
ESTRATEGIAS DE ADAPTACIÓN ECOLÓGICA DEL FITOPLANCTON

GLORIA VILA CLARA
Laboratorio de Conservación y
Mejoramiento del Ambiente, U.I.C.S.E.,
E.N.E.P.- Iztacala U.N.A.M.

PALABRAS CLAVE: Fitoplancton, nutrimentos, luz y gravedad, turbulencia y estratificación, consumo por animales, adaptación.

RESUMEN

El fitoplancton responde a la presión evolutiva de un conjunto de factores ambientales predominantes en el medio acuático en suspensión, tanto marino como continental, los cuales se describen y se resumen en la ecuación de Gavis-Margalef. Como adaptación a las variadas combinaciones que se plasman en la ecuación, los grupos del fitoplancton han desarrollado características fisiológicas y algunas de las morfológicas que se usan para reconocer su pertenencia a las diferentes clases sistemáticas establecidas.

ABSTRACT

There is a set of main ambient factors to which marine and continental-water phytoplankton primarily reacts from an evolutionary point of view, all these factors being explained, and also abstracted in the Gavis-Margalef equation. The various phytoplankton groups develops adaptive trends in their physiology and external morphology as an answer to each particular factors combination, thus we can even recognize the systematic class to which every phytoplankton organism belongs through identifying some its groups strategy developed morphological characteristics.

INTRODUCCIÓN

En este trabajo se analizarán los principales factores ambientales y las respuestas de adaptación del conjunto de algas fitoplanctónicas —es decir, aquellas que viven en suspensión en la breve zona iluminada de mares y aguas continentales— Hutchinson (1961) se plantea la validez del concepto de fitoplancton porque en lagos desde siempre se ha considerado esta comunidad como evolucionada del bentos litoral (aunque —y a diferencia de las aguas continentales— en mar abierto sí se podría hablar de una comunidad algal verdaderamente planctónica). A este respecto, existen casos bien estudiados (Lund, 1954 y 1955) de diatomeas céntricas de morfología adaptada a la vida planctónica —en este caso formación de cadenas— que pasan parte de su ciclo vital en el bentos, cuando la turbulencia y la concentración de nutrimentos son insuficientes para garantizar la persistencia de poblaciones en suspensión en el plancton. Asimismo, algunas euglenas —frecuentes e incluso abundantes en las muestras de fitoplancton obtenidas en aguas eutróficas e hipereutróficas— no son más que organismos bentónicos que han ocupado provisionalmente el hábitat planctónico por una expansión debido a un incremento poblacional, o bien —como en el caso mencionado anteriormente— por una resuspensión turbulenta, aunque otras especies del mismo grupo sí son más calificables de planctónicas.

FACTORES AMBIENTALES DE INCIDENCIA DIRECTA EN POBLACIONES FITOPLANCTONICAS.

Especialmente interesantes desde el punto de vista ecológico son los mecanismos que controlan los variados procesos que conciernen a la producción, abundancia y tipos biológicos de las poblaciones fitoplanctónicas. También son importantes las interacciones con otras especies que definen las proporciones dentro del ecosistema.

¿Cuáles serán los parámetros que inciden de forma fundamental en el ciclo vital del fitoplancton?. Unos son evidentes, directamente relacionados con la capacidad fotosintetizadora, mientras que otros no aparentan ser tan

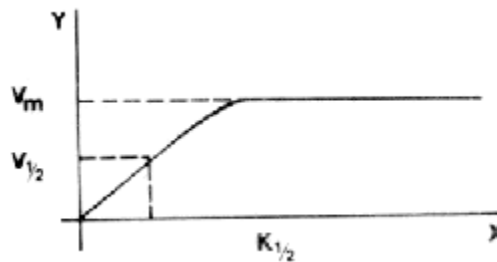
importantes en la modulación de las distintas formas de microalgas planctónicas.

