

| | | | |
|------------|--------|---------------|--------------|
| Inv. Pesq. | 34 (2) | págs. 565-573 | octubre 1970 |
|------------|--------|---------------|--------------|

Diversidad y productividad del fitoplancton en el Mediterráneo occidental*

por

RAMÓN MARGALEF**

INTRODUCCIÓN

En trabajos anteriores he supuesto de manera insistente y casi axiomática que existe una relación inversa entre la *diversidad* y la producción primaria por unidad de biomasa, que, para abreviar, se puede llamar *productividad*. Aparte de razones teóricas, existen pruebas suministradas por experiencias de laboratorio y por diversas observaciones en aguas dulces y marinas (MARGALEF, 1966). Sin embargo, son deseables muchas más observaciones para confirmar o modificar la indicada hipótesis de trabajo y ello es particularmente necesario si se tiene en cuenta que la aplicación del concepto de diversidad al estudio del fitoplancton, en aguas más o menos turbulentas, plantea una serie de complicaciones (MARGALEF, 1969 a). En el curso de las investigaciones realizadas por el Instituto de Investigaciones Pesqueras en las áreas de Castellón y Barcelona se han identificado, contado y medido los organismos en un gran número de muestras. La publicación de todos estos datos no se justifica; pero pueden servir para examinar aspectos diversos de la biología del plancton. En esta nota se comentan las diversidades calculadas sobre los mencionados análisis y se relacionan con otras características del fitoplancton, en los casos en que se posee información simultánea adecuada.

Mi esposa María ha colaborado en la elaboración numérica de la información recogida.

* Recibido para su publicación el 8 de junio de 1970.

** Instituto de Investigaciones Pesqueras. P.º Nacional, s/n. BARCELONA (3).

DIVERSIDAD

Las muestras de fitoplancton, fijadas con lugol, se dejaban sedimentar. Ordinariamente se contaban, a gran aumento, los organismos de un rectángulo del fondo de la cámara, que correspondía a 3 ml, y, luego, a pequeño aumento, se recorría todo el fondo de la cubeta, correspondiente a 100 ml. Los organismos no identificables se reunían en algunos grupos: «pequeños flagelados», «pequeños dinoflagelados», «dinoflagelados medianos» y, en los cálculos de diversidad, cada uno de estos grupos ha figurado como si fuera una especie. Por esta razón los valores de diversidad son, probablemente, y de manera sistemática, inferiores a los verdaderos, pues lógicamente es de suponer que en cada uno de los expresados grupos se reunieron individuos de más de una especie. La diversidad peca por defecto, también, por otra causa, cuando las muestras son demasiado pequeñas, lo cual ocurre frecuentemente durante el verano (MARGALEF, 1969 *a*, fig. 8).

La diversidad se ha calculado hallando el tanto por mil de representación de cada especie —o grupo— en el total y aplicando la expresión de Shannon-Weaver. Ha sido muy útil una tabla de la función $-p_i \log_2 p_i$, preparada por MARTA ESTRADA. Se pueden proporcionar copias de esta tabla a quien las desee. Los valores de diversidad se escalonan entre 0,5 y 3,9 bits por célula (fig. 1), lo cual entra dentro de los límites acostumbrados en estas situaciones; aunque, repito, los valores «verdaderos» son probablemente un poco más altos y todos ellos en general.

En la época de mayor producción de fines de invierno y principios de primavera, la diversidad es relativamente más baja, como cabía esperar. Lo más interesante o menos previsible que ofrecen los datos ahora analizados es que la diversidad mayor no se observa en verano, que es la época más estable y de menor producción, sino más tarde, en otoño, precisamente cuando ocurre la mezcla vertical de las aguas; en efecto el máximo de diversidad se alcanza en noviembre.

