

Els models en l'ecologia del plàncton marí: una revisió

Jordi Solé i Ollé

Departament d'Oceanografia Física i Tecnològica, Institut de Ciències del Mar, CSIC.

Correspondència: Jordi Solé i Ollé, Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Pg. Marítim de la Barceloneta, 37-49, Barcelona 08003. Adreça electrònica: jsole@icm.csic.es.

DOI: 10.2436/20.1501.02.180

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 12/01/2018

Acceptat: 26/04/2018

Resum

Durant les darreres dècades l'ús de models per a la investigació en l'ecologia del plàncton marí s'ha anat fent més habitual i necessari. Els models, actualment, són una peça clau en la recerca, tant pel que fa a l'estudi de processos biològics o interaccions físicobiològiques, com per fer prediccions o estimacions de la clorofil·la o la producció primària de l'oceà en determinades zones geogràfiques i durant un cert lapse de temps. Els models són també eines imprescindibles per gestionar eficientment l'impacte antropogènic o del canvi climàtic en els ecosistemes. Una possible classificació dels models utilitzats a l'ecologia del plàncton és dividir-los entre models mecanicistes i models estadístics o empírics. En aquest treball, es fa una breu revisió de les principals contribucions en la modelització dels ecosistemes planctònics tenint en compte aquesta classificació, posant-ne, a més, alguns exemples i explicant els pros i contres de cadascun d'aquests tipus de models. Finalment, es plantegen les principals qüestions i àrees d'estudi actuals, quin pot ser el futur desenvolupament dels models i els reptes que cal afrontar per avançar en la modelització, no només en l'ecologia del plàncton, sinó en els models ambientals físicobiològics en general.

Els models ecològics oceànics han esdevingut una eina molt important tant per fer recerca bàsica com per fer prediccions, recomanacions de polítiques o gestió ambiental (Rose *et al.*, 2010). Tot i la seva efectivitat, els nous coneixements sobre el funcionament dels ecosistemes, la seva estructura, la genètica dels organismes i un major nombre de dades (amb sèries temporals amb més freqüència i més llargues) fa que calguin nous mètodes dins el camp de la modelització dels ecosistemes oceànics (Holt *et al.*, 2014; Lindemann *et al.*, 2017). De tots els models que actualment tenim en la recerca i la gestió dels ecosistemes marins, en podem fer una classificació en dos tipus generals: models mecanicistes i models estadístics o empírics (Robson, 2014).

Els models mecanicistes es coneixen també com a models basats en processos, models basats en la física, models biogeoquímics, causals o fisiològics. Els models mecanicistes pretenen representar l'ecosistema mitjançant re-

lacions funcionals matemàtiques (sistemes d'equacions) entre variables seleccionades (que es prenen com a característiques del sistema). Si ens fixem en el nombre de variables que els models utilitzen, podríem classificar-los, al seu torn, en dos tipus: els models de baixa dimensionalitat (per exemple, fins a quatre variables), o models matemàtics, i els models d'alta dimensionalitat (per exemple, a partir de cinc variables), o models numèrics (Sharpe, 1990). En els models mecanicistes, tradicionalment, els que utilitzen grups funcionals han estat dels més freqüentment emprats en la recerca dels ecosistemes planctònics i són els que han estat acoblats als models de circulació (Fennel *et al.*, 2011). Els grups funcionals proposen variables que tenen en compte la funcionalitat d'un organisme en relació amb d'altres. Així, per exemple, en els models de baixa dimensionalitat tenim les variables Nutrient, Fitoplàncton, Zooplàncton (NPZ de les sigles en anglès, Franks, 2002). Si

anem a models numèrics podem posar com a exemple els models ERSEM (Butenschön, M. *et al.*, 2016) o el Nemuro (Kishi *et al.*, 2011). Els models mecanicistes són útils quan tenim un conjunt d'hipòtesis sobre les quals podem proposar equacions deterministes. El problema bàsic al qual ens enfrontem amb aquests tipus de models és que, com més precisió del model requerim, creix el nombre de variables a tractar i, amb elles, el nombre de paràmetres associats a les funcions que les relacionen. Tenint en compte això, caldrà calibrar-los, fent anàlisis estadístiques (de sensibilitat) per tal que les solucions que ens doni el model proposat no condueixin a sistemes caòtics (sense solució). La selecció d'aquests models, doncs, dependrà de si el model ens és útil per entendre relacions causals o tenim prou informació (en nombre de dades per les variables seleccionades o pels valors dels paràmetres del model) per poder resoldre el model. Una comparativa de diferents models mecanicistes la podem tro-