Aunque se colocaran los factores solos o agrupados por efectos contrapuestos, en realidad todos ellos se interrelacionan estrechamente en el ecosistema natural, creando —dependiendo de sus respectivas magnitudes y variación— las diferencias naturales que observamos en los sistemas acuáticos. Estos factores son:

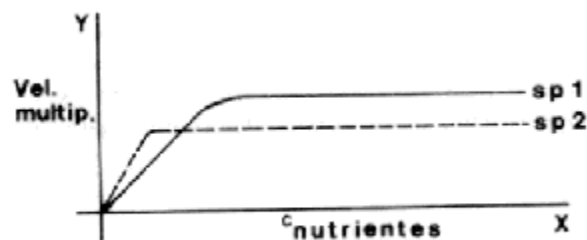
1. Concentración de nutrimentos

El fitoplancton ha sido comparado con una pradera pulverizada (Margalef, 1979) que se esparce en las tres dimensiones del espacio, aprovechando la fina solución de nutrimentos que lo rodea. Si una célula puede tomar un nutrimento determinado a una velocidad superior a la de la tasa de difusión física del mismo en el medio circundante, se crea una zona de concentración gradualmente disminuida —deficiente— de nutrimentos alrededor de la célula, lo cual estará relacionado con la mayor o menor concentración en la solución englobante. Las diferentes microalgas se adaptan, según su tipo biológico y fisiológico a un intervalo más o menos amplio de concentraciones de los diferentes nutrimentos.

Contra poniendo en las abscisas la concentración de nutrimentos (C, N, P. o incluso la "luz") y en ordenadas la velocidad de multiplicación de una especie determinada, obtendremos la curva característica que se suele asociar a los nombres de Michaelis y Menten, cuyas constantes — V_m y $K_{1/2}$ — definirán la dinámica poblacional de cada especie para cada variable X. El hiperespacio construido con todas las curvas de una especie contra cada variable X_i conformará la amplitud del nicho ecológico de esta especie, tomando en cuenta que la forma de una curva en relación con cierto factor depende del punto en que otros factores empiezan a actuar como limitantes.



Si se gráfica un solo factor o variable X y dos especies Y —sp 1 y sp 2—, las diferencias que presentarán en sus V_m y en las pendientes de la fase inicial de sus curvas definirán quien gana la competencia que se desarrollará entre ambas. En el caso ejemplificado, a una concentración de nutrimentos en el medio, la especie 2 excluirá a la 1 y viceversa.



Este tipo de fenómenos sencillos, empero, sólo se dan experimentalmente. La realidad presenta una situación

que Hutchinson (1961,1979) denominó "La paradoja del plancton", que obliga a preguntarnos cómo es posible para un número alto de especies fitoplanctónicas coexistir en unas condiciones que no parecen permitir demasiada especialización en los nichos (especialización que inducirá una reducción en la hipotética competencia establecida). El mismo Hutchinson (1979), explica esta alta diversidad del fitoplancton atribuyéndola al hecho de que la dirección de la competencia se ve continuamente invertida o trastocada por los cambios ambientales. La exclusión competitiva se moderaría, además, por otros mecanismos suplementarios: la existencia de etapas de reposo, o bien —en el caso de que las especies fueran casi igualmente eficaces— la exclusión competitiva sería un proceso lento a través de una amplia gama de variables ambientales.

2. Luz y gravedad

La biosfera es un gran ecosistema termodinámicamente abierto que se mantiene fuera de equilibrio gracias a la entrada de energía —fundamentalmente de tipo electromagnético (luz)— que opera a través de estructuras capaces de disiparla lentamente, lo cual se aprovecha para incrementar la organización de la materia, en este caso, orgánica.

Ciñéndonos a los sistemas acuáticos, tenemos que la luz —en las longitudes de onda de energía intermedia, es decir, visibles— permite una elevada organización de la materia orgánica particulada en forma de organismos productores primarios, que a su vez mantendrán todas las demás poblaciones consumidoras o detriticas. Pero la energía lumínica, junto con la gravedad (que de hecho es una energía de tipo potencial), actúa además como un organizador de todo el sistema (incluso fuera de partículas vivientes) según un eje de gradientes verticales. Ello se basa en otra aparente paradoja de la naturaleza, que pone un límite superior a la producción de los ecosistemas acuáticos (de hecho, sería más correcto decir que regula esta producción para evitar un incremento incontrolado que a la larga resultaría catastrófico): la gravedad tiende a sedimentar cualquier partícula (nutrimentos integrados en materia orgánica, células...) en relación con los materiales que se hallan en disolución verdadera; la luz se limita a una zona superficial de las aguas (denominada fótica o tropogénica) que no sobrepasa la profundidad de 200 m en mares muy poco productivos (Margalef, 1979) y que, en algunos casos, puede llegar a pocos cm (aguas continentales con mucho material en suspensión). Así pues, el fitoplancton se encuentra en la inestable situación de tener que obtener su poder reductor en una zona en la que le cueste mantenerse por sus propios medios, a la vez que la materia prima, substrato de la reducción (nutrimentos), tiende naturalmente a hallarse fuera de la zona de adquisición de energía.

