

RELACIONS ENTRE MITJANES I VARIÀNCIES DE MESURES DE BIOMASSA FITOPLANCTÒNICA

per MARTA ESTRADA i MIYARES

Institut d'Investigacions Pesqueres, Barcelona

ABSTRACT

Mean-variance relationships of planktonic biomass measurements

Mean values (m) and variances (s^2) of series of phytoplankton and particle counts, taken in the NW Africa upwelling region, followed the classical relationship:

$$\log(m) = B \log(s^2) + A$$

The same occurred when biomass measurements in terms of chlorophyll concentration or fluorescence were used. A simplified model shows that biomass distributions due to turbulent diffusion from a high density patch may originate such relationships between means and variances.

INTRODUCCIÓ

Les distribucions de freqüències i les relacions entre mitjana (castellà «media») i variàncies de sèries de comptatges d'organismes plantegen molts problemes interessants. L'estudi empíric de la correlació entre mitjana i variància per a dades d'aquest tipus indica que, la major part de les vegades, el núvol de punts s'ajusta a la relació:

$$\log(s^2) = A + B \log(m), \quad (1)$$

on s^2 és la variància, m la mitjana i A i B són constants (TAYLOR, 1961).

Es demostra (FRONTIER, 1973) que la transformació que estabilitza la variància és de la forma:

$$g(x) = C f^{x-t-B/2} dt, \quad (2) \text{ on } C \text{ és una constant.}$$

D'ací es deriva, prescindint de constants aditives i factors multiplicatius, quer per a $B \neq 2$, $g(x) = x^{-B/2}$. Per tant, si $B = 1$ es té $g(x) = \sqrt{x}$ (distribució de Poisson). Si $B = 2$, $g(x) = \int^x dt/t = \ln(x)$, (distribució log-normal). A partir d'aquests resultats s'han proposat diverses explicacions teòriques de la relació (1).

En aquest treball es comenten les relacions entre mitjana i variàncies de seqüències de comptatges i altres mesures de biomassa del fitoplàncton emprades en oceanografia. La generalitat amb la qual s'obtenen relacions empíriques del tipus (1) fa pensar que es pot recórrer a mecanismes senzills per a interpretar, almenys parcialment, aquests resultats. Una possible hipòtesi es relaciona amb les distribucions a què dona lloc la difusió turbulenta d'una substància (o població d'organismes planctònics) continguda en un volum d'aigua. Per a simular aquest fenomen s'introdueix un simple model matemàtic i es comparen les relacions mitjana-variància obtingudes amb les trobades en condicions naturals.

MATERIALS I MÈTODES

Dades de camp

Les dades considerades en aquest treball foren obtingudes a la campanya ATLOR II del vaixell *Cornide de Saavedra*, portada a terme el març del 1973 a la zona d'afiorament del NO d'Àfrica.

Durant els transectes entre les estacions hidrogràfiques, aigua de 3 m de fondària es bombejava al laboratori de forma contínua. A cada minut s'enregistrava automàticament la temperatura de l'aigua, les concentracions de nitrit i nitrat i la fluorescència. Cada mitja hora es prenen mostres per a l'anàlisi del fitoplàncton, determinació de clorofilla i recompte de partícules de sis grups de mida amb un Coulter Counter. Si es considera una velocitat de creuer del vaixell de 8 nusos, l'interval de mostratge resulta aproximadament de 7,2 km.

Per a les mostres de fitoplàncton es fixaven, amb solució de Lugol, 120 ml de l'aigua bombejada. Un cop al laboratori, es deixaven sedimentar 100 ml de mostra en una cubeta de fons mòbil. Per comptar les espècies més nombroses s'observava, a gran augment (400x), un transecte del fons de la cubeta equivalent a uns 3 ml de mostra. Després s'examinava a petit augment (100x) tot el fons de la cubeta per a anotar els individus d'espècies menys abundants i de mida suficientment gran per a ser vistos. Per a fer els càlculs, les dades es varen expressar en cèl·lules per 100 ml. Aquesta estandarització fa que les variàncies de les espècies comptades en 3 ml quedin multiplicades pel factor $(100/3)^2$, mentre que les mitjanes

ho són només per $(100/3)$. Teòricament, això no afecta la pendent de la recta de regressió entre els logaritmes de les mitjanes i els de les variàncies, però sí la posició d'aquesta recta, o sigui, el terme independent. Es veu fàcilment que sí, en general:

