Ecología Austral 6:33-44, 1996
Asociación Argentina de Ecología

Análisis de la dinámica de una comunidad planctónica mediante un modelo matemático[1]

Graciela Ana Canziani y Thomas G. Hallam
Graduate Program in Ecology, Department of Mathematics, The University of Tennessee, Knoxville, TN 37996-1300, USA

Resumen. *Modelos matemáticos de variada complejidad han sido usados para explorar la estructura de la comounidad en los ecosistemas acuáticos, y no sólo como herramientas para explorar revelar mecanismos, tanto intuitivos como contraintuitivos, y patrones de comportamiento, sino también para orientar lineas de especulación teórica y sugerir direcciones para la investigación de campo y de laboratorio. El ecosistema que nos interesa aquí es el sistema planctónico oceánico dominado por algas* Phaeocystis *spp. El modelo matemático incluye compartimentos de nutrientes, fitoplancton y zooplancton (consumidores y depredadores) y está estructurado en forma modular para analizar el impacto de distintos factores en la compleja dinámica del sistema. Los resultados de las simulaciones destacan la importancia de (1) la estructura de tamaños de la población colonial de* Phaeocystis, (2) *el impacto de la naturaleza de la respuesta funcional del microzooplacton a la abundancia de fitoplancton y (3) la temporalidad de la aparición de depredadores en la comunidad sobre la utilización de los nutrientes. Se explora también el efecto de la turbulencia en la ruptura de las colonias y de la incorporación de nutrientes por remineralización o descarga de ríos. Las simulaciones indican que el sistema depende fuertemente del balance de tasas de crecimiento y de remoción en las poblaciones de* Phaeocystis *y microzooplancton durante los días iniciales del florecimiento, con los nutrientes y los depredadores actuando como controles indirectos.*

Abstract. *Mathematical models of various degrees of complexity have been successfully used in the study of aquatic ecosystems, primarily for the exploration of community structure, not only as tools for revealing counterintuitive mechanisms and patterns, but also for orienting theoretical speculation and suggesting directions of field and laboratory research. Here we are interested in the oceanic planktonic system dominated by the unicellular algae* Phaeocystis *spp. Our mathematical model includes nutrient, phytoplankton and zooplankton (grazers and predators) compartments and is constructed in modular form in order to analyse the impact of different factors in the complex dynamics of the system. Simulation results show the importance of size structure in the colonial* Phaeocystis *population, as well as the impact the character of the functional response of microzooplankton to algal abundance and the timing of large grazers in the community have on nutrient consumption. The effects of colonial cleavage caused by shear and the inflow of nutrients caused by remineralization or discharge of rivers have also been explored. The results of our simulations indicate that the system has a strong dependence on the balance between growth rates and removal rates in both* Phaeocystis *and microzooplankton populations, nutrients and predators playing the role of indirect controls.*

---

[1]Trabajo presentado en el Tercer Congreso Latinoamericano de Ecología Matemática, Luján, Argentina, agosto de 1994

Introducción

Las algas unicelulares microscópicas *Phaeocystis* spp. (Prymnesiophyceae) (Parke et al. 1971, Baumann et al. 1994), identificadas por Pouchet en 1892, se encuentran en mares de las regiones polares (Palmisano et al. 1986) y templadas (Lancelot et al. 1991), donde producen florecimientos masivos, y también en aguas tropicales (Guillard y Hellebust 1971). Existen bajo la forma de células solitarias y de colonias, y se caracterizan por un ciclo de vida complejo (Lancelot et al. 1991, Rousseau et al. 1994). Las células solitarias tienen de 3 a 10 μm de diámetro y pueden ser flageladas o no (Weisse y Scheffel-Moser 1990). Las colonias se generan a partir de células no flageladas que segregan una sustancia mucilaginosa (Chang 1983) dentro de la cual crecen y se dividen (Kornmann 1955, Verity et al. 1988, Verity et al. 1991). Las colonias pueden partirse generando colonias más pequeñas y liberando porciones de matriz mucilaginosa en la columna de agua (Rousseau et al. 1990, Rousseau et al. 1994). Las colonias se desarrollan dentro de un rango de tamaños que cubre hasta cinco órdenes de magnitud. Normalmente los diámetros van de 10 μm a 3 mm, pero bajo ciertas condiciones ambientales se pueden encontrar colonias de varios centímetros de diámetro. Debido a la variedad de tamaños, *Phaeocystis* spp. pueden servir de alimento a zooplancton de tipos muy differentes (Davidson and Marchand 1992, Weisse et al. 1994, Hansen et al. 1994).

Los florecimientos masivos de *Phaeocystis* spp. están recibiendo considerable atención por el impacto que producen en el medio ambiente. Los florecimientos tienen un efecto negativo en las economías de numerosos paises, por ejemplo en pesquerías, debido a que la sustancia mucilaginosa se aloja en las agallas de los peces sofocándolos, y en particular en Europa del Norte, cuando la masa gelatinosa se acumula en las playas creando graves problemas ambientales y afectando seriamente el turismo (Lancelot et al. 1987). Además *Phaeocystis* spp. son productoras de ácido acrilico y de dimetilsulfitos (DMS) cuyos efectos en la calidad de la atmósfera (lluvia ácida) y en la regulación del clima (núcleos de condensación de nubes) son conocidos (Liss et al. 1994).

En la actualidad se considera que los florecimientos de algas marinas juegan un rol importante en el cambio global del clima. En las regiones polares, grandes cantidades de CO_2 son removidas de la atmósfera por disolución en el agua e incorporadas en la circulación de aguas profundas donde son secuestradas por miles de años. En las regiones de resurgimiento de aguas profundas, el calentamiento de las mismas produce la liberación de moléculas de CO_2. Los procesos biológicos pueden ser fundamentales en la transferencia de CO_2 de la atmósfera a las profundidades de los océanos. Por ejemplo, el carbono inorgánico disuelto en la columna de agua y asimilado por el fitoplancton puede ser depositado en el fondo del mar por un rápido hundimiento (Mann y Lazier 1991). Dada la importancia del CO_2 en la atmósfera y su rol en el cambio global de clima se hace necesario entender claramente el rol que juega el fitoplancton en los procesos de remoción y sedimentación del carbono. En particular, dado que las *Phaeocystis* spp. son componentes principales de la producción primaria tanto en el Artico como en la Antártida (Smith et al. 1991), y contribuyen ampliamente en las regiones templadas (Lancelot et al. 1987), el ecosistema que ellas dominan pueden llegar a cumplir un rol muy significativo en la estabilidad del clima.