Sólo se disponía de muestras únicas, obtenidas con botella de Nansen, de manera que no existe posibilidad de estudiar los espectros de diversidad. Fundadamente se piensa que determinaciones de la diversidad en muestras «puntiformes» y aisladas tienen poco valor y que relaciones, aparentemente anómalas, entre la diversidad y otros parámetros, se explican muy satisfactoriamente si se toman en consideración los espectros, como ha sido probado precisamente en el área de Castellón (MARGALEF, 1969 *a*). Concretamente, en este caso es muy probable que la alta diversidad otoñal sea una consecuencia del «efecto Hutchinson», por mezcla intensa de distintas capas o masas de agua. No sólo en el

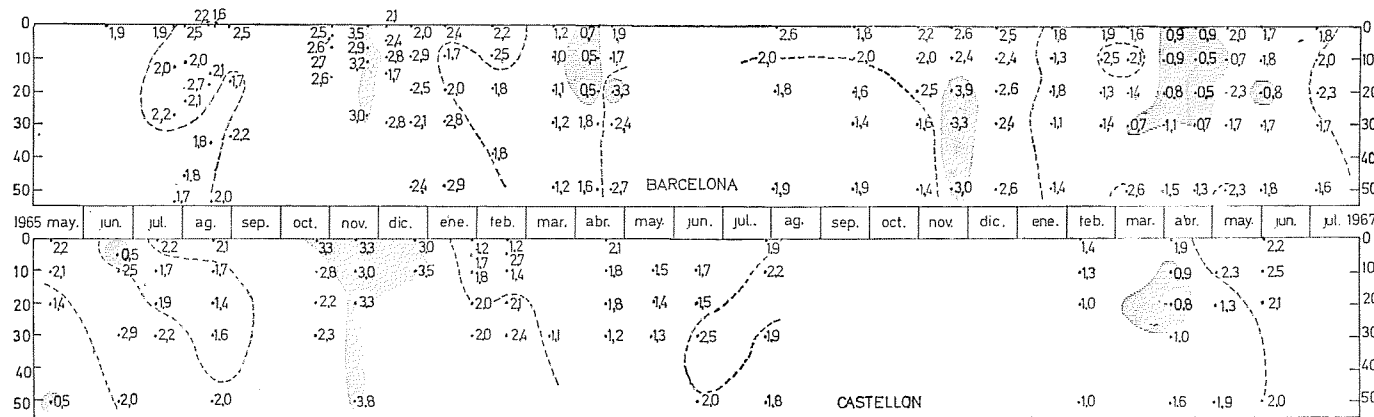


FIG. 1. — Diversidad del fitoplancton observado en cubeta de sedimentación, a distintas profundidades y en distintas fechas, en dos estaciones del Mediterráneo occidental. La que lleva la indicación «BARCELONA», de posición aproximada 41° N., 2° $15'$ E.; la señalada «CASTELLÓN» de posición 39° $55'$ N., 0° $21'$ E. Profundidades en la escala vertical, en metros; tiempo en abscisas. Diversidad en bits por célula. En los recuentos, muchos organismos indeterminables se reunieron en grupos más bien amplios, de manera que los valores de diversidad peacan uniformemente por defecto. Las líneas de trazos corresponden al valor de 2. Se señalan con entramado las fechas y profundidades en que se observan los valores extremos.

T A B L A I

Algunas características del fitoplancton en una estación de posición aproximada
41° N. y 2° 15' E., frente a Barcelona

