

Perspectivas de la teoría ecológica

Ramón Margalef



Lectulandia

Se puede afirmar que el presente libro de Margalef, publicado originalmente en lengua inglesa en 1968, supuso para la Ecología una aportación destacada. Las tesis que contiene son una elaboración de *La Teoría de la Información en Ecología* (1957) y de *On certain unifying principles in ecology* (1963), del propio autor; éste ha escrito: Estos trabajos promovieron alguna polémica y diversos puntos de vista presentados en los mismos han sido aceptados y han tenido cierta influencia en la Ecología actual.

El autor plantea la teoría ecológica desde un punto de vista distinto y nuevo. Sus ideas se basan en la cibernética y en la teoría de sistemas y se dirigen a clarificar las relaciones entre la estructura y la función de los ecosistemas y a poder efectuar predicciones sobre el comportamiento de éstos. Margalef define conceptos ecológicos (*feedback*, diversidad, estabilidad, flujo de energía, sucesión, etc.) y los combina para cimentar los principios generales de la organización de los ecosistemas. Los ejemplos que utiliza proceden sobre todo de los ecosistemas planctónicos, y acuáticos en general, pero sus ideas tienen el mérito de ser aplicables tanto al desierto como al bosque tropical, a los ecosistemas naturales y a los humanizados. Estas *Perspectivas de la Teoría Ecológica* han supuesto ciertamente un nuevo enfoque de la Ecología.

Ramón Margalef

Perspectivas de la teoría ecológica

ePub r1.0

Titivillus 14.12.2024

Título original: *Perspectives in ecological theory*
Ramón Margalef, 1968
Traducción: María Rosa Miracle
Edición española: 1978
Diseño de cubierta: Desconocido

Editor digital: Titivillus
ePub base r2.1

Índice de contenido

Cubierta

Perspectivas de la teoría ecológica

Prólogo

1. El ecosistema como sistema cibernético

2. Sucesión ecológica y explotación humana

3. Estudio de los ecosistemas pelágicos

4. La evolución en el marco de la organización del ecosistema

Referencias bibliográficas

Sobre el autor

Prólogo

Las páginas que siguen recogen, básicamente, el contenido de cuatro conferencias dadas en mayo de 1966 en el Departamento de Zoología de la Universidad de Chicago, bajo los auspicios del Louis Block Fund.

Me cabe la satisfacción de expresar mi complacencia por la posibilidad que supone la visita a un lugar de tanto renombre en la historia de la ecología, como es Chicago, y contar con una audiencia tan receptiva y estimulante. En el intercambio científico, la información escrita tiende a ser rigurosa. Las charlas y reuniones pueden ser utilizadas con propósitos más especulativos, con todas las ventajas de un *feedback* instantáneo y una cierta indulgencia flexible para el antropomorfismo y la analogía. Éste es el tratamiento que doy aquí al discutir problemas muy generales de ecología actual. Cualquier referencia a una «nueva ecología» sería tan inútilmente pomposa como ha resultado el nombre de «nueva sistemática». Mi único propósito es expresar la convicción de que algunos aspectos de la ecología clásica, de ayer y de hoy, nos permiten construir una superestructura teórica que, quizá, resulte de alguna utilidad. Presupongo en el lector una cierta familiaridad con los problemas ecológicos, incluyo numerosas referencias a mis propios trabajos publicados en otros lugares y, en general, sostengo el punto de vista de que la información pertinente no consiste en la acumulación masiva de trivialidades.

Debo reconocer, incluso en Chicago, que mi pensamiento ha sido fuertemente influido por G. Evelyn Hutchinson y varios de sus antiguos discípulos, especialmente los hermanos Odum.

Es una ventaja para un conferenciante que la versión impresa de una serie de charlas sean recogidas en letra impresa, pues ello, además de permitir cierta flexibilidad, incorpora los resultados de los *feedback* generados por conversaciones posteriores. Manifestar mi agradecimiento en concreto es muy difícil, ya que los buenos centros intelectuales son tan complejos como los

ecosistemas maduros. Como partícipes en los circuitos intelectuales durante mi estancia en Chicago, recuerdo especialmente a Robert Inger, Richard Lewontin, Monte Lloyd y Thomas Park.

Al Dr. Thomas Park, una figura inspiradora para todo ecólogo, le debo una gratitud especial como promotor de mi viaje, y extendiendo mi agradecimiento al Dr. Burr Steinbach, director del Departamento de Zoología, así como a los administradores del Louis Block Fund.

Vaya también mi agradecimiento profundo hacia todas aquellas personas que han contribuido a la realización de este libro.

El ecosistema como sistema cibernético

CIBERNÉTICA

La cibernética se ocupa del control y la comunicación en sistemas formados por los seres vivos y sus artefactos. El término fue introducido por Norbert Wiener en los años de la segunda guerra mundial, quien resucitó y dio un nuevo significado a la palabra griega para «timonel» (Wiener, 1948). La cibernética ha adquirido tanto renombre popular que cuando el título de una charla es «Ecología y Cibernética» la palabra reclamo, por lo menos en algunos países, es «cibernética»; igual que cuando el título es «Biología y Exobiología», exobiología es capaz de obtener más atención (e indudablemente más dinero) que biología. Esta analogía no pretende ser una maliciosa insinuación de que la cibernética es algo casi tan inexistente como la exobiología, sino que quiere recordar que el énfasis debe ponerse en lo fundamental, es decir, en la ecología.

La cibernética debe considerarse simplemente como otra manera posible de ver las cosas. El que el interés por la cibernética sea pasajero o duradero depende de si aporta algo nuevo y positivo al marco de la ecología general. Cada moda que pasa por el mundo científico debe dejar algo de valor. Los puntos de vista destacados por la cibernética son, en verdad, útiles para diferentes aspectos de la ecología. Los libros de Ashby (1954, 1956), por ejemplo, contienen muchas sugerencias de interés que estimulan al ecólogo, y no sólo en los campos tratados aquí específicamente.

La cibernética trata de los sistemas. Cada sistema es un conjunto de diversos elementos, compartimientos o unidades, cada uno de los cuales puede existir en muchos estados diferentes, de manera que la selección de un estado está influenciada por los estados de los otros componentes del sistema. Los elementos relacionados por influencias recíprocas constituyen un circuito recurrente o *feedback*. Este circuito puede ser *negativo* o *estabilizador*, como

el formado por una fuente de calor y un termostato, o los mecanismos reguladores del nivel de azúcar en la sangre. O bien, dicho circuito puede ser *positivo* o *desestabilizador*, como la propagación de una epidemia devastadora.

Una característica de los circuitos recurrentes negativos es que no sólo el sistema en su totalidad, sino también algunos estados seleccionados del sistema, presentan una considerable persistencia en el tiempo. Un sistema cibernético influencia el futuro, o hace de puente sobre el tiempo, en el sentido de que el estado presente deja establecidos los límites o estructuras para los estados futuros. De este modo, el estado presente es portador de información. Aquí nos encontramos con el término «información» utilizado en el sentido cibernético. La información tiene que ver con cualquiera de las restricciones *a posteriori* de las probabilidades *a priori*. Todo sistema cibernético, mediante las interacciones entre sus elementos, restringe los números inmensamente grandes de posibles estados *a priori* y, en consecuencia, lleva información. La teoría de la información o de la comunicación está íntimamente relacionada con la cibernética y puede ser incluso lo mismo; de todos modos, estas cuestiones semánticas no son de interés aquí.

La información contenida en la naturaleza —por qué la naturaleza es como es y no de otra manera— nos permite una reconstrucción parcial del pasado. Solamente carecería de pasado un universo hipotético compuesto de energía pura. En cualquier sistema material aparecen interacciones y mecanismos cibernéticos y, con ellos, acumulaciones de información. Los organismos constituyen un maravilloso ejemplo, pero este proceso de construir y transmitir historia no está restringido al mundo orgánico. El desarrollo de los meandros en un río, la complejidad creciente de la corteza terrestre mediante sucesivas épocas de orogénesis son dispositivos de almacenamiento de información del mismo modo que lo son los sistemas genéticos. Sin embargo, todos estos sistemas cibernéticos son naturalmente sistemas autoorganizadores. La información se expresa por un mecanismo, y almacenar información significa incrementar la complejidad del mecanismo. El éxito de la vida depende de la miniaturización. Depende del empaquetamiento, dentro de un espacio pequeño, de un número prodigioso de mecanismos superpuestos, maravillosamente persistentes gracias a circuitos reguladores internos y suficientemente abiertos para llevar la promesa de nuevos desarrollos futuros.

Las máquinas se construyen habitualmente con alguna finalidad en la mente del constructor o inventor. Una máquina sin una finalidad es simplemente un *objet d'art*. Los organismos lo son solamente fuera de su medio ambiente. La única prueba que deben superar los sistemas cibernéticos que existen de modo natural —sean meandros de un río u organismos— es la capacidad de persistir. La finalidad es automáticamente equiparada con la persistencia, y la persistencia es más aparente si la forma externa se conserva en el tiempo. Por ello, el conservadurismo parece ser una ley de la naturaleza, y los sistemas dotados de una mayor estabilidad de forma —en los que no se adicionan propiedades nuevas que no sean las esperadas— pueden ser considerados acertadamente como los mejores canales de información. Ciertamente, a menudo la conservación de una forma o estado refleja tan sólo la falta de la energía necesaria para que se produzca un cambio. En cualquier caso, sin embargo, se puede deducir de la teoría cibernética general que cualquier sistema que pueda adoptar diferentes estados, automáticamente permanece en, o adopta después de algún tiempo, el más estable de aquellos estados. Probablemente es innecesario añadir que tenemos aquí las bases para una ampliación bien recibida de la teoría de la selección natural.

ECOLOGÍA

En el mundo vivo, los sistemas cibernéticos pueden ser reconocidos en muchos niveles diferentes. Se encuentran a nivel celular, a nivel del organismo y también al nivel en el que los elementos que interactúan son individuos. La ciencia tiende a ocuparse sólo de relaciones entre unidades o elementos; las generalizaciones son posibles cuando los elementos de una clase son equivalentes, pero no cuando los límites de clase son imprecisos debido a la heterogeneidad de los miembros de las clases. Un primer paso es definir las clases. En el segundo paso se explican los distintos comportamientos de las diferentes clases, suponiendo que los sistemas están organizados de manera distinta, pero que se componen todos del mismo tipo de entidades más elementales. Éste es el enfoque que se ha seguido en el estudio de las moléculas, los átomos y las partículas subatómicas. Un reconocimiento formal de diferentes niveles de organización puede ser también útil como base para una definición de la ecología.

La ecología, a mi entender, es el estudio de los sistemas a un nivel en el cual los individuos u organismos completos pueden ser considerados elementos de interacción, ya sea entre ellos, ya sea con matriz ambiental

laxamente organizada. Los sistemas, a este nivel, se denominan ecosistemas y la ecología, evidentemente, es la biología de los ecosistemas. El explicar por qué los individuos de las distintas especies (diferentes clases) se comportan de forma distinta cae fuera del alcance de la ecología. Este enfoque margina gran parte de la materia incluida tradicionalmente en los libros de ecología: mucha fisiología, comportamiento y geografía física. El enfoque, sin embargo, hace innecesario cualquier concepto de superorganismo o de biocenosis cerrada, de los que tanto ha sufrido la ecología. En ningún caso pretendo revolucionar el índice de materias de cualquier libro futuro de ecología. Mi objetivo es solamente establecer el contexto en el que creo que es posible hablar de una teoría ecológica.

FEEDBACK EN LOS ECOSISTEMAS

Un ejemplo simple de un mecanismo cibernético elemental, en forma de *feedback* negativo, es el clásico de un depredador y su presa (figura 1). Los organismos son portadores de grandes cantidades de información. Puesto que pueden ser destruidos, pero no pueden ser producidos de la nada, cualquier mecanismo regulador implica un excedente inicial. La presa produce un número de descendientes excesivo. Este número es reducido a un orden más bajo mediante la destrucción por parte del depredador. Esta destrucción es dependiente de la densidad, porque la abundancia de los propios depredadores depende de la abundancia precedente de la presa. Las interacciones entre las especies pueden considerarse mecanismos cibernéticos. Su objetivo puede ser enunciado, para nuestros propósitos descriptivos particulares, como el mantenimiento de una constancia razonable del número de individuos. Esta constancia numérica equivale a la preservación de información, en un grado tanto mayor cuanto más predecibles sean los estados futuros del sistema a partir de la situación presente.