Antecedentes en la Investigación

Debido al creciente impacto que los florecimientos de *Phaeocystis* están adquiriendo en los últimos años, la investigación conducente a entender la complejidad de su ciclo de vida y su rol de productor primario se ha intensificado. En la actualidad tanto la Comunidad Europea como diversas agencias especializadas de los Estados Unidos están financiando estudios detallados sobre el rol de *Phaeocystis* en los ecosistemas planctónicos del Mar del Norte y los mares del Artico y de la Antártida. Pero a pesar del esfuerzo concertado de los investigadores, quedan muchas preguntas sin responder. Esto se debe a los muchos factores que intervienen en el control de los florecimientos, desde la complejidad del ciclo de vida, hasta los problemas generados por la presencia de tan variados consumidores y la importancia de la cronología, pasando por procesos físico-químico-oceánicos y, en especial, de sedimentación, que hacen casi imposible cualquier tipo de predicción respecto del desarrollo de un florecimiento.

La utilidad de los modelos matemáticos, tanto simples como complejos, en el estudio de ecosistemas

acuáticos ha sido ya probada. Es interesante notar que estos modelos han sido usados más para explorar aspectos relacionados con la estructura de las comunidades que como herramientas predictivas. Por ejemplo, Steele (1974) desarrolló un modelo de dinámica trófica -- que incluye nitrato, fitoplancton, zooplancton herbívoro y depredadores -- para evaluar la importancia de diversos factores en la estabilidad de ecosistemas marinos. Su construcción se basa en la suposición que las tasas de flujo de energía a través del ecosistema son los parámetros más significativos. El autor mismo indica que los parámetros usados en el modelo provienen de observaciones realizadas en el Mar del Norte y que su intención es simplemente proveer al lector con una ilustración, y no una prueba, de sus argumentos. Más tarde, Steele y Frost (1977) abordaron el mismo problema desde un ángulo distinto, declarando que al considerar la red trófica únicamente en términos de energía o de biomasa se estaba ignorando la estructura de edades y las especies que componen las poblaciones, y por lo tanto, según sus palabras, se estaba "describiendo una ecologia sin especies". Este trabajo revela la importancia de la estructura de tamaños en los efectos producidos por depredación y en la dinámica de la totalidad de la comunidad. Recientemente Steele y Henderson (1992) analizaron varios de los últimos modelos llamados N-P-Z (nitrógeno - fitoplancton - zooplancton), con el objeto de destacar la importancia que tiene en el comportamiento del sistema la forma en que la depredación afecta al zooplancton. Los modelos analizados son los de Fasham et al. (1990), cuya primera versión corresponde a Sarmiento et al. (1989), Wroblewski et al. (1988), Steele y Henderson (1981), Frost (1987), y de Hofmann y Ambler (1988). Aún cuando el propósito de cada uno de estos modelos varía, todos comparten una estructura común, de manera que luego de normalizarlos, es posible determinar de qué forma la expresión de la mortalidad del zooplancton herbívoro afecta la respuesta de la totalidad del sistema.

Todos los trabajos antes mencionados son ejemplos de la utilidad de los modelos matemáticos para la exploración del comportamiento de los sistemas planctónicos, como herramientas no sólo para revelar patrones de comportamiento y mecanismos contraintuitivos, sino también para orientar la especulación teórica y sugerir lineas de investigación tanto de laboratorio como de campo. Son también ejemplos apropiados en el contexto de nuestra investigación puesto que ellos señalan la importancia de las características fundamentales de nuestro modelo: el flujo de energía dentro del sistema, la estructura y organización de la comunidad y la formulación de las interacciones entre las componentes del sistema.

En el caso de las *Phaeocystis*, la estructura de la comunidad es de gran importancia debido a la amplitud del rango de tamaños de sus colonias, a la diversidad de consumidores y a la forma en que el impacto de la depredación depende de la correspondencia de tamaños. Por lo tanto el sistema requiere la construcción de un modelo que represente la estructura de tamaños no sólo de la población de *Phaeocystis* sino también en la comunidad, y aún dentro de la población de zooplancton que integra la comunidad cuando fuese pertinente.

El Modelo

Nuestro modelo matemático (Canziani y Hallam 1995a, 1995b) comprende dos compartimentos de nutrientes (nitrógeno y fósforo), tres compartimentos de *Phaeocystis* (células solitarias, colonias de tamaños consumibles y colonias de tamaños demasiado grandes para ser consumidas), los dos últimos divididos en clases, y varios compartimentos de herbívoros (microzooplancton y copépodos), y está construído en forma modular de manera que cada módulo representa una cierta relación entre compartimentos (Figura 1). El modelo está formulado usando ecuaciones diferenciales, ordinarias y en derivadas parciales, e integrodiferenciales. Los modelos de las poblaciones de *Phaeocystis* y de copépodos fueron desarrollados usando el concepto de modelado basado en el individuo, de manera que la estructura de tamaños, que es una característica fundamental del sistema, pudiese ser incorporada, mientras que el modelo de microzooplancton se construyó en base a un modelo de tipo agregado tradicional. El modelado individual de los copépodos es apropiado además porque los parámetros fisiológicos dependen del estadío del desarrollo.

En el modelo individual para las células de *Phaeocystis* suponemos que cada célula tiene un volumen minimo V_0, y que crece proporcionalmente a su superficie y a una función de tipo Monod para dos nutrientes limitantes (O'Neill et al. 1989), mientras que los costos de mantenimiento y respiración son proporcionales al volumen. Cuando la célula alcanza el volumen $2V_0$, se divide. El modelo individual para

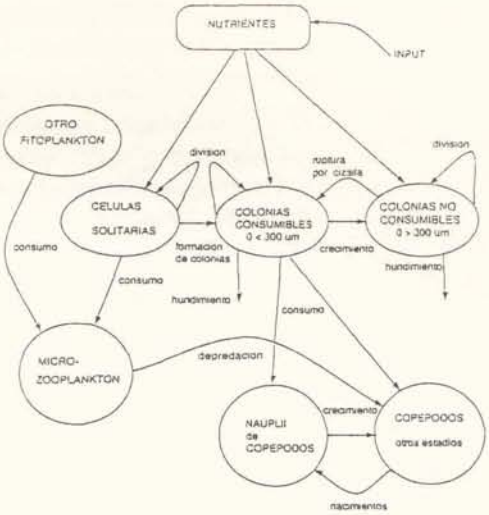

Figura 1. Diagrama del sistema.
Figure 1. System's diagram.

copépodos supone crecimiento y costos proporcionales a la masa del individuo, y además que los parámetros dependen del estadío en que se encuentra el individuo. Como los copépodos tienen una dieta muy diversificada, es posible suponer que no están limitados por la abundancia de *Phaeocystis*. Entonces se estima la demanda diaria de carbono de cada individuo, y se supone que la cubre en parte consumiendo *Phaeocystis* dentro de un rango de tamaños correspondiente a su masa y con una preferencia determinada por datos obtenidos de Bergreen et al. (1988). Cuando se incorpora la depredación de copépodos sobre microzooplancton, se hace uso del mismo principio.