| Fecha | PROFUNDIDAD EN METROS | PRODUCCIÓN mg C/m ³ día | BIOMASA mg C/m ³ | COCIENTE P : B | DIVERSIDAD EN BITS POR CÉLULA |
|------------|--------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|-------------------|-------------------------------------|
| 25-VI-65 | 0 | 5,30 | 0,54 | 9,44 | 1,91 |
| 27-VII-65 | 0 | 3,10 | 9,29 | 0,33 | 1,99 |
| | 10 | 3,55 | 5,22 | 0,68 | 2,01 |
| | 20 | 2,95 | 6,70 | 0,44 | 2,25 |
| | 50 | 1,03 | 2,97 | 0,35 | 1,67 |
| 3-VIII-65 | 0 | 4,15 | 4,14 | 1,00 | 2,46 |
| | 10 | 5,80 | 5,02 | 1,15 | 1,99 |
| | 20 | 3,17 | 3,82 | 0,83 | 2,15 |
| | 50 | 2,50 | 2,51 | 1,00 | 1,75 |
| 18-VIII-65 | 0 | 0,14 | 0,33 | 0,41 | 2,18 |
| | 20 | 1,36 | 1,12 | 1,21 | 2,70 |
| | 30 | 1,50 | 1,60 | 0,93 | 1,84 |
| 19-VIII-65 | 0 | 0,14 | 0,50 | 0,27 | 1,55 |
| | 15 | 0,41 | 1,91 | 0,21 | 2,04 |
| | 60 | 0,14 | 1,92 | 0,07 | 2,02 |
| 31-VIII-65 | 0 | 1,75 | 0,95 | 1,84 | 2,49 |
| | 20 | 5,12 | 2,27 | 2,24 | 1,70 |
| | 30 | 2,68 | 0,96 | 2,78 | 2,23 |
| | 60 | 2,29 | 1,36 | 1,67 | 2,37 |
| 25-XI-65 | 10 | 9,20 | 1,87 | 4,91 | 3,18 |
| | 20 | 7,99 | 2,99 | 2,68 | 3,02 |
| 6-XII-65 | 0 | 8,55 | 1,23 | 6,95 | 2,11 |
| | 10 | 8,78 | 1,71 | 3,96 | 2,80 |
| | 20 | 2,54 | 5,49 | 0,46 | 1,67 |
| 21-XII-65 | 0 | 2,33 | 1,36 | 1,71 | 1,93 |
| | 10 | 2,23 | 2,72 | 0,82 | 2,99 |
| | 20 | 2,98 | 1,62 | 1,84 | 2,52 |
| 12-I-66 | 20 | 4,60 | 1,82 | 2,52 | 2,01 |
| | 30 | 3,50 | 0,74 | 4,74 | 2,80 |
| 10-II-66 | 10 | 15,45 | 4,87 | 3,18 | 2,46 |
| | 30 | 1,31 | 5,50 | 0,24 | 1,84 |
| 18-III-66 | 0 | 10,20 | 19,90 | 0,51 | 1,23 |
| | 10 | 13,50 | 25,88 | 0,52 | 1,04 |
| | 20 | 20,00 | 19,05 | 1,05 | 1,08 |
| | 30 | 6,54 | 35,20 | 0,19 | 1,17 |
| | 50 | 6,53 | 30,80 | 0,21 | 1,21 |
| 14-IV-66 | 0 | 5,95 | 4,13 | 1,41 | 0,73 |
| | 10 | 5,59 | 7,05 | 0,79 | 0,48 |
| | 20 | 1,59 | 5,13 | 0,31 | 0,46 |
| | 30 | 4,52 | 1,59 | 2,84 | 1,85 |
| 21-IV-66 | 0 | 2,14 | 4,38 | 0,49 | 1,89 |
| | 10 | 6,02 | 5,45 | 1,16 | 1,72 |
| | 20 | 7,50 | 2,96 | 2,53 | 3,28 |
| 2-VIII-66 | 0 | 4,69 | 2,79 | 1,68 | 2,60 |
| | 20 | 1,38 | 1,91 | 0,72 | 1,84 |
| 20-IX-66 | 10 | 0,64 | 0,23 | 2,74 | 2,04 |
| | 20 | 2,92 | 0,71 | 4,12 | 1,61 |
| | 30 | 1,52 | 0,38 | 4,02 | 1,71 |

