

La estructura de tamaños del plancton: un tópico interdisciplinar y Margalefiano

J. Rodríguez

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

La representación macroscópica del plancton implícita en las distribuciones de abundancia de los diferentes tamaños de organismos se revela como una herramienta importante en el estudio de la estructura y del comportamiento dinámico del ecosistema pelágico, en el que el medio fluido, los organismos vivos y las partículas no vivas se acoplan a diferentes escalas. Debido a la relevancia de las relaciones entre tasas fisiológicas y tamaño individual, el enfoque se asienta sobre bases sólidas de carácter termodinámico y evolutivo, siendo éste el marco de desarrollo de los modelos teóricos de los años setenta. Aunque no suficientemente reconocido, gracias a la agudeza provocativa y a la capacidad de pensamiento transdisciplinar que caracteriza la obra del Profesor Margalef, el estudio de la estructura de tamaños del plancton sirve de escenario para el análisis de conceptos, teorías y observaciones que entremezclan ecología, biología evolutiva, teoría de la información y termodinámica en busca de una única, sencilla y profunda (aunque elusiva) explicación de la diversidad y complejidad de los sistemas naturales. Al mismo tiempo, la aplicación del enfoque en el terreno de lo empírico lo muestra como una herramienta excelente en el estudio de los ecosistemas pelágicos y comunidades planctónicas a través del acoplamiento entre Física y Biología a diferentes escalas.

Introducción

El estudio de la estructura de tamaños del plancton representa actualmente una aproximación científicamente valiosa en diferentes áreas de la ecología acuática. Por ejemplo, el conocimiento de la distribución de la biomasa plantónica en clases de tamaño es un componente fundamental en la caracterización del flujo de energía en el ecosistema pelágico oceánico a través de las denominadas rutas ?microbiana? y ?herbívora?, cuyo balance determina la capacidad del ecosistema para reciclar carbono en las capas superficiales o exportarlo hacia las aguas profundas (Legendre y Le Févre, 1989). Por otra parte, no puede olvidarse que la variabilidad espacio-temporal a diferentes escalas, como resultado de procesos tanto físicos como biológicos, es quizás el rasgo más relevante de los ecosistemas pelágicos. En este contexto, la variabilidad regional del tamaño medio de las células del fitoplancton ha sido interpretada como resultado de estrategias biológicas relacionadas con la incorporación de nutrientes (Malone, 1980) y también como una consecuencia directa de la dinámica vertical de masas de agua (Semina, 1968, 1972; Rodríguez et al., 2001). También la sucesión ecológica, proceso fundamental en la dinámica de ecosistemas, se manifiesta claramente en forma de cambios en la dominancia de ciertas formas biológicas y tamaños celulares en el seno de la comunidad fitoplanctónica (Margalef, 1978, 1980, 1991; Echevarría y Rodríguez, 1994). En el análisis de la variabilidad de los ecosistemas pelágicos, el análisis de la estructura de tamaños del fitoplancton ha contribuido sustancialmente a entender el acoplamiento entre de procesos físicos y biológicos a escalas críticas como es la mesoescala oceánica (Rodríguez et al., 2001).

Pues bien, a pesar de la amplia repercusión ecológica de la estructura de tamaños de las comunidades planctónicas, no existe una explicación única y globalmente aceptada acerca de las distribuciones observadas en los sistemas naturales. Modelos empíricos y teóricos, observaciones de campo y aproximaciones conceptuales se mezclan tratando de identificar los mecanismos que controlan la distribución de tamaños en las comunidades biológicas en general y planctónicas en particular. En este debate, el Profesor Margalef ha sido una fuente de profundización conceptual y de hipótesis de carácter transdisciplinar que han estimulado la actividad científica de investigadores provenientes de diferentes campos y aproximaciones científicas. Este ensayo le rinde homenaje.

El espectro de tamaños y biomasa del plancton

Todas las cuestiones antes apuntadas pueden abordarse mediante el análisis de un modelo simple que relaciona el tamaño de los organismos con su abundancia, sea expresada ésta en términos de abundancia numérica o biomasa (Platt y Denman, 1977, 1978; ver la revisión de Kerr y Dickie, 2001). El núcleo conceptual del enfoque basado en el espectro de tamaños es la consideración del *tamaño individual como criterio de agregación* en la reducción de la complejidad taxonómica de las comunidades planctónicas. El tamaño corporal es una de las propiedades más importantes de los organismos tanto en ecología (Elton, 1927) como en biología evolutiva (Haldane, 1928 in Calder, 1984). Las relaciones entre alometría y ecología están actualmente bien establecidas (Peters, 1983; Calder, 1984, 1985; Platt, 1985) y representan la base sobre la que se asienta la consideración del tamaño individual como variable organizadora en ecología.

El tamaño individual de los organismos planctónicos no gelatinosos se extiende desde células de tamaño inferior a 1 μm (picoplankton procariota) hasta organismos animales de tamaño superior a 1 cm (macrozooplancton, ictioplankton), tamaños a los que corresponden tiempos de renovación entre horas y meses (Beers, 1986). Los modelos multiespecíficos de redes tróficas pelágicas son, normalmente, difíciles de implantar en el desarrollo de modelos ecológicos de carácter predictivo (*sensu* Peters, 1983; 1991). Es en este contexto en el que la *agregación* (Sugihara et al., 1984) aparece como un proceso necesario para la reducción de la complejidad asociada a la aproximación multiespecífica, siendo el tamaño individual el criterio de agregación más adecuado debido al carácter objetivo y repetitivo de su medida (Rodríguez, 1994). Otros criterios posibles, como el *nivel trófico*, presentan problemas debido a la ambigüedad y el carácter frecuentemente subjetivo de su asignación (Rigler, 1975; Cousins, 1987). La variación ontogenética del nivel trófico ocupado en muchas especies pelágicas y la amplia distribución del comportamiento mixotrófico entre los organismos planctónicos hacen al nivel trófico un criterio de agregación poco adecuado en este tipo de comunidades.

