

Modelos empleados en la interpretación de la heterogeneidad del fitoplancton.

MARTA ESTRADA

Instituto de Investigaciones Pesqueras, Paseo Nacional, s/n., Barcelona

INTRODUCCIÓN

La distribución espacial del fitoplancton presenta una elevada heterogeneidad, lo que plantea problemas importantes en relación con la estructura y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos (HUTCHINSON, 1961; MARGALEF, 1963, 1967, 1976; PLATT y DENMAN, 1975).

Entre los muchos aspectos teóricos interesantes relacionados con el estudio de la variabilidad de las poblaciones de fitoplancton, está el de los modelos matemáticos propuestos para interpretarla. Recientemente, la literatura científica sobre estas cuestiones ha aumentado de modo sorprendente, aunque gran parte de los conceptos básicos utilizados se hallan ya formulados desde los primeros trabajos aparecidos sobre el tema.

En este trabajo se hace una breve revisión de los tipos principales de modelos aplicados al estudio de la distribución del fitoplancton. Desde un punto de vista muy general, pueden distinguirse dos modos de enfoque:

1. Modelos basados en la formulación de sistemas dinámicos.
2. Modelos procedentes de la teoría de procesos estocásticos. Modelos de mosaicos.

MODELOS BASADOS EN LA TEORÍA DE SISTEMAS DINÁMICOS

Existe una variadísima literatura sobre la aplicación de este tipo de modelos al campo de la ecología. La representación de las interacciones entre poblaciones de organismos por medio de ecuaciones diferenciales arranca de LOTKA (1925) y VOLTERRA (1926, 1928).

Los sistemas de ecuaciones propuestos por estos autores pueden resumirse en la formulación:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i + \sum_{j=1}^m A_{ij} N_i N_j; i, j = 1, 2, \dots, m; [1]$$

donde m es el número de especies que interaccionan y N_i la densidad de la población i .

En el caso particular de competencia entre dos especies, por ejemplo, se tiene:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - a_{12} N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - a_{21} N_2 N_1 \end{aligned} [2]$$

En el caso de un sistema depredador (N_2)—presa (N_1):

$$\begin{aligned} \frac{dN_2}{dt} &= -r_2 N_2 + a_{21} N_1 N_2 \\ \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - a_{12} N_1 N_2 \end{aligned} [3]$$

Las expresiones [2] y [3] son interesantes en el contexto de este apartado porque, con ligeras modificaciones, se han utilizado como punto de partida de modelos de *patchiness* del plancton. Tal como están formuladas, estas ecuaciones presentan un centro (en el sentido de la teoría de sistemas dinámicos, ROSEN, 1970) para $N_1 = r_2/a_{21}$ y $N_2 = r_1/a_{12}$; cualquier perturbación alrede-

dor de este centro precipita el sistema en una trayectoria cerrada cuya amplitud depende de la perturbación.

RILEY, STOMMEL y BUMPUS (1949) combinaron una ecuación para el crecimiento del fitoplancton del tipo $(dN/dt) = rN$ ($r =$ = tasa instantánea de crecimiento) con términos representativos de los fenómenos de advección y de difusión existentes en el medio acuático:

$$\frac{dN}{dt} = rN - V \frac{dN}{dx} + A_z \frac{d^2N}{dx^2}, \quad [4]$$

advección difusión

donde V es la velocidad de advección, x la dimensión espacial y A_z es el coeficiente de difusión turbulenta, función de las condiciones del sistema.

KIERSTEAD y SLOBODKIN (1953) partieron de un modelo de este tipo para hallar la medida mínima de una mancha de plancton para que pueda conservarse como tal sin difundirse en el medio circundante; para una masa de agua unidimensional obtuvieron la expresión:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = rN + A \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} \quad [5]$$

r = tasa instantánea de crecimiento,
 A = coeficiente de difusión turbulenta.

Para unas determinadas condiciones de frontera ($N = 0$, para $x = 0$ y para $x \geq L$, la longitud de la mancha), la ecuación [5] admite como solución, en función del espacio y del tiempo, una ecuación de la forma:

$$N = \sum_{n=1}^{\infty} B_n \operatorname{sen} \left[n\pi \frac{x}{L} \right] \exp [(r - n^2\pi^2 A/L^2) t] \quad [6]$$

Para que la población se mantenga es necesario que para algún n sea:

$$r - n^2\pi^2 \frac{A}{L^2} \geq 0,$$

$$\text{o sea que } r \geq \pi^2 \frac{A}{L^2} \quad \text{y} \quad L_c = \pi \sqrt{\frac{A}{r}}. \quad [7]$$

KIERSTEAD y SLOBODKIN dedujeron también las expresiones correspondientes a otros modelos geométricos, que resultaron prácticamente de la misma forma que [7]. L_c re-

presenta la dimensión mínima de una mancha de plancton para poder mantenerse frente a la difusión. Esencialmente, el tipo de análisis realizado por KIERSTEAD y SLOBODKIN es equivalente a la formulación de una medida crítica de las perturbaciones, tal como se hace en la teoría de sistemas dinámicos (ROSEN, 1970). BRADFORD y PHILIP (1970) presentan un análisis más detallado, desde el mismo punto de vista, de modelos del tipo del descrito en la ecuación [5], para una y dos dimensiones. Enfoques parecidos son los de CRIMINALE y WINTER (1974), PLATT (1975) y PLATT y DENMAN (1975).

En general, el tipo de modelos comentado en este apartado se ha utilizado desde diversos puntos de vista. Uno, más empírico (1), en que se ha puesto el énfasis en la representación de las relaciones entre variables y simulación de resultados bajo diversas condiciones, y otro (2), más teórico, que se ha basado en el análisis de las propiedades matemáticas de generación de heterogeneidad inherentes a la formulación utilizada.