El hundimiento de colonias fuera de la capa mixta está representado utilizando la ley de Stokes para partículas esféricas pequeñas. A cada tamaño de colonia se le asocia una velocidad correspondiente a su radio y a su densidad y en función de la densidad y la viscosidad del agua. Para ello fijamos la temperatura y la salinidad de la columna de agua.

En sucesivas etapas se van agregando módulos para permitir el estudio de sus respectivos efectos. El microzooplancton no se nutre exclusivamente de *Phaeocystis*, por lo tanto se incorpora una fuente alternativa de carbono al inicio del florecimiento. Normalmente, la materia orgánica suspendida en la columna de agua se desintegra y remineraliza, permitiendo la incorporación de nitrógeno y fósforo al *pool* de nutrientes. También la descarga de ríos u otras fuentes contribuyen al *pool* de nutrientes. Por lo tanto es oportuno incluir un módulo que represente tal flujo, para estudiar su impacto en los distintos niveles tróficos de la comunidad. Finalmente, se estudia el efecto de la turbulencia en la ruptura de colonias y se analiza el impacto que la transformación en la distribución de tamaños tiene en el consumo de colonias por parte de los copépodos.

El modelo básico consiste en doce ecuaciones auxiliares acopladas a un sistema de n+1 ecuaciones en derivadas parciales del tipo de McKendrick-von Foerster extendido

$$\frac{\partial \rho_i\ (V,t)}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} f_*\ (V,t)\rho_i\ (V,t) = -perdidas$$

para i= 0,1,...,n,
donde n es el número de clases en las que la población de colonias es repartida según sus tamaños, $\rho_i(V,t)$ es la densidad ($indl^{-1}$) de individuos de clase i, de volumen celular V, en el tiempo t, y $f_*(V,t)$ es la correspondiente función de crecimiento individual. La clase 0 corresponde a células flageladas, mientras que para i=1,..,n, la clase i corresponde a colonias de $2^{(i-1)}$ células. El término llamado *pérdidas* incluye las funciones que representan los sumideros de la población de *Phaeocystis* y que son generadas por las

ecuaciones auxiliares. Las condiciones de contorno son

$$\rho_0(V_0,t) = (2-X)\rho_0(2V_0,t)$$

$$\rho_1(V_0,t) = X\rho_0(2V_0,t)$$

donde X es un número tal que $0<X<1$, y representa la probabilidad de una célula no flagelada de formar una colonia por unidad de tiempo; y para $i>1$,

$$\rho_i(V_0,t) = 2\rho_{i-1}(2V_0,t)$$

Aparte del uso de modelado individual y la estructura de tamaños, otro rasgo único que diferencia este modelo de los usuales modelos de sistemas planctónicos es que las colonias no sólo crecen hacia clases de mayor tamaño, sino que pueden quebrarse y regresar a clases de menor tamaño, creando conecciones dobles entre compartimentos.

Materiales y Métodos

La formulación del modelo y su parametrización se basan en información y datos disponibles en la literatura reciente. La formulación de las relaciones entre pares de componentes se ha hecho usando la mejor información disponible hasta este momento. La evaluación y validación del modelo se ha hecho respecto de datos de referencia provenientes de estudios de campo y de laboratorio, tanto sobre poblaciones de *Phaeocystis* como de comunidades dominadas por *Phaeocystis*. Dichos datos de referencia corresponden a aspectos tales como disponibilidad de nutrientes y limitaciones, duración y densidades máximas durante el florecimiento, efectos de consumidores sobre colonias y células solitarias, y flujos verticales. Las simulaciones se hicieron en forma modular, investigando primero escenarios rudimentarios y agregando poco a poco complejidad.

En una etapa inicial, se usó una estructura con un número mínimo de componentes para poder evaluar el comportamiento del modelo y comparar los resultados con el conjunto de datos de referencia, además de explorar los patrones de comportamiento. Este modelo "rudimentario" es suficiente para revelar los mecanismos de retroalimentación del sistema y al mismo tiempo destacar los parámetros más significativos. A partir de allí analizamos los efectos de la inclusión de una sucesión de componentes y relaciones, haciendo que dicha sucesión de escenarios sea cada vez más cercana a la realidad percibida por el observador científico. Este proceso ayuda no solamente a comprender la importancia relativa de las interacciones, los controles y los mecanismos de retroalimentación, sino que al mismo tiempo valida el modelo.

Cuando las simulaciones llegan al punto en que se carece de datos, o simplemente de información, sobre ciertos procesos, el modelo es usado para investigar el impacto que ciertas hipótesis podrían tener sobre fenómenos a nivel comunidad, por ejemplo su estructura o su dinámica, y estimar su factibilidad. La información asi obtenida puede ser utilizada para diseñar experimentos que validen las hipótesis. El proceso de construcción del modelo en sí puede ser usado para identificar la falta de información apropiada sobre posibles procesos e interacciones.

Resultados

El modelo básico es sensible a un fenómeno densodependiente, las densidades iniciales de microzooplancton, a un fenómeno fisiológico, la constante K_1 que describe el carácter de la respuesta funcional del microzooplancton a la abundancia del alga, y a un fenómeno temporal: el momento en que los copépodos comienzan a consumir *Phaeocystis*. Una pequeña variación en cualquiera de estos parámetros puede producir una notable diferencia en la dinámica, llevando al sistema de un tipo de

