Discusión sobre los métodos usados en la estimación de la producción en macrófitos intermareales

C. FERNÁNDEZ

Departamento de Zoología y Ecología. Universidad de Oviedo

F. X. NIELL

Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga

INTRODUCCIÓN

El método más usado para medir la producción en comunidades de macrófitos es el de la siega periódica de la vegetación, siempre que no haya pérdidas importantes antes de alcanzar la biomasa máxima (WESTLAKE, 1974). Este autor recomienda como medida de producción las diferencias de biomasa entre cortos períodos de tiempo y, a ser posible, trabajando con varias muestras cada vez. Antes de alcanzar la biomasa máxima, y dejando a un lado las pérdidas por respiración, pueden ocurrir dos tipos de pérdidas: 1) por consumo de herbívoros, y 2) por desprendimiento de partes del talo. En las costas atlánticas españolas puede despreciarse la acción de los herbívoros en épocas de crecimiento activo, y en general puede asumirse que la producción neta representa un 50-80 % de la biomasa máxima (WESTLAKE, 1969). Si se parte de una biomasa inicial despreciable, caso de las especies anuales, la producción suele estar próxima a los valores de biomasa máxima.

En el caso particular de grandes macrófitos, fundamentalmente laminaria-

les, que tienen un crecimiento muy rápido, hay pérdidas por erosión de la fronde en las partes distales; estas pérdidas pueden ser importantes y en las medidas por siega no se detectan, pues las especies presentan durante cierto tiempo la misma talla, aunque la fronde se renueva; para calcular el número de veces que los tejidos de la fronde se renuevan, se controla el desplazamiento de una serie de agujeros efectuados a lo largo de la línea media de la lámina (PARKE, 1948) o en emparrillado (KAIN, 1976), que permite apreciar el crecimiento en longitud y anchura. Si se conoce el crecimiento y la relación talla-peso, se determina fácilmente la cantidad de materia desprendida (MANN, 1972) que, añadida a la que permanece, es la producción total.

Un método más perfeccionado supone calcular la producción neta de las cohortes que constituyen una población (ALLEN, 1971), basándose en las curvas de supervivencia y en el peso medio de cada individuo. La suma de las integrales de las curvas diseñadas para cada cohorte es la producción total; el modelo presenta aspectos interesantes desde

un punto de vista aplicado, al ser útil para determinar el momento de máxima biomasa.

MATERIAL Y MÉTODOS

Ascophyllum nodosum vive varios años en la ría de Vigo, está sometida a explotación y se encuentra en ambientes totalmente estuáricos, aunque hay poblaciones libres de la acción humana en las islas Cíes. En Sotoxusto (enseñada de S. Simón), Ascophyllum forma poblaciones densas cuya distribución está bien estudiada (SONEIRA & NIELL, 1975; NIELL & SONEIRA, 1975; NIELL, 1979).

En la costa central de Asturias Saccorhiza polyschides presenta un crecimiento rápido en un medio más pobre en nutrientes que el de Vigo, los ejemplares crecen muy deprisa y la estrategia de uso de energía y nutrientes es distinta a la de Ascophyllum.

Las especies perennes como Ascophyllum presentan una problemática distinta de las especies anuales como Saccorhiza. Para obtener diagramas de Allen fiables se necesitan al menos tres variables, cuatro en realidad, obtenidas con poco error: densidad (reclutamiento, supervivencia), edad y peso o, en su lugar, talla y relaciones entre talla y peso.

Estimación de la densidad.- Recuentos mensuales en cuadrado fijo en Saccorhiza y cohortes anuales en junio para Ascophyllum.

Determinación de la edad.- Controles del número de vesículas aeríferas intercalares, tras conocer la periodicidad de formación en Ascophyllum y del número de protuberancias bulbares en Saccorhi-

za (FERNANDEZ, 1980). La correspondencia edad-vesículas en Ascophyllum es unívoca y cada vesícula se produce a una edad determinada; en Saccorhiza no, y en algunos meses se producen más protuberancias bulbares que en otros.