Marine plankton ecology models: a review

Abstract

During the last decades, the use of models for ecological marine plankton research has become more common and necessary. Models are currently a key element in research, both in the study of biological processes or in physical-biological interactions, as well as in making predictions or estimates of chlorophyll or marine primary production during certain time periods in selected areas. Models are also indispensable tools to efficiently manage the anthropogenic impacts or climate change effects in ecosystems. A possible classification of the models used in plankton ecology is to divide them between mechanistic models and statistical or empirical models. In this work, a brief review of the main contributions in the modelling of planktonic ecosystems is taken into account, using this classification it is explained the pros and cons of each of these types of models and some examples are given. Then, the main current issues in modelling research and future development of the model are presented. From such issues, the challenges that must face models and modellers in order to advance in modelling research, not only in the ecology of plankton, but also in the physical-biological environmental models, are finally outlined.

bar a Shimoda i Arhonditsis (2016), que comparen 124 models biogeoquímics en la seva capacitat de reproduir la dinàmica dels grups funcionals de fitoplàncton. Els resultats mostren que, tot i que s'ha avançat, encara falta millorar els estudis de sensibilitat sobre les parametritzacions perquè aquestes no s'utilitzen encara de manera prou general en tots els models i cal considerar tècniques d'optimització durant la calibració del model. És a dir, moltes de les parametritzacions dels models encara es basen en suposicions *ad hoc* que, un cop implementats els models, se solen donar per correctes, fins i tot en simulacions que s'allunyen de les condicions òptimes amb les quals els valors del conjunt de paràmetres s'havien escollit. Per tant, cal estandarditzar algun conjunt de procediments per establir límits d'aplicació de paràmetres i, fins i tot, de funcions utilitzades per representar grups funcionals, en la mateixa línia del que ja va fer Gentleman (2003).

Un exemple de model mecanicista per trobar efectes en la mida dels organismes és el publicat per Acevedo-Trejos *et al.* (2015). En aquest treball utilitzen un model mecanicista senzill per estudiar els factors ambientals que condicionen la mida de les cèl·lules de plàncton i la seva diversitat en la comunitat planctònica en regions tropicals o temperades de l'Atlàntic.

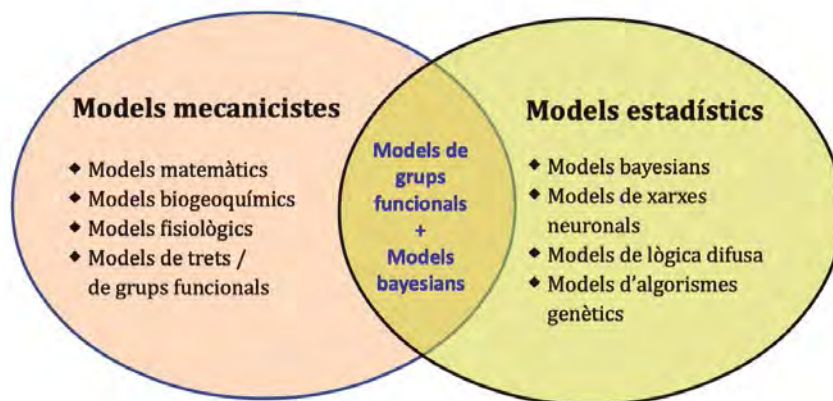
Pel que fa als models estadístics o empírics, els models bayesians són dels més utilitzats, però també hi podem incloure, en aquest tipus, els models regressius, els models basats en xarxes neuronals o en algorismes genètics. Els models bayesians utilitzen probabilitat inversa per poder determinar variables, adaptar els models i fer prediccions. Es basen en la regla de Bayes, que ens diu com fer inferències sobre un conjunt d'hipòtesis usant-ne les dades. Com a inferència podem entendre tant aprenentatge com predicció. Els models regressius es basen en l'ajust de funcions matemàtiques (normalment polinomis) a partir del conjunt de dades. Les xarxes neuronals són sistemes de connexió inspirada en el funcionament de les neurones del cervell. En aquests sistemes, els nodes (neurones) es connecten entre si seguint un criteri determinat. Cada xarxa neuronal rep una entrada, canvia el seu estat depenent d'aquesta i produeix una sortida. Aquest procés condueix a poder fer que la xarxa aprengui i identifiqui patrons, produint, per exemple, la mateixa sortida (identificació d'un patró) per diferents entrades (dades sobre les quals volem identificar aquest patró).