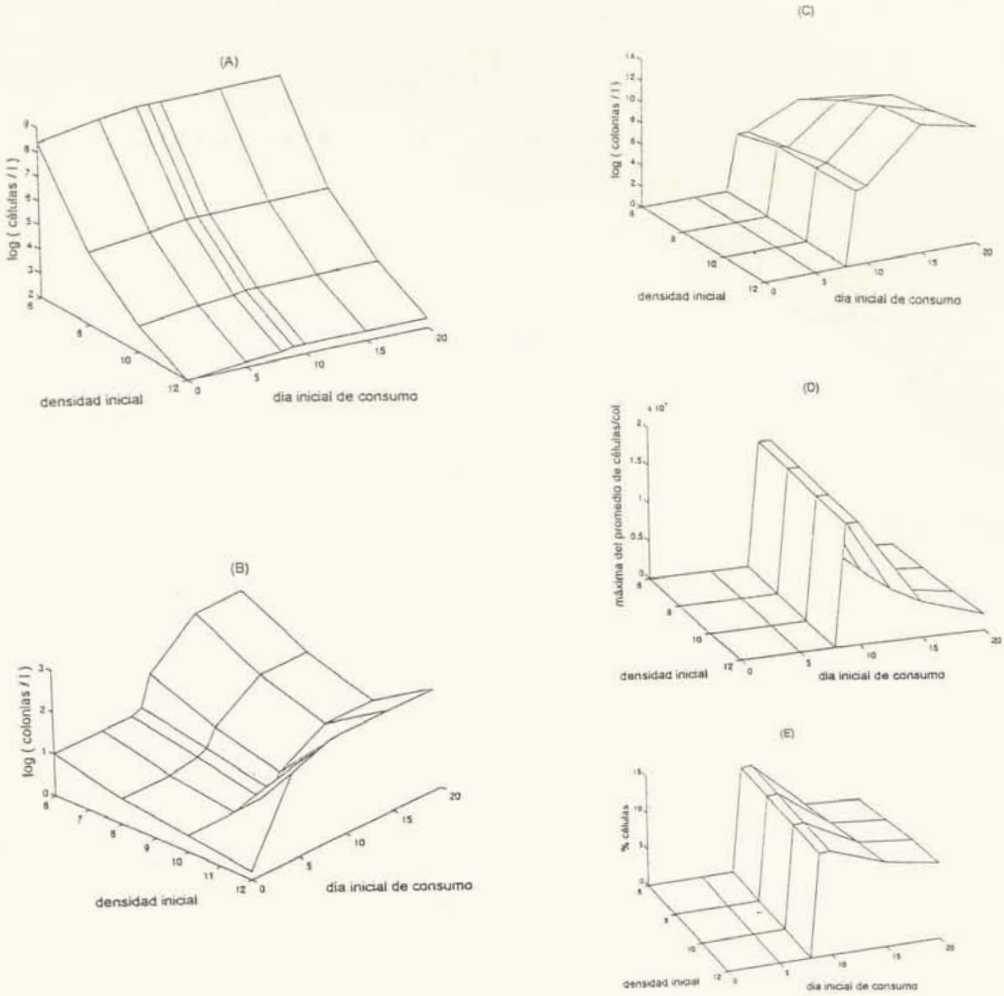

Figura 2. Efectos combinados de la densidad inicial de microzooplancton y del momento en el que los copépodos comienzan a consumir *Phaeocystis* en: (A) la densidad máxima de células solitarias, (B) la densidad máxima de colonias consumibles, (C) la densidad máxima de colonias no consumibles, (D) el valor máximo del número promedio de células por colonia, y (E) el valor máximo de la tasa de hundimiento fuera de la capa mixta.

Figure 2. Combined effects of the initial density of microzooplankton and the timing of copepod's grazing on: (A) peak density of single cells, (B) peak density of grazable colonies, (C) peak density of ungrazable colonies, (D) highest average number of cells per colony, and (E) peak sinking rate.

comportamiento a otro (Figura 2). Veamos a continuación de qué manera responde el sistema a los distintos escenarios simulados.

Dinámica del sistema nutrientes-Phaeocystis

Si consideramos únicamente el módulo nutrientes-*Phaeocystis*, observamos que siempre ocurre un florecimiento, independientemente de las concentraciones iniciales de nitrógeno o fósforo. El crecimiento está controlado por un repentino agotamiento de uno o ambos nutrientes. Como las colonias no disponen de tiempo suficiente para desarrollar más de 64 células, la velocidad con la que se hunden es muy baja. Debido a que se mantienen en la capa mixta durante un largo periodo, la máxima tasa diaria de remoción

por hundimiento resulta ser el 0.002% del número total de células coloniales.

Interacciones del sistema nutrientes-Phaeocystis-*zooplancton*

La presencia de zooplancton incrementa el flujo vertical. La presencia de microzooplancton que se alimenta de células solitarias reduce la abundancia de *Phaeocystis* y en consecuencia retarda el agotamiento de nutrientes, permitiendo a las células remanentes un crecimiento prolongado y mayor número de divisiones. Bajo estas condiciones, las colonias pueden llegar a tamaños más grandes y permitir que la máxima tasa diaria de remoción por hundimiento alcance valores del 5 al 11% del total de células coloniales.

Si los copépodos comienzan a consumir *Phaeocystis* cerca del dia en que el florecimiento alcanza su pico, entonces las algas alcanzan valores máximos de densidad en los tres compartimentos. El consumo de colonias controla indirectamente la disponibilidad de nutrientes y la distribución de tamaños. Dado que las colonias alcanzan tamaños mayores, la remoción por hundimiento resulta también incrementada.

En síntesis, aún cuando en la mayoría de los casos el consumo de *Phaeocystis* no alcanza a terminar un florecimiento, la depresión en las densidades del alga contribuye a mantener las concentraciones de nutrientes a niveles que permiten a la población remanente mantener un buen ritmo de crecimiento, y lleva a la generación de colonias grandes que se hunden a velocidades más altas. Esto incrementa el flujo vertical y acelera el fin del florecimiento.

Extinción. La presencia de microzooplancton lleva a la población de células solitarias de *Phaeocystis* a la extinción en todos los casos cuando los depredadores de microzooplancton están ausentes, y en la mayoría de los casos cuando los depredadores están presentes. Si los copépodos comienzan a consumir colonias en la etapa inicial del florecimiento, entonces la población de *Phaeocystis* es llevada a la extinción.

Tasas de Hundimiento. Cuando la población de *Phaeocystis* está formada principalmente por colonias grandes, la máxima tasa diaria de remoción alcanza el 14.2% del número total de células coloniales. Dicho valor está por encima del promedio diario observado (6.6%), pero por debajo de la tasa máxima observada (33%) según consta en la literatura (Wassmann 1994).

La velocidad máxima de hundimiento en el modelo es la de colonias de tamaño máximo: 6.6 $m.d^{-1}$. Las velocidades promedio según consta en la literatura van de 4.9 $m.d^{-1}$ (Taguchi y Hargrave 1978) hasta 7 $m.d^{-1}$ (van Boeckel et al. 1992), pero dichas observaciones no especifican el tamaño de las colonias involucradas.

La dinámica de la comunidad está controlada por tasas. El comportamiento del sistema depende fuertemente del equilibrio entre las tasas de crecimiento y de remoción tanto de la población de *Phaeocystis* como de la de zooplancton, fundamentalmente durante los primeros dias del florecimiento.