Estimación de la talla media y de las relaciones de ésta con otras variables.-

Se medían mensualmente los individuos en cuadrados fijos y paralelamente se determinaba la relación talla-edad y la relación talla-peso en lotes de plantas recogidos en cada localidad.

Tabla I - Tabla de vida de Ascophyllum nodosum. a) Población de Sotoxusto; b) población de las islas Cíes (según NIELL, 1979).

Edad (años)	Vesículas	Densidad (indiv./m ²)	Supervivencia (l _x)	Mortalidad (d _x)	Mortalidad de clase (q _x)
0-2	0	5429,57	1,00	0,74	0,74
2-3	1	1407,40	0,26	0,19	0,52
3-4	2	368,40	0,07	0,06	0,86
4-5	3	75,00	0,01	0,008	0,80
5-6	4	11,70	0,002	0,00164	0,91
6,5	4,5	2,20	0,00036	-	-
0-2	0	1991,08	1,00	0,88	0,88
2-3	1	250,18	0,12	-	-
3-4	2	148,76	0,58	-	-
4-5	3	126,95	0,85	-	-
5-6	4	193,75	-	0,18	-
6-7	5	137,60	0,67	-	0,26
7-8	6	104,55	0,78	0,52	0,67
8-9	7	27,78	0,26	-	-
9-10	8	22,22	0,79	0,53	0,67
10-11	9	5,56	0,23	-	-
11-12	10	-	-	-	-
12-13	11	5,56	1,00	-	-
13-14	12	-	-	-	-
14-15	13	5,56	1,00	-	-
15-16	14	5,56	1,00	-	-

Fig. 1. Gráfico de Allen aplicado a la población de *Ascophyllum* en Sotoxusto. (según NIELL, 1979).

Las pérdidas de biomasa se controlaban con el método de PARKE (1948).

RESULTADOS

ASCOPHYLLUM NODOSUM

La tabla I muestra las tablas de vida de las dos poblaciones estudiadas; hay una cohorte por año, si bien se considera una cohorte única que engloba a individuos de 16 meses (dos años, a efectos de cálculo), tiempo que tarda en desarrollarse la primera vesícula aerífera.

ALLEN (1971) propone un gráfico que relaciona una función de supervivencia con una de peso, y este modelo típico se aplicó a *Ascophyllum* (NIELL, 1979) y se observa en la figura 1. Para la población de Sotoxusto la relación se ajusta a una curva exponencial de ecuación $l_x = 3,42e^{-0,16 \text{ peso}}$, siendo $r^2 = 0,99$ (fig. 1), mientras que la población de las islas Cíes se ajusta a una polinomial, de ecuación $l_x = 0,010 p_t^4 - 0,165 p_t^3 + 0,841 p_t^2 - 1,798 p_t + 344$, siendo p_t el peso medio por planta a la edad t (fig. 2).

Fig. 2. Gráfico de Allen aplicado a la población de *Ascophyllum* en las islas Cíes (según NIELL, 1979).

El rectángulo máximo inscrito en la curva indica la edad a la que debe explotarse la población para obtener un rendimiento óptimo. En poblaciones sometidas a explotación la edad de 4,65 años es la idónea, mientras que en poblaciones no explotadas la edad a la que debería recolectarse es muy superior, unos ocho años (fig. 2).