El ecosistema pelágico (y las comunidades planctónicas en particular) es el marco idóneo para la aplicación de un enfoque basado en la estructura de tamaños, ya que su estructura tridimensional permite la existencia de un incremento continuo de tamaño desde los productores primarios hasta los consumidores superiores (Rodríguez, 1994, 2004). Los ecosistemas terrestres, con productores primarios frecuentemente de morfología modular y tamaño mayor que el de los consumidores, plantean problemas el primero de los cuales es la referencia *individual* del tamaño corporal (Margalef, 1980). No faltan, sin embargo, los intentos por encontrar una explicación común, de carácter termodinámico, a la distribución de la biomasa en clases de tamaño (asociadas a niveles tróficos) en los ecosistemas pelágicos y terrestres. Así, teniendo en cuenta la disminución logarítmica de la eficiencia ecológica entre niveles tróficos y la relación alométrica entre tamaño individual y tasa metabólica, Howard T. Odum (Odum, 1971) predijo la acumulación de biomasa en el compartimento de los productores primarios terrestres y la distribución aproximadamente regular de la biomasa entre los niveles tróficos (clases de tamaño) en el ecosistema pelágico.

Además de la ventaja estructural que ofrecen las comunidades planctónicas, el desarrollo de tecnologías que permiten el recuento y medida automática de las partículas suspendidas en el medio líquido (el Coulter Counter[®], Sheldon y Parsons, 1967; Parsons, 1969) contribuyó fuertemente a la difusión del enfoque en el medio pelágico. Margalef (1991) identifica otro factor en el éxito de este tipo de tecnologías: la dificultad y el consumo de tiempo que requiere la tarea de identificar taxonómicamente los numerosos individuos presentes en las muestras de plancton (yo lo expresaría en otras palabras: la taxonomía es una actividad que, comparativamente, suele rendir poco en términos de carrera curricular).

Estabilidad y complejidad en una comunidad planctónica: lecciones de *¿La Biosfera?* de Margalef

El libro de Margalef *¿La Biosfera: entre la termodinámica y el juego?* (1980) fue uno de los pocos libros que llevé conmigo cuando me incorporé al *Food Chain Group* (Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego) en 1983 para trabajar en ecología del zooplankton con el Profesor Michael M. Mullin. Una interesante cuestión en aquellos años se relacionaba con la estabilidad que la composición específica de la comunidad de zooplankton mostraba frente a una perturbación climática que había causado una desviación importante de la temperatura oceánica y un notable incremento de la producción primaria y la biomasa de zooplankton (McGowan y Walker, 1985). Las teorías existentes acerca del papel de la competencia interespecífica, la depredación o el régimen de perturbaciones no podían explicar el mantenimiento de la estructura específica de la comunidad, y fue aquí donde la lectura de *La Biosfera* permitió examinar el problema desde otro ángulo.

En su libro, Margalef discute las regularidades numéricas existentes en la diversidad de especies mediante la analogía entre el espectro de disipación de energía turbulenta (el espectro de Kolmogorov) y el espectro de energía disponible a lo largo de una cadena trófica. Sugiere Margalef que, en la búsqueda de una regularidad de carácter termodinámico, los compartimentos deberían definirse por encima del nivel de las especies, ya que cada especie contiene materiales con diferentes tasas de renovación (ADN, ARN, enzimas, sustratos) y propone un espectro de diversidad que describiría la distribución de la biomasa total del sistema en clases definidas por las respectivas tasas de renovación. Margalef también apunta (**Fig. 1**) los cambios esperables en relación con la transferencia de energía, cambios que podrían ser interpretados como resultado de la sucesión o (en sentido contrario) de los procesos de regresión o estrés.