MODELOS USUALES DE SIMULACIÓN

Ecuaciones del tipo [1]-[4] pueden combinarse con otras destinadas a describir la dinámica del sistema físico y la interacción de los componentes biológicos con otros factores del ambiente. PATTEN (1968) ha publicado una extensa revisión de modelos de este tipo. El caso particular de las mareas rojas ha sido estudiado desde este punto de vista por autores como WYATT y HORWOOD (1975). Si se consigue estimar los parámetros que intervienen en el modelo puede simularse la distribución de los componentes del sistema; la del fitoplancton adquirirá características diversas, de acuerdo con la dinámica supuesta de circulación del agua y las interacciones entre disponibilidad de nutrientes y otros factores ambientales. WALSH y DUGDALE (1971) iniciaron la formulación de modelos espaciales de sistemas de afloramiento; al estudiar el área de Perú consideraron un afloramiento idealizado unidimensional, que descompusieron en una serie de compartimientos desde la zona más cercana a la más alejada de la costa. Desde entonces, estos autores y otros del grupo norteamericano de C.U.E.A. (*Coastal Upwelling*

Ecosystem Analysis) han publicado numerosos modelos de simulación referidos a diversos aspectos de ecosistemas de afloramiento. O'BRIEN y WROBLEWSKI (1973) realizaron un modelo bidimensional aplicado al área del golfo de Méjico. Los autores dividieron la zona en estudio en una red de 41 por 82 rectángulos en las direcciones x (desde la costa hacia mar adentro) y z (dimensión vertical). Naturalmente, no hay inconvenientes en ampliar la resolución o las dimensiones de un modelo siempre que se cuente con ordenadores suficientemente potentes y el tiempo de cálculo necesario.

En lo que se refiere al problema de la variabilidad espacial del fitoplancton, es obvio que el resultado de un modelo como los comentados en los párrafos anteriores depende mucho de la dinámica establecida para el medio físico, con lo que, en realidad, se traslada el problema de la distribución del fitoplancton al del conocimiento de los detalles de la circulación del agua. MARGALEF (1973) reúne unas observaciones muy pertinentes respecto a estos modelos.

Un enfoque distinto es el utilizado por KAMYKOWSKI (1974), que sugiere como posible causa de *patchiness* la interacción entre fitoplancton y ondas internas semidiurnas; este autor discute tres casos, el de células carentes de motilidad y situadas en la termoclina y los de poblaciones de organismos móviles que efectúan una migración diurna (como ocurre entre los dinoflagelados) y que cruzan o no la termoclina. De acuerdo con los modelos de simulación en ordenador desarrollados por KAMYKOWSKI, en los tres casos puede producirse variabilidad espacial, tanto en lo que se refiere a biomasa como a composición de las especies. Un aspecto interesante de este trabajo es el de resaltar las posibilidades de interacción entre fluctuaciones físicas y biológicas cuando las escalas temporales de ambas son adecuadas.

Los trabajos discutidos en este apartado son solamente una muestra de la abundante literatura existente; en realidad, casi puede decirse que no hay programa de trabajo sobre un sistema biológico que no termine, o intente terminar, en la formulación del correspondiente modelo.

INESTABILIDADES EN MODELOS DE REACCIÓN-DIFUSIÓN

Dado un sistema dinámico, puede intentarse establecer las condiciones bajo las que podrían aparecer inestabilidades inherentes a la formulación del modelo. La aplicación de esta idea a la aparición de heterogeneidades en sistemas biológicos puede asociarse a los trabajos de RASHEVSKY (1940 a, b, c, d, e) y TURING (1952) sobre sistemas de reacción-difusión; estos autores demostraron, al parecer independientemente, la posibilidad de formación, en un sistema homogéneo de sustancias reaccionantes difusibles, de inestabilidades «destructoras de la simetría» (*symmetry-breaking instabilities*) que podrían dar lugar a fluctuaciones temporales y heterogeneidades espaciales. La existencia de estas inestabilidades implica, termodinámicamente, la formación de estructuras disipativas, es decir, que necesitan para su mantenimiento un intercambio de energía y materia con el mundo exterior, lo que implica una situación alejada de la de equilibrio termodinámico (PRIGOGINE y NICOLIS, 1970). PRIGOGINE y sus colaboradores han estudiado la aparición de organización espacial y temporal y la existencia de estados estacionarios múltiples en modelos referidos a esquemas de reacciones químicas (PRIGOGINE y NICOLIS, 1970). Dentro de determinados rangos de valores de los parámetros, perturbaciones temporales que superen un cierto umbral pueden llevar el sistema en cuestión a un ciclo límite asintóticamente estable (fenómeno distinto del de las oscilaciones propias de sistemas conservativos, como el péndulo armónico o como osciladores basados en la interacción depredador-presa de las ecuaciones de VOLTERRA-LOTKA). Si las perturbaciones no son uniformes en el espacio, fluctuaciones con una longitud de onda inicial alrededor de un cierto valor crítico (λ_c) pueden ser amplificadas de modo que el sistema abandone el estado homogéneo inicial y se establezca en un nuevo estado estacionario no homogéneo en el espacio; puede ocurrir, además, que un determinado sistema no lineal presente varios estados estacionarios, con posibilidad de transiciones entre ellos. Un ejemplo de estructura disipativa en un sistema físico es el de la ines-