TABLA I (continuación)

| FECHA | PROFUNDIDAD EN METROS | PRODUCCIÓN mg C/m ³ día | BIOMASA mg C/m ³ | COCIENTE P : B | DIVERSIDAD EN BITS POR CÉLULA |
|-----------|--------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|-------------------|-------------------------------------|
| 29-X-66 | 10 | 2,70 | 6,62 | 0,40 | 1,95 |
| | 20 | 2,30 | 6,67 | 0,34 | 2,49 |
| 15-XI-66 | 0 | 6,60 | 5,94 | 1,11 | 2,63 |
| | 10 | 19,20 | 8,22 | 2,35 | 2,42 |
| | 20 | 22,70 | 7,86 | 2,89 | 3,95 |
| 17-XII-66 | 0 | 2,61 | 9,07 | 0,29 | 2,51 |
| | 10 | 2,79 | 2,10 | 1,33 | 3,35 |
| | 20 | 4,19 | 11,66 | 0,36 | 2,64 |
| 22-II-67 | 10 | 7,37 | 12,76 | 0,57 | 2,54 |
| | 20 | 14,74 | 10,72 | 1,37 | 1,33 |
| 8-III-67 | 0 | 10,30 | 23,72 | 0,43 | 1,59 |
| | 10 | 10,10 | 34,80 | 0,29 | 2,12 |
| | 20 | 13,10 | 30,26 | 0,43 | 1,42 |
| 31-III-67 | 0 | 0,37 | 10,24 | 0,04 | 0,92 |
| | 10 | 6,77 | 23,51 | 0,29 | 0,94 |
| | 20 | 6,40 | 34,90 | 0,18 | 0,84 |

sentido de que la mezcla de poblaciones distintas da una población de diversidad media alta, sino también que esta elevada diversidad media puede mantenerse durante un tiempo considerable, si la población encuentra condiciones óptimas para una multiplicación rápida, siendo la presión de competencia entre las especies ligera o nula.

PRODUCTIVIDAD

No se tienen datos apropiados para calcularla de manera exacta. El problema se ha tenido que abordar de manera indirecta, utilizando algunos supuestos y equivalencias no siempre muy correctos. Sin embargo, se confía que las cifras encontradas guardan proporción con las verdaderas y que, probablemente, son del mismo orden. En esta etapa sólo se ha utilizado los datos de la estación «BARCELONA».

Como producción primaria se ha utilizado la fijación de carbono por hora, medida generalmente en incubaciones de dos horas realizadas al final de la mañana, multiplicada por las horas de sol del día. El resultado se expresa en mg C/m³/día (tabla I). Puesto que la asimilación es mayor a las horas a que se hizo la incubación que en otras horas con menos luz, las producciones así calculadas, por día, serán exageradas y, probablemente, estarán más cerca de la producción bruta que de la producción neta. El método del carbono radiactivo proporciona cifras que quedan entre la producción bruta y la neta.

Mayores son las dificultades para el cálculo de la biomasa. Se hi-

cieron dos evaluaciones independientes; una a base del número y volumen de las células; utilizando factores alrededor de 0,1 mg de C por millón de células. La otra a partir de las densidades ópticas de los extractos de pigmentos (MARGALEF, 1963). La media geométrica entre ambas estimaciones ha sido adoptada como mejor estimación de la biomasa (tabla 1). En esta misma tabla figura el cociente producción/biomasa