De estos gráficos se deducen los valores de producción de las diferentes clases de edad, así como las pérdidas y el cociente P/B de cada clase de edad, estimado como la producción de cada intervalo dividido por la biomasa inicial del mismo (tabla II). Los valores del cociente P/B son bajos como corresponde a estrategias de la K, pero los valores de la población del interior de la ría (Sotoxusto) son superiores a los de la población de las Cíes, lo que indica un crecimiento más rápido en el interior de la ría. Si se representan las entradas y salidas de biomasa en las dos poblaciones en base a los gráficos de Allen, se obtienen dos tipos de curvas diferentes que responden al tipo exponencial (Sotoxusto) y logístico (Cíes) (fig. 3), alcanzándose una asintotiza-

Tabla II - Valores deducidos del gráfico de Allen ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) en Ascophyllum nodosum. a) Población de Sotoxusto; b) población de las islas Cíes (según NIELL, 1979). * Ligeramente superior al valor de P, debido al ajuste. ** Los individuos de hasta catorce vesículas no figuran en los cálculos por presentar, a partir de los 10 años, la capacidad neta de aumento de biomasa absolutamente disminuida.

	Vesículas	Edad (años)	Producción hasta t_i (P)	Area del rectángulo inscrito en cada t_i	Pérdidas hasta t_i	Pérdidas en cada intervalo	Falta por producir en cada t_i	Producción en los intervalos	P/B
Sotoxusto	0	0-2	832,80	911,52*	-	-	4717,60	832,80	-
	1	2-3	2834,56	2817,30	5,26	5,26	2726,84	1990,76	2,18
	2	3-4	4681,92	4414,42	267,50	262,24	868,48	1858,36	0,66
	3	4-5	5361,42	4901,92	459,50	192,00	188,98	679,50	0,15
	4	5-6	5530,83	4990,60	540,23	80,73	19,57	169,41	0,034
	5	6-7	5550,40	4994,95	555,46	15,23	-	19,57	0,003
Islas Cíes	0	0-2	1115,00	1115,00	-	-	3969,89	1115,00	-
	1	2-3	1330,15	1275,12	55,03	55,03	3748,74	221,15	0,19
	2	3-4	1586,02	1458,09	127,03	72,00	3492,87	255,87	0,20
	3	4-5	1927,54	1713,26	214,28	87,25	3151,35	341,52	0,23
	4	5-6	2840,10	2550,26	289,84	75,56	2238,79	912,56	0,36
	5	6-7	3740,37	3356,60	373,77	83,93	1338,52	930,27	0,36
	6	7-8	4472,58	3998,54	474,14	101,00	606,21	732,31	0,21
	7	8-9	4780,20	4143,55	636,65	162,51	298,69	307,52	0,076
8**	9-10	5078,89	4257,76	821,13	184,48	-	289,67	0,072	

ción a partir de los $4500 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ en tiempos diferentes, dependiendo del tipo de crecimiento de cada población, que está condicionado por la cantidad de nutrientes disponibles y que es mayor en el interior de la ría (FRAGA, 1976).

SACCORHIZA POLYSCHIDES

La figura 4 muestra los valores mensuales de producción de dos poblaciones de Saccorhiza, correspondiente a dos años consecutivos y que muestra diferentes valores de producción así como las épocas en que se alcanza la máxima producción.

La producción de 1978 fue de $614,23 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, que es muy inferior a las cantidades obtenidas en otras localidades del N de España y Europa (NORTON, 1970), si bien hay que tener en cuenta que algunos de estos valores representan la biomasa de un mes determinado, por lo que son datos poco fiables, teniendo en cuenta las variaciones en la época de obtención de la biomasa máxima de un año a otro, como se demostró anteriormente.

Las perforaciones efectuadas en la lámina muestran que los individuos que alcanzan los 60 cm han sufrido 4

Fig. 3. Entradas y salidas totales acumuladas de biomasa en las dos poblaciones de *Ascophyllum*. Círculos claros: Sotoxusto; círculos oscuros: Islas Cíes.

Fig. 4. Incrementos mensuales de biomasa de *Saccorhiza polyschides*. A) Población de 1977. B) Población de 1978.

Tabla III - Renovaciones de la lámina de Saccorhiza.