tabilidad de BÉNARD; un sistema químico muy estudiado es el de la reacción de BELOUSOV-ZHABOTINSKY (WINFREE, 1972, 1973, 1974). MARTÍNEZ (1972), MARTÍNEZ y BAER (1973) y SEGEL y JACKSON (1972) analizan otros modelos de reacción-difusión. ROSEN (1970) presenta una revisión de estas cuestiones desde un punto de vista general de teoría de sistemas dinámicos. El problema del estudio de las propiedades de estabilidad y de los tipos de trayectoria en el espacio de fases es a menudo muy difícil cuando no se trata de sistemas lineales. Un método muy utilizado es el de la linearización del sistema mediante desarrollo en serie alrededor de un punto crítico y estudio subsiguiente de la acción de una perturbación (P) que puede tener la forma general: $P = A \exp(wt + ix/\lambda)$, donde x es la dimensión espacial y A , w y λ son constantes; w representa la frecuencia de la perturbación y λ su longitud de onda; w puede obtenerse en función de los parámetros del sistema y de λ como solución del determinante de la ecuación característica del modelo linearizado. Una condición necesaria para la estabilidad del sistema es que la parte real de los valores de w obtenidos como solución sea 0 o negativa. En el caso de dos dimensiones, si las dos partes reales son 0 o si una es 0 y la otra negativa, se obtiene un equilibrio neutralmente estable, con posibilidad de oscilaciones (véase ROSEN, 1970; OKUBO, 1974; DUBOIS, 1975 a, b, c). En particular, para ciertos rangos de los parámetros, se obtienen valores críticos de λ que permiten oscilaciones del sistema o que separan zonas de estabilidad e inestabilidad.

Un aspecto interesante en relación con este enfoque es el de la posibilidad de acoplamiento de osciladores de modo que resulten favorecidas unas determinadas frecuencias de oscilación. WIENER (1958) aplicó estas consideraciones a la interpretación de las ondas del electroencefalograma; las premisas en que se apoyaba han sido discutidas desde el punto de vista biológico (KATCHALSKY y ROWLAND, 1974), pero su aportación no deja de ser valiosa en sus aspectos teóricos. LONGUET-HIGGINS (1957) estudió un problema de este tipo referido a las ondas en el mar. PAVLIDIS (1973) ha descrito, en una revisión reciente, diversos ca-

sos de aplicación de estos principios a problemas biológicos.

Dentro de las líneas generales expuestas en los párrafos anteriores, se ha propuesto una abundante serie de modelos, de los cuales se citarán brevemente algunos de los más representativos.

a) Interacción entre un nutriente limitante (N_1) y una especie de fitoplancton (N_2); OKUBO (1974):

$$\frac{\partial N_1}{\partial t} - D_1 \frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2} = F_1(N_1, N_2); \quad [8]$$

D_1 , D_2 son los coeficientes de difusión de los nutrientes y del fitoplancton, respectivamente.

$$\frac{\partial N_2}{\partial t} - D_2 \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2} = F_2(N_1, N_2). \quad [9]$$

En el equilibrio,

$$F_1(N_1^*, N_2^*) = 0, \quad F_2(N_1^*, N_2^*) = 0.$$

En el caso particular del ejemplo citado, OKUBO propuso las siguientes expresiones para F_1 y F_2 :

$$F_1 = Q - \underset{\substack{\text{tasa de} \\ \text{aporte}}}{a} (N_1) \underset{\substack{\text{asimilación} \\ \text{por el} \\ \text{fitoplancton}}}{N_2} \quad [10]$$

$$F_2 = \underset{\substack{\text{crecimiento}}}{b} (N_1) N_2 - \underset{\substack{\text{pérdida por} \\ \text{grazing}}}{Z} \quad [11]$$

$a(N_1)$, $b(N_1)$ son funciones que, en general, aumentan con N_1 dentro de ciertos límites.

Mediante el método de linearización comentado, el autor estima que, para determinadas condiciones que considera plausibles, la longitud de onda mínima de una perturbación para que produzca una «inestabilidad destructora de la simetría» es:

$$L_{\min} = 2 [2D_2/(Z/N_2^*)]^{1/2}. \quad [12]$$

Esta expresión puede combinarse con la derivada por OKUBO (1971) para la relación entre el coeficiente de difusión turbulenta (K) y la escala espacial del fenómeno (l):

$$K = 0,0103 l^{1.15}. \quad [13]$$

Para un valor de $Z/N_2^* = 10^{-5}$ seg, se tendría $L_{\min} = 3,3$ Km.

b) Interacción depredador-presa entre poblaciones de fitoplancton y de zooplancton (DUBOIS, 1975 a, b, c).

Las ecuaciones propuestas para el fitoplancton (C_1) y el zooplancton (C_2) son:

$$\frac{\partial C_1}{\partial t} + v \frac{\partial C_1}{\partial x} = k_1 C_1 - k_2 C_1 C_2 + D_1 \frac{\partial^2 C_1}{\partial x^2} \quad [14]$$

$$\frac{\partial C_2}{\partial t} + v \frac{\partial C_2}{\partial x} = -k_3 C_2 + k_4 C_1 C_2 + D_2 \frac{\partial^2 C_2}{\partial x^2} \quad [15]$$

k_1 representa la tasa de crecimiento del fitoplancton y k_3 la del zooplancton; k_2 y k_4 indican la intensidad de las interacciones; v es la velocidad media de la corriente y D_1 y D_2 representan dos coeficientes de difusión.

Después de efectuar las descomposiciones:

$$C_1 = N_1 + c_1; \quad C_2 = N_2 + c_2, \quad [16]$$

(en que N_1 y N_2 representan los valores medios y c_1 y c_2 fluctuaciones alrededor de ellos) y de aceptar algunas suposiciones simplificadoras, las ecuaciones [14] y [15] se transforman en las siguientes:

$$\frac{\partial N_1}{\partial t} = k_1 N_1 - k_2 N_1 N_2 + D \frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2} \quad [17]$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial t} = -k_3 N_2 + k_4 N_1 N_2 + D \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2} \quad [18]$$

De acuerdo con el método de linearización ya indicado, se obtiene para el valor absoluto de la longitud de onda crítica (L_c):

$$L_c = 2\pi (2D/q)^{1/2}, \quad [19]$$

donde $q = (k_1 k_3)^{1/2}$; puede observarse la analogía entre [19] y [12].

c) Inestabilidad disipativa en una interacción depredador-presa (SEGEL y JACKSON, 1972).