$\log(s^2) = p \log(m) + q$, on m és la mitjana, s^2 la variància, i p i q són constants, i tenim

$$\begin{aligned} m_{st} &= (100/3)m_3; \quad s_{st}^2 = (100/3)^2 s_3^2 \quad \text{i} \\ \log(s_{st}^2) &= p \log(m_3) + q, \quad \text{es compleix} \\ \log(s_{st}^2) &= p \log(m_{st}) + (2-p) \log(100/3) + q. \quad (3) \quad \text{on} \end{aligned}$$

m_3 , i s_3^2 són la mitjana i la variància dels comptatges fets a partir de 3 ml de mostra i m_{st} i s_{st}^2 la mitjana i la variància després d'estandaritzar les dades a 100 ml. Resulta, però, que p és en general molt pròxima a 2 i el terme de (3) multiplicat per $(2-p)$ esdevé pròxim a zero. Per això, en aquest treball preliminar s'han considerat espècies i sumes d'espècies estimades a partir de 3 o de 100 ml de volum sedimentat. Tampoc no s'han estudiat a part les espècies colonials. Més detalls sobre els mètodes de mostreig i d'anàlisi poden trobar-se a ESTRADA (1974, 1976) i MARGALEF (1974).

El model

Per a les simulacions amb ordinador es va emprar un model que, essencialment, reproduïda la sembra a l'atzar, en una àrea determinada, d'una sèrie de pertorbacions consistents en centres a partir dels quals difonia una variable (que podia representar, per exemple, una substància contaminant o una població de plàncton). Es tracta d'un model intencionadament simple, que intenta només il·lustrar els efectes de processos que poden actuar a la realitat, com és, en aquest cas, la difusió turbulenta. Cal però aclarir la interpretació d'algunes assumpcions fetes.

D'una banda, les simulacions suposen l'existència d'unes zones favorables on es desenvolupen de forma relativament ràpida altes densitats de població o taques de plàncton que actuen com a centres de difusió. En condicions naturals, hi ha molts mecanismes que poden donar lloc a l'aparició d'aquestes taques; per exemple, la ruptura d'ones internes o els fenòmens d'afforament, és a dir, la pujada a la superfície de volums d'aigua fonda rica en nutrients. Com a primera aproximació, en el model s'ha considerat que els centres eren puntuals en relació amb l'interval de mostreig i que es distribuïen a l'atzar en un espai de dues dimensions.

D'altra banda, a les simulacions s'ha suposat que un cop formades les taques, els canvis de la població per reproducció o mortalitat eren

despreiables en front dels deguts a difusió. Una situació com aquesta és plausible si considerem que, inicialment, el creixement del fitoplàncton en un volum d'aigua fertilitzat és de caràcter exponencial, però ben aviat es veu frenat per l'esgotament dels nutrients o la manca de llum. L'estudi de les dades utilitzades en aquest treball (ESTRADA, 1976) suggeriria aquestes assumpcions, però cal remarcar que la seva validesa depèn de les escales espacials i temporals que es considerin.

En un primer grup de simulacions s'utilitzà una equació de difusió de forma exponencial negativa; la intensitat de la pertorbació S en el punt j s'expressava per:

$$S_j = \sum_{i=1}^n C \exp(-r_i/W'), \quad (4)$$

r_i és la distància des del centre i al punt de mostratge j , n és el nombre de centres i C i W' són constants.

En un segon grup de simulacions es va emprar l'equació:

$$S_j(t) = \sum_{i=1}^n \frac{C}{W^2 t^2} \exp(-r_i^2/W^2 t^2), \quad (5)$$

Aquesta expressió va ésser deduïda (OKUBO, 1962) per OKUBO i PRITCHARD, i és una de moltes equacions semblants proposades per a representar la concentració teòrica (S_j) en el temps t i el punt j , d'una substància que difon a partir d'un punt d'aportament instantani d'una quantitat C d'aquesta substància, per unitat de profunditat, r_i és la distància del punt d'aportament i al punt j , t és el temps i W representa una velocitat de difusió.