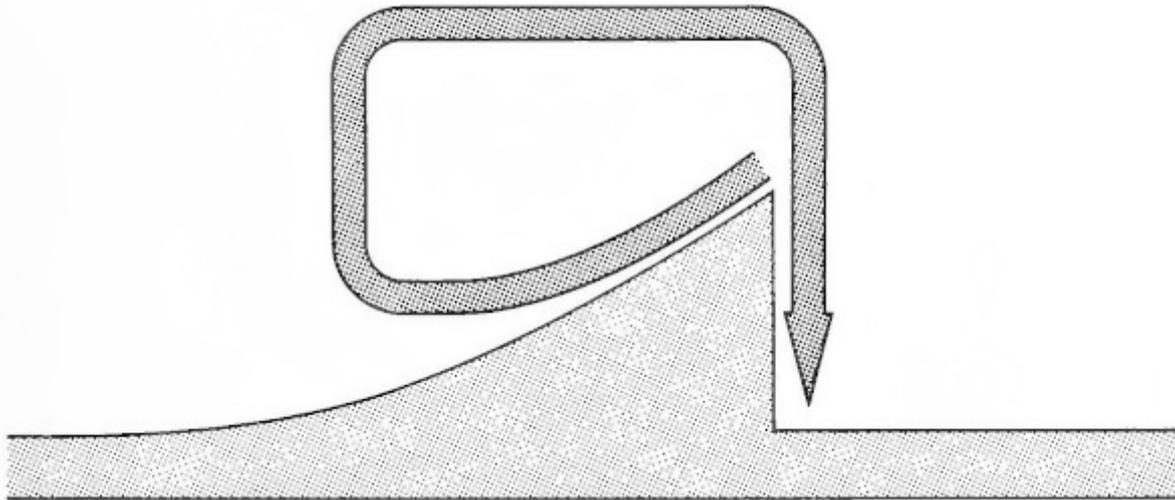


Fig. 1. Circuito de *feedback* en la regulación del número de individuos de una especie. El exceso de descendientes producidos es reducido a un valor apropiado por un agente (otra especie) cuya intensidad de actuación es proporcional al exceso de descendientes.

Aunque estos puntos de vista no sean comunes a todos los ecólogos, pueden considerarse implícitos en el modo usual de tratar estos problemas, siguiendo las directrices de Volterra, de Lotka y, posiblemente, de otros precursores menos conocidos. El modo en el que estos autores presentan sus teorías puede resumirse escribiendo la tasa de cambio, dN_i/dt , del número de individuos, N_i , de cualquier especie, y la tasa de cambio, dE/dt , de la intensidad de factores ambientales seleccionados, E , como proporcional a una suma de productos que representan las diversas interacciones. Un ejemplo puede ser el siguiente conjunto de ecuaciones diferenciales:

	E	N_1	N_2	N_3	
$dE/dt =$		$-aEN_1$	$-bEN_2$		
$dN_1/dt =$	$+eEN_1$	$-fN_1^2$	$-qN_1N_2$	$-hN_1N_3$	(1)
$dN_2/dt =$		$+iN_1N_2$	$-jN_2^2$	$-kN_2N_3$	
$dN_3/dt =$		$+lN_1N_3$	$-mN_2N_3$	$-nN_3^2$	

A pesar de que se ha prestado suficiente atención a las implicaciones de grupos de ecuaciones similares, los ecólogos no han progresado mucho en la discusión de tal modelo. Es verdad que nadie ha sido capaz de escribir una expresión de éstas en términos razonablemente correctos, pero esto es un argumento para pasar de un enfoque «microscópico» a uno «macroscópico»

—como se discutirá más adelante—, y no estaría de más hacer aquí algunas consideraciones especulativas sobre tal tipo de formulación.

Efectivamente, esta representación necesita algunas enmiendas. En particular, requiere la introducción de demoras de tiempo, efectos no lineales e interacciones de orden más elevado, lo que probablemente haría prohibitivo todo el modelo para el ecólogo nacido en el primer cuarto del siglo xx. Tal como está, es interesante considerar la matriz de los coeficientes de los productos de los números o intensidades de los elementos en interacción. Por ello, con la matriz de productos cruzados posibles, dados en el conjunto de ecuaciones (1), matriz que es:

$$\begin{array}{cccc}
 E^2 & EN_1 & EN_2 & EN_3 \\
 EN_1 & N_1^2 & N_1N_2 & N_1N_3 \\
 EN_2 & N_1N_2 & N_2^2 & N_2N_3 \\
 EN_3 & N_1N_3 & N_2N_3 & N_3^2
 \end{array} \quad (2)$$

está asociada la matriz de coeficientes de la forma cuadrática:

$$\begin{array}{cccc}
 0 & -a & -b & 0 \\
 e & -f & -q & -h \\
 0 & i & -j & -k \\
 0 & l & -m & -n
 \end{array} \quad (3)$$

Según los valores de los coeficientes, las interacciones pueden ser más o menos fuertes. De los datos empíricos parece desprenderse que las especies que interaccionan débilmente con otras lo hacen con un gran número de ellas. Recíprocamente, especies con fuertes interacciones son, con frecuencia, parte de un sistema con un número pequeño de especies sometidas a fluctuaciones pronunciadas.

Como sea que las tasas de cambio representadas por las expresiones (1) dependen de los valores actuales de las variables y determinan los valores en el próximo instante de tiempo, las operaciones representadas en las expresiones (1) pueden percibirse como un proceso iterativo que funciona continuamente y tiende a un estado estacionario. El estado estacionario del sistema dependerá sólo de los valores de los coeficientes de interacción. Estados más transitorios dependerán de cambios en E y N no implícitos en las expresiones (como los cambios en el ambiente físico o sustracción o

inmigración de individuos de diferentes especies). Tales cambios, no considerados en la formulación original del ecosistema, pueden inducir a alteraciones incluso de los valores de los coeficientes de interacción.

El concepto de nicho ecológico tal vez resulte innecesario, pero permite una simplificación, siempre bien recibida, de la jerga ecológica. Tal como se utiliza comúnmente este término, un nicho agrupa las especies que se comportan de una manera similar en el sistema. Esta similitud puede deducirse de los valores de los coeficientes de interacción de las especies en cuestión con otros elementos del sistema. Si los valores son idénticos, no se puede hacer ninguna distinción ecológica entre los grupos, todos pertenecen a la misma especie. Un nicho puede construirse agrupando las especies para las que los signos de los coeficientes son los mismos —por ejemplo las especies 2 y 3 en las expresiones (1)— y los valores numéricos no resultan muy diferentes. Las especies en competencia tienen los mismos signos, siendo la competencia más importante cuanto más próximos resulten los valores numéricos de los coeficientes.

La competencia es, pues, el resultado de la combinación de dos *feedback* negativos paralelos, de los que deriva un *feedback* positivo (figura 2). Siguiendo el hilo de esta argumentación, llegamos a otra definición de nicho: dos especies pertenecen al mismo nicho si existe algún tipo de *feedback* positivo entre ellas o, por lo menos, uno que no sea negativo. Excepto en casos de malfuncionamiento extremo, este *feedback* positivo resulta de dos *feedback* negativos paralelos. Las especies en competencia utilizan los mismos recursos o son utilizadas por la misma pieza del ecosistema. Si, después de todo, es deseable disponer de una definición de nicho, ésta sería quizá la única operativa.

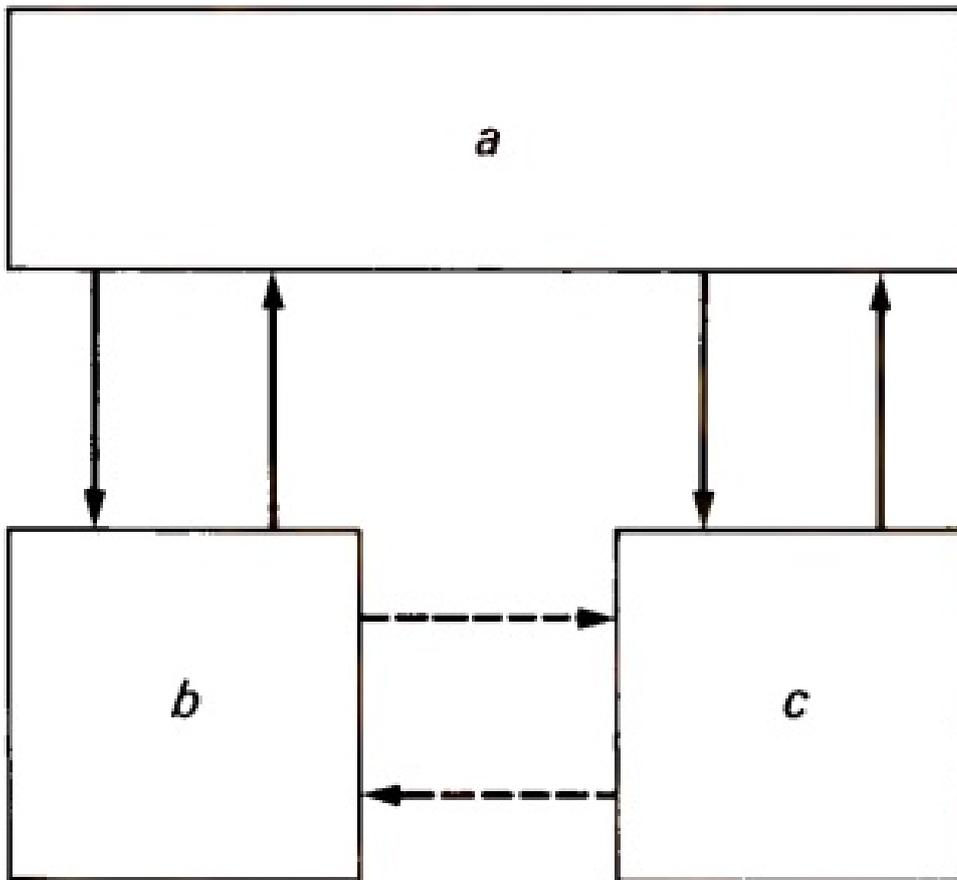


Fig. 2. Utilización de un mismo recurso, *a*, por dos especies *b* y *c*. Se establecen circuitos recurrentes negativos o estabilizadores entre *a* y *b*, y entre *a* y *c*. El resultado es un posible circuito de *feedback* positivo entre *b* y *c*.

ENERGÍA Y REGULACIÓN DE SU FLUJO

La adopción de un punto de vista cibernético puede tal vez ayudar a destacar un punto muy importante y a menudo olvidado. Los dos elementos que están relacionados en un *feedback* no son equivalentes; existe una asimetría básica entre ellos. Para simplificar, cuando un depredador mata y come una presa, la presa no tiene memoria del hecho, pero el depredador recibe energía y se satisface. Uno de los elementos proporciona un exceso de energía y el otro utiliza una pequeña parte de esta energía para mantener un estado interno más estable. En otras palabras, cada interacción representada por una intersección en las expresiones (1) es un nudo de intercambio de energía o, más propiamente, un punto de regulación de energía. Cuando la energía pasa por

él, parte de la información —se espera que sea información redundante— se destruye.

Volviendo a las expresiones (1), veremos que en un estado estacionario, en donde $dN/dt = 0$, el total de los términos positivos en cada ecuación iguala el total de los negativos. Pero los valores absolutos de las tasas de cambio de cada lado del equilibrio pueden ser diferentes para las distintas especies. En las especies que presentan fuertes interacciones (especies dominantes, malas hierbas, plagas, etc.) la suma de los componentes, tanto positivos como negativos, es muy grande. Para las especies con interacciones poco acusadas o débiles, aunque seguramente exista un gran número de interacciones con muchas especies, la suma total es pequeña. En ecología es habitual incluir todos los factores que incrementan dN/dt en una tasa b y todos los factores que lo disminuyen en una tasa m . Entonces, las ecuaciones diferenciales de (1) tienen típicamente una solución de la forma

$$N_t = N_0 e^{(b-m)t}$$

Si $b = m$, la población de tamaño N se halla en estado estacionario, independientemente de esta condición, los valores absolutos de b y m son muy importantes. Representan el flujo de energía o el costo del funcionamiento del mecanismo cibernético. Un organismo con elevada fecundidad b y una elevada mortalidad m puede compararse a un termostato que utiliza una gran cantidad de energía térmica para funcionar como regulador. Evidentemente, gasta más y es un regulador, pero porque tiende a producir acusadas fluctuaciones. La única cualidad positiva de este aparato sería su capacidad para funcionar bajo una amplia gama de condiciones: es de esperar que sea poco preciso, pero resistente a las fluctuaciones externas.

Los ecólogos que utilizan las ecuaciones de Lotka (1956) y Volterra (1926) no han destacado su asimetría, probablemente porque la han aceptado como cosa trivial. La asimetría energética merece, sin embargo, una mayor consideración, ya que es posible asociar algunas nociones relacionadas con la entropía a la acción de aquellos puntos de regulación de energía. Además, una parte de la información se destruye en el funcionamiento de los puntos de regulación de energía, por lo menos en forma de organización y memoria de las presas que son muertas.

Las intersecciones de cualquier conjunto de expresiones como (1) son también lugares de producción de entropía. Nótese que cada par de especies parece estar asociado en dos puntos, simétricos en posición, pero diferentes en

relación con la entropía. Es decir, la matriz (2) es simétrica, pero la (3) no lo es. Las especies que interactúan fuertemente (comiendo demasiado, alimentándose ineficientemente, produciendo demasiados descendientes, por ejemplo, las especies de las dunas de arena, del plancton y de otros ecosistemas similares) representan los lugares de una producción bastante elevada de entropía.