3.- Turbulencia y estratificación.

Se definirá la turbulencia como un flujo no laminar cuyos remolinos aceleren el transporte vertical, y la estratificación como un fenómeno opuesto fundamentalmente al transporte vertical y usualmente relacionado con un gradiente vertical en la densidad del fluido.

En el punto 2 se había contemplado la influencia de la energía electromagnética y potencial en la organización vertical del ecosistema acuático. Sin embargo, éstas no son las únicas aportaciones de energía al sistema que nos concierne. Tan importante como la luz es la entrada de energía mecánica. En lagos, este tipo de energía resulta principalmente de la acción de los vientos sobre la superficie del agua y se transmite hacia el interior del ecosistema como un movimiento turbulento (rara vez advectivo; el movimiento advectivo —transporte horizontal— es más frecuente en este tipo de aguas, a menos que exista otro tipo de entrada de energía mecánica a través de ríos, etc., como ocurre en los embalses, donde coexisten ambos tipos de movimiento). En el mar, esta entrada de energía mecánica no es sencilla de cualificar: la rotación de la Tierra establece condiciones de equilibrio entre la distribución de masa y el movimiento de rotación (efecto de Coriolis), estas distribuciones de masa están modificadas por aportes de agua dulce, por evaporación, etc. y el movimiento resulta de la manifestación local de una actividad muy amplia cuyo motor es el viento.

La importancia crucial de este tipo de energía mecánica turbulenta es la de incrementar la probabilidad de resuspensión de partículas (plancton pasivo...) y acelerar la difusión física en un sentido vertical (nutrimentos...), materiales que —de otro modo— estaban condenados a sedimentar fuera de la zona iluminada. La turbulencia determina la velocidad real con que se reciclan los nutrientes que —sin la ayuda de esta energía extrema— sólo podrían difundirse hacia la zona iluminada por la ya mencionada difusión física, sumamente lenta. Es por esta razón, que la mayor parte de las zonas oceánicas son poco productivas, así como las aguas continentales oligotróficas. Compárense producciones fitoplanctónicas de 50-300 mg de Carbono (C)/m²/día de estos sistemas con la de sistemas eutróficos (incluidas zonas de afloramiento) que sobrepasan los 1000 mg C/m² /día (Wetzel, 1975). De esta forma, la productividad de los ecosistemas acuáticos depende no sólo de los aportes de nutrientes, sino también del trabajo realizado por dicha energía externa. Margalef (1979), distingue sistemas

ortógrados de clinógrados; se definirían como sistemas en que, a igualdad de disponibilidad de luz y nutrientes, el primero exporta menos materiales que el segundo hacia afuera, gracias a la existencia de una mezcla vertical (turbulencia) más intensa y prolongada (es decir, el primero presentaría un gradiente vertical menos intenso y mantendría la materia circulando más activamente, siendo —por tanto— más productivo que el segundo).

4.- Consumo por animales

El papel más importante que juegan los consumidores de fitoplancton sobre sus poblaciones resulta poco claro. Dependiendo de la especialidad del autor que se ocupa del tema, se observa una tendencia a incrementar o minimizar esta influencia. Edmondson (1974) argumenta la importancia de los consumidores en el desarrollo de estrategias antidepredadoras. Para Margalef (1978, 1979, 1983), los animales consumen de hecho la mayor fracción fitoplanctónica, pero opina que representan un factor secundario de selección puesto que inciden en unas células que, de cualquier modo, se perderían por efecto de la gravedad: "los animales pueden acelerar el ciclo de los elementos y particularmente algunos de ellos (fósforo) en las aguas iluminadas; pero su efecto global es acelerar la velocidad media de sedimentación" (Margalef, 1979, p. 4). Efectivamente, los animales filtradores (copépodos, cladóceros) tienden a incrementar los gradientes verticales de nutrientes, dado que son capaces de migrar: comen en superficie y excretan principalmente en zonas más profundas (los copépodos agravarían este fenómeno ya que su modo de excreción se hace a través de paquetitos fecales, cúmulos de excrementos envueltos por una membrana, con alta velocidad de sedimentación). Es más discutible la afirmación de que su efecto global se suma al de la sedimentación de células aisladas: probablemente es cierto para las diatomeas planctónicas (dadas sus características de dinámica poblacional que se verán en el siguiente capítulo), pero quizá no para organismos de ciclo de vida más largo en promedio y capacidad locomotora como son las dinoflageladas.