Els algorismes genètics estan inspirats en la teoria de la selecció natural, troben solucions optimitzades a determinats problemes en què se cerca la millor opció en un espai de solucions possibles al problema proposat. Els algorismes genètics formen part del que es coneix com a algorismes evolutius.

Aquests tipus de models, en lloc de desenvolupar sistemes d'equacions i relacions causa-efecte com els mecanicistes, el que pretenen és trobar patrons en les dades experimentals per poder fer prediccions partint d'aquestes dades. Així doncs, l'avantatge d'aquest tipus de modelització és que no requereix una assumpció excessiva d'hipòtesis de partida ni haver de tenir informació sobre les diferents parametritzacions que hi hagi en el model; tampoc no cal calcular variables mitjanes o derivades a partir de les dades experimentals de què disposem. Per tant, aquests models seran una bona opció en cas que tinguem prou

dades per delimitar convenientment el model, i que, a més, el sistema estigui dins del comportament històric mostrat per les dades disponibles. Aquests tipus de models no donaran bons resultats en el cas que hi hagi retroalimentacions grans en les variables mostrejades. És a dir, els models estadístics no ens seran útils en sistemes fortament no-lineals a prop d'una transició o en una transició mateixa. Amb aquestes condicions ja veiem que els models empírics no ens serviran per fer prediccions en sistemes que tinguin canvis sobtats, per exemple a causa d'impactes grans en l'ecosistema de factors ambientals que no hagin sigut mostrejats abans en el conjunt de dades aplicat. Els models estadístics, però, són eines molt interessants quan el sistema a estudiar no s'entén prou bé i poden ser un primer pas per construir un model mecanicista (Robson, 2014).

Models del plàncton



↑ Figura 1. Els tipus de models del plàncton.

Un exemple de model empíric seria el de la xarxa tròfica planctònica proposat per Lignell *et al.* (2013) per estimar l'afinitat osmotròfica per nitrogen inorgànic i els valors de depuració de presa amb un model bayesià, basat en els mètodes de Monte Carlo i les cadenes de Markov.

D'altra banda, hi ha hagut comparatives de les dues tipologies de models. Una de les poques anàlisis en aquesta direcció va ser la d'Altunkaynak i Wang (2011). En el seu estudi

van comparar un model hidrodinàmic que simulava el sediment en suspensió en una àrea costanera (mecanicista) amb un mètode d'algorismes genètics amb filtre de Kalman (*Geno-Kalman filtering*: model empíric) i un model de lògica difusa (empíric). Els resultats van donar més precisió en el model de *Geno-Kalman filtering*, seguit del de lògica difusa i, finalment, del model hidrodinàmic (tenint en compte l'error quadràtic mitjà i el coeficient d'eficiència comparant els resultats dels mo-

dels amb les observacions). Malgrat tot, els autors van escriure que, tot i ser més acurats, els models estadístics són menys flexibles en el rang de prediccions que poden generar.

Un exemple de l'ús d'ambdós tipus de models combinats és el de Norros *et al.* (2017). Aquests autors utilitzen un model bayesià per estimar els paràmetres d'un model mecanicista i, així, millorar-ne els resultats. En el seu estudi proven diferents metodologies d'estimació estadística dels paràmetres i troben que el mètode d'anàlisi bayesià jerarquitzat és el que produeix millors resultats degut a la seva capacitat de comparar informació de diferents conjunts de dades. Conclouen que les anàlisis bayesianes jeràrquiques són una eina amb projecció en el futur per poder identificar paràmetres clau en els ecosistemes i la seva variabilitat.

Un cop s'han introduït els dos tipus bàsics de models cal fer una breu explicació dels principals camps de recerca actuals en la modelització dels ecosistemes planctònics. D'entre les moltes contribucions que podem trobar en la nombrosa literatura sobre el tema es podrien destacar les següents tendències i línies de recerca (Robson, 2014):

- S'estan fent esforços per intentar definir estàndards sobre quines serien les bones pràctiques en la modelització (Bennett *et al.*, 2013).
- Es va cap a una major integració dels models en les diferents àrees d'estudi. Per exemple, es pretén connectar models de rius, d'estuaris i d'oceà amb models de pesca. També s'implementen en els models ambientals factors econòmics i socials. Tot i que la connexió de models ja fa molts anys que s'aplica, actualment s'està fent un esforç més gran, amb projectes més ambiciosos.
- Es va incrementant l'operacionalitat dels models connectats. Entenem operacionalitat com l'activitat rutinària d'adquirir mesures oceàniques o atmosfèriques sistemàticament durant llargs períodes de temps i interpretar-les i disseminar-les ràpidament. Així doncs, es van posant els resultats al web, automatitzant els diferents processos de pre i postprocessat de les dades dels models, etc. (Voinov i Shugart, 2013).
- S'optimitza l'assimilació de dades. Amb assimilació de dades entenem les tècniques que ens permeten corregir els models per apropar-los a les observacions fetes en el passat, ajustant o bé les condicions inici-

als o bé les parametrizacions del mateix model. Mitjançant aquestes tècniques es pot millorar la predicció dels models corregint-los amb les dades mostrejades (de sensors *in situ* o de satèl·lit) (Margvelashvili *et al.*, 2010; Edwards *et al.*, 2015).