Si fuéramos capaces de confeccionar un cuadro adecuado para cada ecosistema basándonos en el modelo de expresiones (1), probablemente podríamos deducir la cantidad relativa de entropía total, producida en el mantenimiento del sistema, a partir de la matriz de coeficientes. Supongamos, para comparar, que la biomasa total de dos sistemas es similar. Si uno de los sistemas que se comparan contiene más especies y las interacciones entre ellas están asociadas, por término medio, a unos intercambios de energía más débiles y a una destrucción de información menor, se puede decir que en este sistema un mismo incremento de entropía conduce a un sistema más complejo, lo que implica una mayor cantidad de información. El coste termodinámico para mantener tal sistema en funcionamiento sería relativamente menor.

ESTABILIDAD

El concepto de estabilidad aparece frecuentemente en las discusiones sobre ecología. Como implica el modelo de expresiones (1), los cambios en el tiempo de cualquier sistema deben orientarse en el sentido de aumentar la constancia numérica. Esta constancia puede denominarse estabilidad. La estabilidad es la consecuencia de las interacciones dentro del sistema. Pero la estabilidad, tal como se usa normalmente en ecología, tiene algo que ver con las variaciones exógenas de los parámetros, como E , N_1 , N_2 , ..., causadas por agentes externos al sistema. Si estos parámetros cambian muy frecuentemente (cambios climáticos, destrucción de organismos por agentes imprevistos, etc.) el término estabilidad se usa entonces para designar la capacidad del sistema de permanecer razonablemente igual a sí mismo a pesar de los cambios. Aquí corresponde el concepto de estabilidad de MacArthur (1955), que presupone la existencia de vías alternativas del flujo de energía, cuya elección viene impuesta por las circunstancias externas.

Estos conceptos de estabilidad son bastante diferentes y los ecólogos vacilan frente a tales conceptos o quedan confundidos por ellos. Para evitar confusiones, sin complicar el vocabulario ecológico, es posible hablar

directamente de que el sistema está alcanzando un estado estacionario bajo condiciones constantes, en el primer caso; y sin embargo, que el sistema presenta una resistencia mayor a los cambios de origen externo al mismo, en el segundo caso. Esta resistencia se paga con un flujo de energía mayor y un número de elementos interactuantes más reducido, bastante poco especializados en sus interacciones recíprocas, tal como representan los coeficientes de la matriz (3), en la que sólo unos pocos son significativos, con valores absolutos uniformemente elevados, mientras que la mayoría tienen valor cero.

Pongamos esto de nuevo en el lenguaje de la teoría de la información. En el primer tipo de estabilidad, el estado siguiente del sistema es predecible desde el interior del sistema, el sistema contiene mucha información y los nuevos hechos añaden sólo pequeñas cantidades de información. En el segundo caso, el futuro es menos predecible, el sistema contiene menos información y cada hecho representa una fuente relativamente importante de información. Por esto, la estabilidad frente a las fluctuaciones externas cuesta más cara que la estabilidad del estado estacionario.

No obstante, puede que después de todo no sea necesario usar la palabra «estabilidad». Leigh (1965) habla solamente de «frecuencia de fluctuaciones» como una buena definición operativa de lo que tiene en mente. Es importante el que la frecuencia de fluctuaciones esté relacionada con un término en el que el cociente producción/biomasa resulta ser un factor importante. La «frecuencia de fluctuaciones» es mayor cuando este cociente es alto, de manera que la «frecuencia de fluctuaciones» viene relacionada con el inverso de la estabilidad en el primer sentido (de estado estacionario).

DIVISIBILIDAD DE LOS ECOSISTEMAS

Cualquier modelo similar a las expresiones (1) puede subdividirse de muchas formas posibles. Es importante la distribución de los signos y de los órdenes de magnitud de los coeficientes de interacción. La misma dualidad que se reconoce en un simple circuito de interacción puede también reconocerse en grandes conjuntos. Podríamos trazar una línea situando las plantas a un lado y los animales al otro, o bien hacer más subdivisiones aplicando alguno de los conceptos de nicho. También podríamos separar de manera más realista segmentos del ecosistema delimitando una superficie frontera en el espacio real del biótomo. A través de cualquiera de esas fronteras, imaginarias o reales, hay un intercambio de energía y los intercambios y propiedades de

cada una de las dos partes del ecosistema pueden promediarse de manera que los dos subsistemas interactúen en la frontera de manera muy similar a un *feedback* simple. Existe siempre una regulación: un subsistema controla más y el otro está más controlado, y una de las partes paga con un mayor gasto de energía que la otra. Cualquier ecosistema en estudio debe delimitarse arbitrariamente, pero siempre deberemos recordar que los límites impuestos son abiertos y que el tipo de interacción que se desarrolle a través de estas fronteras depende de las propiedades respectivas de los dos subsistemas a cada lado de la delimitación. Con condición se desvanecen, afortunadamente, todos los problemas derivados de definir ecosistemas cerrados, superorganismos delimitados, etcétera.

Para aclarar estas ideas, supongamos que englobamos las plantas o los productores primarios en una sección y los animales en la otra. Es obvio que este sistema puede hacerse equivalente al modelo discutido anteriormente de un depredador y su presa. Las plantas suministran la energía, sufragando todos los gastos de energía, y la interacción entre las dos secciones actúa a modo de punto de regulación, permitiendo la transmisión de energía de las plantas a los animales. Tengo la sensación de que aplicar el concepto de nicho a cada una de las secciones de esta participación es hacerlo demasiado general, pero resulta formalmente posible. Aplicar este concepto a cualquier subsección unida a otras por medio de fronteras asimétricas parece apartarse demasiado de la noción usual, pero no puedo rechazar la idea.

Si se prefiriera partir nuestro pastel ecológico de acuerdo con el espacio real, se podría, por ejemplo, separar el bentos del plancton en una masa de agua. En este caso, aunque ambos subsistemas contengan claramente plantas (productores primarios) y animales (consumidores) existe todavía algún intercambio asimétrico a través de la frontera, del mismo tipo que en el caso anterior. En general, el bentos es más controlador y consume más energía, y el plancton está más controlado. Los elementos de interacción entre subsistemas son los siguientes: el plancton se sedimenta, o es atraído por los filtradores, y los nutrientes se regeneran en el fondo y, una vez disueltos en el agua, pueden ser utilizados de nuevo por el plancton. El resultado es un flujo neto de energía química, asociada con la materia orgánica, hacia el bentos. El plancton paga la mayor parte de los gastos.

La organización del ecosistema en el espacio está relacionada estrechamente con los gradientes a través de fronteras asimétricas o con la existencia de tales fronteras. Vale la pena añadir algunas consideraciones que nos ayuden a darnos cuenta de la importancia de la extensión espacial de los

ecosistemas. Un ecosistema puede ser considerado como la vía material seguida por la energía que entra en forma de fotones y se marcha hacia un sumidero de energía. Un modelo muy simple de ecosistema se podría construir con alguna sustancia fluorescente en la que los fotones incidentes empujaran a los electrones más allá de sus órbitas. Más tarde, los electrones caerían de nuevo en las órbitas de energía más baja produciéndose luz de cierta longitud de onda. Como ejemplo de ecosistema real con un grado similarmente bajo de organización, podemos pensar en un ecosistema pelágico en agua turbulenta. La distancia media entre productores y consumidores es pequeña y uniformemente distribuida; la energía que entra en el sistema por medio de la fotosíntesis se disipa en poco tiempo y en un espacio limitado. En otras palabras, la vía media de las moléculas energéticas orgánicas tiene solamente unos pocos centímetros de longitud y el ciclo de los elementos se completa en la misma escala de dimensiones.

En aguas más estables y estratificadas, difusión y mezcla son menores en la dirección vertical que en la horizontal y el gradiente de luz y energía es decisivo. El centro de gravedad de la distribución de los animales es más profundo que el centro de la distribución de las plantas, y las bacterias están situadas, por término medio, aún a una mayor profundidad. Aquí, la distancia media entre el punto en que los fotones aumentan el nivel de energía de algún elemento del sistema y el punto en el cual tal elemento deja los organismos tiene un valor de varios metros. Cuanto más largas sean las trayectorias medias de los átomos de los diferentes elementos en sus ciclos más se retardan los ciclos respectivos. El ecosistema se ha extendido en el espacio.

Un ecosistema, como cualquier estructura persistente, tiene algunas propiedades en común con el estado sólido, expresadas en la capacidad de construir mecanismos. La comparación entre un gas y una máquina constituida por partes sólidas puede ser útil. Una fuerza aplicada a un gas transmite movimiento a sus moléculas; pequeños remolinos representan un tipo de estructura, porque hay un cierto orden y predictibilidad asociados con ellos. Pero es un grado muy bajo de organización en lo que a transporte de energía se refiere: la energía produce un movimiento desordenado de moléculas y se pierde como calor. Sin embargo, en un mecanismo compuesto por palancas rígidas sólo se produce calor en los límites de las estructuras sólidas donde hay fricción, y sólo aquí se puede encontrar una similitud con el comportamiento de un gas. Pero las moléculas de un cuerpo rígido tienen una libertad limitada, se mueven de una manera ordenada, impelidas por energía asociada con una estructura que no se degrada con el tiempo. En un

mecanismo constituido por partes rígidas, la energía se transfiere entre puntos distantes de un modo termodinámicamente barato.

Ahora, mi teoría es que los ecosistemas se comportan más bien como mecanismos sólidos que como gases, en el mismo sentido de que los ecosistemas transmiten energía a largas distancias, organizan el espacio y, al hacerlo, influyen los sucesos futuros. Como corolario, una medida de la organización del ecosistema puede encontrarse en la distancia media entre la fuente y el sumidero de energía. La distancia puede medirse probablemente ya sea en términos de espacio o bien de tiempo; en otras palabras, un sistema que mantiene un ciclo muy lento sobre una distancia corta puede equipararse, en términos de organización y de influencia en el futuro, a un sistema que circule más rápidamente, pero cuyo ciclo abarque un espacio mayor.

Quizás, en el fondo de su mente, el ecólogo esté agradecido a la cibernética por echar un tenue manto de respetabilidad sobre el desacreditado método del razonamiento por analogía. Pasos más avanzados en la misma línea resultan, ahora, justificados.

PRINCIPIO BÁSICO DE ORGANIZACIÓN

En cualquier lugar de la naturaleza se pueden delimitar superficies arbitrarias, y arbitrariamente declararlas fronteras de separación entre dos subsistemas. Estas fronteras resultan más a menudo asimétricas que simétricas; separan dos subsistemas que, aunque delimitados arbitrariamente, presentan diferentes grados de organización. Existe algún intercambio de energía entre los dos subsistemas en el sentido de que el subsistema menos organizado da energía al más organizado y, en el proceso de intercambio, se destruye algo de información en el menos organizado y se gana en el más organizado. Desde el punto de vista de la ciencia general tal vez resulte útil (aunque escape del punto de vista de la ecología) recordar unos cuantos de estos acoplamientos: gas/diablillo de Maxwell, conductor eléctrico/semiconductor, atmósfera/mar, ambiente/termostato, sustrato/enzima, enzima/ARN, citoplasma/animales, presa/depredador, plancton/bentos, comunidades agrarias/sociedades industriales.

En todos estos ejemplos, el segundo subsistema sufre cambios más predecibles a través del tiempo. Al hacerlo, almacena mejor la información y constituye un canal de información más eficiente. El primer subsistema está sujeto a un flujo de energía mayor y, de hecho, el segundo subsistema se alimenta del superávit de esta energía. Es una propiedad básica de la

naturaleza, desde el punto de vista de la cibernética, que cualquier intercambio entre dos sistemas de diferente contenido en información no lleva a una distribución o igualación de ésta, sino que aumenta la diferencia. El sistema con una mayor acumulación se enriquece aún más con el intercambio.

Generalizando, el mismo principio es válido para las personas y las organizaciones humanas: cualquier intercambio aumenta la información de la parte ya mejor informada. Es pertinente dar aquí al concepto de información el significado de algo a lo que se llega por una sucesión de decisiones y que influencia el futuro; sin embargo, sería también adecuada cualquier definición estricta en términos probabilísticos.

La unidad de estos intercambios de información es un suceso que tiene lugar entre dos elementos *A* y *B*. Supóngase que el elemento *A* presenta una posición más indeterminada y un futuro menos predecible, estando asociada su posición a una nube de probabilidades más difusa. Este elemento lleva, y puede liberar, más energía. El elemento *B* presenta las propiedades opuestas. El suceso interaccionante debe ocurrir más cerca de *B* que de *A*, y la memoria del elemento *A* será aniquilada en la interacción. Si hay un aumento del contenido de información, se va acumulando en *B*. Tomar decisiones significa fricción y los gastos corren a cargo principalmente de *A*. En relación con esto, las ideas de Landauer (1961) son muy adecuadas desde el punto de vista del ecólogo.

Estas relaciones están compendiadas en una organización jerárquica y se reflejan a cada nivel. Cualquier organización puede ser analizada desmembrándola en bloques cada vez más pequeños; el modelo de toda la organización se refleja en cada una de las subdivisiones por diferencias de organización a cada lado de las delimitaciones y en el intercambio de energía a cada nivel. Tales análisis nos liberan de la necesidad de definir ecosistemas que sean más o menos cerrados.