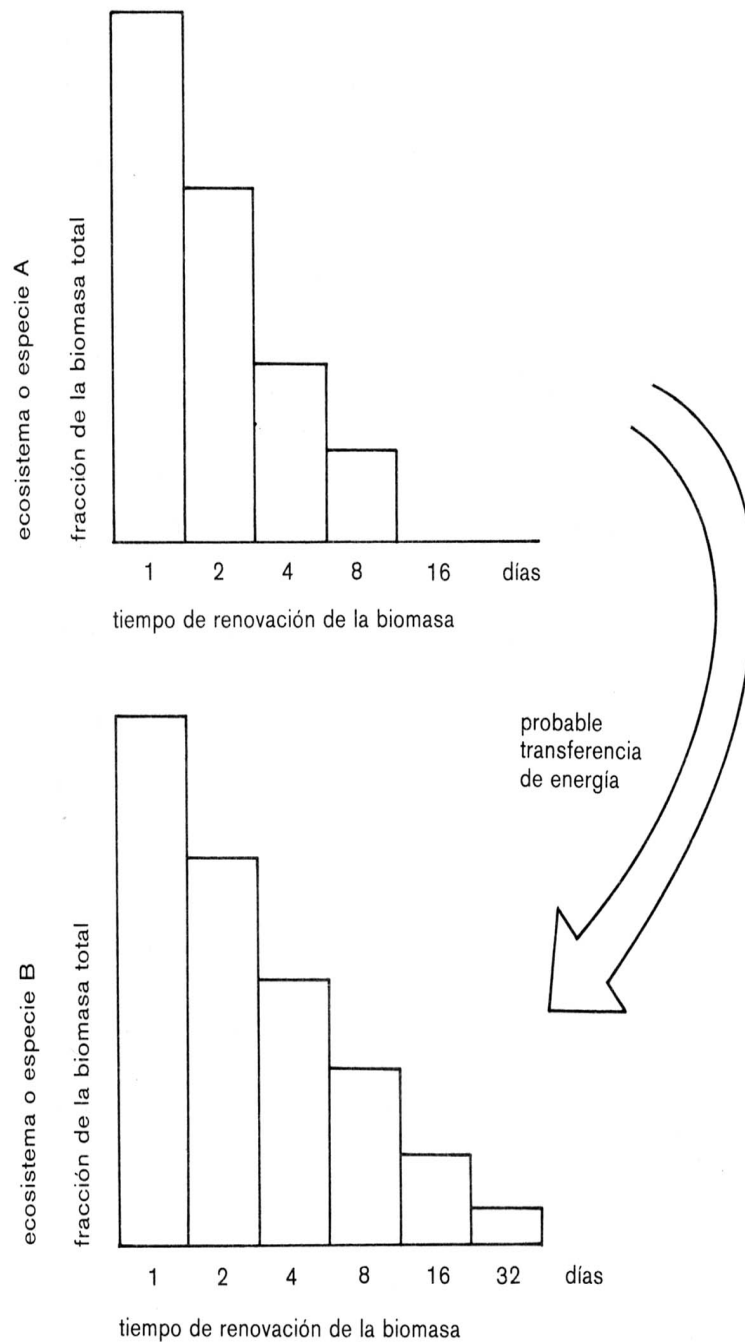


Figura 1. Representación de un ecosistema o un organismo como un espectro de distribución de la biomasa total en clases definidas por el tiempo de renovación (de R. Margalef, 1980; con permiso).

Según Margalef, la idea de aplicar el concepto de diversidad a compartimentos definidos por las tasas de renovación se debe a Harte y Morowitz (1975), quienes habían propuesto una medida de la organización y estructura de las vías por las que fluyen los nutrientes en un ecosistema. De acuerdo con estos autores, la circulación de un nutriente en el interior de un ecosistema puede tener lugar a través de una variedad de vías alternativas caracterizadas por tiempos de tránsito de diferente duración. Más aún, algunas vías generan una amplia distribución de tiempos de tránsito mientras que otras están asociadas a un tiempo de tránsito particular y bien definido. Lo que Harte y Morowitz proponen es la medida de la distribución de tiempos de tránsito implicados en el ciclo completo de un nutriente a través del ecosistema. Tanto la forma de la distribución como el valor del índice de diversidad (de tipo Shannon?) deben ser dependientes de la magnitud y distribución de los *tiempos de residencia* que caracterizan a los compartimentos del ecosistema (es decir, plantas, bacterias, detritus, etc) a través de los cuales circula el nutriente en cuestión (Harte y Morowitz, 1975).

El paso de *tiempo de residencia* y *tasa de renovación* a *tamaño individual* es inmediato si se acepta que los organismos de pequeño tamaño tienen tasas de renovación más altas que los de mayor tamaño (Margalef, 1980). De esta forma, el concepto de diversidad puede ser aplicado a la distribución de la biomasa del ecosistema entre compartimentos definidos por tasas de renovación o su descriptor correlacionado, el tamaño individual. Como expresa Margalef, los ecosistemas pueden considerarse como un conjunto de componentes con tiempos de renovación (el inverso de las tasas de renovación) que aumentan conforme aumenta el tamaño individual, y cuyas fluctuaciones pueden ser más importantes que las que afectan al número de especies o individuos. Una distribución de la biomasa total del ecosistema entre clases definidas por el tiempo de renovación o el tamaño individual es, de hecho, un espectro de diversidad que permite interpretaciones termodinámicas (Margalef, 1980).

La figura 6 en *La Biosfera?* (reimpresa aquí como **Fig. 1**) encierra, en su simplicidad, todo el potencial de desarrollo conceptual, teórico y empírico que frecuentemente caracteriza a las hipótesis científicas verdaderamente relevantes por su trascendencia y carácter interdisciplinar. Dicha figura fue la base para nuestra hipótesis particular acerca del efecto que la anomalía climática observada podía haber tenido sobre la comunidad macrozooplanctónica del Giro Central del Pacífico Norte (Rodríguez y Mullin, 1986,a): el incremento de productividad habría afectado a las tasas de reproducción de las especies del zooplancton con la consecuente modificación de la estructura de edades (tamaños) de las respectivas poblaciones (incremento de los estadios juveniles) y estas modificaciones se manifestarían en cambios en el espectro de tamaños-biomasa hacia el incremento de la importancia relativa de las clases inferiores de tamaño o tasa de renovación más rápida, sin alteración de la distribución de abundancia de las especies. La presentación en diferentes seminarios de las ideas de Margalef (no hay que olvidar que *La Biosfera* se publicó en español) llevó finalmente al ensayo de la hipótesis planteada y a la realización del primer análisis dinámico del espectro de tamaños-biomasa en el plancton oceánico (Rodríguez y Mullin, 1986a,1986b; Checkley et al., 2003).