Los autores describen la situación mediante las ecuaciones:

$$\frac{\partial V}{\partial t} = VR(V) - aVE + D_1 \left[\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 V}{\partial y^2} \right] \quad [20]$$

$$\frac{\partial E}{\partial t} = bVE - dE - cE^2 + D_2 \left[\frac{\partial^2 E}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 E}{\partial y^2} \right] \quad [21]$$

V = densidad de población de la presa; E = id. del depredador; a, b, c, d son constantes; D_1 y D_2 representan dos coeficientes de difusión; x, y indican las dimensiones espaciales.

En el caso de este modelo, el término de mortalidad cE^2 («término de combate») es necesario para que aparezcan inestabilidades difusivas; en cambio, no lo es el término dE , por lo que los autores lo suprimen. La tasa de reproducción $R(V)$ se toma como:

$$R(V) = k_0 + k_1 V,$$

donde k_0 y k_1 son constantes positivas.

Después de una serie de cambios de variables y de aplicar métodos parecidos a los de los casos anteriores, los autores llegan a diferentes expresiones para la longitud de onda crítica, según las condiciones cumplidas por los parámetros. Por ejemplo, para el caso de k_1, a, b y c fijos, y D_1, D_2 variables, deducen la ecuación:

$$L_c = 2\pi (D_1/k_0)^{1/2} [(1 - ck_1/ab)^{-1/2} - 1]^{-1/2}. \quad [22]$$

Dentro de las mismas líneas generales pueden situarse, entre otros, los modelos de STEELE (1973, 1974), ROUGHGARDEN (1974), LEVIN (1974) y LEVIN y SEGEL (1976).

Un problema básico que se plantea con los modelos de aparición de inestabilidades destructoras de la simetría es el de su aplicación a las condiciones naturales. Parece evidente que para que se conserve una cierta individualización de una mancha de plancton asociada a una masa de agua (tomando el término en sentido vulgar, no en el de oceanografía física), es necesario que se cumplan unas ciertas relaciones entre tamaño de la estructura, velocidad de crecimiento del plancton y difusividad turbulenta, que podrían expresarse mediante la ecuación de KIERSTEAD y SLOBODKIN u otras parecidas; no obstante, el papel que pueden jugar inestabilidades del tipo de las descritas en los modelos comentados, está aún por demostrar. DUBOIS (1974, 1975 a, b, c) en su mo-

delo de las relaciones fitoplancton-zooplancton en el mar del Norte obtiene resultados cualitativamente parecidos a las variaciones observadas; sin embargo, cabe sugerir otros mecanismos que podrían conducir a resultados similares. Como afirma OKUBO (1974), una gran dificultad para probar la realidad de estas teorías estriba en el hecho de que en estos modelos aparecen demasiados parámetros que hay que estimar o ajustar.

MODELOS PROCEDENTES DE LA TEORÍA DE PROCESOS ESTOCÁSTICOS

MOSAICOS

SWITZER (1967) define un *pattern* como el resultado de la partición de una región euclídea de k dimensiones en m subregiones A_1, A_2, \dots, A_m , de volumen positivo, medibles de acuerdo con el criterio de LEBESGUE. Si se asigna un color a cada una de estas subregiones puede visualizarse el *pattern* como un mosaico k -dimensional. En el caso del plancton, puede obtenerse una partición del espacio muestreado mediante la aplicación de algún criterio operativo para la delimitación de manchas.

El tipo de resultado más sencillo será un mosaico de dos fases: las manchas y el fondo. Existen varios métodos matemáticos, basados en la teoría de procesos estocásticos, aplicables al estudio de estos mosaicos; presentan la dificultad de que, para poder obtener resultados útiles, hay que aceptar premisas, no siempre demostrables, respecto a la ley de formación del mosaico (SWITZER, 1967, 1971; MATÉRN, 1960). En general, se define el mosaico como un proceso estocástico que puede caracterizarse por su función de autocorrelación u otras expresiones estadísticas. Cuando la deducción analítica de determinadas propiedades no es posible, pueden utilizarse métodos de simulación (véase DACEY, 1967, por ejemplo). La figura 1 representa los resultados de un estudio de este tipo realizado sobre un modelo de «siembra al azar» (MARGALEF, 1974), en que en un área rectangular de dimensiones $p \times q$ se sembraron al azar 400 círculos de radio r ; se es-

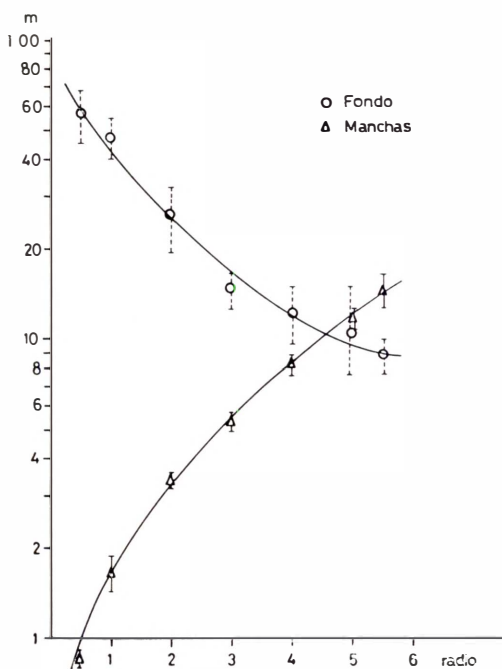


FIG. 1. — Siembra al azar de 400 círculos en un área de dimensiones relativas 210×210 , con posibilidad de superposición. Valores medios de los segmentos correspondientes a las manchas (círculos) y al fondo en siete transectos trazados al azar; las líneas verticales indican los límites del error de la media. Simulación realizada con ordenador.

tudió por medio de un ordenador la variación de las medias y las varianzas de los segmentos correspondientes a cada fase (círculos y fondo) en transectos al azar (en el caso de los círculos sin superposición, la deducción analítica es muy sencilla).