DIVERSIDAD

El ecosistema puede ser considerado como un canal que proyecta información hacia el futuro (Margalef, 1961a). La distribución de individuos en especies proporciona una medida preliminar de la amplitud del canal de información. Un ecosistema puede compararse con un mensaje transmitido por medio de un cierto código. Si los números de individuos de las especies *a*, *b*, ..., *s* son respectivamente N_a , N_b , ..., N_s , y N es el número total de individuos, la probabilidad de que un individuo pertenezca a la especie *i* es p_i ($p_i = N_i/N$) y

el contenido medio de información por individuo puede expresarse mediante una de las dos formas siguientes:

$$D = -\sum p_i \log_2 p_i \quad (4)$$

$$D = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s!} \quad (5)$$

Ambas expresiones se han tomado de la teoría de la información, pero, independientemente de su significado en aquel contexto, son útiles como funciones con un valor mínimo, cuando todos los individuos pertenecen a la misma especie, y un valor máximo, si cada uno pertenece a una especie diferente. Ambos límites hipotéticos son igualmente improbables para una comunidad natural. Los valores reales son intermedios, con un margen considerable de variación en lo que puede llamarse «diversidad».

Es curioso, y casi una perversión del pensamiento ecológico, que el interés de los ecólogos haya sido atraído por la regularidad en el número de individuos de las diferentes especies presentes en un ecosistema cuando se disponen por orden de abundancia decreciente. Una aproximación más simple a una serie de este tipo sería considerarla como una expresión de la riqueza y variedad de las especies y, en consecuencia, de la capacidad de contener información de una asociación.

Para un coleccionista de mariposas que está planeando una campaña de recolección sería de sumo interés la diversidad de las faunas locales de lepidópteros. Un área con una mayor diversidad de mariposas proporcionará un mayor número de especies y más valiosas, porque albergará una proporción más elevada de variedades raras. Es evidente que esto difícilmente se puede considerar una demostración de la utilidad de los índices de diversidad. Un proyecto de investigación cuyo objeto sea cartografiar la diversidad de la fauna de mariposas para orientar a los coleccionistas en la planificación de sus expediciones no conseguiría probablemente atraer ninguna subvención financiera. Otros puntos de vista serían más convincentes.

El ecólogo ve en cualquier medida de diversidad una expresión de las posibilidades de construcción de sistemas de *feedback*, o de cualquier tipo de relaciones, en un conjunto determinado de especies. En un ecosistema, una diversidad más elevada es indicación de cadenas tróficas más largas, mayor número de casos de parasitismo, simbiosis, etcétera. Sin embargo, la diversidad no es una expresión completa o adecuada de la amplitud del canal

de un ecosistema considerado como transmisor de información. Dado un mismo valor numérico de diversidad, calculado con las expresiones (4) o (5), una población planctónica, compuesta de individuos que continuamente cambian de posición en el espacio, obviamente proyectará al futuro una menor cantidad de información que una comunidad bentónica o terrestre cuyos individuos están fijos o se mueven de una manera determinada. Por otro lado, la analogía formal de las expresiones utilizadas para calcular los índices de diversidad a partir de las proporciones de los individuos que pertenecen a cada una de las diferentes especies, con las expresiones de entropía, no justifica por sí sola el basar las propiedades termodinámicas de los ecosistemas en los valores de los índices de diversidad.

La diversidad, como medida de organización, es un parámetro que debe ser cualificado. No es correcto hablar simplemente de diversidad; la referencia debe hacerse a un espectro de diversidad. Un espectro de diversidad empieza con un individuo (diversidad = 0). Luego se calculan diversidades sucesivas a medida que la muestra se va ampliando progresivamente. Espectros similares pueden centrarse en cualquier punto del ecosistema. Dos poblaciones pueden tener valores numéricos similares del índice de diversidad para un determinado tamaño de la muestra, pero presentar espectros de diversidad completamente diferentes. En algunos ecosistemas la diversidad aumenta casi indefinidamente cuando la muestra va siendo ampliada. Esto significa que a medida que el tamaño de la muestra se va haciendo mayor, se van añadiendo nuevas especies y la representación de las proporciones de las diferentes especies es siempre fluctuante; éste parece ser el caso de la selva tropical. Esta situación sugiere una estructura jerárquica del ecosistema en el espacio: pequeños grupos están organizados en grupos mayores, todos distintos, y éstos a su vez forman estructuras diferentes y mayores.

Bastante diferente es la estructura del plancton en agua turbulenta. La organización espacial está siendo destruida una y otra vez por la turbulencia. La diversidad puede ser excesiva en muestras pequeñas, pero, a medida que aumenta el tamaño de la muestra, enseguida se aplanan las curvas que representan la diversidad con relación al tamaño de la muestra, permaneciendo luego casi constante. Los ecólogos vegetales han tratado extensivamente los problemas estadísticos relacionados con la distribución de la especie en las comunidades vegetales. Como puede imaginarse, están más atraídos por comunidades como el bosque tropical. A este respecto debe reconocerse que no se ha encontrado hasta ahora ninguna evidencia de distribución uniforme o aleatoria en las

comunidades naturales, ni tan siquiera en las planctónicas. Todos los puntos de un ecosistema tienen propiedades únicas y es un mal comienzo suponer que se está trabajando con muestras de un «universo uniforme».

La configuración espacial de los ecosistemas es por sí misma un factor muy importante. Hay limitaciones topológicas en la interacción entre especies, de manera que el principio simple de acción de masas supuesto en las expresiones (1) no es estrictamente correcto. La estructura es muy importante, tal como resulta de los experimentos sobre la interacción depredador-presa en los que se introduce un modelo espacial de estructura (Huffaker, 1958).

DIVERSIDAD Y FLUJO DE ENERGÍA

Con referencia a la totalidad del ecosistema, un parámetro útil es el flujo de energía por unidad de biomasa (la producción primaria del sistema dividida por la biomasa total). La energía que entra se disipa casi toda en la respiración. Es también apropiado hablar de la entropía producida en mantener una unidad de biomasa en el ecosistema; ésta entropía es aproximadamente proporcional al flujo total de energía. Si un sistema tiene muchos niveles tróficos, el flujo de energía por unidad de biomasa es menor, debido a que una fracción de la energía pasa a través de diversos niveles. En un sistema sometido a cambios frecuentes en los que una proporción elevada de la materia de los productores primarios es descompuesta por las bacterias (importantes usuarios de energía con una biomasa pequeña), la energía es utilizada ineficientemente y se produce relativamente más entropía por unidad de tiempo y de biomasa que en un ecosistema más diverso y más eficiente. Puede aplicarse un argumento equivalente si se considera el ecosistema como un canal de información: en ambientes cambiantes o en sistemas poco organizados, el mantenimiento del canal es más costoso porque se requiere un exceso de fecundidad para compensar la pérdida de individuos. Un elevado nivel de ruido debe compensarse con la redundancia del mensaje. Este tipo de canal de comunicación es más costoso. Es fácil de entender por qué los ecosistemas con una mayor diversidad se mantienen con un menor flujo de energía por unidad de biomasa. Según la ley de Ashby, del requerimiento de variedad en los sistemas cibernéticos, un sistema formado por más elementos con mayor diversidad está menos sujeto a fluctuaciones.

Hay otro argumento más convincente para el ecólogo de campo. Imagínese un ecosistema para el que las oportunidades de asimilar y crecer

aumentan repentinamente. Cada especie no responde por igual a estas oportunidades, porque la tasa específica de crecimiento potencial varía de una especie a otra. Además, las especies que dependen de otras (por ejemplo, los animales que dependen de las plantas para su alimentación) responden con una cierta demora de tiempo al estímulo inicial de aumento de biomasa. Debido a ello, cualquier aumento de la relación producción/biomasa va acompañado de una disminución de la diversidad. En cambio, en la situación opuesta, cuando los nutrientes van siendo consumidos mientras el ambiente permanece constante, la maquinaria del ecosistema actúa de acuerdo con las expresiones (1) y se alcanza un máximo de diversidad. Se debe esperar que un aumento de biomasa, suponiendo la misma producción primaria, va asociado con un aumento de diversidad. Estos cambios de diversidad pueden deducirse también de la expresión (5). Puede apreciarse fácilmente que la sustitución de un individuo de una especie rara por un individuo de una especie frecuente (el caso de un aumento brusco de productividad) lleva a una disminución del valor de la diversidad, y viceversa.

Si B representa la biomasa y D la diversidad se podría imaginar que ambas magnitudes estuvieran relacionadas dinámicamente, si bien sólo de forma aproximada, de la siguiente manera:

$$\frac{d^2 B}{dt^2} = \frac{dD}{dt} \quad (6)$$

En las discusiones precedentes se ha sostenido que casi cada superficie impuesta sobre un ecosistema lo divide en dos territorios con distintos grados de organización, uno de ellos con un flujo de energía por unidad de biomasa más elevado. Deben esperarse también diferencias de diversidad correspondientes a dicha diferencia. Quizás el gradiente de diversidad en cualquier punto del ecosistema podría hacerse una función del gradiente de productividad, relacionando el gradiente de diversidad (no exactamente el mismo que el espectro de diversidad, pero relacionado con él) con alguna expresión de la forma:

$$\frac{d^2 B}{\partial t \partial x} \quad (7)$$

donde B es la biomasa, t es el tiempo y x es una dimensión en la dirección del gradiente medido. Evidentemente, habrá un flujo de biomasa producida desde el lugar donde se produce a una tasa más alta hacia el lado en el que la productividad es menor. Podemos repetir de nuevo que el sistema menos organizado alimenta al más organizado.

Tal ecología deductiva difícilmente puede calificarse de científica y parece más bien una construcción escolástica medieval. De hecho, la motivación de estos razonamientos ha derivado del estudio del plancton.

En el capítulo tercero se discutirá una serie de situaciones y problemas escogidos que llevan a este modelo teórico. No debe pensarse que es inútil este ejercicio intelectual con modelos cibernéticos, ya que descubre algunos aspectos insatisfactorios de los conceptos ecológicos habituales. Tómese, por ejemplo, la biomasa; una buena definición operacional puede ser la de cantidad de materia viva, expresada en gramos de carbono orgánico por metro cuadrado. Pero la biomasa es portadora de información, y, en los modelos cibernéticos, puede ser conveniente hacer equivaler aproximadamente la biomasa con la cantidad de información. Es también propio del campo de la cibernética hablar de cantidad de información conservada y comunicada en términos de un aumento determinado de entropía o un consumo determinado de energía, más bien que de cantidad de biomasa. De hecho, en los ecosistemas hay muchas cosas, además de la biomasa, que son muy importantes en la conservación de la información (como madrigueras, pistas, etcétera). Tómese, por ejemplo, la madera muerta de un bosque, tanto la que se encuentra todavía en pie como la caída en el suelo. Ya no es materia viva, pero es enormemente importante como elemento estructural. Se podría preguntar si esta madera debería incluirse en el concepto revisado de «biomasa».

ASPECTOS MICROSCÓPICOS Y MACROSCÓPICOS DEL ECOSISTEMA

Casi inconscientemente se ha ido pasando de la consideración de las relaciones elementales en el ecosistema, con la respuesta de una población a un cambio ambiental o la interacción entre un depredador y su presa, a los *feedback* cibernéticos y a la multiplicidad y organización de un gran número de estos circuitos recurrentes. Casi todo el mundo estará de acuerdo en que sería difícil, pero posible teóricamente, describir las interacciones entre dos especies, o quizá tres, de acuerdo con las ecuaciones propuestas por Volterra

y Lotka. Esto puede hacerse con la formulación diferencial ordinaria como en las expresiones (1) o de una forma cibernética más elegante. Sin embargo, parece desesperanzador tratar los sistemas reales; en primer lugar porque son demasiado complejos y en segundo lugar porque se necesita conocer muchísimos parámetros que resultan desconocidos. Por ello, no se puede utilizar la fórmula mágica «meter los datos en la computadora», que es la panacea de los que esperan milagros del *feedback* entre hombre y máquina. Desde el punto de vista práctico del ecólogo medio, carece de sentido intentar escribir un sistema de ecuaciones similar a (1) para todos los componentes de un hayedo.

Es posible, sin embargo, enfocar el problema desde otro ángulo. La biología conoce, o pretende conocer, algo sobre la organización del cerebro; en cambio, no puede permitirse aún obtener una descripción detallada de la red de conexiones neuronales reales, ni está particularmente interesada en ello. Muchas de las propiedades generales del cerebro pueden deducirse del número total de neuronas, de las relaciones topológicas y de las estructuras jerárquicas. El número de conexiones posibles, de niveles funcionales, etcétera, puede estimarse y ser útil para la evaluación de los resultados experimentales. Lo mismo ocurre con los ecosistemas. Es posible escapar del análisis «microscópico» del sistema, es decir, del conocimiento detallado de todas las acciones y reacciones elementales. El punto de vista «macroscópico» está más cercano a la termodinámica y la cibernética, y permite el manejo de conceptos tales como el flujo de energía por unidad de información conservada, espectros de diversidad, etcétera. Volterra (1926) apuntó tales posibilidades. Kerner (1957, 1959), en dos artículos muy estimulantes que siguen las nociones de la mecánica estadística, ha dado un gran paso introduciendo el concepto de «temperatura talándica». Éste concepto es un típico ejemplo de una propiedad macroscópica, ya que está positivamente correlacionado con el flujo de energía por unidad de biomasa e inversamente correlacionado con la diversidad.