ESTRATEGIAS DESARROLLADAS PARA LA ADAPTACION A CARACTERISTICAS DIVERGENTES DEL MEDIO

Gavis (1976), un físico interesado en los efectos del flujo de agua sobre los organismos, obtuvo una expresión del siguiente tipo:

$$P = (K'R a D K_{1/2} / Vm) (1 + RV/2D)$$

Donde:

P.- Estima la capacidad asimiladora, sin dimensiones.

K'.- Constante que contiene factores de conversión para hacer de P una cantidad libre de las dimensiones de las unidades de los demás parámetros.

R.- Dimensión lineal del tamaño de la célula en cm.

a.- Coeficiente

de Forma: $\alpha = 1$, para la esfera.

$\alpha < 1$, cuanto más se diferencie de la esfera.

$K_{1/2}$ Constantes cinéticas de la ecuación de Vm Michaelis-Menten

V.- Velocidad (sedimentación, movimiento).

D.- Coeficiente cinemático que mediría la difusividad del nutriente en cm^2/s .

Al multiplicar D por la densidad del líquido (g/cm^3) se obtendría un coeficiente de difusión o cambio, $\text{g}/\text{cm}/\text{s}$, denominado A (del alemán "Austach") y que resulta una función del grado de turbulencia (macro y microturbulencia) del medio (Margalef, 1979, 1983).

Reagrupando los términos y substituyendo D por A (con las consiguientes modificaciones en K'), nos quedaría (Margalef, 1978):

$$P=K'(K_{1/2}/Vm) (Ra) (A+1/2 VR)$$

(a) (b) (c)

(a) tendría que ver con el volumen o concentración de nutrimentos del medio, (b) con la forma y tamaño de la célula y (c) con el ambiente físico que la rodea. Una correcta combinación de valores en estos términos permitirá un número alto de P, que se relacionará con la posibilidad de "ganar" en caso de establecerse algún tipo de competencia (una mayor P significará mayores probabilidades de sobrevivir y dejar descendientes).

Mediante esta fórmula se analizarán las divergencias en la formación de tipos biológicos de fitoplancton, tomando por separado cada uno de los tres términos (Margalef, com. pers.):

¿Cuál es la relación de la función ambiental (c) con los factores estudiados en el capítulo anterior?. Una alta A significa la existencia de tasas elevadas de turbulencia y/o advección en el medio. Esta turbulencia constituye en realidad un espectro, aunque la podemos dividir en macro y microturbulencia a efectos de la discusión. Ya se ha visto el interés de la macroturbulencia en un medio acuático: es responsable de incrementar la probabilidad de manutención de partículas en suspensión y nutrimentos disueltos en la zona iluminada, que es donde pueden ser utilizados. Las adaptaciones a la existencia de una macroturbulencia serán las de ahorrarse la formación de fuerza de magnitud tal, y aumentar la tasa de bipartición, lo cual divide por dos la probabilidad de que la turbulencia —cuya actuación es al azar— envíe la célula fuera de la zona iluminada. Una macroturbulencia significará una mayor concentración de nutrimentos al abasto en el medio, de manera que los organismos adaptados a ella presentarán una $K_{1/2}$ de Michaelis-Menten mayor. ¿Cuál será el grupo natural que presenta estas características? Efectivamente, las diatomeas, principalmente las planctónicas; por todo lo antedicho, son organismos de comportamiento o estrategias más R (sí es permisible utilizar unos conceptos originados en poblaciones muy diferentes, principalmente de animales), de tasa de renovación alta —por lo tanto— deseables desde el punto de vista de su consumo (y más porque no producen sustancias tóxicas). Las diatomeas planctónicas son principalmente productores primarios en zonas de afloramiento marino y en las épocas de mezcla en cuerpos de aguas continentales no excesivamente eutroficados.