Modelos ataxonómicos para el ecosistema pelágico oceánico

Hasta el momento de la aparición de *La Biosfera*, las observaciones acerca de la distribución de tamaños de partículas habían sido realizadas mediante contadores automáticos que no distinguen entre partículas no vivas y organismos planctónicos. A pesar de esta limitación, las observaciones con el bien conocido Coulter Counter® condujeron a las primeras interpretaciones teóricas acerca de la constancia aproximada de la biomasa existente en clases logarítmicas de tamaño (Sheldon et al., 1972, 1977; Kerr, 1974) o de las desviaciones alométricas de dicha constancia (Platt y Denman, 1977, 1978). El modelado del espectro completo de tamaños del plankton (incluyendo desde el ultraplankton hasta el macrozooplankton) en el Giro Central del Pacífico Norte demostró que, cuando el tamaño individual se expresa en términos de contenido en carbono, la relación entre abundancia numérica y tamaño individual (transformados logarítmicamente) es de tipo alométrico con una pendiente ligera pero significativamente más negativa que -1 (Rodríguez y Mullin, 1986,b). Recientemente, el modelado de una comunidad similar en un ambiente oceánico también similar (las aguas oligotróficas del Giro Central del Atlántico Norte) ha

producido resultados también similares (Quiñones *et al.*, 2003). Sin embargo, si el tamaño individual se expresa en unidades de volumen, la pendiente se aproxima al valor $\neq 1$ y no puede distinguirse estadísticamente de él. En este caso, la abundancia numérica varía de forma inversa con el tamaño individual y la biomasa es constante en clases logarítmicas de tamaño.

Durante años se ha discutido mucho acerca de la predominancia del modelo "plano" (Sheldon) o del modelo "alométrico" (Platt). Sin embargo, la relevancia ecológica de la pendiente de valor $\neq 1$ ha venido a menos una vez que se ha puesto de manifiesto que puede ser el resultado de diferentes procesos como artefactos matemáticos (Prothero, 1986; Eadie *et al.*, 1987; Blanco *et al.*, 1994), consideraciones geométricas o estructurales (Duarte *et al.*, 1987), interacciones depredador-presa (Kiefer y Berwald, 1992; Camacho y Soulé, 2001) y otros. Más aún, se han descrito espectros no lineales bajo diversas condiciones ecológicas y se ha mostrado que el modelo log-lineal es un caso particular de una función de carácter más general como es la función de Pareto (Vidondo *et al.*, 1997; Quintana *et al.*, 2002).

Termodinámica e información en sistemas complejos

Aunque diferentes procesos pueden producir un espectro de tamaños y abundancia de plancton con una pendiente próxima a $\neq 1$, el hecho importante es que la regularidad observada es de carácter fractal (Margalef, 1991). En este sentido, se puede pensar en los espectros de tamaños del plancton como una de las muchas manifestaciones de los fenómenos de escala en la naturaleza, en los que la ley potencial aparece como un carácter común a muchos sistemas complejos (Solé *et al.*, 2001; Camacho y Solé, 2001). Las distribuciones de abundancia de tamaños, como las de abundancia de especies, son expresiones de la diversidad o complejidad propia del ecosistema. En este contexto, varias contribuciones de físicos próximos al entorno intelectual de Margalef en la Universidad de Barcelona han propuesto que la función de distribución de la biomasa en un ecosistema debe tender a un valor máximo sujeto a limitación energética (ver, por ejemplo, Lurié and Wagensberg, 1983, 1984; Lurié *et al.*, 1983). La maximización restringida de funciones basadas en la entropía, como es el índice de diversidad de Shannon (Margalef, 1968; 1976; 1997) es un método usual en la caracterización del estado estacionario en sistemas complejos. De hecho, representa la conciliación entre la tendencia hacia la maximización de la entropía, característica de los sistemas aislados, y la presión opuesta debido al hecho de que los sistemas vivos son sistemas abiertos que interactúan con el ambiente, restringiendo así la maximización de la función de entropía (Lurié y Wagensberg, 1984; Wagensberg y Valls, 1987).

Complejidad, organización y diversidad son palabras clave en la termodinámica de los sistemas alejados del equilibrio, en cuyo marco el orden biológico se manifiesta en forma de estructuras y funciones acopladas de complejidad creciente y carácter jerárquico, las *estructuras disipativas*, fundamentales para la comprensión de la coherencia y organización de un mundo natural lejos del equilibrio (Prigogine, 1980). A través de la interacción entre *función*, *estructura espacio-temporal* (resultado de inestabilidades) y *fluctuaciones* (que disparan las inestabilidades), las estructuras disipativas (como son los organismos y los ecosistemas) muestran un comportamiento auto-organizativo que implica el incremento de orden y complejidad. Es importante hacer notar que esta extensión de ideas desde la física hacia la ecología no deriva de la actividad de ecólogos a la búsqueda de analogías. Problemas tales como la evolución pre-biótica y biológica, el crecimiento de poblaciones, la competencia o la inexplicable elevada riqueza específica de algunos ecosistemas han sido examinados por los físicos de la Escuela de Bruselas liderada por Ilya Prigogine, Premio Nobel de Química en 1977 (see Nicholis and Prigogine, 1977; Prigogine, 1980). En relación con el último tópico citado, es particularmente interesante observar el valor que el físico (Prigogine, *op. cit.*) da a las ideas del ecólogo (Margalef):

"Ramón Margalef has, in a beautiful presentation, described what he calls the 'baroque of the natural world'. He means that ecosystems contain many more species than would be 'necessary' if biological efficiency alone were an organizing principle. This 'overcreativity' of nature emerges naturally from the type of description suggested here, in which 'mutations' and 'innovations' occur stochastically and are integrated in the system by the deterministic relations prevailing at the moment. Thus, we have in this perspective the constant generation of 'new types' and 'new ideas' that can be incorporated into the structure of the system, causing its continual evolution.