PIELOU (1969) estudia las propiedades de lo que denomina L -mosaicos y S -mosaicos. Un L -mosaico es un mosaico estocástico construido trazando en un área una serie de líneas al azar y asignando uno de dos o más colores a los polígonos formados, de acuerdo con una determinada ley de probabilidad. Los S -mosaicos de PIELOU (1969) corresponden a los mosaicos de conjuntos al azar de MATÉRN (1960); se construyen sembrando en un área de un mapa una serie de puntos al azar y asociando a cada punto todo el espacio de mapa que está más próximo a él que a cualquier otro punto. Las celdas formadas pueden colorearse como en el caso

anterior. Otro tipo de *pattern* al azar lo constituyen los modelos de «bombardeo» o siembra al azar (MATÉRN, 1960; SWITZER, 1967). Por ejemplo, se siembran puntos en un espacio k -dimensional mediante un proceso de POISSON y se hace que cada punto genere a su alrededor una región esférica o hiperesférica de radio determinado. Varios autores, entre ellos GLASS (1973) y JACKSON (1974), han estudiado un modelo relacionado, pero en el que se supone un crecimiento en el tiempo del radio de la región generada, que ya no puede ser centro de nuevas regiones; este modelo da lugar a la aparición de un *pattern* regular.

MODELOS DE CRECIMIENTO
DE PERTURBACIONES

Un modelo estocástico interesante es el de WILLIAMS y BJERKNES (1972) sobre la diseminación de células cancerosas en un tejido normal; los autores parten de la existencia, dentro de una formación regular de células, de una célula anormal que se reproduce k veces más aprisa que las normales; según los valores de k se obtiene una regresión o una progresión más o menos masiva del tumor. Posteriormente, DOWNHAM y MORGAN (1973) publicaron nuevas deducciones acerca del mismo modelo.

UN EJEMPLO DE MODELO DE «SIEMBRA
AL AZAR»

Desde el punto de vista de su aplicación al estudio del plancton, el enfoque estocástico puede ser muy útil, siempre que se construyan los modelos sobre una base suficientemente realista. Mosaicos del tipo L o S de PIELOU, en que existe una isotropía total, son difíciles de aplicar a la mayor parte de procesos biológicos, en que la asimetría es una característica esencial. Por otra parte, la partición en sólo dos fases que suponen muchos de los modelos es demasiado artificiosa; desde un punto de vista de aplicación a datos reales, una división en fases de acuerdo con algún criterio estadístico supone ya la fijación de un espacio muestral, por lo que las deducciones pueden variar al

ampliar o reducir el conjunto de muestras. Modelos más adecuados pueden obtenerse asociando a centros obtenidos al azar una variable con distribución decreciente a partir de ellos. La figura 2 es el resultado de un programa de simulación del siguiente modelo: se seleccionan al azar puntos de una matriz rectangular y se define a partir de ellos una función de «densidad de población» decreciente a partir del centro correspondiente y que varía o no con el tiempo. En el programa se utilizó para esta función la fórmula de OKUBO y PRITCHARD (citada en OKUBO, 1962) para difusión de una sustancia a partir de un punto de aporte instantáneo:

$$S(r, t) = \frac{M}{w^2 t^2} \exp[-r^2/(w^2 t^2)], \quad [23]$$

donde $S(r, t)$ es la concentración de sustancia S en el tiempo t y a una distancia r del centro de aporte de una cantidad de sustancia M por unidad de profundidad; w es la denominada velocidad de difusión (cm sec^{-1}).

Para cada punto, el valor de la densidad de población total es la suma de las densidades de población correspondientes a la difusión desde todos los centros existentes. Aunque esta versión del modelo es intencionalmente muy simplificada, puede servir para poner de manifiesto algunos aspectos interesantes. Uno de ellos puede ser la influencia del parámetro de difusión (w) en la persistencia de la individualización de las manchas (fig. 3). Otra cuestión que puede señalarse es la apariencia de las distribuciones obtenidas con un número elevado de centros; en un muestreo rutinario de un campo de valores como el representado en la figura 2 C aparecerían sólo dos picos principales. Sería fácil introducir en ejemplos de este tipo una advección o una difusión facilitada en una determinada dirección.

DESCRIPCIÓN DE LA CONECTIVIDAD
ENTRE LAS FASES

Un problema general importante es el de la conectividad de las fases del mosaico; en términos intuitivos, pueden señalarse los tres tipos de distribución (MARGALEF, 1976) señalados en la figura 4. Los valores de den-

1° 19 1 10
 AI AF RI RF CI CF
 0.00 6.10 0.00 6.10 0.00*****

A

W* 1.00 CD= 10.00

7.84 0.00	1.79	64.79																		
5.59	5.20	4.99	4.69	4.39	4.09	3.79	3.49	3.19	2.89	2.59	2.30	2.00	1.70	1.40	1.10	0.80	0.50			
5.59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
5.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
4.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
4.69	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
4.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
4.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
3.79	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
3.49	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
3.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
2.89	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
2.59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
2.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
1.70	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
1.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
1.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	

2.07 5.44 743.76
 3.41 3.42 233.43
 5.20 3.14 915.89
 2.29 2.57 786.91
 2.54 5.69 328.22