Además de vislumbrar en la ecología del mañana un uso más extensivo de tales propiedades o parámetros «macroscópicos», espero que la consideración de la casi ilimitada divisibilidad de los sistemas y la asimetría de las intersecciones entre los subconjuntos sean la clave de la comprensión de la organización de los ecosistemas.

Sucesión ecológica y explotación humana

SUCESIÓN

Los ecosistemas reflejan el ambiente físico en el que se han desarrollado y los ecólogos reflejan las propiedades de los ecosistemas en los que han crecido y madurado. Todas las escuelas de ecología están fuertemente influenciadas por los *genius loci* arraigados en el paisaje local. Los ecólogos del «desierto», que trabajan en países áridos donde las fluctuaciones climáticas influyen sobre comunidades poco organizadas, difícilmente aceptarían como base apropiada para una teoría ecológica los puntos de vista manifestados en el capítulo anterior. Sólo hay que examinar los libros de Andrewartha y Birch (1954) y de Bodenheimer (1958) para convencerse de ello. La vegetación en mosaico de los países mediterráneos y alpinos, sujeta durante milenios a una interferencia humana, ha dado origen a la escuela fitosociológica de Zürich-Montpellier, con Braun-Blanquet como el exponente más representativo de un sistema de descripción de los ecosistemas semejantes al de una clara y cuidadosa teneduría de libros o sistemas de archivos. Escandinavia, con una flora pobre, ha producido ecólogos que cuentan cada yema y cada brote. Es lamentable que la selva tropical, el modelo más completo y más complejo de un ecosistema, no sea un lugar propicio para la producción de ecólogos. Y resulta natural que los amplios espacios y las transiciones graduales de los paisajes de Norteamérica y Rusia hayan sugerido enfoques dinámicos en la ecología y en la teoría del clímax. En estas áreas el concepto de sucesión, una de las grandes y fructíferas ideas de la ecología clásica, ha sido mejor formulado. Este concepto constituye una importante contribución de los ecólogos de campo, introducida originariamente por Dureau, A. P. de Candolle, Humboldt y otros hace más de siglo y medio, y que fue desarrollada principalmente en América a principios de siglo por Cowles y Clements.

La sucesión se considera como la ocupación de un área por unos organismos implicados en un proceso incesante de acción y reacción que, con el tiempo, conduce a cambios tanto del ambiente como de la comunidad, sufriendo ambos una influencia y un ajuste recíprocos y continuos. El punto más importante es que la sucesión consiste en un cambio regular y dirigido. Pueden reconocerse tendencias inconfundibles que permitan predicciones, pero evidentemente solo a un nivel «macroscópico».

En ecología, la sucesión ocupa una posición similar a la de la evolución en biología general. El paralelismo se extiende igualmente a algunas dificultades conceptuales. Todo el mundo parece estar de acuerdo en que la evolución supone un «progreso». Pero las definiciones de progreso a menudo son imprecisas o contradictorias. La comparación de una serie de especies que probablemente representan eslabones de una cadena filogenética no siempre permite poder abstraer unas tendencias de aplicación general. Algunos paleontólogos, a la vista de algunas direcciones obvias de la evolución, han preferido solventar el problema inventando nombres como «ortogénesis». Haciendo esto se comportan como algunos ecólogos, aquellos que profesaban y profesan la creencia, todavía extendida, de que una buena manera de ocultar la ignorancia consiste en inventar algún nombre hermoso de sonido griego. En general, los ecólogos están de acuerdo en que la sucesión sigue una dirección, pero las opiniones difieren cuando se quiere formular de una manera concreta una definición operativa, o tan sólo algunos criterios o características comunes de la tendencia habitual.

Sobre la sucesión existe un importante conjunto de datos y de especulaciones. Los datos brutos consisten en sucesiones observadas realmente, incluyendo la descripción de diferentes estadios en el tiempo, o bien, más frecuentemente, en una reconstrucción ideal basada en ecosistemas observados simultáneamente en diferentes lugares. Estas «instantáneas» pueden serias para producir lo que se supone que representaría una sucesión natural. El estudio de la evolución, que postula ciertas relaciones de ascendencia entre ciertas especies, las cuales conoce únicamente en base al material fósil, está sujeto al mismo tipo de críticas que el ecólogo que esboza un esquema ideal de sucesión en el tiempo, enlazando varias comunidades que ha observado en diferentes lugares y a un mismo tiempo. En ambos casos, las ordenaciones propuestas no están basadas en secuencias observadas, sino en criterios abstractos que definen cuáles serían los cambios que deberían esperarse durante la evolución o durante la sucesión. Existe un cierto número

de principios operativos, utilizados para clasificar y seriar los diferentes estadios de las sucesiones hipotéticas, que no son siempre explícitos.

Entre los criterios más destacados están los siguientes: durante la sucesión hay una tendencia hacia el aumento de la biomasa, la estratificación, la complejidad y la diversidad. Algunas veces, asimismo, se asume una maximización de la producción total. Otro criterio utilizado frecuentemente es el incremento de estabilidad, es decir, la reducción de la frecuencia de fluctuaciones y una mayor independencia de los cambios ambientales. En muchos casos, la sucesión va ligada a características geográficas y entonces resulta evidente la importancia de los climas locales para los diferentes estadios: algunos climas producen una detención, total de la sucesión, de modo que la comunidad no pasa de un cierto estadio; bajo condiciones menos restrictivas, la progresión puede ser simplemente retardada y el mismo desarrollo del ecosistema puede contribuir a alterar el clima y a introducir futuros desarrollos de los estadios de la sucesión.

UN NUEVO ENFOQUE DE LA SUCESIÓN

Acabo de esbozar una introducción más o menos clásica sobre el problema de la sucesión. Ahora bien, si examinamos la sucesión desde el punto de vista desarrollado en el capítulo anterior, resulta ser un proceso de autoorganización que ocurre en cualquier sistema cibernético que tenga las propiedades de un ecosistema. Un ecosistema capaz de autoorganización puede pasar por diferentes estados; cualquier cambio que lleve a un estado más resistente a nuevas alteraciones es asimilado inmediatamente. Seguramente se puede decir que cualquier sistema formado por organismos que se reproducen e interaccionan entre sí debe proseguir hasta desarrollar un tipo de conjunto en el que la producción de entropía por unidad de información almacenada y transmitida sea mínima.

Las estructuras que perduran en el tiempo son las de mayor capacidad para influenciar el futuro con el menor gasto de energía. El proceso de la sucesión es equivalente a un proceso de acumulación de información. Los estadios iniciales, pobremente organizados, reciben el impacto completo del ambiente y cualquier cambio que éste experimente. Los individuos de las diferentes especies son destruidos selectivamente. El proceso de adquisición de información debe ser alimentado por una producción excedente de nuevos organismos. El flujo de energía relativo es alto y representa el coste de la acumulación de información. Con el tiempo, la información adquirida se

manifiesta con una nueva organización del ecosistema. Esta organización tiene en cuenta los cambios predecibles del ambiente e incluso controla el ambiente, de manera que en el futuro son necesarios cambios mucho menores de la comunidad para mantenerse en la ocupación estable del área. Se transmite más información en el tiempo, y el ambiente, como fuente de nueva información, es menos importante que al principio del proceso. Se puede decir que el ecosistema «ha aprendido» las variaciones ambientales, de manera que antes de que tenga lugar un cambio, el ecosistema está ya preparado para él, como acontece en los ritmos anuales. De este modo, el impacto del cambio, y la información nueva introducida, son mucho menores.

Una propiedad general de muchos sistemas es que la información adquirida se utiliza subsecuentemente en cerrar el paso a nuevas entradas de información. En general, el desarrollo de una personalidad implica la utilización de información para hacerse impermeable a nuevas fuentes de información; es evidente que esto resulta lamentable, especialmente en la personalidad científica. Es conocido lo difícil que resulta con frecuencia hacer aceptables nuevas ideas a un científico obstinado; sólo los jóvenes son receptivos a las numerosas sugerencias procedentes del mundo exterior. Patten (1961), en un artículo muy original, nos llama la atención sobre el interés de un juego de Von Neumann, en el que uno de los dos jugadores procura ganar información del otro para utilizarla en bloquear la adquisición de información procedente del otro. Patten añade que la solución de tales paradojas es un problema fundamental de regulación. Esta paradoja, trasladada al campo de la ecología, significa que la comunidad procura ganar y gana información del ambiente, solamente para utilizar esta información acumulada en bloquear cualquier nueva asimilación de información. Este proceso es la sucesión.

Una teoría de la sucesión basada en estas consideraciones satisfaría la prueba de ser explicativa y predictiva. Pero la predicción tiene que limitarse al nivel «macroscópico». La predicción de los detalles es imposible. Un ecosistema es una construcción histórica, tan compleja que cualquier estado real tiene *a priori* una probabilidad despreciable. Lo mismo se aplica a la teoría evolutiva: algunas tendencias generales pueden ser fijadas y determinados desarrollos futuros pueden incluso predecirse, pero nadie espera una predicción extendida a los detalles menores de estructura y función.

CAMBIOS DURANTE LA SUCESIÓN

Es difícil resumir toda la información disponible sobre la sucesión. Yo lo he llevado a cabo con algunas comunidades marinas (Margalef, 1962b), y muchos textos de ecología ofrecen valiosos capítulos sobre sucesión vegetal. De los datos pueden abstraerse algunas tendencias comunes. Desde luego, tales tendencias se refieren exclusivamente a los caracteres o propiedades que se vienen denominando «macroscópicas».

La biomasa aumenta durante la sucesión como, casi siempre, lo hace la producción primaria; sin embargo, la relación producción primaria/biomasa total disminuye. La diversidad muy frecuentemente aumenta. Algunas veces la diversidad aumenta hasta cierto valor y entonces disminuye ligeramente de nuevo en las etapas avanzadas de la sucesión. Pero tales situaciones pueden describirse probablemente mejor en términos de espectros de diversidad. Un espectro de diversidad de tipo rectangular es reemplazado por un espectro de tipo diagonal. Kershaw (1963), Pielou (1966) y otros autores han tratado de estos problemas. Según Pielou, durante la sucesión la diversidad de especies disminuye y la diversidad de motivo (*pattern diversity*) aumenta; es decir, la diversidad y la organización pasan a niveles superiores. Podemos comparar un ecosistema bien desarrollado y maduro a un cuadro de los grandes maestros clásicos, mientras que un ecosistema en vías de desarrollo estará más cerca, en cuanto a su espectro de diversidad, de algunas formas del llamado *op art*. (Incidentalmente, podemos decir que la diversidad y la teoría de la información son extraordinariamente útiles en el análisis de creaciones artísticas).

Durante la sucesión se produce un aumento de la proporción de materia inerte o incluso muerta, con una tasa de respiración baja, como madera, caparazones, etcétera. La proporción de estructuras, tales como galerías, pistas, marcas de territorios, que pueden ser consideradas como almacenes de información, también aumenta. Las fluctuaciones están amortiguadas y los ritmos pasan, de ser reacciones directamente inducidas por agentes externos, a ser respuestas indirectas a estímulos asociados con factores de significación ecológica; la tendencia última es hacia los ritmos endógenos.

El aumento de diversidad está relacionado con una multiplicación de los nichos ecológicos, un proceso que comporta cadenas tróficas más largas y una especialización mucho más estricta. A juzgar por los datos de eficiencia alimentaria de los animales, parece que los animales en el extremo superior de cadenas tróficas largas y los animales de hábitos más especializados muestran una mayor eficiencia. Esto conduce a una mayor ganancia total en eficiencia en las etapas más avanzadas de la sucesión.

En las etapas finales de la sucesión, se alcanza una constancia relativa del número de individuos, y las poblaciones no están forzadas a reconstruirse rápidamente después de destrucciones drásticas y extensas. La tendencia natural es hacia una reducción del número de descendientes producidos y hacia una mejor protección de los jóvenes. Los medios de dispersión son también diferentes. Las especies pioneras están más adaptadas a una dispersión indiscriminada. En las comunidades vegetales iniciales de la sucesión, la mayor parte de las diásporas son transportadas por el viento, mientras que en las etapas finales las plantas con semillas dispersadas por animales son numerosas. De hecho, estas plantas están engranadas con los animales que pertenecen al mismo ecosistema, de manera que todo el ecosistema desarrolla una dispersión organizada. Solamente en los estadios iniciales de los ecosistemas existe en el ambiente una reserva importante y fluctuante de nutrientes valiosos. En las etapas más avanzadas, los organismos ejercen un control más vigoroso y la mayor proporción de elementos biogénicos está almacenada o retenida en los organismos vivos.

Los ecosistemas están compuestos de piezas prefabricadas replicables (los individuos de las diferentes especies). El aporte de especies es limitado; por ello, la sucesión no puede proseguir indefinidamente. La sucesión es un proceso asintótico. Sólo la evolución en el marco del ecosistema puede cambiar algo las cosas y permitir un nuevo progreso.