Si la escala potencial mostrada por los espectros de tamaños del ecosistema pelágico es o no el resultado de procesos de autoorganización es todavía una cuestión abierta. En un intento de responder a esta pregunta, Camacho y Solé (2001) han realizado un análisis teórico de una red trófica compleja donde cada individuo es potencialmente depredador de cualquier otro más pequeño, conectando todos los elementos de la red trófica entre ellos. Consideran la mortalidad generada por la depredación, la mortalidad natural y la reproducción, y finalmente encuentran un buen ajuste a datos empíricos, es decir, un espectro potencial con pendiente -1 . Concluyen que la depredación es el mecanismo más importante en la determinación del valor de la pendiente y sugieren que la estructura observada es probablemente el resultado de procesos multiplicativos propios de sistemas complejos con unidades interactuantes, más que el resultado de procesos de auto-organización (Camacho y Solé, 2001). El resultado se suma así a la evidencia previa sobre el hecho de que diferentes conjuntos de asunciones conducen a un resultado común: la estructura fractal del espectro de tamaños de las comunidades planctónicas, pero sigue sin rechazarse la posibilidad del comportamiento auto-organizativo. De hecho, esto es lo que justifica la búsqueda de una explicación sencilla y general para un patrón estructural de carácter tan global. Tal como escribe Margalef (1994):

Perhaps we may be able to produce numbers that fit models resulting from some mathematical theory of the moment, but we are unlikely to find an extremely simple theory as an explanation of the complexity of nature, except if the theory is deep indeed and more physical than merely mathematical.

Hidrodinámica y escala de variabilidad

Que la física juega un papel central en las explicaciones ecológicas es un argumento repetitivo en la obra de Margalef, aunque todavía no se haya podido constatar la pretendida explicación simple y profunda para la complejidad de la naturaleza. Podemos, sin embargo (y mientras tanto) mantener una conexión abierta con la física en la búsqueda de explicaciones mecanicistas de procesos ecológicos. De nuevo, el análisis dinámico de la estructura de tamaños del plancton es un campo especialmente adecuado para el análisis del acoplamiento físico-biológico y la constatación de la relevancia de las escalas de variabilidad. En particular, la conexión (obvia) entre tamaño celular, velocidad de sedimentación y flujo vertical de carbono en el océano (Legèndre y Le Fèvre, 1989) ha contribuido a enfocar nuestra atención hacia el análisis del espectro de tamaños del fitoplancton.

Se admite que, en general, las células pequeñas son características de las aguas oceánicas oligotróficas y estratificadas, donde la única forma de nitrógeno disponible es el amonio y domina la producción por regeneración. Las células grandes dominarían las aguas costeras, frentes y zonas de afloramiento donde se producen entradas de nitrato y predomina la producción nueva y exportada (Eppley y Peterson, 1979; Malone, 1980; Chisholm, 1992). Estas ideas básicas han derivado fundamentalmente de observaciones oceánicas de macroescala (*sensu* Haury et al., 1978), escala a la que puede observarse una coherencia entre los patrones geográficos de distribución de nutrientes en la capa superficial y la dinámica vertical (ascendente-*upwelling* o divergencia versus descendente-*downwelling* o convergencia) de las masas de agua. Los procesos oceánicos, sin embargo, operan también a escalas no tan obvias. La mesoescala oceánica (10-100 km, equivalente a la escala de las tormentas en la atmósfera) es aquella donde los frentes entre masas de agua se hacen inestables y generan una intensa circulación tridimensional, estimulando la producción biológica y el carácter heterogéneo de la distribución de muchas propiedades físicas, químicas y biológicas. A pesar de ser considerada como la escala más energética, la información biológica a mesoescala es muy escasa, estando usualmente limitada a aquellas propiedades que pueden ser registradas por medio de sensores fluorescentes, ópticos o acústicos, sea a bordo de buques oceanográficos o instalados en satélites. El análisis a mesoescala de poblaciones celulares está todavía poco desarrollado, aunque la combinación adecuada de técnicas como la citometría de flujo y el análisis de imagen ofrecen un alto potencial en relación con la descripción de las comunidades fitoplanctónicas de una forma rápida, objetiva y repetitiva (Rodríguez y Li, 1994; Rodríguez et al., 1998; 2002).