En varen calcular les distribucions resultants de l'establiment de 1, 3 i 9 centres de difusió; per a preparar les figures s'utilitzaren les mitjanes i variàncies corresponents a tres ordenades fixes de l'àrea considerada en la simulació.

RESULTATS

A la figura 1 es representa el núvol de punts corresponent a les mitjanes i variàncies de sèries de 15, 30 i 60 mostres consecutives de transectes fets els dies 17, 18 i 21 de març. Resultats semblants s'obtingueren amb registres d'altres dies, que no s'inclouen per no complicar les gràfiques. Com

es pot veure, existeix una correlació positiva entre el logaritme de la mitjana ($\log m$) i el de la variància ($\log s^2$); és interessant també assenyalar que la pendent d'una recta de regressió ajustada visualment al núvol de punts és més gran que 2, valor que correspondria a una distribució log-normal de freqüències de les dades originals.

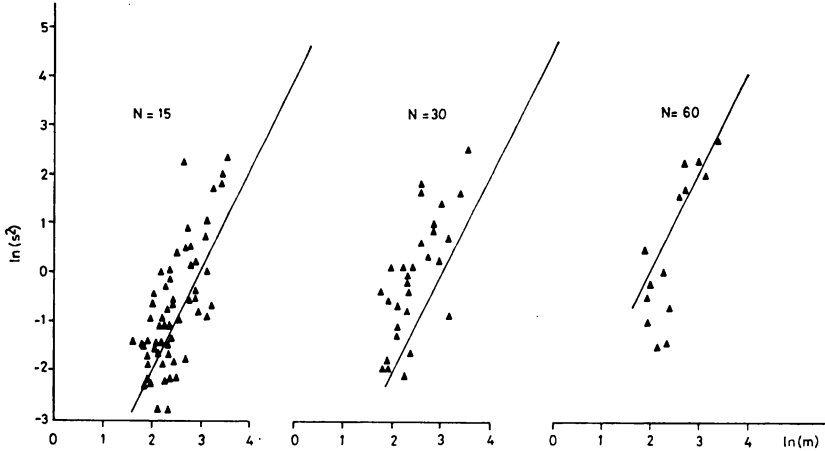


FIG. 1. — Mitjana (m) i variàncies (s^2) de grups de 15, 30 i 60 observacions (N) successives de fluorescència preses a intervals d'un minut en transectes fets els dies 17, 18 i 21 de març. Les línies inclinades, de pendent, s'han posat com a referència

La figura 2 mostra la posició dels punts corresponents a les abundàncies individuals d'una sèrie d'espècies i als totals de diversos grups, per a les 213 mostres disponibles. S'han assenyalat també els valors obtinguts per als sis canals de partícules. Com es pot veure, a partir de $m = 10$, el núvol de punts s'ajusta bastant bé a una relació de la forma:

$$\log(s^2) = 5/3 \log(m) + K, \text{ amb } K = \text{constant.}$$

Per a valors de m inferiors a 10, la pendent de la línia de regressió s'aproxima a 1. Aquest efecte de pas d'una pendent pròxima a 2 (distribució log-normal) a una altra pròxima a 1 (POISSON) per a valors baixos d'abundància ha estat notat per FRONTIER (1973).

Amb la finalitat d'estudiar la influència de l'extensió de l'espai mostral en les relacions mitjana-variància, es varen repetir els càlculs després de dividir la seqüència de 213 mostres en grups de diverses mides. Les figu-