ETAPAS FINALES DE LA SUCESIÓN

En ecología es frecuente hablar de clímax como referencia a la etapa final de la sucesión, cuando el ecosistema está en equilibrio con la cantidad de especies existente y con las propiedades del ambiente local. El concepto de clímax ha llevado a una controversia sobre hasta qué punto los mismos cambios deben incluirse en la caracterización del ambiente. Este problema es más agudo en los casos en que las poblaciones y los ecosistemas son procesos, más que organizaciones «estables», como ocurre, por ejemplo, en los ríos. Muchos ecólogos, incluyéndome a mí mismo, no están inclinados en modo alguno a hablar de clímax con referencia al plancton de los ríos. El problema no es serio si está preparado para eludir la palabra «clímax» y puede hablarse, en su lugar, de ecosistemas menos y más maduros. Se está entonces en libertad de definir las condiciones de máxima madurez a las que otros autores pueden pegar la etiqueta de «clímax».

La sucesión no es necesariamente un proceso continuo. En las aguas litorales y poco profundas de los mares tropicales, extensas praderas de fanerógamas marinas (*Thalassia* y otras) cubren amplias áreas. Un ecosistema de estructura diferente, el manglar, se desarrolla en el borde del agua sustituyendo a la comunidad sumergida de fanerógamas marinas. Esta sustitución es otro paso en la sucesión ecológica, pero está ligado a la utilización de una fuente de anhídrido carbónico sustancialmente diferente. En la primera etapa, el anhídrido carbónico está disuelto en el agua en forma de ácido carbónico disociado, mientras en la siguiente etapa se encuentra en forma gaseosa. Estos pasos tan importantes y más bien discontinuos en la sucesión han sido denominados «relevos» (Dansereau, 1954), un concepto que puede resultar útil.

En términos de las expresiones (1) del capítulo precedente, la sucesión es el resultado de un progreso iterativo indefinido con un estado estacionario final hacia el que tienden las variables. Un conjunto de condiciones controla un conjunto de tasas de cambio de las mismas condiciones, y todo el sistema se dirige hacia un estado estacionario asintótico. Este estado podría llamarse clímax. Sin embargo, fluctuaciones imprevistas (imprevistas por la organización del ecosistema en el momento de su inicio) pueden cambiar los valores de los factores ambientales (E), o el número de individuos de algunas especies (N_i), alterando el funcionamiento estable del modelo. El proceso de autoorganización se detiene cuando las fluctuaciones son impredecibles, o inevitables. En el ambiente ártico, las rigurosas condiciones de vida que imperan durante parte del año limitan la adquisición de organización. La cantidad de organización que puede ser transmitida al próximo período vegetativo es bastante pequeña. Esto es característico de la tundra. Más al sur, en el cinturón de los bosques caducifolios, el desarrollo de la vegetación puede alcanzar una estructura más compleja, incluyendo árboles, pero debe existir aún un período de latencia y continúan excluidas numerosas formas de vida. Sólo mucho más al sur, en una parte de los trópicos, el ambiente es suficientemente estable como para permitir el avance indefinido de la sucesión y llegar a constituir ecosistemas de un nivel de organización muy alto. Algunos autores, como Connell y Orias (1964), no están de acuerdo en considerar que los trópicos están más próximos al equilibrio y que las zonas templadas se hallen en un estado sucesional de su desarrollo; la opinión de estos autores está probablemente basada en su especial interpretación del concepto de clímax.

Actualmente, los sistemas más maduros de la Tierra se encuentran en regiones de temperaturas más altas: los arrecifes de coral en el mar y la selva tropical en los continentes. Sin embargo, lo que pasa es que la estabilidad es un factor más importante que la temperatura, como se puede observar estudiando la distribución natural de los arrecifes coralinos. Además, pueden existir sistemas muy maduros en ambientes muy fríos con tal de que las heladas periódicas no destruyan los organismos. Las comunidades de las profundidades marinas, con gran diversidad (Hessler y Sanders, 1966), presentan todas las propiedades de los sistemas maduros: metabolismo bajo, número limitado de descendientes asociado con un cuidado intensivo de la prole, etcétera. Las comunidades de organismos que viven en las cuevas son también muy maduras. Evidentemente, dichos ecosistemas dependen de otros en las zonas iluminadas, por lo que respecta a la energía, pero esta dependencia no es importante en la consideración de aquellas propiedades que atestiguan un largo proceso de sucesión (y de evolución).

Es fascinante contemplar las posibilidades inherentes a los ambientes estables de lugares bastante fríos. Quizá tal situación se alcanzó en algún período primitivo de la historia del planeta; quizá la exobiología podrá algún día aportar ejemplos apropiados. En un sistema a temperatura alta se produce una cantidad de entropía más elevada en el intercambio de una cantidad fija de energía. En consecuencia, un sistema a alta temperatura no puede llegar tan lejos (no puede alcanzar el mismo grado de madurez) que un sistema equivalente a menor temperatura. Cualquier cosa que acelere los cambios y el flujo de energía en un ecosistema es causa de una reducción de su madurez potencial. Sin embargo, en la actualidad ocurre que los ambientes más estables se hallan en los trópicos.

LOS ECOSISTEMAS COMO PROCESOS

El estudio de la sucesión en el plancton plantea problemas fascinantes, Para empezar, los cambios observados en un lugar fijo (secuencias) son una combinación entre una verdadera sucesión y una traslación (el movimiento de las masas de agua). Si el agua se desplazara de manera uniforme, el problema se reduciría a escoger dos sistemas de coordenadas, uno fijado geográficamente y el otro moviéndose con el agua. Sin embargo, se impone una solución: se debe elegir un sistema fijo de coordenadas porque el movimiento del agua es demasiado complejo como para ajustar el estudio a un sistema deformable de coordenadas de referencia.

En las aguas corrientes, se presenta el mismo problema, quizá de manera aún más espectacular. En un río existen dos subsistemas: uno suspendido en el agua y el otro ligado al fondo. Mientras va fluyendo el agua, los organismos en suspensión se hallan sujetos a una sucesión, y las etapas más maduras se encuentran corriente abajo. Pero en un punto fijo el ecosistema mantiene una apariencia de estabilidad en su composición. A lo largo del curso de un río, las comunidades del fondo pueden considerarse como una sucesión de etapas, ya que las comunidades río arriba influyen las de los tramos inferiores, bien por la presión de colonización (enviando diásporas) o bien actuando sobre las condiciones del agua. Mientras que la influencia en el sentido opuesto no existe o es muy pequeña.

El plancton marino, el de los ríos y las poblaciones intermedias (las de estuarios), son paradigmas de un tipo de ecosistema que puede duplicarse experimentalmente en el laboratorio en cultivos continuos o quemostatos. Es imposible considerar un sistema de coordenadas de referencia en movimiento. Consideremos un río, en el cual los organismos suspendidos en el agua se multiplican. El agua fluye, arrastrando los organismos. Si el flujo fuera perfectamente laminar todo sería llevado por la corriente y el agua se quedaría sin seres vivos. Pero el flujo es turbulento, y algunos organismos se mueven de hecho contra la corriente principal, mientras que otros son arrastrados a una velocidad mayor que la media, pero todos, naturalmente, se multiplican. Como resultado, en un punto geográfico fijo se mantiene una población en la que la multiplicación compensa las pérdidas por arrastre, difusión y sedimentación. La población debe considerarse más bien un proceso que un estado u organización; es como una nube que se forma por un extremo y desaparece por el otro, manteniendo entre medio una forma y cierta apariencia de organización. Al tratar de un sistema de este tipo nos vemos obligados a proponer un enfoque muy amplio, refiriendo los acontecimientos a un sistema de coordenadas fijas geográficamente y manteniendo abierto cualquier elemento del ecosistema, con flujos e intercambios a través de todas las superficies fronterizas. Los diferentes equilibrios entre las aceleraciones y desaceleraciones locales de los diversos procesos contribuyen probablemente a cambios que pueden describirse en términos de madurez.

Supóngase que tenemos una suspensión uniforme de varios organismos, y que unos cuantos se mueven traspasando la línea que separa una mitad del espacio de la otra mitad. La población experimentará una dilución en una parte y una concentración en la otra. Este experimento puede hacerse fácilmente en un frasco de cultivo en forma de U, en el que las ramas están

separadas por un filtro de fibra de vidrio que permite el paso del líquido, pero no de las células. Si, después de un tiempo razonable para el desarrollo de una población mixta, se bombea por presión agua a través del filtro, aumentando el volumen de agua de un lado a expensas de la del otro lado, se ha obtenido de este modo una expansión y una contracción de sistemas equivalentes. He realizado a menudo este experimento con los estudiantes en las clases prácticas y el subsistema más diluido siempre reacciona rápidamente y muestra unas características de disminución de la madurez (diversidad baja y un mayor cociente producción primaria/biomasa). Simultáneamente, la madurez en la otra población aumenta. Es fácil entender que la tasa de división sea más reducida allí donde las células están más concentradas y que las células más dispersas puedan multiplicarse más rápidamente; haciendo esto, las segundas presentan un crecimiento limitado, por lo menos al principio, a una o pocas especies dominantes. El experimento es trivial, desde luego, pero estimula a progresar en el estudio de las relaciones entre organización, espacio y movimientos.

EXPLOTACIÓN

Una contribución importante del estudio del plancton a una teoría ecológica general es consecuencia de una de las propiedades esenciales de los ecosistemas pelágicos, el estar sujetos a una explotación continuada. El plancton en las aguas superficiales es una comunidad de expansión; continuamente se está sedimentando una fracción de los organismos planctónicos. Esta sustracción continua de una parte de la biomasa requiere una mayor tasa de producción primaria por unidad de la biomasa que queda, y la presión de selección favorece a unas pocas especies con una elevada tasa de aumento potencial, de manera que la diversidad es más bien baja. Las expresiones (6) y (7) del primer capítulo pueden aplicarse aquí. El plancton del agua superficial, al igual que el plancton de las aguas corrientes, está en un estado poco maduro; por esta razón, me resisto a hablar de clímax cuando hay que referirse a estos sistemas.

El plancton de las aguas superficiales es explotado por las comunidades de aguas más profundas (el bentos), y las poblaciones del curso alto de los ríos son explotadas por las poblaciones del curso bajo. Ahora estamos en situación de relacionar el concepto de madurez con el de explotación, Un sistema más maduro siempre explota a un sistema menos maduro, y la noción de intercambio a través de una frontera determinada puede ser de utilidad para

asignar la posición que corresponde a los sistemas adyacentes en una sucesión ideal. El problema puede plantearse apropiadamente mediante el siguiente razonamiento. Supóngase que tenemos dos sistemas adyacentes con diferentes grados de madurez. Si la sucesión avanza, cualquier línea que delimite unos valores determinados de los caracteres «macroscópicos» utilizados como indicadores de madurez (la diversidad, el cociente producción primaria/biomasa) debe desplazarse hacia el sistema que presentaba y presenta una madurez inferior, puesto que la madurez, de todo el complejo de subsistemas va aumentando. Pero si se da una fuerte explotación del subsistema menos maduro por el más maduro, aquella línea no tiene por qué moverse necesariamente. Esto es debido a que el exceso de producción, que el sistema menos maduro podría utilizar para aumentar su propia madurez, se va transfiriendo al otro subsistema. De este modo, el sistema menos maduro es mantenido en un estado estacionario de baja madurez por la explotación a que está sometido. Probablemente, en la naturaleza las cosas no están tan bien delimitadas; siempre se da una cierta explotación, pero parte del exceso de producción se utiliza para aumentar la madurez local.

En el desarrollo futuro de un tratamiento cuantitativo de este problema, deberá intentarse aunar el movimiento autónomo (pasivo) de los organismos y la explotación activa por parte del otro subsistema, en cualquier fórmula que exprese el intercambio a través de una frontera. Además, habrá que incluir los intercambios de nutrientes y materia orgánica que ocurran por fuera del cuerpo de los organismos vivos.

Las sucesiones son detenidas por las fluctuaciones del ambiente, que pueden equipararse a una explotación. De hecho, una helada que destruye tejidos vivos, o las catástrofes naturales que hacen desaparecer una parte importante de la población, representan real mente una explotación. La explotación produce un efecto de rejuvenecimiento en los ecosistemas explotados. Añadir un protozoo a un cultivo viejo de algas es suficiente para observar un rejuvenecimiento en la población de plantas, con un aumento del flujo de energía por unidad de biomasa y una composición pigmentaria correspondiente a etapas más jóvenes. De alguna forma, la adición de un nuevo nivel trófico a un sistema representa un cierto rejuvenecimiento de otros niveles tróficos inferiores, lo que aumenta la tasa de renovación.

El plancton es el ecosistema en el que se puede observar mejor el tenue equilibrio existente entre la sucesión y la explotación. Cambios en la turbulencia y estratificación de las masas de agua cambian el sentido del proceso hacia uno u otro lado. En agua turbulenta hay una pérdida importante

de algas unicelulares y el sistema es juvenil. Si el agua se estratifica, la sucesión avanza enseguida, pero lentamente, porque siempre existe cierto grado de explotación. Sólo se pueden encontrar sistemas planctónicos, relativamente maduros, en masas de agua estratificada.