El Mar de Alborán (Mediterráneo suroccidental) es una especie de laboratorio natural para el estudio del acoplamiento físico-biológico a diferentes escalas. El encuentro de aguas atlánticas y mediterráneas crea giros, frentes y remolinos a los que se asocian flujos de mesoescala con velocidades verticales extremadamente elevadas, entre 10 y 100 $\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$ (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1996). En este marco experimental, Rodríguez *et al.* (1998) han puesto de manifiesto que las células de mayor tamaño son las responsables de las diferencias observadas en la pendiente del espectro de tamaños entre áreas de afloramiento y hundimiento de aguas, mientras que el picoplancton mantiene valores similares de biomasa en ambas condiciones (como expresa Margalef, 1994, *?picoplankton is a slave of viscosity forces?*). En las estructuras de mesoescala formadas alrededor del frente noroccidental de Alborán, Rodríguez *et al.* (2001) han puesto de manifiesto el estrecho acoplamiento entre la dinámica vertical de mesoescala y la estructura de tamaños del fitoplancton. Como muestra la **Fig. 2**, la

pendiente del espectro es menos negativa en áreas de movimiento ascendente (+) que en áreas de movimiento descendente (?), y existe una correlación positiva entre los valores de velocidad vertical y pendiente del espectro. Este patrón de mesoescala es coherente con una poco conocida propuesta de Semina (1968) acerca de la relación entre el diámetro medio de las células fitoplanctónicas y la débil dinámica vertical que caracteriza las convergencias y divergencias de la macroescala oceánica. En nuestras observaciones a mesoescala, debido a la coincidencia entre el rango de valores de velocidades ascendentes y los de velocidades de sedimentación (dependientes del tamaño), podemos concluir que la dinámica vertical ascendente de mesoescala incrementa el tiempo de residencia de células grandes en la capa superficial, contrarrestando su tendencia a sedimentar. La dinámica vertical de mesoescala aparece, consecuentemente, como una fuerza, todavía con impacto desconocido, que puede alterar el funcionamiento de la bomba biológica de carbono en el océano y, por lo tanto, modificar el papel asignado al ecosistema oceánico en el control del cambio climático.

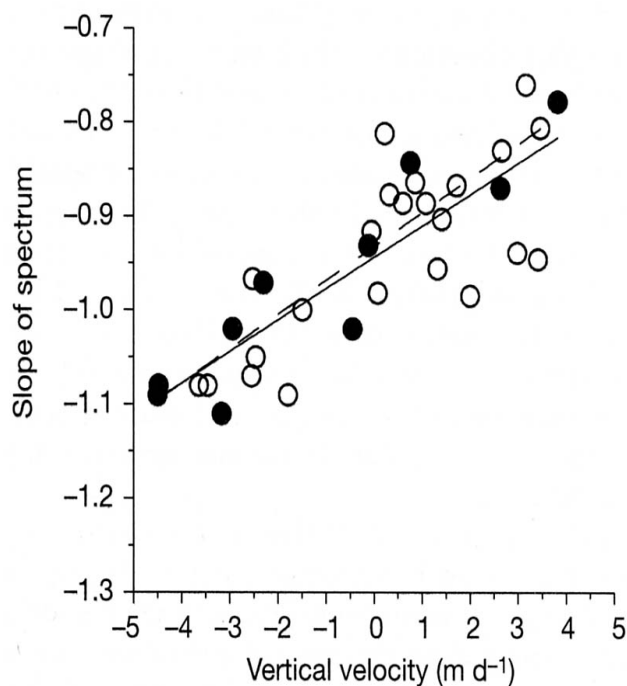


Figura 2. Variación de la pendiente del espectro tamaño-abundancia respecto a la magnitud de la velocidad vertical (w) para inestabilidades a escala intermedia. La línea continúa corresponde a la regresión lineal para valores de w en el rango $\pm 5 \text{ m d}^{-1}$. Los puntos negros representan las medidas efectuadas a la profundidad de la máxima concentración de clorofila (DCM), descritas por el modelo: $\text{Pendiente} = -0,932 + 0,036 w$ ($r^2=0,854$; $\text{alfa}<0,001$; Intervalo de Confianza 95% para la pendiente = $0,024-0,048$) (de Rodríguez et al., 2001; con permiso).

La representación macroscópica de la comunidad fitoplanctónica, implícita en las distribuciones de tamaños y abundancia, se revela así como una herramienta en el estudio de la estructura y del comportamiento dinámico del ecosistema planctónico, en el que el medio fluido, los organismos vivos y las partículas no vivas muestran signos de acoplamiento a diferentes escalas. Un enfoque basado en la estructura de tamaños de la comunidad se justifica sobre bases sólidas de carácter termodinámico y evolutivo. Gracias a la agudeza provocativa que caracteriza la obra del Profesor Margalef, el enfoque sirve de escenario para la búsqueda de una única, sencilla y profunda, pero elusiva, explicación de la diversidad y complejidad de los sistemas naturales. Mientras esa explicación aparece, la aplicación del enfoque en el terreno de lo empírico lo hace aparecer como una herramienta excelente en el estudio de los ecosistemas pelágicos y comunidades planctónicas a través del acoplamiento entre Física y Biología a diferentes escalas.

Agradecimientos

Quiero agradecer a Regino Zamora, Presidente de la AEET y a Jordi Cortina, Editor de *Ecosistemas*, su amable invitación a participar en este homenaje al Profesor Margalef. Varios colegas han leído y comentado el manuscrito. Vaya mi agradecimiento por los comentarios recibidos a Marta Estrada, Carlos Gracia, José María Blanco, Andreas Reul, Luis Cruz y Juan Lucena. John Harte tuvo la amabilidad de enviarme su publicación con Morowitz, un documento de difícil acceso. Quede constancia aquí de mi agradecimiento a todos los miembros y ex-miembros del grupo de investigación en el que he podido desarrollar las ideas sobre estructura de tamaños del plancton. En toda esta historia hay un personaje crucial: Michael (Mike) Mullin, Professor, colega y amigo (en la ciencia y en la música), cuya receptividad y entusiasmo me puso repetidamente en el compromiso de discutir, en privado y en público, acerca de las ideas de Margalef. Este artículo también rinde homenaje a su memoria.