En efecto, la tasa de crecimiento de *Phaeocystis* es una función hiperbólica de las concentraciones de ambos nutrientes, mientras que la tasa de remoción es a la vez proporcional a la densidad de microzooplancton y función hiperbólica de la densidad de células solitarias. Por otro lado, la tasa de crecimiento del microzooplancton es una función hiperbólica de la densidad de células solitarias y la tasa de remoción depende no sólo de la densidad de copépodos si no también de la estructura en estadíos de dicha población.

Cuando el microzooplancton es presa de los copépodos, la variedad de respuestas del sistema a cambios en la densidad inicial de microzooplancton y en la presión depredadora aumenta, siendo imposible predecir el patrón de comportamiento.

La complejidad y la interdependencia hacen que las respuestas del sistema no sean necesariamente las esperadas, esencialmente debido a la existencia de mecanismos de retroalimentación. Hay, por ejemplo, casos en que una creciente presión depredatoria de copépodos sobre el microzooplancton no sólo resulta en una creciente densidad de *Phaeocystis* sino que también estimula el incremento de la densidad de microzooplancton (Figura 3) puesto que la tasa de crecimiento resulta más alta. La existencia de la forma colonial y su distribución en una amplia gama de tamaños complica aún más la dinámica, puesto que dicha distribución afecta la remoción por consumo de parte de los copépodos.

Recurso alternativo para el microzooplancton. Es obvio que el microzooplancton no se nutre exclusivamente de *Phaeocystis*. En general, el inicio del florecimiento de *Phaeocystis* es posterior al florecimiento de diatomeas, que son también consumidas por microzooplancton. La presencia de diatomeas u otro recurso alimentario para el microzooplancton que esté disponible para consumo al inicio del florecimiento tiende a homogeneizar los resultados y hace que sean menos dependientes de las densidades

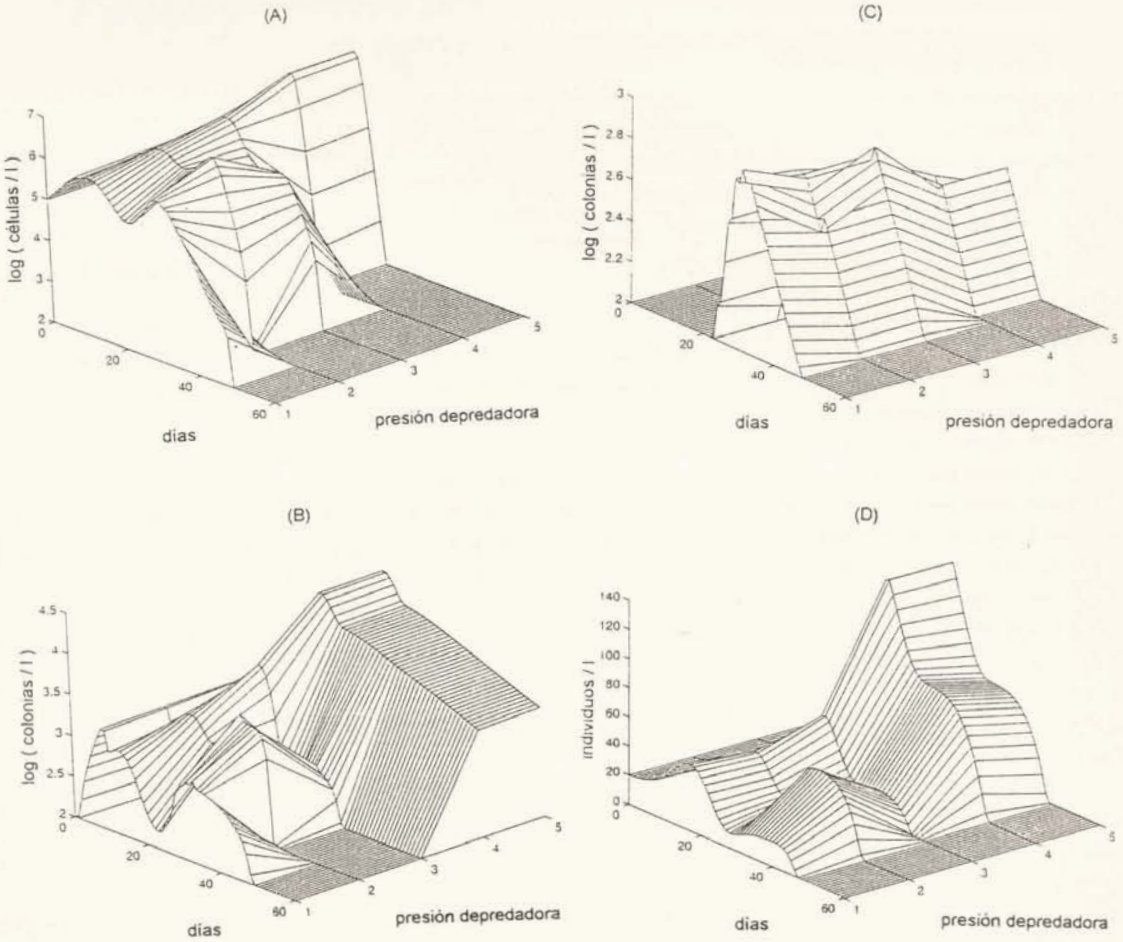

Figura 3. Efectos del incremento de la presión depredadora de los copépodos sobre el microzooplancton, dada una densidad inicial fija de estos últimos, en las poblaciones de (A) células solitarias, (B) colonias consumibles, (C) colonias no consumibles, y (D) microzooplancton.
Figure 3. Effects of increasing predatory pressure of copepods on microzooplankton, given a fixed initial density, on populations of: (A) single cells, (B) grazable colonies, (C) ungrazable colonies, and (D) microzooplankton.

iniciales de microzooplancton (Figura 4).

Los efectos de una fuente de nutrientes

El *pool* de nutrientes suele incorporar nutrientes por remineralización de materia orgánica en la columna de agua asi como provenientes de las descargas de ríos u otras fuentes. Los resultados de simulaciones que incluyen un influjo de nutrientes durante el florecimiento, aún a altas concentraciones, no muestran ningún efecto observable a nivel de la población de *Phaeocystis*. Una acumulación de nutrientes en el *pool* es observable únicamente cuando el flujo comienza en la etapa inicial del florecimiento. Si el flujo comienza después de que el florecimiento alcanza densidades máximas, los nutrientes son consumidos instantáneamente.

Turbulencia y sus Consecuencias Indirectas

La inclusión del efecto de cizalla, causado por la turbulencia, en el sistema transforma completamente la distribución de tamaños de la población de *Phaeocystis*. La magnitud y la forma del efecto dependen de la intensidad de la cizalla y de los tiempos en los que el fenómeno se desarrolla.