FRONTERAS

La ecología descriptiva utiliza mapas con manchas de color que intentan representar diferentes tipos de comunidades o ecosistemas. La ecología es, por lo menos ha sido, muy propensa al formalismo, y el término «ecotono» fue introducido por Clements para designar la ambigua frontera entre manchas. En la etimología de dicho término hay por suerte una acertada referencia a una tensión, una sugerencia de algo dinámico que puede dar vida a las manchas del mapa. Tales fronteras pueden, en verdad, ser consideradas como lugares de tensión, donde dos organizaciones se encuentran e intercambian sus componentes respectivos, o como lugares donde están actuando tensiones de carácter genético, importantes desde el punto de vista evolutivo. En la práctica, sin embargo, con frecuencia los ecotonos desaparecen cuando los buscamos en los casos reales. Los ecólogos descriptivos basan muchas veces las descripciones de las comunidades en las observaciones de campo de determinadas zonas típicas y dejan la delimitación de las fronteras como trabajo para casa. De hecho, no se necesitan fronteras bien delimitadas. Es suficiente observar que la composición de un ecosistema es diferente en dos puntos para suponer que algún cambio tiene que producirse entre ellos quizá gradualmente, o quizá de una manera más brusca.

No todas las fronteras son iguales. Algunas pueden trazarse entre manchas de diferente composición específica, pero del mismo grado de madurez. Las más importantes son aquellas que separan subsistemas de diferente madurez, como las que delimitan cinturones concéntricos de vegetación alrededor de un lago en vías de colmatación o las que discurren, paralelamente, entre las dunas de arena y el terreno forestal que hay detrás. Aunque estábamos dispuestos a conservar la expresión «ecotono», su utilización, para este caso, nos está vedada por Shelford, quien en su *The Ecology of North America* (1963) declara expresamente que no utilizará o aplicará el término «ecotono» a las fronteras entre comunidades que representen diferentes etapas de una sucesión, es decir, sean comunidades serales. Algunas veces, ecotonos que son muy claros, como los que siguen la línea de la costa, separan ecosistemas que son diferentes en muchos aspectos, incluyendo el grado de madurez. Es

oportuno recordar aquí que si dos ecosistemas que estén en contacto tienen una composición muy diferente, las transferencias a través del ecotono se efectúan en forma de detritos. Ésta es la forma como se establece el intercambio entre ecosistemas marinos y terrestres a lo largo de la costa o entre la vegetación inundable y los organismos acuáticos que viven en los estuarios.

En una sección anterior se ha discutido la importancia relativa del intercambio en relación con la movilidad de las fronteras visibles o ideales. Ahora se debería prestar alguna atención a la forma detallada de las fronteras. Según Van Leeuwen (1965), las fronteras más onduladas se encuentran en los ecosistemas más maduros, y las más rectilíneas en los menos maduros. Pero ¿qué ocurre si un sistema más maduro se halla frente a uno menos maduro? Las fuerzas que actúan sobre el trazado de la frontera deben depender de las propiedades generales de los respectivos sistemas. Éstas son: una mayor movilidad, principalmente aleatoria o por difusión, asociada con una tasa de renovación más rápida en el subsistema menos maduro; una mayor rigidez o determinismo en la posición y organización en el más maduro. Probablemente, podría desarrollarse y aplicarse a la caracterización de los ecosistemas algún concepto análogo al de tensión superficial. Sugiero que los valores de una función análoga a la tensión superficial disminuirían durante la sucesión.

Parece ventajoso, para los ecosistemas más maduros y explotadores, desarrollar sinuosidades y alargar al máximo la longitud de la frontera. Del mismo modo que las vellosidades intestinales sirven para absorber mejor el contenido del intestino, algunas poblaciones bentónicas desarrollan digitaciones que facilitan la explotación de los sistemas constituidos por los organismos suspendidos en el agua. En el caso opuesto, en los ecosistemas menos maduros, la tendencia debe ser la de reducir al mínimo la extensión de las fronteras, que constituyen los lugares de explotación potencial. Estas conclusiones han surgido al considerar el tipo de distribución observado, una y otra vez, en los ecosistemas planctónicos. Allí, cuando existen manchas de diferente madurez, no se disponen en mosaico, sino que forman más bien una estructura en panal, con manchas discontinuas, precisamente de menor madurez, circundadas por un retículo o panal de diversidad mayor. He pensado sobre las fuerzas que actuarían en este caso al volar por encima de una extensión de nubes, en donde se puede observar una disposición similar. Sistemas de celdillas de circulación con convergencias y divergencias, pueden aparecer por la acción del viento, e incluso a una escala mucho menor, por la

actividad de los propios organismos (Platt, 1961; Crisp, 1962). En estos casos existe una tendencia a formar una estructura en panal, en donde la fase dispersa, de expansión de las poblaciones, está representada por las divergencias.

LAGOS DE AGUA DULCE

La clasificación tradicional de los lagos de agua dulce ordena dichos lagos en series de «eutrofia» creciente, cualquiera que sea el significado de ese término. En la mayoría de las publicaciones limnológicas se supone que existe una sucesión natural que va de los lagos oligotróficos a los eutróficos. La influencia humana acelera esta sucesión. El cociente producción primaria/biomasa es mayor en los lagos eutróficos y su diversidad respectiva es menor (Margalef, 1964). El plancton de los lagos eutróficos contribuye relativamente mucho más al sedimento, es decir, está relativamente más explotado. Sin embargo, tanto la producción absoluta como la biomasa absoluta son normalmente mayores en los lagos eutróficos y estos parámetros forman parte de la definición de eutrofia.

Según la teoría que se ha desarrollado aquí, la oligotrofia debe suceder a la eutrofia y no precederla. Sin embargo, la contradicción es sólo aparente. Los lagos oligotróficos son en realidad ecosistemas más maduros que los eutróficos. Los lagos eutróficos son mantenidos en un estado de baja madurez porque los nutrientes están siendo continuamente arrastrados dentro de ellos (por la escorrentía desde las tierras de cultivo fertilizadas, la contaminación urbana y otras acciones humanas), sin darles tiempo suficiente para que lleguen a un equilibrio. Antes al contrario, el vertido de nutrientes se ve acelerado. Un experimento decisivo sería el de cortar la entrada de nutrientes en un lago eutrófico y seguir su evolución. Estoy seguro de que cambiaría en la dirección de la oligotrofia. El problema se complica por otro factor, la colmatación de las cubetas lacustres, que reduce el hipolimnión y, en un momento dado, puede representar un relevo en la sucesión. En los ambientes de agua dulce, la autodestrucción puede ir en contra de la autoorganización.

En realidad, los lagos no pueden estudiarse independientemente, sino que deben considerarse asociados con los otros ecosistemas periféricos. Aquí acechan nuevas dificultades: ¿Cómo debe considerarse el intercambio entre un lago y su entorno? Si un lago recibe nutrientes de las tierras agrícolas vecinas, ¿se puede decir que el lago explota el ecosistema terrestre circundante? En este caso, para ser consecuente, debería asignarse un mayor

grado de madurez al lago. Estas preguntas pueden servir de ayuda para clarificar la noción de explotación. La explotación de un sistema de menor madurez por uno más maduro siempre concierne a los organismos, vivos y quizá también muertos, pero nunca a los nutrientes inorgánicos, o incluso orgánicos, disueltos. Las comunidades de las aguas profundas reciben organismos y detritos de las comunidades más superficiales, y éstas reciben nutrientes en disolución procedentes de las aguas profundas. Pero aunque el ciclo se cierra, se supone que las poblaciones del bentos y del plancton profundo explotan el plancton superficial, y no al revés. En consecuencia, no podemos decir que un lago eutrófico está explotando el territorio circundante. Pero en ciertos casos un lago recibe una cantidad importante de material en forma de detritos; éste es el caso de algunos lagos distróficos. El material que ingresa puede ayudar al sustento de una población animal importante, y el cociente producción primaria/biomasa total puede ser muy bajo. Por esta razón, los lagos distróficos pueden ser considerados más maduros que los oligotróficos.

ECOSISTEMAS SOBRE SUSTRATO SÓLIDO

La teoría de la sucesión se ha desarrollado principalmente en relación a los ecosistemas terrestres; por lo tanto, debería haber menos problemas en su aplicación que en el caso de los ecosistemas pelágicos. Sin embargo, algunas cuestiones son realmente estimulantes y su examen puede contribuir a la teoría general.

Las comunidades bentónicas presentan algunas similitudes con los ecosistemas terrestres. El bentos de un fondo blando y cambiante es menos estable, tiene menos posibilidades de construir una organización, y debe ser considerado menos maduro que el bentos fijado en las rocas. La diversidad de la epifauna de un fondo duro es siempre mayor y aumenta desde las latitudes altas a los trópicos; la diversidad de la endofauna de un sustrato blando es generalmente menor y no muestra ningún gradiente latitudinal apreciable (Thorson, 1957). De acuerdo con nuestro modelo general, la diversidad de las comunidades parece estar negativamente correlacionada con la tasa de renovación.

En los ecosistemas terrestres, el sistema de transporte en el interior de las plantas y la movilidad de los animales nos permite asignar una dimensión a la organización espacial del ecosistema. Durante la sucesión, la distancia media entre los lugares por los que entra y por los que sale la energía aumenta, igual

que en el plancton. Los ecosistemas terrestres, comparados con los acuáticos, presentan un cociente biomasa animal/biomasa vegetal excesivamente bajo. Esto resulta desconcertante, puesto que dicho cociente aumenta durante la sucesión y tiende a ser bastante alto en los ecosistemas maduros; los ecosistemas terrestres se consideran generalmente de madurez y organización elevadas, en comparación con los acuáticos. ¿Ha sido siempre así? ¿El cociente biomasa animal/biomasa vegetal era tan bajo en el mesozoico como lo es actualmente? Parece existir algún accidente histórico relacionado con esto. La evolución de los animales no ha tenido mucho éxito en la utilización del enorme desarrollo de los glúcidos estructurales de las plantas. De hecho, la utilización animal de lignina y celulosa se efectúa por medio de simbioses, o implica el paso por la vía detrítica, un proceso aún más derrochador.

El mayor valor de la relación biomasa animal/biomasa vegetal no se da en el bosque sino en la pradera o en la sabana, donde la vegetación se mantiene rejuvenecida y explotable por el pastoreo, como en la pradera americana y en algunas áreas de África, donde la biomasa de los grandes mamíferos puede ser de 3,4 a 18 g por metro cuadrado (Clark y Bourlière, 1963). En estos ejemplos, la *vegetación* más madura es obviamente el bosque, pero no podremos decir si el *ecosistema*, en conjunto, más maduro es el bosque o el área que soporta la máxima biomasa animal. Interesantes problemas teóricos se plantean al utilizar, como criterio de madurez, la cantidad de información conservada por unidad de flujo de energía, en vez de la cantidad de biomasa conservada por unidad de flujo de energía. Por ejemplo, ¿cuáles con los contenidos de información relativos, por unidad de biomasa, en las plantas y los animales?

ECOLOGÍA APLICADA

En algunos campos de las ciencias naturales, el científico puro suele mirar desdeñosamente los artefactos humanos o los productos de interacción entre el hombre y la naturaleza. Preguntar a un botánico serio el nombre de una flor puede originar la despectiva respuesta: «Ésta no es más que una despreciable planta de jardín». Sencillamente, no están interesados. El ecólogo no puede adoptar esta actitud, pero eso no puede considerarse como una mentalidad especial, abierta a los problemas prácticos. Los ecólogos, como los otros científicos, están motivados principalmente por problemas externos a la esfera práctica. Sin embargo, los ecólogos deben interesarse por los problemas prácticos por verdaderas razones científicas.

Es muy difícil comprender el funcionamiento de un sistema tan complejo como es un ecosistema mediante un análisis detallado de las entradas y salidas. Un buen método de estudio es someter al ecosistema a cambios, más o menos intensos, de gran impacto, para ver cómo evoluciona el comportamiento general. En otras palabras, se debe agitar la caja negra del sistema. Tales estudios resultarían extraordinariamente caros si el ecólogo debiera realizarlos en sistemas naturales; sin embargo, puede aprovecharse de los drásticos cambios que el hombre está infringiendo, cada día, en todo tipo de ecosistemas, por todo el mundo, tratar de entender las reacciones que producen y utilizar esta valiosa información en la construcción de una teoría ecológica. Además, como justificación para las entidades que subvencionan la investigación, los ecólogos pueden decir, en la mayoría de los casos legítimamente, que sus descubrimientos son de incalculable valor para los problemas prácticos de explotación y conservación.