Referencias

- Beers, J.K. 1986. Organisms and the Food Web. En *Plankton Dynamics of the Southern California Bight* (eds. Eppley, R. W.), pp. 84-75, Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Blanco, J. M., Echevarría, F. y García, C. M. 1994. Dealing with size spectra: some conceptual and mathematical problems. En *The size structure of pelagic ecosystems*. (eds. Rodríguez, J. Y Li, W. K. W.), pp. 17-29, *Scientia Marina* 58 (1-2).
- Calder, W. A. 1984. *Size, function and life history*. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts), USA.
- Calder, W. A. 1985. Size and metabolism in natural systems. En *Ecosystem theory for biological oceanography* (eds. Ulanowicz, R E. Y Platt, T.), pp. 65-75, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences* 213.
- Camacho, J. y R.V. Solé, 2001. Scaling in ecological size spectra. *Europhysics Letters* 55: 774-780.
- Checkley, D., Napp, J. M. y Tynan, C.T. 2003. Michael Mahlon Mullin, oceanographer: his work on plankton size and as a mentor. *Progress In Oceanography* 57: 243-249.
- Chisholm, S. W. 1992. Phytoplankton size. En *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea* (eds. Falkowsky, P. G. Y Woodhead, A. D.), pp. 213-237, Plenum Press, New York, USA.
- Cousins, S. 1987. The decline of the trophic level concept. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 312-316.
- Duarte, C. M., Agustí, S. y Peters, R. H. 1987. An upper limit to the abundance of aquatic organisms. *Oecologia* 74: 272-276.
- Eadie, J., Broeckhoven, L. y Colgan, P. 1987. Size ratios and artefacts: Hutchinson's rule revisited. *American Naturalist* 129: 1-17.

- Echevarría, F. y Rodríguez, J. 1994. The size structure of plankton during a deep bloom in a stratified reservoir. *Hydrobiología* 284: 113-124.
- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.UK
- Eppley, R. y Peterson, B. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282: 677-680.
- Haldane, J. B. S. 1928. On being the right size. En *A Treasury of Science* (eds. Shapely, H., Raffort, S. Y Wright, H.), Harper (1946) re-impression, pp. 321-325, New York, USA.
- Harte, J. y Morowitz, H. 1975. Nutrient transit time diversity: a novel measure of ecological organization and stability. *Lawrence Berkeley Laboratory Report 4441*, 8 pp.
- Haurv, L. R., MacGowan, J. C. y Wiebe, P. H. 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. En *Spatial pattern in plankton communities* (eds. Steele, J.H.), pp. 277-328, Plenum Press, New York, USA.
- Kerr, S. A. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 31: 1859-1862.
- Kerr, S. R. y Dickie, L. M. 2001. *The Biomass spectrum. A predator-prey theory of aquatic production*. Columbia University Press, New York, USA
- Kiefer, D. A. y Berwald, J. 1992. A random encounter model for the microbial planktonic community. *Limnology and Oceanography* 37: 457-467.
- Legendre, L. y Le Fèvre, J. 1989. Hydrodynamical singularities as control of recycled versus export production in oceans. En *Productivity of the Ocean: Present and Past* (eds. Berger, W. H., Smetacek, V. S. Y Wefer, G.), pp. 49-63, John Wiley and Sons, New York, USA.
- Lurié, D. y J. Wagensberg, 1983. On biomass diversity in ecology. *Bulletin of Mathematical Biology* 45: 287-293.
- Lurié, D. y J. Wagensberg, 1984. An extremal principle for biomass diversity in ecology. En *Thermodynamics and regulation of biological processes* (eds. Lamprecht, I. Y Zotin, A. I.), pp. 257-273. Walter de Gruyter and Company, Berlin, Germany.
- Lurié, D., Valls, J. y Wagensberg, J. 1983. Thermodynamic approach to biomass distribution in ecological systems. *Bulletin of Mathematical Biology* 45: 869-872.
- Malone, T. C. 1980. Algal size. En *The physiological ecology of phytoplankton* (eds. Morris, I.), pp. 433-464. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press, Chicago (Illinois), USA.

Margalef, R. 1976. *La teoría de la información en ecología. A vint anys de distància*. Conferència inaugural de les sessions científiques del curs 1976-77, Societat Catalana de Biologia, Institut d'Estudis Catalans.

Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493-509.

Margalef, R. 1980. *La Biosfera: entre la termodinámica y el juego*. Editorial Omega, Barcelona, España.

Margalef, R. 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions de la Universitat de Barcelona, Barcelona, España.

Margalef, R. 1994. Through the looking glass: how marine phytoplankton appears through the microscope when graded by size and taxonomically sorted. En *The size structure of pelagic ecosystems* (eds. Rodríguez, J. Y Li, W. K. W.), pp. 87-101, *Scientia Marina* 58 (1-2).

Margalef, R. 1997. *Our Biosphere*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.

McGowan, J. A. y Walker, P. 1985. Dominance and diversity maintenance in an oceanic ecosystem. *Ecological Monographs* 55: 103-118.