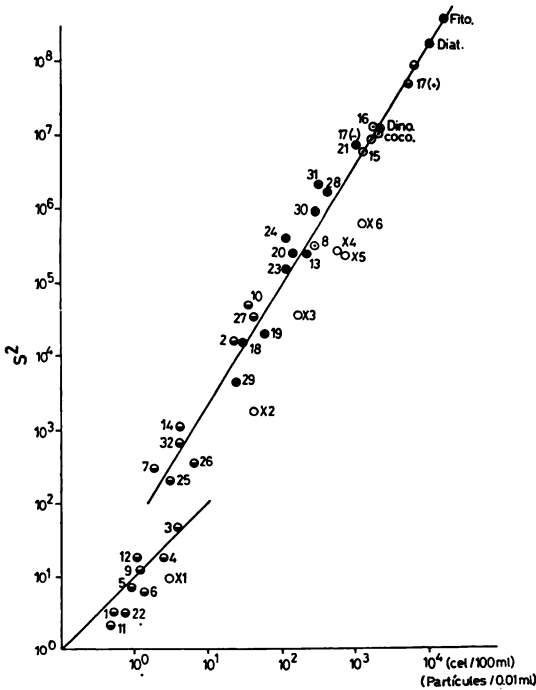


Fig. 2. — Punts (mitjana, variància) per a les abundàncies de diverses espècies i grups de fitoplàncton i per als comptatges de partícules corresponents a les 213 mostres preses durant la campanya. Les línies inclinades, de pendent 5/3 la superior i 1 la inferior, s'han posat com a referència. Espècies: 1. — *Blepharocysta splendormaris*; 2. — *Brachydidinium capitatum*; 3. — *Ceratium furca*; 4. — *C. fusus*; 5. — *C. kofoidii*; 6. — *C. tripos*; 7. — *Diplopsalis cf. asymmetrica*; 8. — *Exuviaella sp.*; 9. — *Gonyaulax fragilis*; 10. — *Gymnodinium sp.*; 11. — *Peridinium brochii*; 12. — *P. diabolus*; 13. — *Peridinium pl. sp.*; 14. — *Prorocentrum rostratum*; 15. — Dinoflagelats petits no identificats; 16. — Flagelats; 17. — *Coccolithus huxleyi*, (+) afegint les cèhules que correspondrien als coccolits, (—) sense afegir-les; 18. — *Helicosphaera pl. sp.*; 19. — *Syracosphaera sp.*; 20. — *Syracosphaera cf. pulchra*; 21. — *Amphora hyalina*; 22. — *Asteromphalus heptactis*; 23. — *Chaetoceros affinis*; 24. — *Ch. didymus*; 25. — *Ch. peruviana*; 26. — *Planktoniella sol*; 27. — *Rhizosolenia alata*; 28. — *R. fragilissima*; 29. — *R. imbricata*; 30. — *R. stolterfothii*; 31. — *Thalassiosira cf. parthenica*; 32. — *Coscinodiscus alborani*.

Diat.: nombre total de diatomes; Dino.: id. de dinoflagelats; Coco.: id. de coccolitoforals; Fito.: fitoplàncton total. X₁: nombre de partícules corresponent al canal 1 de treball del Coulter Counter (més grans de 34,6 μm); X₂: id. canal 2 (21,8 μm) menys canal 1; X₃: id. canal 3 (13,7 μm) menys canal 2; X₄: id. canal 4 (8,6 μm) menys canal 3; X₅: id. canal 5 (6,8 μm) menys canal 4; X₆: id. canal 6 (5,4 μm) menys canal 5.

Espècies l'abundància de les quals s'ha estimat en examinar tota la mostra sedimentada (100 ml)).

⊙ Id. examinant una part equivalent a 3 ml del total sedimentat.

Id. examinant en general 3 ml i alguna vegada 100 ml de mostra, o bé sumes d'abundàncies de diferents espècies.

res 3 i 4 mostren la distribució d'una sèrie de punts corresponents a una part de les variables, preses com a exemple: La concentració de partícules al canal 5 (X₅), clorofil·la, nombre de diatomes per mil·lilitre, nombre total de cèhules per mil·lilitre i nombre de *Ceratium furca* per 100 mil·lilitres. Per a les altres variables analitzades, els resultats foren semblants. S'obtenen núvols de punts bastant lineals, de pendent pràcticament igual a 2 en el cas de les cèhules i més gran en el de clorofil·la i partícules.