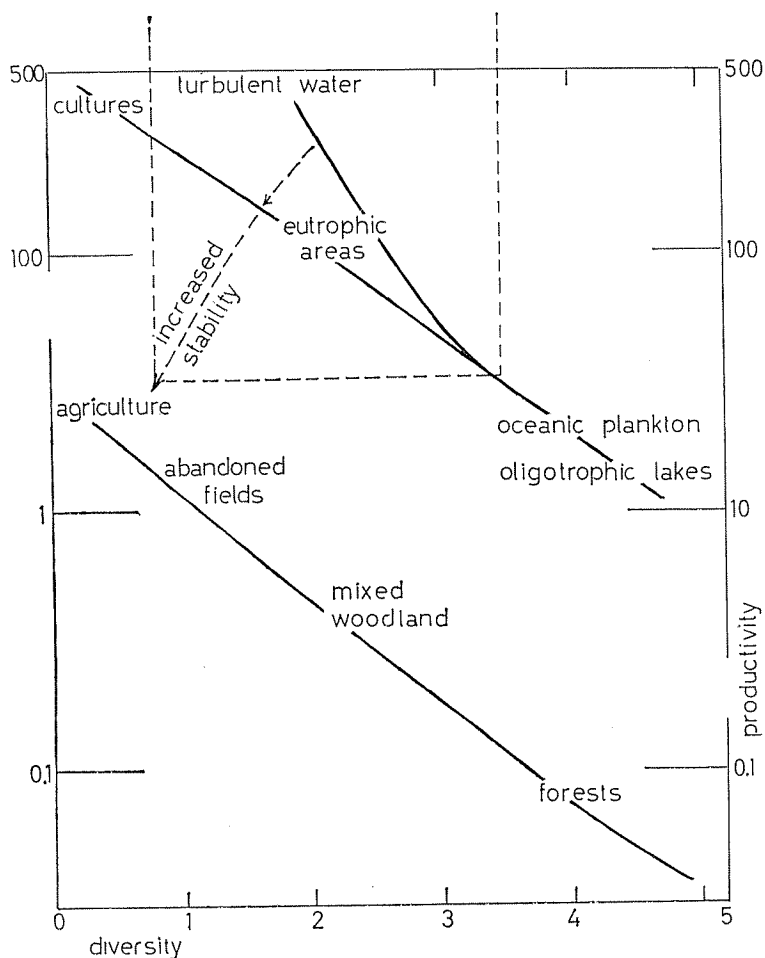


FIG. 2. — Esquema representativo de las relaciones entre productividad (producción primaria anual dividida por biomasa total) y diversidad en cierto número de tipos de ecosistemas, tal como se publicó en otro trabajo (MARGALEF, 1969 b), habiéndole añadido un recuadro de líneas de trazos que limitan el campo al que se refiere el presente estudio. Más correctamente, según se explica en el texto, dicho rectángulo de trazos debería estar un poco corrido hacia la derecha y abajo.

sa. Si tenemos en cuenta que la estima de la producción debe pecar por exceso, y que la biomasa se refiere sólo a la biomasa del fitoplancton, no a la biomasa total, los cocientes P/B de la tabla I son posiblemente demasiado grandes, y muy grandes si se desean comparar con el cociente producción primaria/biomasa *total* (incluyendo ya no sólo los productores primarios).

DIVERSIDAD Y PRODUCTIVIDAD

Las relaciones entre productividad y diversidad, a cuyos valores se aplican todas las reservas indicadas, se expresan en la figura 3. Si estos datos se sitúan en el marco más amplio de la figura 2, sacada de una publicación anterior (MARGALEF, 1969 *b*), se ve inmediatamente que el orden de valores coincide. Si se tiene en cuenta que dicha figura 2 se preparó para comparar la diversidad con el cociente producción/biomasa