- Es fa desenvolupament i aplicació de millors tècniques i eines més eficaces per fer anàlisis de sensibilitat dels models complexos (numèrics) i per avaluar la seva precisió i adequació al problema que es pretén analitzar (Bennett *et al.*, 2013).

El futur requereix analitzar els grans reptes que es plantegen en la humanitat en el terreny ambiental; així doncs, tenint en compte aquestes línies de recerca, l'ús de models per avaluar els impactes del canvi climàtic en les activitats humanes i en els ecosistemes (Lynam *et al.*, 2016) i suggerir possibles estratègies de mitigació i adaptació (IPCC, 2014) és clau en la recerca futura. En els successius informes del Panell Intergovernamental pel Canvi Climàtic (IPCC) es veu una tendència cada cop més manifesta en l'ús dels models en diferents àrees per avaluar els impactes del canvi climàtic i les possibilitats d'adaptació (això es pot veure per exemple en la part de previsions de l'informe de l'IPCC, 2014). En aquest sentit, la integració de dades mostrejades, l'ús de nous indicadors i els models cal que avancin trobant sinergies i connexions per extreure el millor de cada metodologia. Per aconseguir aquest objectiu caldrà, entre d'altres:

- fer un esforç per veure quines són les millors estratègies per reduir la incertesa en les prediccions dels models. Una de les preguntes que es plantegen sobre aquesta qüestió és si és millor utilitzar poques variables / pocs indicadors per tal de tenir una visió general de tendències i evolució del sistema d'estudi, o bé fer servir més variables per tenir una descripció més acurada d'interaccions i processos. Això ens porta al compromís entre l'increment de dimensionalitat (nombre de variables del model) per tenir una predicció més completa, la qual cosa incrementa la seva complexitat i, per tant, també la propagació de l'error en la predicció, o bé tenir models més simples però amb una incertesa menor en la determinació dels paràmetres, a costa d'una descripció menys detallada del sistema d'estudi;
- en relació amb el punt anterior, cal identificar les variables clau o principals/repre-

sentatives dels ecosistemes a estudiar (Constable *et al.*, 2016; Hayes *et al.*, 2015);

- finalment, cal definir criteris per tal de generalitzar les funcionalitats i parametrizacions fetes en estudis geogràficament locals i, a la inversa, com des de models més generalistes es pot particularitzar a estudis més locals.

Totes aquestes qüestions necessiten procediments estàndards i la definició de mètriques que indiquin el grau de precisió de les prediccions i els resultats dels models respecte de les dades mostrejades.

Per acabar, una qüestió d'extrema importància per a la millora dels models és que tant els revisors com els editors de les revistes comencin a canviar de criteri pel que fa a la publicació d'articles. És necessari que es comencin a publicar, a més dels articles convencionals, en què les anàlisis i els models donen resultats satisfactoris i positius, els estudis que troben resultats que no s'ajusten a les observacions, posant de relleu les mancances dels models utilitzats. Només publicant la informació referent a allò que els models no fan bé i quins són els seus límits, podrem avançar en aquest camp de manera eficient (Robson, 2014). Si no ho fem així, correm el risc d'invertir temps en l'exploració repetitiva amb eines poc adients i de repetir errors que ja han trobat d'altres, però que, pel criteri actual de publicació, no han pogut explicar en una revista especialitzada. Cal, doncs, començar a canviar, sobretot, la manera en què la recerca en modelització s'explica en i a la comunitat científica.

Agraïments

L'autor agraeix als revisors d'aquest article i als editors (Mariona Segura i Òscar Guadayol) les seves aportacions i els seus suggeriments, que han contribuït a millorar l'article.

