size-abundance distribution and taxonomic composition of plankton in an oligotrophic high mountain lake (La Caldera, Spain). J. Plankton Res., 12: 415-422.
- Elton, C.S. 1927. Animal Ecology. Sidgwick & Jackson.
- García, C. 1991. Estudio de un medio acuático fluctuante: La laguna atalasoalina de Fuente de Piedra (Málaga). Tesis Doctoral, Univ. de Málaga, 300 p.
- Gasol, J.M., R. Guerrero and C. Pedrós-Alió. 1991. Seasonal variations in size structure and prokaryotic dominance in sulfurous lake Cisó. Limnol. Oceanogr., 36: 860-872.
- Gilbert, J., J. Rodríguez and F. Jiménez-Gómez. 1990. The planktonic size-abundance spectrum in an oligotrophic hypersaline coastal lagoon, the Mar Menor, Spain. In Barnes and Gibson (eds). Trophic relationships in the marine environment, Aberdeen Univ. Press.
- Kerr, S.R. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. J. Fish. Res. Board Canada, 31: 1859-1862.
- Koike, I., S. Hara, T. Terauchi and K. Kogure. 1990. Role of sub-micrometer particles in the ocean. Nature, 345: 242-244.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology, 23: 399-418.
- Longhurst, A., I. Koike, W.K.W. Li, J. Rodríguez, P. Dickie, P. Kepay, F. Partensky, B. Bautista, J. Ruiz, M. Wells and D.F. Bird. 1992. Sub-micron particles in northwest Atlantic shelf water. Deep-Sea Research, 39: 1-7.

- McQueen, D.J., M.R.S. Johannes, J.R. Post, T.J. Stewart and D.R.S. Lean. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. Ecological Monographs, 59: 289-309.
- Pérez-Martínez, C. 1992. Respuesta del fitoplancton a la manipulación experimental conjunta de la presión de depredación y de la disponibilidad de nutrientes en un embalse de moderada eutrofia. Tesis Doctoral, Univ. de Granada, 168 p.
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press, 329 p.
- Platt, T. 1985. Structure of the marine ecosystem: Its allometric basis. In R.E. Ulanowicz and T. Platt (eds.), Ecosystem Theory for Biological Oceanography. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 213.
- Platt, T. 1990. Communication to Members. Am. Soc. Limn. Ocean.
- Platt, T. and K. Denman. 1978. The structure of pelagic ecosystems. Rapp. P.-V. Reun. CIESM, 173:60-65.
- Platt, T., M. Lewis and R. Geider. 1984. Thermodynamics of the pelagic ecosystem: Elementary closure conditions for biological production in the ocean. In M.J.R. Fasham (ed.), Flows of energy and materials in marine ecosystems, Plenum Press.
- Rodríguez, J. and M.M. Mullin. 1986. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. Limnol. Oceanogr., 31: 361-370.
- Rodríguez, J., F. Jiménez, B. Bautista and V. Rodríguez. 1987. Planktonic biomass spectra dynamics during a winter production pulse in Mediterranean coastal waters. J. Plankton Res., 9: 1183-1194.
- Rodríguez, J., F. Echevarría and F. Jiménez-Gómez. 1990. Physiological and ecological scalings of body size in an oligotrophic, high mountain lake (La Caldera, Spain). J. Plankton Res., 12: 593-599.
- Sheldon, R.W., A. Prakash and W.H. Sutcliffe. 1972. The size distribution of particles in the ocean. Limnol. Oceanogr. 17: 327-340.
- Sprules, W.G., J.M. Casselman and B.J. Shuter. 1983. Size distribution of pelagic particles in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1761-1769.