Tamaño	Renovaciones
5-10 cm	1
10-40 cm	1
40-60 cm	1
60 cm	1
total	4

renovaciones de lámina (tabla III) y que, al tiempo que ocurre un rápido crecimiento en la zona de transición entre lámina y estipe, hay unas pérdidas apicales considerables. Para cuantificar este crecimiento se establecieron las relaciones talla-peso (figs. 5 y 6), que revelan una relación exponencial, coincidiendo con las experiencias de MANN (1972) en otras laminariales.

El proceso de elaboración de las tablas de vida muestra 5 grupos de edad,

Fig. 5. Relación longitud total-peso seco total en individuos de Saccorhiza polyschides con bulbo desarrollado.

con categoría de cohortes (tabla IV), a cada una de las cuales se aplicó el modelo de Allen, con una modificación que suponía relacionar el número de individuos con el logaritmo del peso medio de cada individuo (fig. 7). La producción de cada cohorte se estimó por el

Fig. 6. Relación longitud total-peso seco total en individuos de Saccorhiza polyschides sin bulbo desarrollado.

Fig. 7. Gráfico de Allen aplicado a cada grupo de edad (cohorte) de la población de Saccorhiza polyschides.

área del polígono inscrito, sin ajuste previo a una función, ya que al ser una especie anual la época de explotación ocurriría después de que alcanzase la madurez sexual y las esporas fuesen liberadas. Los valores de producción de cada cohorte se expresan en la tabla V, con las correcciones a causa de las renovaciones de la lámina, obteniendo una producción total de $1244.96 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}/6$ meses, que duplica los $614.23 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}/6$ me

ses obtenidos por el método de la cosecha. Los valores del cociente P/B, estimados al igual que en Ascophyllum, presentan valores elevadísimos, sobre todo en los primeros meses, que son muy superiores a los que obtiene MANN (1972) en ejemplares jóvenes de los géneros Laminaria y Agarum (P/B=20). Esto vendría explicado por el carácter anual de Saccorhiza, que al disponer de menos tiempo para crecer lo hace más deprisa.

Es destacable también el diferente comportamiento de las cohortes, fundamentalmente de las dos primeras que son las más importantes: aportan el 91,7 % de la biomasa de la población; la primera se mantiene a costa de un gran número de individuos, con una elevada mortalidad, mientras que la segunda, con un reducido número de individuos y una mor-

Tabla IV - Tabla de vida de los cinco grupos de edad que constituyen la población de Saccorhiza polyschides.

Grupo de edad	Nº hileras de rizoides	Densidad (indiv./m ²)	Supervivencia (I _x)	Mortalidad (d _x)	Mortalidad de clase (q _x)
I	0 (5 cm)	1650	1,00	0,95	0,95
	0 (5 cm)	82	0,05	0,014	0,28
	1 y 2	60	0,036	0,025	0,69
	3 y 4	18	0,011	0,0013	0,12
	5 y 6	16	0,0097	-	-
II	0 (5 cm)	68	1,00	0,38	0,38
	0 (5 cm)	42	0,62	0,22	0,35
	1 y 2	27	0,40	0,09	0,22
	3 y 4	21	0,31	-	-
	5 y 6	30	0,44	0,41	0,93
	7	2	0,03	-	-
III	0 (10 cm)	8	1,00	0,00	0,00
	0 (10 cm)	8	1,00	0,00	0,00
	1	8	1,00	0,00	0,00
	2	6	0,75	-	-
IV	0	4	1,00	0,25	0,25
	0	3	0,75	-	-
	1	6	-	-	-
V	0	4	1,00	0,00	0,00
	1	6	-	0,33	-
	1	4	0,67	-	-

Tabla V - Producción neta mensual de cada grupo de edad en la población de Saccorhiza polyschides. Valores corregidos según las renovaciones de la lámina.