Debido a que la cizalla provoca la ruptura de colonias, una consecuencia inmediata es que al aumentar las densidades de colonias de tamaños chicos, los copépodos disponen de mayor cantidad de *Phaeocystis*

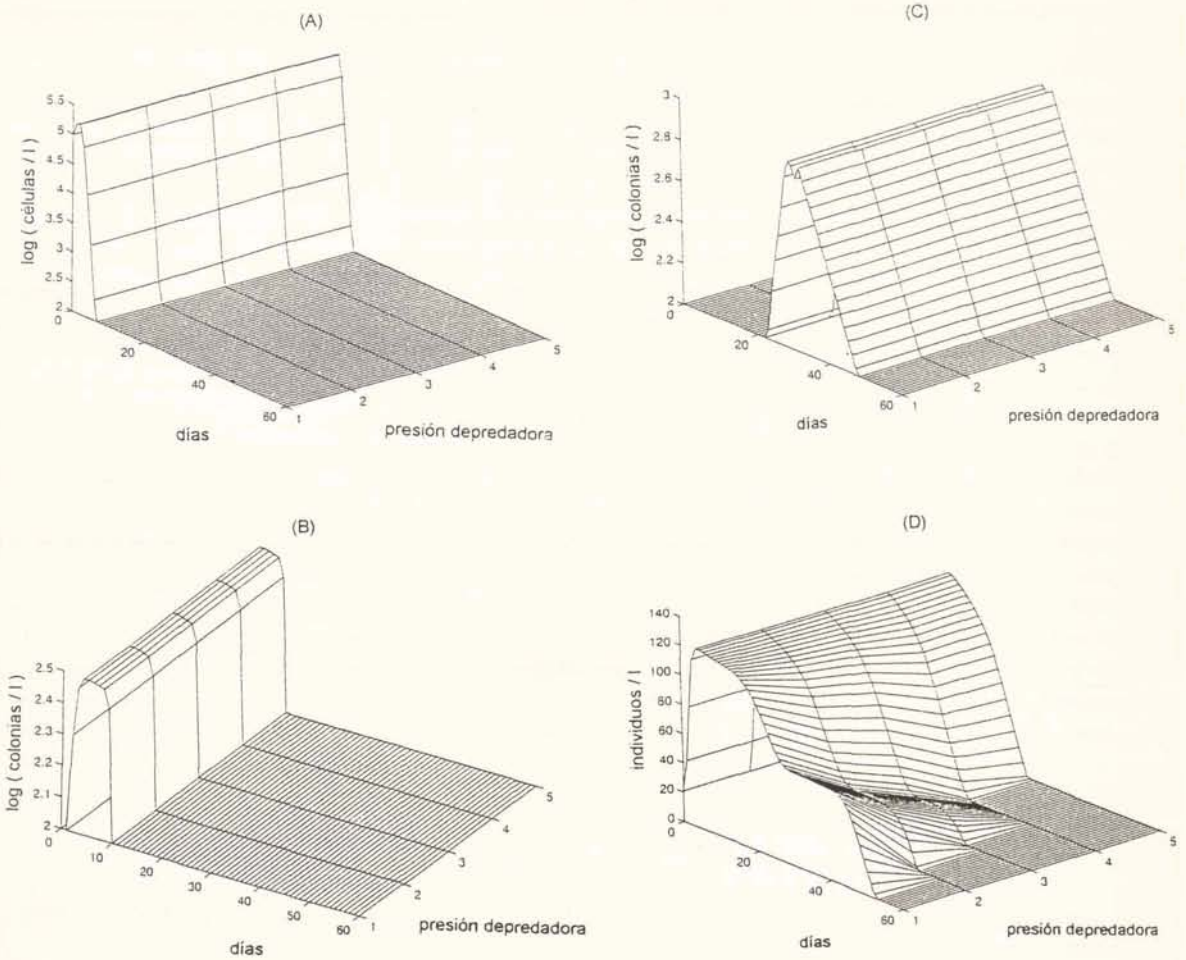

Figura 4. Igual que en la Figura 3, cuando el microzooplancton dispone inicialmente de 200 μ.g.C.l^{-1}.
Figure 4. Same as in Figure 3, when an initial amount of other phytoplankton (200 μ.g.C.l^{-1}) is available to microzooplankton.

para su consumo. Aún asi, y a pesar de que el consumo es suficientemente intenso como para sobrepasar la cantidad de células coloniales que se pierden por hundimiento fuera de la capa mixta, los copépodos no alcanzan a poner término al florecimiento (Figura 5).

El impacto de la selección de tamaño en el consumo se hace muy evidente cuando el efecto de cizalla ocurre en la segunda mitad del florecimiento, es decir cuando la ruptura en tamaños chicos ocurre al estar los nutrientes agotados y las colonias han alcanzado ya su tamaño máximo (Figuras 5C y 5D).

Los efectos de cizalla se ven intensificados ya sea por una presión depredatoria muy baja de los copépodos sobre el microzooplancton, en cuyo caso las colonias disponen de niveles más altos de nutrientes y son más grandes, o bien cuando la presión depredatoria es relativamente alta, y las colonias no son tan grandes pero si muy abundantes.

Hay evidencia de que una porción importante de la matriz colonial (aproximadamente 40%) se pierde cuando ocurre la ruptura de una colonia (Rousseau et al. 1994). Por lo tanto la contribución de la cizalla causada por turbulencia en el incremento de materia orgánica suspendida en la columna de agua, y en consecuencia en la generación de nieve marina, es sumamente importante.