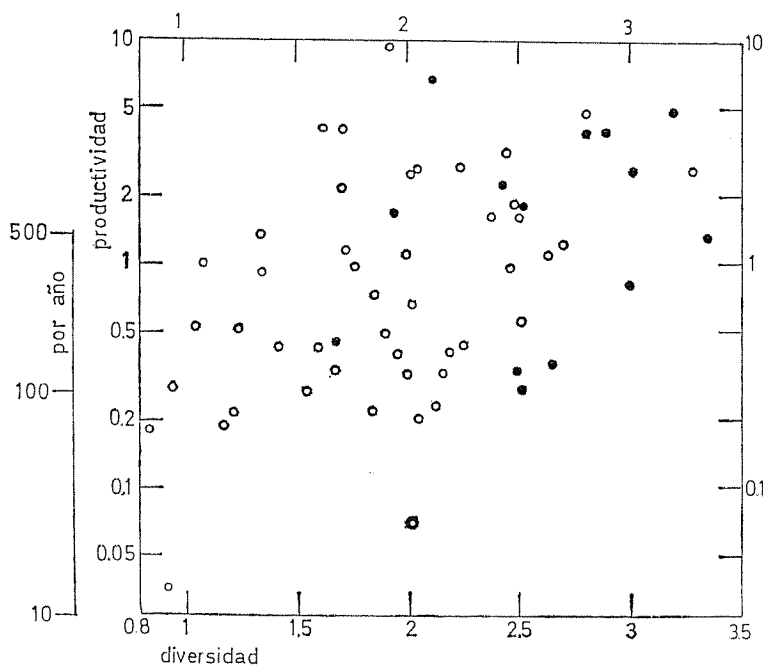


FIG. 3. — Relaciones entre productividad y diversidad, según los datos obtenidos en la estación «BARCELONA» y recopilados en la tabla I. Diversidad en bits por célula; valores sistemáticamente inferiores a los verdaderos por falta de discriminación de especies en algunos grupos. Productividad en: producción primaria por día partida por la biomasa del fitoplancton. La escala exterior de la izquierda está multiplicada por 365, para tener la productividad por años y así poder comparar este gráfico con la figura 2. Círculos llenos (negros), datos que corresponden a los meses de octubre, noviembre y diciembre; círculos blancos, otros meses.

total, y si se recuerdan las advertencias hechas a propósito de la diversidad, se deducirá que, en realidad, los datos referentes al plancton mediterráneo occidental quedan un poco más a la derecha (mayor diversidad) y un poco más abajo (cociente P/B algo más bajo) del rectángulo que corresponde a las cifras tal como salen, sin crítica alguna. En general, las relaciones expresadas por la figura 2 resultan bastante satisfactorias.

Menos previsible resulta la relación que pone de manifiesto la figura 3. Se esperaba encontrar, dentro de este ámbito, una correlación negativa entre diversidad y productividad. No es así. Si hay alguna correlación, ésta es más bien positiva. Los valores que corresponden a la temporada de otoño, con fuerte mezcla vertical y diversidad anormalmente alta (octubre, noviembre y diciembre) están distinguidos por círculos llenos. La comparación de estos puntos, con los demás, representados por círculos blancos, correspondería bien a la manifestación de los efectos esperados en un agua turbulenta, tal como están indicados en la figura 2 (MARGALEF, 1969 b). En condiciones de mezcla intensa y gran productividad, ésta puede hallarse asociada con una diversidad alta.

La conclusión práctica más obvia de estas notas es que la diversidad de muestras pequeñas y aisladas de fitoplancton se presta poco a basar sobre ella grandes extrapolaciones teóricas y que el concepto de espectro de diversidad debe ser tomado seriamente en consideración en todos los casos.

SUMMARY

DIVERSITY AND PRODUCTIVITY OF THE PHYTOPLANKTON IN WESTERN MEDITERRANEAN. — In the course of research done in the coastal areas of Barcelona and Castellón a great number of plankton samples has been analyzed. Data have not been published in full so far. Diversity in bits per cell has been computed on a number of representative samples (fig. 1). Diversity is between 0.5 and 3.9; as expected it is lower at the time of the moderate upwelling occurring in winter and late spring; highest values are not found in summer, but much later, when water mixes vertically and a considerable production starts. Probably, populations of different origin, mixed together, and starting to grow without too much serious competition can keep a rather high diversity, but this could only be ascertained through the analysis of spectra of diversity. Primary production per unit biomass of phytoplankton has been computed on the basis of ^{14}C fixation, and combined estimates of biomass were obtained by pigment analysis and cell volume determinations. The values of diversity and of the ratio production/biomass fall in the order of the expected range, but inside this range, relationship is neither clear nor consistent with previous opinions held by the author. The effect of mixing is certainly very important, and the main conclusion is that single diversity values in phytoplankton are hard to understand, if not accompanied by some idea of what the spectrum of diversity looks like.

BIBLIOGRAFÍA

- MARGALEF, R. — 1963. El ecosistema pelágico de un área costera del Mediterráneo occidental. *Mem. R. Acad. Cienc. Art. Barcelona*, 35: 3-48.
- 1966. Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure, p. 355-364. In C. R. Goldman (ed.), *Primary Productivity in Aquatic Environments*. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 Suppl., University of California Press, Berkeley.
- 1969 a. Estudios sobre la distribución a pequeña escala del fitoplancton marino. *Mem. R. Acad. Cienc. Art. Barcelona*, 40: 3-22.
- 1969 b. Diversity and Stability: A practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 25-37.