Grupo de edad	Tiempo	Producción/ /mes (g/m ²)	B. inicial de cada mes (g/m ²)	B. final de cada mes (g/m ²)	P/B
I	My-Jn	5,097	3,960	9,057	2,29
	Jn-Jl	444,602	9,057	453,659	49,09
	Jl-Ag	155,890	453,659	609,549	0,34
	Ag-St	172,692	609,549	782,241	0,28
II	Jn-Jl	38,267	0,156	38,423	244,67
	Jl-Ag	139,182	38,423	177,605	3,62
	Ag-St	57,384	177,605	234,989	0,32
	St-Oc	123,912	234,989	358,901	0,53
III	Jl-Ag	2,354	0,0976	2,4516	24,12
	Ag-St	40,858	2,4516	43,3096	16,67
	St-Oc	16,024	43,3096	59,3336	0,37
	Oc-Nv	13,332	59,3336	72,6656	0,22
IV	Ag-St	6,050	0,0676	6,1176	89,48
	St-Oc	11,100	6,1176	17,2176	1,81
V	Oc-Nv	12,749	1,2114	13,9360	5,25

talidad reducida, logra unas cotas de biomasa considerables.

DISCUSIÓN

El modelo de producción de Allen se revela como el método más correcto de los empleados actualmente. El único inconveniente deriva en muchos casos del desconocimiento del ciclo biológico de las especies y, concretamente, de los métodos que permitan conocer la edad de los individuos. En este sentido las variaciones locales pueden desempeñar

un papel importante, modificando aspectos parciales del ciclo biológico, que conviene siempre tener en cuenta.

La mayor parte de los macrófitos intermareales definidores de horizontes en las costas atlánticas europeas son feofíceas, de talla suficiente para la aplicación del modelo citado. Y restringiéndose a las Laminariales, donde se ha probado la ineficacia del método de la cosecha, el modelo de Allen es la única solución; por esta razón los datos que frecuentemente se expresan como biomasa o standing crop en un mes determinado (JOHN, 1971) están expuestos a un doble error: 1) si la especie es anual, caso de Saccorhiza, el mes en que se alcance la máxima biomasa puede variar de un año a otro, dependiendo de las condiciones ambientales, y 2) no se tienen en cuenta las renovaciones de la lámina, que son tan importantes en mares poco productivos (FERNÁNDEZ, 1980) como en otros altamente productivos (MANN, 1972).

Sin embargo, en las Fucáceas las diferencias no son tan notorias y los valores de biomasa (SONEIRA & NIELL, 1975) coinciden bien con los calculados a partir del método de Allen (NIELL, 1979).

Los diferentes resultados obtenidos con las dos especies obedecen a factores derivados de su propia biología y también de las características del medio.

Dentro de una misma especie el comportamiento de las cohortes varía completamente en función de las condiciones del medio. Así, Saccorhiza, como especie anual, presenta 5 cohortes, de las cuales las dos primeras son las más importantes, representando a su vez papeles

distintos: la eficiencia entre la primera y la segunda aumenta de acuerdo con un criterio de economía energética en el asentamiento de la población. La primera asegura el desarrollo de la nueva generación a base de un gran número de individuos que sufren una gran mortalidad debido a las condiciones ambientales que aún no son favorables. La segunda potencia el desarrollo de la población, manteniendo pocos individuos y reduciendo al máximo la mortalidad.

Ascophyllum presenta una cohorte anual con un crecimiento rápido (exponencial) cuando las concentraciones de nutrientes son altas, y más lento (logístico) en condiciones de bajas concentraciones de nutrientes, y que se traduce en una diferencia de 4 años en alcanzar las mismas cotas de producción. Estas concentraciones de nutrientes se relacionan directamente con la energía auxiliar de las mareas (NIELL, 1977), que favorece la tasa de renovación de los mismos en el fondo de la ría, mientras que en el exterior se vería disminuida por la mayor pobreza de las aguas oceánicas y el mayor grado de exposición al oleaje.