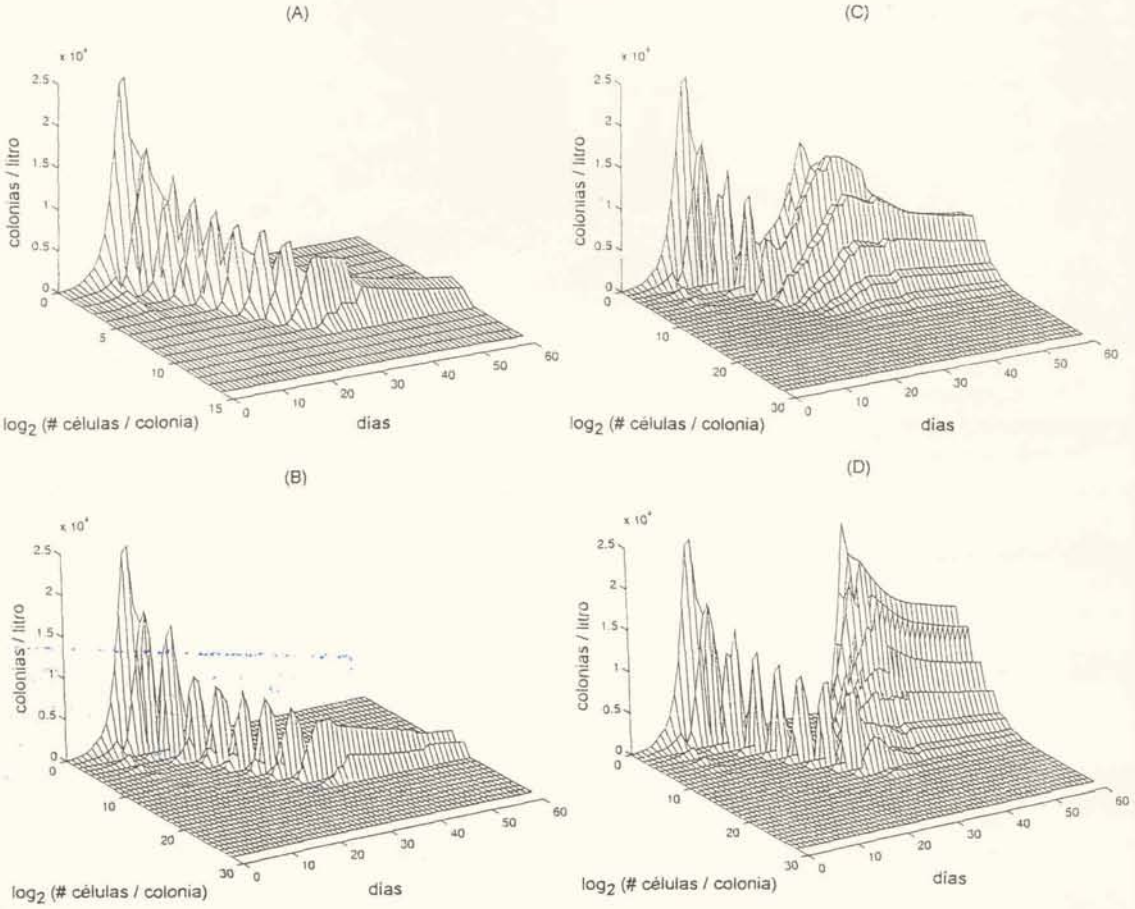

Figura 5. Efectos de la cizalla (s= 0.05 sec^{-1}) en la distribución de tamaños de colonias de *Phaeocystis* cuando la presión depredadora es alta: (A) sin turbulencia, y con turbulencia durante los días (B) 10 a 20, (C) 20 a 30, y (D) 30 a 40.

Figure 5. Shear effects (s= 0.05 sec^{-1}) on colonial size distribution when predatory pressure is high: (A) no shear, and with shear on days (B) 10 to 20, (C) 20 to 30, and (D) 30 to 40.

Extensión del Modelo

Los resultados obtenidos con la formulación de este modelo han sido muy satisfactorios, aún cuando no todas las relaciones y los procesos que normalmente pueden tener un impacto en un florecimiento hayan sido explorados. La elección de desarrollar ciertas componentes antes que otras surgió de la necesidad de crear un marco mínimo sobre el cual ir armando luego escenarios de creciente complejidad. Es necesario desarrollar otros módulos adicionales para poder obtener una visión más completa y ajustada a la realidad de los mecanismos que controlan el desarrollo y la terminación de los florecimientos masivos de *Phaeocystis* spp. y poder así evaluar su impacto en el medio ambiente.

El modelo de Canziani y Hallam considera un modelo agregado para la población de microzooplancton. Debido a que el comportamiento del sistema depende fuertemente en el balance entre las tasas de crecimiento y de remoción tanto del alga como de la especie de microzooplancton considerada, así como de parámetros que definen las características de la especie, es conveniente contar con un modelo más preciso para la descripción de dicha población.

Es claro que el microzooplanton no se alimenta exclusivamente de *Phaeocystis* aún cuando ésta sea

la especie dominante. Debe considerarse en el sistema la existencia de otro fitoplancton, asi como el hecho de que células coloniales abandonan la matriz y se tornan solitarias. Además el microzooplancton se alimenta de bacterias que abundan en las partículas de mucilágeno y en colonias senescentes.

A pesar de ser considerado un factor importante en la terminación del florecimiento, el fenómeno de senescencia no es aún bien conocido como para poder permitir cuantificación. Sin embargo hay formas en las que el problema ha sido planteado y explorado (Kooijmann 1993). Es importante incluir en el modelo una representación de senescencia que permita considerar otros fenómenos relacionados a ella como la liberación de células coloniales de la matriz, la colonización bacteriana de la matriz y su desintegración. Las bacterias son una componente fundamental de la comunidad planctónica, por su rol como desintegradores de materia orgánica en el proceso de remineralización en la columna de agua y como alimento de otros organismos (van Boeckel et al. 1992, Thingstad y Billen 1994).

El modelo incluye copépodos pequeños. Copépodos calanoides, de mayor tamaño, y krill son también consumidores de *Phaeocystis*. Sus ciclos de vida son bastante más complejos que los de los copépodos ya modelados y requieren por lo tanto modelos apropiados. Entre otras características, debe ser contemplada la capacidad de estos organismos para romper colonias grandes en trozos que puedan ser ingeridos (Hansen et al. 1994).

En la segunda parte del modelo (Canziani y Hallam 1995b) se consideraron efectos de turbulencia en la ruptura de colonias. Los resultados muestran que los cambios en la distribución de tamaños coloniales y el impacto de los copépodos en la población de *Phaeocystis* son de importancia. Otro efecto que merece ser considerado es la pérdida de mucilágeno cuando una colonia se parte. La cantidad de partículas orgánicas así generadas puede tener un impacto considerable en la creación de nieve marina, la proliferación de bacterias y la terminación del florecimiento por hundimiento de partículas agregadas que atrapan colonias en el flujo vertical (Passow y Wassmann 1994).

BIBLIOTECA DE LA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS y NATURALES
HEMEROTECA

Bibliografía

Baumann, M.E.M., C. Lancelot, F.P. Brandini, E. Sakshaug y D.M. John. 1994. The taxonomic identity of the cosmopolitan prymnesiophyte *Phaeocystis*: a morphological and ecophysiological approach. J. Mar. Syst. 5:5-22.

Bergreen, U., B. Hansen y T. Kiorboe. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. Mar. Biol. 99:341-352.

van Boeckel, W.H.M., F.C. Hansen, R. Riegman y R.P.M. Bak. 1992. Lysis-induced decline of a *Phaeocystis* spring bloom and coupling with the microbial food web. Mar. Ecol. Progr. Ser. 81:269-276.