Bibliografia

- ACEVEDO-TREJOS, E. [et al.] (2015). «Mechanisms shaping size structure and functional diversity of phytoplankton communities in the ocean». *Sci. Rep.* 5: 8918. doi: 10.1038/srep08918.
- ALTUNKAYNAK, A.; WANG, K. H. (2011). «A comparative study of hydrodynamic model and expert system related models for prediction of total suspended solids concentrations in Apalachicola Bay». *J. Hydrol.* 400(3-4): 353–363.
- BENNETT, N. D. [et al.] (2013). «Characterising performance of environmental models». *Environ. Model. Softw.* 40: 1–20.
- CONSTABLE, A. J. [et al.] (2016). «Developing priority variables (“ecosystem Essential Ocean Variables” — eEOVs) for observing dynamics and change in Southern Ocean ecosystems». *J. Mar. Syst.* 161: 26–41. doi: 10.1016/j.jmarsys.2016.05.003.
- EDWARDS, C. A. [et al.] (2015). «Regional Ocean Data Assimilation». *Ann. Rev. Mar. Sci.* 7(1): 21–42. doi: 10.1146/annurev-marine-010814-015821.
- BUTENSCHÖN, M. [et al.] (2016). «ERSEM 15.06: a generic model for marine biogeochemistry and the ecosystem dynamics of the lower trophic levels». *Geosci. Model Dev.* 9: 1293–1339. doi: 10.5194/gmd-9-1293-2016.
- FENNEL, K. [et al.] (2011). «A coupled physical-biological model of the Northern Gulf of Mexico shelf: Model description, validation and analysis of phytoplankton variability». *Biogeosciences* 8: 1881–1899. doi: 10.5194/bg-8-1881-2011.
- FRANKS, P. J. S. (2002). «NPZ Models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics, and Application». *J. Oceanogr.* 58: 379–387. https://doi.org/10.1023/A:1015874028196.
- GENTLEMAN, W. [et al.] (2003). «Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics». *Deep-Sea Res. II* 50: 2847–2875.
- HAYES, K. R. [et al.] (2015). «Identifying indicators and essential variables for marine ecosystems, Ecological Indicators». 57: 409–419. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.006.
- HOLT, J. [et al.] (2014). «Challenges in integrative approaches to modelling the marine ecosystems of the North Atlantic: physics to fish and coasts to ocean». *Progr. Oceanogr.* 129: 285–313.
- IPCC (2014). «Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change» [Core Writing Team, R. K. Pachauri and L. A. Meyer (ed.)]. IPCC, Ginebra, Suïssa, 151 p.
- KISHI, M. J. [et al.] (2011). «A review of the NEMURO and NEMURO.FISH models and their application to marine ecosystem investigations». *J. Oceanogr.* 67(1): 3–16.
- LIGNELL, R. [et al.] (2013). «Getting the “right” parameter values for models of the pelagic microbial food web». *Limnol. Oceanogr.* 58(1): 301–313.
- LINDEMANN, C. [et al.] (2017). «Editorial: Modeling the Plankton—Enhancing the Integration of Biological Knowledge and Mechanistic Understanding». *Front. Mar. Sci.* 4:358.
- LYNAM, C. P. [et al.] (2016). «Uses of Innovative Modeling Tools within the Implementation of the Marine Strategy Framework Directive». *Front. Marine Sci.* 3:182. doi: 10.3389/fmars.2016.00182
- MARGVELASHVILI, N. [et al.] (2010). «Development of operational data-assimilating water quality modelling system for South East Tasmania». In: *OCEANS 2010 IEEE-sydney*. IEEE: 1–5.
- NORROS, V. [et al.] (2017). «Parameterization of aquatic ecosystem functioning and its natural variation: Hierarchical Bayesian modelling of plankton food web dynamics». *J. Mar. Syst.* 174: 40–53.
- ROBSON, B. J. (2014). «When do aquatic systems models provide useful predictions, what is changing, and what is next?» *Environ. Model. Softw.* 61: 287–296. doi: 10.1016/j.envsoft.2014.01.009.
- ROSE, K. A. [et al.] (2010). «End-to-end models for the analysis of marine ecosystems: challenges, issues, and next steps». *Marine Coast. Fish.* 2: 115–130. doi: 10.1577/C09-059.1
- SHARPE, P. J. (1990). *Forest modeling Approaches: Compromises between Generality and Precision, Process Modeling of Forest Growth Responses to Environmental Stress*. Timber Press, Portland, OR: 180–190.
- SHIMODA, J.; ARHONDITSIS G. B. (2016). «Phytoplankton functional type modelling: Running before we can walk? A critical evaluation of the current state of knowledge». *Ecol. Modell.* 320: 29–43.
- VOINOV, A.; SHUGART, H. H. (2013). «‘Integronsters’, integral and integrated modeling». *Environ. Model. Softw.* 39: 149– 158.