A medida que la macroturbulencia disminuye, también lo hace la concentración de nutrimentos y el coeficiente A, con lo cual —además— se limita el transporte de los nutrimentos por difusión a la superficie celular (baja velocidad de difusión). Ante estas condiciones, la evolución ha seguido un camino divergente del anterior, los organismos han desarrollado órganos locomotores con los cuales no sólo conservan su nivel en una zona iluminada con tendencia a la estratificación, sino que también crean una "microturbulencia" que destruye (por lavado) los gradientes microscópicos que retardan la difusión de los nutrimentos, ya de por sí escasos. Esta microturbulencia puede ser de hecho, advectiva (lavado del cuerpo por avance rápido en el seno del agua) o verdaderamente turbulenta, recordemos el flagelo singular que imparte un movimiento rotacional a las células de dinoflageladas. Otras flageladas sin una diferencia morfológica tan acusada también son capaces de girar sobre sí mismas (por ejemplo las criptofíceas y muchas crisofíceas, volvocales y euglenofíceas). La velocidad de estos movimientos en relación al tamaño celular es increíble: cruzan los campos ópticos como una flecha (algo errática, eso sí), lo cual indica una considerable efectividad en la ruptura de los gradientes de concentración de nutrimentos. La adquisición de mecanismos, costosos desde el punto de vista energético, para sobreponerse a unas condiciones impuestas por el medio hace que no sea rentable una tasa alta de renovación de las poblaciones. Son organismos —principalmente las dinoflageladas— de estrategia menos R (no parece adecuado utilizar la denominación K en un conjunto de organismos, el fitoplancton, de vida tan inestable), con ciclos de vida de mayor duración que las diatomeas.

Estas modificaciones las ha empujado, asimismo, a evolucionar sistemas defensivos antidepredatorios. En resumen, dado que la A de $(A+1/2RV)$ es naturalmente pequeña en su hábitat, modifican y optimizan el término incrementando V (velocidad, en este caso por movimiento propio). Contraponiendo estas conclusiones a lo que se observa en los ecosistemas acuáticos, se ve que después del florecimiento de diatomeas en época de mezcla en aguas continentales poco eutroficadas, el calentamiento en superficie —y posterior estratificación— a menudo conduce a florecimientos de dinoflageladas desde el inicio de la estratificación hasta su virtual destrucción por la mezcla siguiente. En el mar, se detecta un mayor número de especies tropicales (típicas de aguas más estratificadas) que de aguas templadas, aunque es bien cierto que en las últimas a menudo se presentan en gran número (relacionado con cambios en la turbulencia del agua). En aguas continentales, las dinoflageladas se acompañan, o incluso son substituidas, por numerosas especies de crisofíceas.

Existe todavía otro camino para optimizar el aprovechamiento de los nutrimentos e incrementar a la vez la

flotabilidad cuando A es pequeña. Este mecanismo tiene que ver con el segundo término de la ecuación de Gavis-Margalef (Ra), el tamaño y la forma característica están relacionados con el cociente superficie/volumen (S/V). A más superficie respecto del volumen, mayor flotabilidad y capacidad concentrada de nutrimentos. El incremento de S/V puede llevarse a cabo por:

- Disminución del tamaño. ¿Qué significado general tienen las células pequeñas? El hecho observable es que se encuentran en todo tipo de sistemas acuáticos. La primera propiedad de una célula pequeña es su mayor velocidad de multiplicación y tasa de renovación. Según Margalef (com. pers.), esta característica de las poblaciones podría resultar eficaz en los primeros estadios de la sucesión planctónica, por cuanto que una mayor concentración de nutrimentos resultarían convenientemente aprovechada por la misma alta S/V. Aparentemente, este punto quedaría confirmado porque en aguas eutróficas predominan células pequeñas (principalmente clorofíceas).