Canziani, G.A. y T.G. Hallam. 1995a. A mathematical model for *Phaeocystis* sp. dominated plankton community dynamics. I: The basic model. Nonlinear World. Special Issue on Structured Communities. (*en prensa*).

Canziani, G.A. y T.G. Hallam. 1995b. A mathematical model for *Phaeocystis* sp. dominated plankton community dynamics. II: Effects of predation and shear. (*Inédito*)

Chang, F.H. 1983. The mucilage-producing *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae) cultured from the 1981 Tasman Bay Slime. N.Z.J. mar. Freshwat. Res. 17:165-168.

Davidson, A.T. y H.J. Marchant. 1992. The biology and ecology of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae). Prog. in Phycol. Res. 8:1-45.

Fasham, M.J.R., H.W. Ducklow y S.M. McKelvie. 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the ocean mixed layer. J. Mar. Res. 48:591-639.

Frost, B.W. 1987. Grazing control of phytoplankton stock in open sub-Artic Pacific Ocean. Mar. Ecol. Progr. Ser. 39:49-68.

Guillard, R.R.L. y J. Hellebust. 1971. Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Phaeocystis pouchetii*. J. Phycol. 7:330-338.

Hansen, B., P. Verity, T. Falkenhaug, K.S. Tande y F. Norrbin. 1994. On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetti* (Harriot). V. Trophic relations between *Phaeocystis* and zooplankton: an assessment of methods and size dependence. J. Plankton Res. 16:487-511.

Hofmann, E.E. y J.W. Ambler. 1988. Plankton dynamics on the outer southeastern U.S. continental shelf. Part II: A time-dependent biological model. J. Mar. Res. 46:883-917.

Kooijmann, S.A.L.M. 1993. Dynamic Energy Budgets in Biological Systems. Cambridge University Press. Pp. 350.

Kornmann, V.P. 1955. Beobachtungen an *Phaeocystis* Kulturen. Helgolander Wissenschaftliche Meersuntersuchungen. 5:218-233.

Lancelot, C., G. Billen y H. Barth. (Eds.) 1991. The dynamics of *Phaeocystis* blooms in nutrient enriched coastal zones. Water Pollution Research Report 23. Environment and Waste Recycling R & D Programme. C.E.C.

Lancelot, C., G. Billen, A. Sournia, T. Weisse, F. Colijn, M.J.W. Veldhuis, A. Davies y P. Wassman. 1987. *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. Ambio 16:38-46.

Liss, P.S., G. Malin, S.M. Turner y P.M. Holligan. 1994. Dimethyl sulfide and *Phaeocystis*: A review. J. Mar. Syst. 5:41-53.

Mann, K.H. y J.R.N. Lazier. 1991. Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-Physical Interactions in the Oceans. Blackwell Scientific Publications.

O'Neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.J. Pastor, B.J. Jackson y W.M. Post. 1989. Multiple nutrient limitations in ecological models. Ecol. Modelling 46:147-163.

Palmisano, A.C., J. Beeler-Soohoo, S.L. Soohoo, S.T. Kottmeier, L.L. Craft y C.W. Sullivan. 1986. Photoadaptation in *Phaeocystis pouchetii* advected beneath annual sea ice in McMurdo Sound, Antarctica. J. Plankton Res. 8:891-906.

Parke, M., J.C. Green y I. Manton. 1971. Observations on the fine structure of zoids of the genus *Phaeocystis* (Haptophyceae). J. mar. biol. Ass. U.K. 51:927-941.

Passow, U. y P. Wassmann. 1994. On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) IV. The formation of marine snow by *Phaeocystis pouchetii*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 104:153-161.

Rousseau, V., S. Mathot y C. Lancelot 1990. Calculating carbon biomass of *Phaeocystis* sp. from microscopic observations. Mar. Biol. 107:305-314.

Rousseau, V., D. Vaulot, R. Casotti, V. Cariou, J. Lenz, J. Gunkel y M. Baumann. 1994. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypothesis. J. Mar. Syst. 5:23-39.

Sarmiento, J.L., M.J.R. Fasham, U. Siegenthaler, R. Najjar y J.R., Toggweiler. 1989. Models of chemical cycling in the ocean: Progress Report II. Ocean Tracers Laboratory Technical Report No.6. Princeton University.

Smith Jr, W.O., L.A. Condispoti, D.M. Nelson, T. Manley, E.J. Buskey, H.J. Niebauer y G.F. Cota. 1991. Importance of *Phaeocystis* blooms in the high-latitude ocean carbon cycle. Nature 352:514-516.

Steele, J. 1974. The Structure of Marine Ecosystems. Harvard University Press, Cambridge. Pp. 128.

Steele, J.H. y B.W. Frost. 1977. The structure of plankton communities. Phil. Trans. Roy. Soc. London 280:485-534.

Steele, J.H. y E.M. Henderson. 1981. A simple plankton model. Am. Nat. 117:676-691.

Steele, J.H. y E.W. Henderson. 1992. The role of predation in plancton models. J. Plankton Res. 14:157-172.

Taguchi, S. y B.T. Hargrave. 1978. Loss rates of suspended material sedimented in a marine bay. J. Fish. Res. Bd. Can., 35:1614-1620.

Thingstad, F. y G. Billen. 1994. Microbial degradation of *Phaeocystis* material in the water column. J. Mar. Syst. 5:55-65.

Verity, P., T.J. Smayda y E. Sakshaug. 1991, Photosynthesis, excretion, and growth rates of *Phaeocystis* colonies and solitary cells. Polar Res. 10:117-128.

Verity, P., T.A. Villareal y T.J. Smayda. 1988. Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii*. En Abundance, biochemical composition, and metabolic rates. J. Plankton Res. 10:219-248.

Wassmann, P. 1994. Significance of sedimentation for the termination of *Phaeocystis* blooms. J. Mar. Syst. 5:81-100.

Weisse, T. y U. Scheffel-Moser. 1990. Morphometric characteristics and carbon content of *Phaeocystis* cf. *pouchetii* (Prymnesiophyceae). Botanica Mar. 33:197-203.

Weisse, T., K. Tande, P. Verity, F. Hansen y W. Gieskes. 1994. The trophic significance of *Phaeocystis* blooms. J. Mar. Syst. 5:67-79.

Wroblewski, J.S., J.L. Sarmiento y G.R. Flierl. 1988. An ocean basis scale model of plankton dynamics in the North Atlantic. (1) Solutions for climatological oceanographic conditions in May. Glob. Biogeo. Cycles 2:199-218.

Recibido: Febrero 16, 1995
Aceptado: Diciembre 15, 1995