B

5.59	5.20	4.99	4.69	4.39	4.09	3.79	3.49	3.19	2.89	2.59	2.30	2.00	1.70	1.40	1.10	0.80	0.50		
5.59	0.01	0.02	0.06	0.18	0.48	1.11	2.17	3.60	5.40	5.59	6.01	6.11	3.66	2.22	1.13	0.49	0.17	0.05	
5.29	0.03	0.05	0.09	0.21	0.49	1.05	1.98	3.22	4.47	5.21	5.27	4.46	3.20	1.93	0.99	0.42	0.15	0.04	
4.99	0.09	0.13	0.19	0.30	0.54	0.97	1.66	2.54	3.41	3.95	3.90	3.28	2.34	1.41	0.72	0.31	0.11	0.03	
4.69	0.26	0.35	0.44	0.57	0.77	1.09	1.51	1.99	2.42	2.63	2.51	2.07	1.47	0.88	0.45	0.19	0.07	0.02	
4.39	0.60	0.78	0.93	1.10	1.31	1.54	1.75	1.88	1.90	1.79	1.57	1.24	0.87	0.53	0.28	0.12	0.05	0.01	
4.09	1.16	1.48	1.72	1.92	2.14	2.33	2.39	2.23	1.94	1.57	1.23	0.94	0.68	0.45	0.26	0.13	0.05	0.02	
3.79	1.87	2.34	2.66	2.87	3.07	3.21	3.17	2.85	2.34	1.81	1.41	1.13	0.89	0.65	0.41	0.22	0.10	0.04	
3.49	2.52	3.13	3.47	3.63	3.74	3.80	3.68	3.20	2.76	2.26	1.83	1.70	1.45	1.11	0.73	0.41	0.19	0.07	
3.19	2.83	3.47	3.79	3.86	3.84	3.80	3.64	3.32	2.93	2.66	2.54	2.45	2.19	1.71	1.14	0.64	0.30	0.11	
2.89	2.66	3.24	3.48	3.45	3.33	3.21	3.07	2.89	2.77	2.82	3.00	3.08	2.84	2.23	1.51	0.85	0.40	0.15	
2.59	2.09	2.53	2.68	2.59	2.43	2.29	2.20	2.18	2.32	2.66	3.08	3.31	3.01	2.49	1.67	0.94	0.44	0.17	
2.30	1.37	1.65	1.73	1.64	1.49	1.38	1.35	1.45	1.73	2.20	2.72	3.01	2.86	2.30	1.55	0.87	0.41	0.16	
2.00	0.75	0.90	0.93	0.87	0.77	0.70	0.72	0.85	1.14	1.58	2.04	2.30	2.70	1.78	1.23	0.67	0.32	0.12	
1.70	0.34	0.41	0.42	0.38	0.33	0.31	0.33	0.44	0.66	0.97	1.29	1.47	1.42	1.14	0.77	0.43	0.20	0.08	
1.40	0.13	0.15	0.16	0.14	0.12	0.11	0.13	0.20	0.33	0.51	0.69	0.79	0.76	0.62	0.41	0.23	0.11	0.04	
1.10	0.04	0.05	0.05	0.04	0.03	0.03	0.04	0.08	0.14	0.22	0.30	0.35	0.34	0.27	0.18	0.10	0.05	0.01	
0.80	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.05	0.08	0.11	0.13	0.13	0.10	0.07	0.04	0.01	0.00	
0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.03	0.04	0.04	0.03	0.02	0.01	0.00	

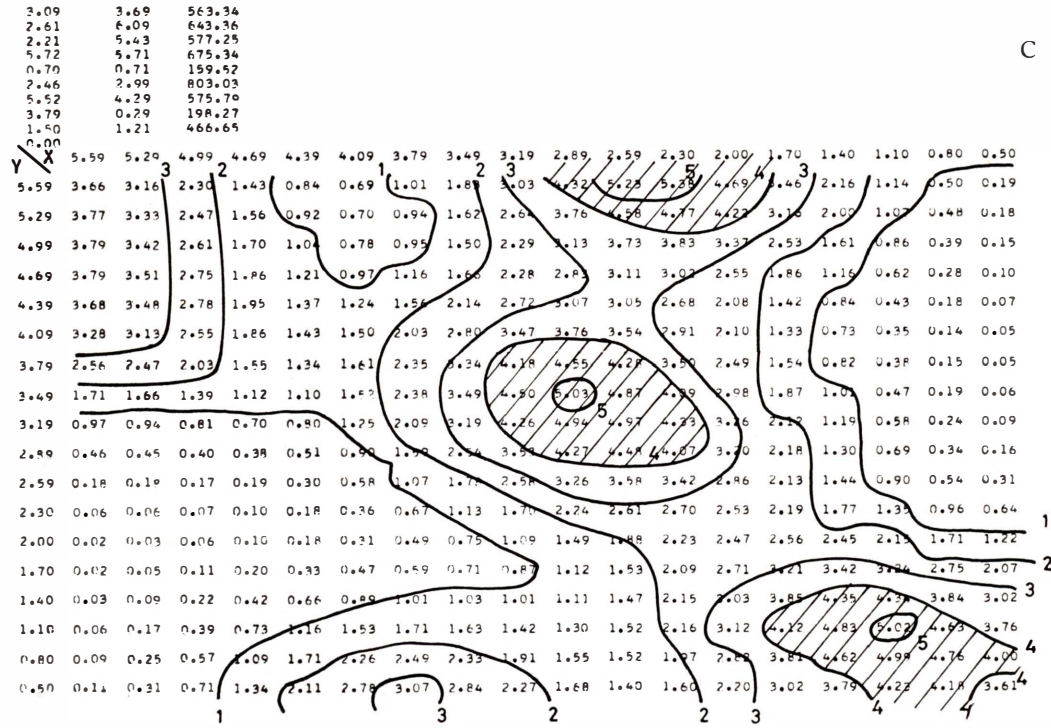


FIG. 2.— Experimento de simulación de siembra de perturbaciones al azar. A: 1, centro de perturbación; B: 3, id.; C: 9, id. x, y, indican las coordenadas. t = 1.