Pero el mismo Margalef aclara que observando detenidamente otros sistemas menos productivos, seguimos encontrando una superabundancia de células pequeñas en relación con otros tamaños, lo cual indicaría que quizá una relación S/V alta es siempre útil para facilitar la absorción en condiciones de baja concentración de nutrientes. Gavis (1976) apoya este último punto, cuando hace hincapié en que el fitoplancton de pequeño tamaño predomina en las zonas pobres de los océanos. Llegados a este punto, se podría pensar por que todas las células del fitoplancton no son de pequeño tamaño si aparentemente esta estrategia resulta eficaz en todo tipo de hábitats acuáticos.

Edmonson (1974) arroja algo a la luz en el asunto al resaltar el aspecto negativo de un tamaño pequeño: principalmente, se incrementa el riesgo de ser ingerido (por ejemplo, un decremento en el tamaño de una célula esférica de 10 a 2 micrómetros podría doblar la tasa de ingestión por parte de los consumidores.

- Emisión de proyecciones. Este mecanismo representa un gasto metabólico extra, sólo soslayable si a la vez se incrementa proporcionalmente la capacidad de absorber nutrimentos (citoplasma dentro de proyecciones). Se ha dado con éxito en organismos del género *Ceratium*.

En cuanto al primer término de la ecuación de Gavis-Margalef referente a la cantidad de nutrimentos, ya ha sido tratada extensamente en puntos anteriores. Solo cabría destacar algunas adaptaciones a medios sumamente eutróficos. En ellos acostumbran a proliferar clorofíceas con gruesas capas de mucilago. Este mecanismo se base en la excreción de hasta el 60% de lo asimilado en la fotosíntesis (un "lujo" que se pueden permitir gracias al superávit nutricional, o bien —visto desde otro enfoque (Margalef, com. pers.)— quizá se ven obligadas a ello por la carencia relativa de fósforo y nitrógeno respecto a carbono, que no detiene la síntesis de glúcidos) en forma de exudados que, al acumularse, autorregulan el crecimiento de la población por disminución de las tasas de asimilación mediante el retardo de nutrimentos a su través.

Para concluir, el crecimiento de cianofíceas planctónicas quedaría un poco fuera de contexto general de la fórmula. Algunos florecimientos ("water blooms"), se explicarían por el paso del fósforo a un agua deficiente en nitrógeno (estas situaciones no son raras en aguas continentales eutróficas o hacia el final de una época de estratificación prolongada). Tal fenómeno favorece a las fijadoras de N₂ que pueden medrar sin problemas de competencia que se hubieran suscitado en caso de abundar otro tipo de algas en la zona. Las cianofíceas son, en general, organismos oportunistas, ubicuos pero poco especializados.

AGRADECIMIENTOS

La autora quiere agradecer al Fondo de Estudios e Investigaciones Ricardo J. Zevada el apoyo económico ofrecido durante la recopilación de la información, y al Dr. Ramón Margalef López por la revisión y sugerencias hechas al manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

EDMONSON, W. T., 1974. Secondary production. *Mitt. Internat. Verein. Limnol*, 20: 229-272.

GAVIS, J., 1976. Munk and Riley revisited: nutrient diffusion transport and rates of phytoplankton growth. *Jour. of Mar Res.*, 34(2): 161-179.

- HUTCHINSON, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *The Am. Nat.*, XCV, 882:137-145.
- HUTCHINSON, G. E., 1979. Reconsideración del microcosmos lacustre *In: El Teatro Ecológico y el drama Evolutivo*. Ed. Blume, Barcelona, 151 p.
- LUND, J. W. G., 1954. The seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* (Ehr.) Kuetz subsp. *subartica* O. Muell., *J. Ecol.*, 42: 151-179.
- LUND, J. W. G., 1955. Further observations on the seasonal cycle of *Melosira italica* (Ehr.) Kuetz. subsp. *subartica* O. Muell., *Ecol.*, 53: 90-102.
- MARGALEF, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1(4): 493-509.
- MARGALEF, R., 1979. El gradiente vertical de organización en los ecosistemas acuáticos. Conferencias dictadas en el Departamento de Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona.
- MARGALEF, R., 1983. *Limnología* Ed. Omega, Barcelona, 1010 p.
- WETZEL, R. G., 1975. *Limnology*. W. B. Saunders Co., Philadelphia, 733 p.