Las concentraciones de nutrientes y la energía auxiliar pueden explicar las diferencias de producción entre Ascophyllum y Saccorhiza. Ascophyllum tiene una baja producción durante los primeros dos años ($832.80 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$), pero en el tercer y cuarto años presenta unos valores muy superiores ($1990,76$ y $1858,36 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) a Saccorhiza ($1244,96 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$). Estas diferencias no sólo se explican por la propia estructura del talo (Saccorhiza contiene agua hasta un 60 % de su peso), sino por la dispo-

nibilidad de nutrientes en un área de afloramiento, como son las rías gallegas (FRAGA, 1976), que no existe en la costa central de Asturias, y por la energía auxiliar, que puede ser favorecedora

de la producción en zonas estuáricas o medianamente expuestas, pero no en costas expuestas, donde el efecto erosivo del oleaje condiciona una menor producción.

SUMMARY

ON THE METHODS FOR THE PRODUCTION ESTIMATION IN INTERTIDAL MACROPHYTES

Allen's production model seems to be the most correct method for measuring production of macrophytes.

Two models of production are contrasted; one appertain to a perennial macrophyte in a sheltered coast, Ascophyllum nodosum, and the

other to an annual macrophyte in an exposed coast, Saccorhiza polyschides. The strategies of both species are discussed as well as the importance of water change (extra energy) and the greater quantity of nutrients as favouring the high production in estuaries.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, K.R., 1971. Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Bd. Canada, 28:1573-1581.
- FERNANDEZ, C., 1980. Estudios estructurales y dinámica del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la región de Cabo Peñas, con especial atención a la biología de Saccorhiza polyschides (Le Jol.) Bat., Tesis doctoral. Universidad de Oviedo.
- FRAGA, F., 1976. Fotosíntesis en la ría de Vigo. Inv. Pesq., 40(1):151-167.
- JOHN, D.M., 1971. The distribution and net productivity of sublittoral populations of attached macrophytic algae in an estuary on the Atlantic coast of Spain. Mar. Biol., 11:90-97.
- KAIN, J.M., 1976. The biology of Laminaria hyperborea: IX. Growth pattern of fronds. J. Mar. Ass. U.K., 56:603-628.
- MANN, K.H., 1972. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay of the Atlantic coast of Canada II. Productivity of the seaweeds. Mar. Biol., 14:199-210.
- NIELL, F.X., 1977. Rocky intertidal benthics systems in temperate seas: a synthesis of their functional performances. Helgol. wiss Meeres., 30:315-332.
- NIELL, F.X., 1979. Sobre la biología de Ascophyllum nodosum (L.) Le Jol. en Galicia.
- III. Biometría, crecimiento y producción. Inv. Pesq., 43(2):501-518.
- NIELL, F.X. & SONEIRA, A., 1975. Sobre la ecología de Ascophyllum nodosum (L.) Le Jol. en Galicia. II. Biomasa total, estival, en la ría de Vigo. Inv. Pesq., 40(1):101-110.
- NORTON, T.A., 1970. Synopsis of biological data on Saccorhiza polyschides. F.A.O. Fisch. Synop., 83.
- PARKE, M., 1948. Studies on British Laminariaceae I. Growth in Laminaria saccharina (L.) Lamour. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 27:651-709.
- SONEIRA, A. & NIELL, F.X., 1975. Sobre la biología de Ascophyllum nodosum (L.) Le Jol. en Galicia. I. Distribución y abundancia en la ría de Vigo. Inv. Pesq., 39(1):43-59.
- WESTLAKE, D.F., 1969. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. In: Primary production in aquatic environments (GOLDMAN, C.R., Ed.):231-248. Univ. California Press.
- WESTLAKE, D.F., 1974. Macrophytes. In: A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. (VOLLENWEIDER, A., Ed.). I.B.P. nº 22, 2th ed., Blackwell. Oxford and Edinburgh.