FIG. 3. — Punts (mitjana, variància) per a seqüències de diversa longitud (n= nombre d'observacions incloses en cada cas) de valors de concentració de clorofilla (clor. a, mg m⁻³) i de concentració de partícules corresponents al canal 5 (X₅, partícules/o,01 ml). La línia inclinada té pendent 2 i s'ha posat per a referència

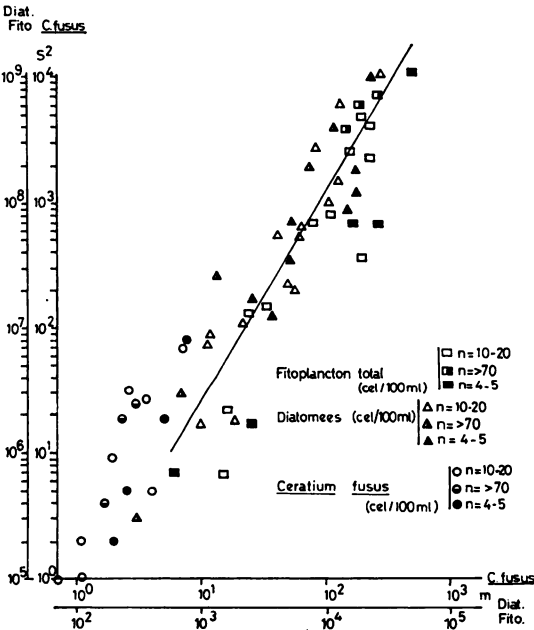
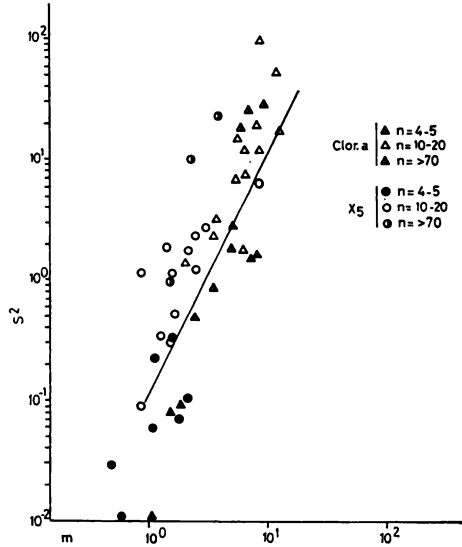


FIG. 4. — Punts (mitjana, variància) per a seqüències de diversa longitud (n=nombre d'observacions incloses en cada cas) de valors de concentració del fitoplankton total cèHules/ml, diatomes (cèHules/ml) i *Ceratiium fusus* (cèHules/100 ml). La línia inclinada, de pendent 2, s'ha posat per a referència. A ordenades, l'escala de la dreta es refereix a *Ceratiium fusus*, la de l'esquerra a la concentració total de fitoplankton i a la de diatomes

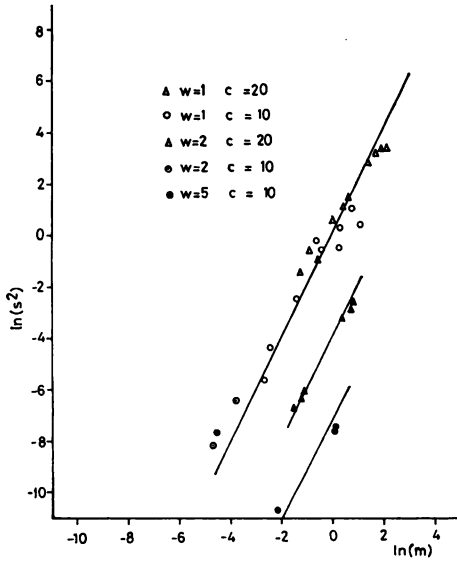
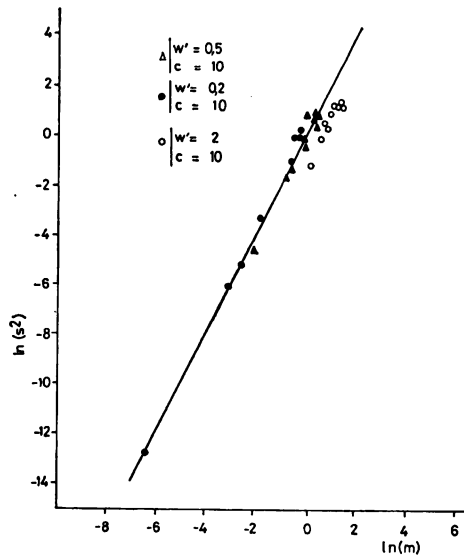