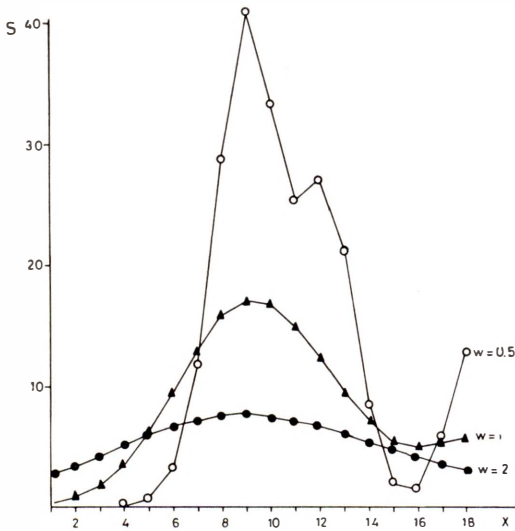


FIG. 3.— Modelo de simulación de siembra de perturbaciones que difunden desde el punto de origen. Efecto de variaciones en el parámetro de difusión (W). Se ha utilizado la ecuación de OKUBO y PRITCHARD.

idad de población obtenidos en muestras secuenciales de fitoplancton ofrecen un aspecto a base de picos (manchas) de alta densidad sobre un fondo de abundancia baja. Si asignamos a las manchas un color, negro, por ejemplo, tendremos el caso *a*. MARGALEF (1976) ha sugerido unos métodos sencillos para analizar este punto. Otros procedimientos pueden basarse en la preparación de histogramas tal como se comenta en ESTRADA (en prensa); ya en cortas secuencias de muestras, la asimetría de los histogramas indica la mayor probabilidad de aparición de valores de baja densidad de población.

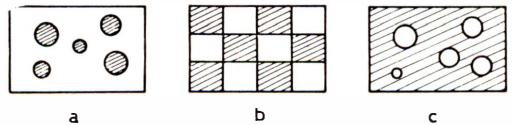


FIG. 4.— Tipos de mosaico. Tomado de un esquema de MARGALEF (1976).

SUMMARY

ON MODELS OF PHYTOPLANKTON HETEROGENEITY. — Several types of mathematical models employed in the study of phytoplankton heterogeneity are described. Two principal classes of models are considered: 1. Models based on the formulation of dynamical systems, and 2. Models connected with the theory of stochas-

tic processes. In the first group are included usual simulation models and the series of models whose solutions can explain the appearance of «symmetry-breaking» instabilities. In the second group, models dealing with mosaic patterns and with seeding of perturbations are discussed.

BIBLIOGRAFÍA

- BRADFORD, E., & PHILIP, J. R. — 1970. Stability of Steady Distributions of Associational Populations Dispersing in One Dimension. *J. theor. Biol.*, 29: 13-26.
- CRIMINALE, W. O., & WINTER, D. F. — 1974. The stability of steady-state depth distribution of marine phytoplankton. *Amer. Natur.* 108: 679-687.
- DACEY, M. F. — 1967. Description of line patterns. W. L. Garrison, D. F. Marble (eds.). *Quantitative Geography*, 1. Northwestern University Studies in Geography, 13: 177-187.
- DOWNHAM, D. Y., & MORGAN, R. K. B. — 1973. Growth of Abnormal Cells. *Nature*, 242: 528-530.
- DUBOIS, D. M. — 1975 a. A model of patchiness for prey-predator plankton populations. *Ecological Modelling*, 1: 67-80.
- 1975 b. Simulation of the spatial structure of a patch of prey-predator plankton populations in the Southern Bight of the North Sea. *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège*, 6.^e serie, 7: 75-82.
- 1975 c. The influence of quality of water on ecological systems. G. C. Vansteenkiste (ed.). *Proceedings of the IFIP Working Conference on Computer Simulation of Water Resource Systems*, págs. 535-545. North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- ESTRADA, M. — (En prensa.) Mesoscale heterogeneities of the phytoplankton distribution in the upwelling region of NW Africa.
- GLASS, L. — 1973. Stochastic Generation of Regular Distributions. *Science*, 180: 1061-1063.
- HUTCHINSON, C. E. — 1961. The paradox of the plankton. *Amer. Nat.*, 95: 137-146.
- JACKSON, J. L. — 1974. Dynamics of Expanding Inhibitory Fields. *Science*, 183: 444-446.
- KAMYKOWSKI, D. — 1974. Possible Interactions Between Phytoplankton and Semidiurnal Inertial Tides. *J. Mar. Res.*, 32 (1): 67-89.
- KATCHALSKY, A. K., & ROWLAND, V. — 1974. Dynamic Patterns of Brain Cell Assemblies. Homsy, Y. M. (ed.). *Neurosciences Research Program Bulletin*, 12 (1).
- KIERSTEAD, H., & SLOBODKIN, L. B. — 1953. The size of water masses containing plankton Blooms. *J. Mar. Res.*, 12: 141-147.
- LEVIN, S. A. — 1974. Dispersion and population interactions. *Amer. Natur.*, 108: 207-228.
- LEVIN, S. A., & SEGEL, L. A. — 1976. Hypothesis for origin of planktonic patchiness. *Nature*, 259: 659.
- LONGUET-HIGGINS, M. S. — 1957. The statistical analysis of a random moving surface. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, A 249: 321-387.
- LOTKA, A. J. — 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- MARGALEF, R. — 1963 a. Algunas regularidades en la distribución a escala pequeña y media de las poblaciones marinas de fitoplancton y en sus características funcionales. *Inv. Pesq.*, 23: 169-230.
- 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5: 257-289.
- 1973. Some critical remarks on the usual approaches to ecosystem modelling. *Inv. Pesq.*, 37 (3): 621-640.
- 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona, 951 páginas.
- 1976. Distribución horizontal del fitoplancton marino a escala media (1 a 10 Km), ilustrada con un ejemplo del área de afloramiento del NW de África. *Mem. Real Acad. Cienc. Artes Barcelona*, 3.^a época, 43 (5): 131-148.
- MARTÍNEZ, H. M. — 1972. Morphogenesis and Chemical Dissipative Structures. A Computer Simulated Case Study. *J. theor. Biol.*, 36: 479-501.
- MARTÍNEZ, H. M., & BAER, R. M. — 1973. The algorithmic nature of a reaction-diffusion development process. *Bull. Mathem. Biol.*, 35: 87-94.
- MATÉRN, B. — 1960. Spatial variation. *Medd. fran Statens Skogsforskningsinstitut.*, 49: 1-144.
- O'BRIEN, J. J., & WROBLEBSKI, J. S. — 1973. A Simulation of the Mesoscale Distribution of the Lower Marine Trophic Levels off West Florida. *Inv. Pesq.*, 37 (2): 193-244.
- OKUBO, A. — 1962. A Review of Theoretical Models for Turbulent Diffusion in the Sea. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, vol. del 20.^o aniversario, págs. 286-320.
- 1974. Diffusion-induced instability in model ecosystems: Another possible explanation of patchiness. *Chesapeake Bay Institute*. The Johns Hopkins University, *Tech. Rep.*, 86, 17 págs.