Nicolis, G. y Prigogine, I. 1977. *Self-organization in non-equilibrium systems*. John Wiley and Sons, New York, USA.

Odum, H.T. 1971. *Environment, power and society*. John Wiley and Sons, New York, USA.

Parsons, T. R. 1969. The use of particle size spectra in determining the structure of a plankton community. *Journal of the Oceanographic Society of Japan* 25: 172-181.

Peters, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Peters, R.H., 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Platt, T. 1985. Structure of the marine ecosystem: Its allometric basis. En *Ecosystem theory for biological oceanography* (eds. Ulanowicz, R E. Y Platt, T.), pp. 55-64, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences* 213.

Platt, T. y Denman, K. L. 1977. Organization in the pelagic ecosystem. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 30: 575-581.

Platt, T. y Denman, K. L. 1978. The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapports et Procès-Verbaux des Rèunions du CIESM* 173: 60-65.

Prigogine, I. 1980. *From being to becoming. Time and complexity in the physical sciences*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, USA.

- Prothero, J. 1986. Methodological aspects of scaling in biology. *Journal of Theoretical Biology*, 118, 259-286.
- Quiñones, R. A., Platt, T. y Rodríguez, J. 2003. Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography* 57: 405-427.
- Quintana, X. D., Comin, F. A. y Moreno-Amich, R. 2002. Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Spain). *Journal of Plankton Research* 24: 1149-1161.
- Rigler, F. H. 1975. The concept of energy flow between trophic levels. En *Unifying concepts of ecology* (eds. Van Dobben, W. H. y Lowe-McConnell, R. H.) Pp. 15-26. Dr. W. Junk B.V. Publishers, The Hague, Netherlands.
- Rodríguez, J. 1994. Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. En *The size structure of pelagic ecosystems* (eds. Rodríguez, J. Y Li, W. K. W.), pp. 1-10, *Scientia Marina* 58 (1-2).
- Rodríguez, J. 2004. *Ecología* (3ª reimpresión). Ediciones Pirámide, Madrid, España.
- Rodríguez, J. y Li, W. K. W. 1994. *The size structure and metabolism of the pelagic ecosystem*. *Scientia Marina* 58 (1-2).
- Rodríguez, J. y Mullin, M. M. 1986(a). Diel and interannual variation of size distribution of zooplanktonic biomass. *Ecology* 67: 215-222.
- Rodríguez, J. y Mullin, M. M. 1986(b). Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnology and Oceanography* 31: 361-370.
- Rodríguez, J., Blanco, J. M., Jiménez-Gómez, F., Echevarría, F., Gil, J., Rodríguez, V., Ruiz, J., Bautista, B. y Guerrero, F. 1998. Patterns in the size structure of the phytoplankton community in the deep fluorescence maximum of the Alborán Sea (southwestern Mediterranean). *Deep-Sea Research I* 45: 1577-1593.
- Rodríguez, J., Jiménez-Gómez, F., Blanco, J. M. y Figueroa, F. L. 2002. Physical gradients and spatial variability of the size structure and composition of phytoplankton in the Gerlache Strait (Antarctica). *Deep-Sea research II* 49:693-706.
- Rodríguez, J., Tintoré, J., Allen, J. T., Blanco, J. M., Gomis, D., Reul, A., Ruiz, J., Rodríguez, V., Echevarría, F. y Jiménez-Gómez, F. 2001. Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature* 410: 360-363.
- Semina, H. J. 1968. Water movement and the size of phytoplankton cells. *Sarsia* 34: 267-272.
- Semina, H. J. 1972. The size of phytoplankton cells in the Pacific Ocean. *International Revue Gesamten Hydrobiologie* 57: 177-205.
- Sheldon, R. W. y Parsons, T. R. 1967. A continuous size spectrum for particulate matter in the sea. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 24: 909-915.

Sheldon, R. W., Sutcliffe, W. H. y Paranjape, M. A. 1977. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 2344-2355.

Sheldon, R. W., Prakash, A. y Sutcliffe, W. H. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography* 17: 327-340.

Solé, R. V., Alonso, D., Bascompte, J. y Manrubia, S. C. 2001. On the fractal nature of ecological and macroevolutionary dynamics. *Fractals* 9: 1-16.

Sugihara, G., García, S., Gulland, J. A., Lawton, J. H., Maske, H., Paine, R. T., Platt, T., Rachor, E., Rothschild, B. J., Ursin, E. A. y Zeitschel, B. F. K. 1984. Ecosystem dynamics. Group Report. En *Exploitation of Marine Communities* (eds. May, R.M.), pp. 131-153, Dahlem Conference 1984, Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Tintoré, J., Gomis, D., Alonso, S. y Parrilla, G. 1991. Mesoscale dynamics and vertical motion in the Alboran Sea. *Journal of Physical Oceanography* 21: 811-823.

Vidondo, B., Prairie, Y. T., Blanco, J. M. y Duarte, C. M. 1997. Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnology and Oceanography* 42: 184-192.

Viúdez, A., Haney, R.L. y Tintoré, J. 1996. Circulation in the Alboran Sea as determined by quas-synoptic hydrographic observations. Part II: mesoscale ageostrophic motion diagnosed through density dynamical assimilation. *Journal of Physical Oceanography* 26: 706-724.

Wagensberg, J. y Valls, J. 1987. The [extended] maximum entropy formalism and the statistical structure of ecosystems. *Bulletin of Mathematical Biology* 49: 531-538.