FIG. 5. — Mitjanes i variàncies de transectes presos sobre simulacions d'un procés de sembra a l'atzar de perturbacions amb distribució exponencial negativa a partir del seu punt d'origen (equació 3). W , indica la intensitat de difusió; C , l'amplitud de la perturbació; m , la mitja i s^2 , la variància. La línia inclinada té pendent 2

FIG. 6. — Mitjanes i variàncies de transectes presos sobre simulacions fetes a l'emprar l'equació (4). S'ha suposat t (temps)=1. W , indica la intensitat del procés de difusió, C , l'amplitud de la perturbació; m , la mitja i s^2 , la variància. La línia inclinada té pendent 2



Com es pot veure a les figures 5 i 6, el model de simulació proporciona també relacions lineals entre el logaritme de la mitjana i de la variància. La pendent dels núvols de punts és pròxima a 2 en tots els casos, però

la posició de les rectes de regressió varia per a diferents valors de W o W' , paràmetres que indiquen la intensitat del procés de difusió; en augmentar aquesta intensitat, disminueix la variància per a un mateix valor de la mitjana.

DISCUSSIÓ

Una de les teories proposades per a explicar relacions del tipus (1) es basa en considerar la taxa de variació de biomassa en resposta a una pertorbació ambiental com a proporcional, en primera aproximació a la biomassa existent. Una distribució normal de la intensitat d'aquests estímuls donaria lloc a una distribució log-normal de les biomasses (CASSIE, 1962, MARGALEF, 1963). CASSIE exposà la hipòtesi d'una llei de probabilitat POISSON + log-normal; el nombre d'organismes per mostra seguiria una llei de POISSON, el paràmetre de la qual es distribuïria log-normalment en un domini d'espai o temps més ampli. FRONTIER (1973) aplicà aquesta hipòtesi a dades de concentració de zooplàncton però no va obtenir una coincidència acceptable amb les prediccions teòriques derivades de la idea de CASSIE i va arribar a la conclusió que la justificació de les lleis estadístiques observades havia de ser molt més complexa.

El pas progressiu de la llei de POISSON a una log-normal o a altres lleis com ho demostra el cas de valors de la pendent més grans que 2) tradueix únicament, segons FRONTIER, l'efecte del mostreig; en augmentar l'heterogeneïtat de l'espai mostral, la pendent (B) tendiria a 2.

El fet que mitjanes i variàncies d'espècies molt diferents i àdhuc variables amb un elevat component no-vivent (com la concentració de partícules mesurada amb el *Coulter Counter*) s'ajustin a distribucions similars indica que, en les condicions de presa de mostres d'aquest estudi, les explicacions s'han de trobar en fenòmens molt generals. D'altra banda, en el cas de les mostres recollides en seqüència, el mateix tipus de relació empírica s'obté amb nombres d'observacions molt diferents. En el cas dels models, l'equació de difusió emprada no afecta les relacions trobades entre mitjana i variància, com ho mostra la comparació de les figures 5 i 6. El que és important, és que hi figurin termes de tipus exponencial respecte a la distància al centre de difusió. Aquestes consideracions suggereixen que en el cas de dades seqüencials de biomassa fitoplanctònica, l'actuació de processos de difusió turbulenta sobre nuclis d'alta densitat de població pot jugar un paper important en la generació de distribucions amb relacions empíriques senzilles entre mitjanes i variàncies.

BIBLIOGRAFIA

1. CASSIE, R. M.: 1962. Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. *J. Anim. Ecol.*, 31: 62-92.
2. ESTRADA, M.: 1974. Photosynthetic pigments and productivity in the upwelling region of NW Africa. *Téthys*, 6(1-2): 247-260.
3. ESTRADA, M.: 1976. Estudios sobre poblaciones de organismos acuáticos en medio no uniforme. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.
4. FRONTIER, S.: 1973. Étude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12: 229-162.
5. MARGALEF, R.: 1963. 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.
6. MARGALEF, R.: 1974. Distribution du seston dans la région d'affleurement du nord-ouest de l'Afrique en mars 1973. *Téthys*, 6(1-2): 77-88.
7. OKUBO, A.: 1962. A Review of Theoretical Models for Turbulent Diffusion in the Sea. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*. Vol. del 20.è Aniversari, pp. 286-320.
8. TAYLOR, L. R.: 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 198: 732-735.