- PATTEN, B. — 1968. Mathematical models of plankton production. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 53: 357-408.
- PAVLIDIS, T. — 1973. *Biological Oscillators: Their Mathematical Analysis*. Academic Press, Nueva York y Londres, 207 págs.
- PIELOU, E. C. — 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience. Nueva York, 286 págs.
- PLATT, T. — 1975. The physical environment and spatial structure of phytoplankton populations. *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège*, 6.ª serie, 7: 9-17.
- PLATT, T., & DENMAN, K. L. — 1975. A general equation for the mesoscale distribution of phytoplankton in the sea. *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège*, 6.ª serie, 7: 31-42.
- PRIGOGINE, I., & NICOLIS, G. — 1970. *Biological Order, Structure and Instabilities*. Nobel Workshop on the «Chemical Origin and Early Evolution of Life». Estocolmo, 64 páginas.
- RASHEVSKY, N. — 1940 a. An approach to the mathematical biophysics of biological self-regulation and of cell polarity. *Bull. Math. Biophys.*, 2: 15-25.
- 1940 b. Contributions to the mathematical biophysics of organic form I. Formation of cavities in cellular aggregates. *Bull. Math. Biophys.*, 2: 27-36.
- 1940 c. Further contributions to the theory of cell polarity and self-regulation. *Bull. Math. Biophys.*, 2: 65-67.
- 1940 d. Contributions to the mathematical biophysics of organic form II. Asymmetric metabolism of cellular aggregates. *Bull. Math. Biophys.*, 2: 69-72.
- 1940 e. Physicomathematical aspects of some problems of organic form. *Bull. Math. Biophys.*, 2: 109-122.
- RILEY, G. A.; STOMMEL, H., & BUMPUS, D. F. — 1949. Quantitative ecology of the plankton of the Western North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 (3): 1-169.
- ROSEN, R. — 1970. *Dynamical System Theory in Biology*. Vol. I. *Stability Theory and Its Applications*. Wiley-Interscience. Nueva York, Londres, etc., 302 págs.
- ROUGHGARDEN, J. D. — 1974. Population dynamics in a spatially varying environment: how population size «tracks» spatial variation in carrying capacity. *Amer. Natur.*, 108: 649-664.
- SEGEL, L. A., & JACKSON, J. L. — 1972. Dissipative Structure: An Explanation and an Ecological Example. *J. theor. Biol.*, 37: 545-559.
- STEELE, J. H. — 1973. Patchiness. *C. U. E. A. Newsletter*, 2 (4): 3-7.
- 1974. Spatial Heterogeneity and Population Stability. *Nature*, 248: 85.
- TURING, A. M. — 1952. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B 237: 37-72.
- SWITZER, P. — 1971. Mapping a geographically correlated environment. En: Patil, G. P.; Pielou, E. C.; Waters, W. E. (eds.), *Statistical Ecology*, vol. I: *Spatial Patterns and Statistical Distributions*, págs. 235-269. The Pennsylvania State University Press, University Park y Londres.
- VOLTERRA, V. — 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. reale Acad. Nazl. Lincei, Classe Sci. Fis. Mat. e Nat.*, ser. 6, 2: 31-112.
- 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. En R. N. Chapman, *Animal Ecology*, McGraw-Hill Book Company, Nueva York, págs. 409-448. Traducido del original aparecido en *Journal du Conseil international pour l'exploration de la Mer*, 111, 1 (1928).
- WALSH, J. J., & DUGDALE, R. C. — 1971. A simulation model of the nitrogen flow in the peruvian upwelling system. *Inv. Pesq.*, 35 (1): 309-330.
- WIENER, N. — 1958. *Nonlinear Problems in Random Theory*. MIT Press, Cambridge, Mass., 131 págs.
- WILLIAMS, T., & BJERKNES, R. — 1972. Stochastic Model for Abnormal Clone Spread through Epithelial Basal Layer. *Nature*, 236: 19-21.
- WINFREE, A. T. — 1972. Spiral waves of chemical activity. *Science*, 175: 634-636.
- 1973. Scroll-Shaped Waves of Chemical Activity in Three Dimensions. *Science*, 181: 937-939.
- 1974. Rotating Chemical Reactions. *Scientific American*, junio 1974: 82-95.
- WYATT, T., & HORWOOD, J. — 1973. Model which generates Red Tides, *Nature*, 244: 238-240.