EXPLOTACIÓN HUMANA

La acción más directa del hombre sobre la naturaleza es la explotación. El hombre puede considerarse como un subsistema coextensivo con el sistema explotado. La explotación reduce la madurez o frena la sucesión. En el sistema explotado la diversidad baja y el cociente producción/biomasa aumenta. Tómese, por ejemplo, la agricultura. La explotación de los cultivos comporta una simplificación del ecosistema, en comparación con su estado preagrícola. Ese ecosistema explotado se compone de un número menor de especies y también de un número menor de tipos biológicos (hierbas, malezas, árboles, etc.). La estructura del suelo se simplifica y la diversidad de las poblaciones de los microorganismos y de los animales del suelo disminuye. La circulación de los nutrientes por fuera de los organismos adquiere más importancia. Los ritmos anuales se acentúan, no sólo en las especies cultivadas, sino también en las especies asociadas a los cultivos, como malas hierbas o plagas. Estas últimas son biológicamente más parecidas a las especies cultivadas que a las especies de los ecosistemas naturales. Sus poblaciones tienen un crecimiento muy rápido, se dispersan fácilmente, están sujetas a fuertes fluctuaciones y se reconstruyen después de importantes pérdidas. Las explosiones de población son características de sistemas de baja diversidad específica (Pimentel, 1961). Si la explotación y el cultivo se detienen, la sucesión comienza a reconstruir ecosistemas más maduros.

Las consecuencias básicas de la explotación y el cultivo pueden repetirse claramente en experimentos con ecosistemas acuáticos, muy apropiados para los cursos introductorios de ecología. Se instalan dos acuarios, uno con agua dulce y otro con agua marina, y se les inocula material de diferente origen. Al cabo de pocas semanas o meses ya se habrá establecido en ellos una comunidad relativamente bien equilibrada. Se registran la composición específica, la diversidad, los pigmentos vegetales, la producción primaria y la biomasa total. Después, ambos acuarios se someten a un proceso análogo al de la labranza y fertilización de un campo. Pequeñas cantidades de una solución de nutrientes se vierten por igual en los acuarios y su contenido se agita vigorosamente. Todos los análisis citados se repiten al día siguiente. Unas pocas especies habrán aumentado rápidamente, la diversidad habrá disminuido, la clorofila *a* se sintetizará a una mayor velocidad que los otros pigmentos y la relación producción primaria/biomasa se incrementará espectacularmente. Estos resultados constituyen una buena analogía de lo que pasa en un campo cultivado. Un aspecto positivo es el hacer notar a los estudiantes que los cambios son iguales en ambos acuarios, aunque no tengan ninguna especie en común. Eso conduce a una discusión muy útil sobre los parámetros «microscópicos» y «macroscópicos» en ecología. En la agricultura también hay aspectos macroscópicos, como son los que surgen del estudio de los efectos del ciclo de la temperatura y de la pluviosidad en el desarrollo de las plantas, de la utilización de fertilizantes, y muchos otros. El objeto del experimento es tanto hacer notar los parámetros macroscópicos como demostrar su importancia en problemas prácticos y aplicados.

La explotación humana de una manera mantenida es sólo posible si se efectúa en un ecosistema de baja madurez, con una estructura relativamente simple y un cociente producción primaria/biomasa alto. La productividad, o producción primaria por unidad de biomasa, es máxima cuando apenas hay biomasa y va disminuyendo regularmente hasta que la biomasa se hace máxima. El rendimiento total máximo se da en algún punto intermedio, en el cual al multiplicar la productividad por la biomasa el valor es el máximo. Los ecosistemas sometidos a fluctuaciones naturales pueden resistir la explotación humana sin colapsarse y sin experimentar grandes cambios. La taiga es mucho más explotable que la selva tropical y las poblaciones de cupleidos (sardina, arenque) son mucho más explotables que las poblaciones de peces de los arrecifes coralinos.

Los ecosistemas de mayor madurez, cuando se someten a una explotación, sufren una regresión y adquieren propiedades similares a las de algún estado

anterior. La explotación, intencionada o no, del bosque lleva a una simplificación de la composición de la cobertura vegetal y a un aumento relativo de la frecuencia de las especies de crecimiento rápido. En general, la explotación de los ecosistemas terrestres maduros conduce a una vegetación abierta, similar a la de las estepas y praderas, sujeta a fuegos periódicos, a intenso pastoreo o a otros agentes naturales de explotación. El hombre se ha constituido en sustituto del fuego y de los grandes herbívoros, de modo que la aculturación y la evolución humana han sido favorecidas en aquel tipo de ambientes. Sobre todo, las zonas de climas templados, con ecosistemas de una madurez baja, han demostrado ser especialmente capaces de soportar una explotación. Además, el hombre se encontró con una acumulación importante de madera y celulosa porque había sido poco explotada por los animales. La ecología general tiene, sin ninguna duda, aportaciones interesantes que hacer a la evolución de la humanidad.

CONSERVACIÓN

Una intensa explotación de ecosistemas muy maduros, como las selvas tropicales o los arrecifes coralinos, puede producir el colapso total de una rica organización. En estos biótupos estables, la naturaleza no está preparada para retroceder. El hombre tiene que proceder con mucho cuidado al manejar ecosistemas de elevada madurez.

La interferencia del hombre va más allá de la simple explotación. Incluso cuando el hombre introduce en los ecosistemas naturales nutrientes o una fuente potencial de energía en forma de compuestos orgánicos, los efectos son similares a los de la explotación. Se produce una aceleración del flujo de energía y una simplificación de la estructura, con la destrucción de muchos mecanismos homeostáticos. La eutrofización de los lagos es un buen ejemplo. La radiactividad destruye la estructura, pero no afecta mucho al flujo de energía; el cociente producción primaria/biomasa aumenta y el sistema se vuelve menos maduro (Platt, 1965), tal como se predijo (Margalef, 1963b).

Las especies que sufren más por la interferencia humana son las que poseen una tasa de multiplicación baja y están conectadas con múltiples lazos de unión, aunque pueden ser débiles, con otros elementos del ecosistema. Estas especies constituyen a menudo ejemplos interesantes de mimetismo y de otros sistemas de defensa elaborados e impresionan a los «conservacionistas» por su apariencia fuera de lo corriente. La utilización de plaguicidas, venenos mitóticos y radiactividad afecta en primer lugar a dichas

especies, antes que a las que compiten más directamente con el hombre en el consumo de la producción primaria.

Cualquier intervención humana sobre la naturaleza, incluso con buenas intenciones, raramente puede conciliarse con la idea de una conservación estricta. Verdaderamente, la homeostasis en los sistemas naturales está siempre activa, y aunque el hombre prueba una y otra vez, raramente produce cambios catastróficos en la biosfera. Pero ello es mérito de la eficiente organización de los ecosistemas y no del buen sentido del hombre. La conservación genuina prohíbe cualquier tipo de interferencia.

En cualquier proyecto de conservación limitada debe establecerse un final; algunas veces es simplemente no llevar la explotación más allá de un punto de rendimiento adecuado. En otros casos se puede incluir como condición que se mantenga la estructura del sistema explotado por encima de un nivel definido. En cualquier caso, el estudio de las propiedades macroscópicas de los sistemas, y quizá simplemente de los aspectos de diversidad o la cualidad de los pigmentos vegetales, puede proporcionar criterios útiles para el control y regulación de la explotación y de los resultados de las medidas de conservación tomadas.

Actualmente, es posible desarrollar una ecología «natural», es decir, que no tenga en cuenta el impacto del hombre. La ecología debería inspirar una actuación más racional sobre la naturaleza: debería producirse un *feedback*. Pocas poblaciones naturales han sido muestreadas tan extensivamente como las de los peces comerciales, pero algunos criterios utilizados en pesquerías pertenecen todavía a la ecología clásica. El ecosistema se asimila a una máquina, con sus entradas y salidas. Pero una noción nueva e importante es que el funcionamiento de la máquina se relaciona con la energía que pasa a través de ella. El bombeo de una mayor cantidad de energía hacia dentro y hacia fuera de un sistema lo simplifica; se hace diferente y funciona de manera distinta.

Una explotación directa de los ecosistemas ha contribuido a la selección de sus componentes por la productividad. El hombre ha hecho avanzar el desarrollo de organismos adecuados para explotar los pastos y que sirvan de enlace en una cadena alimentaria que termina en él. Indudablemente la diferencia puede aumentarse, pero proposiciones como las de utilizar animales fitófagos indígenas para la explotación de los ecosistemas africanos ha sido motivada probablemente por el deseo de conservar ciertas especies, al tiempo que se aparenta ser generosos con los nativos. Estas proposiciones

merecen un estudio más detallado, pero en mi opinión no son consecuentes ni con la explotación ni con la conservación.

Para resumir, la explotación como oposición a la conservación constituye un gran dilema, y probablemente no existe ninguna solución que pueda satisfacer los objetivos de ambas. La ecología puede diseñar medios de explotación más eficientes, pero la conservación requiere no interferir en absoluto con la naturaleza, incluso abstenerse de «protegerla». Probablemente, la mejor solución sería la de establecer un mosaico equilibrado, o más bien una estructura reticulada o en panal, de áreas explotadas y protegidas. La conservación es también importante desde un punto de vista práctico: los genotipos perdidos son tesoros irrecuperables y los ecosistemas naturales son necesarios como referencias para el estudio de los ecosistemas explotados. Además, los ecosistemas maduros son factores de estabilidad. El Programa Biológico Internacional ha sido útil, por lo menos, al señalar que la conservación de la naturaleza tiene aspectos utilitarios y que a su favor debe existir una motivación más fuerte que las habituales razones estéticas y sentimentales.

Estudio de los ecosistemas pelágicos

COMENTARIOS PRELIMINARES

De conformidad con lo que se dijo en el segundo capítulo acerca de la influencia del ambiente y de los ecosistemas locales en el desarrollo del pensamiento ecológico, debo reconocer que mis convicciones en materia ecológica proceden, en parte, de algunas observaciones sobre plancton marino y de agua dulce que me han impresionado considerablemente. Cualquier evaluación crítica de las ideas discutidas y su aplicabilidad a la estructura y función de los ecosistemas debe considerar este prejuicio inicial. Por ello, una discusión más concreta de las observaciones debe centrarse en el ambiente pelágico. A continuación se presenta un sumario de los datos adecuados. Muchos han sido obtenidos personalmente y están ya publicados, pero el tratamiento detallado se ha hecho en revistas poco conocidas y en un idioma de importancia secundaria en los anales científicos. Por ello es interesante su repetición aquí.

La característica básica del ecosistema pelágico es que está sometido a explotación natural y a turbulencia. Ambos agentes mantienen baja la madurez del ecosistema. Para el estudio se selecciona un sistema de coordenadas geográficas fijas, aunque en algunos aspectos serían más apropiadas unas coordenadas que se movieran junto con las poblaciones. Una aproximación lagrangiana sería, no obstante, mucho más complicada que la cartesiana, por desgracia.

DIVERSIDAD DE ESPECIES

La determinación de la diversidad de especies en los ecosistemas pelágicos no es una empresa fácil. Para empezar, es imposible tener un censo completo de los componentes de una «célula» de dicho ecosistema, desde las bacterias a

los peces y ballenas. En la práctica, las diversidades tienen que calcularse sobre porciones del ecosistema. Enseguida se tiene la impresión de que la diversidad total es casi mítica, pero que la diversidad del ecosistema se refleja con poca distorsión en los diferentes niveles, de manera que si la diversidad del fitoplancton es alta, la diversidad del zooplancton e incluso la de los peces pelágicos también lo es. No es exagerado afirmar que una mirada al mercado de pescados permite hacer una primera estimación de la diversidad de las poblaciones planctónicas que viven en las mismas aguas. A tal aserto una condición debe añadirse; la diversidad de todo el ecosistema se refleja en la diversidad de sus componentes pertenecientes a un determinado grupo taxonómico sólo cuando la distribución espacial de dicho grupo se extiende por todo el ecosistema. Por ello, el fitoplancton total es un buen indicador, pero no así las diatomeas o las dinoflageladas, que están demasiado especializadas en direcciones opuestas para que sus diversidades resulten buenos indicadores de la diversidad total. Las células constituyen mejores unidades de medida que las colonias, aunque la tendencia de las células a agregarse en colonias es un factor importante en la diversidad de las muestras más pequeñas, en el extremo inferior de los aspectos de diversidad.

Muchas muestras de plancton se obtienen con una red, lo cual ejerce una selección sobre las poblaciones naturales. Para el fitoplancton, los recuentos obtenidos con el microscopio de Utermöhl son muy apropiados, pero una fracción importante de los organismos más pequeños de las muestras resulta imposible de identificar con el nombre específico. Por ello, el cálculo exacto de la diversidad es difícilmente factible para muestras de plancton total observadas con el microscopio invertido.

En la figura 3 se comparan algunos valores de diversidad, calculados con muestras estudiadas por el procedimiento de Utermöhl, con los valores de diversidad del fitoplancton obtenidos con muestras de red fina en las mismas aguas. Existe una correspondencia entre ambas medidas de diversidad. La razón por la cual se comparan tan pocos datos resulta obvia: es muy raro encontrar muestras de plancton sedimentado conservadas tan bien y con tal dominancia de formas identificables para que se puedan calcular las diversidades con los resultados del censo (Herrera y Margalef, 1963). Igualmente, en la figura 3 se reúnen algunos datos sobre la correspondencia de diversidades en muestras de red de zooplancton de agua dulce, obtenidas en las mismas aguas, pero con redes de dos tamaños de poro diferentes: 70 μm y 300 μm . Existe una correlación positiva, aunque algo reducida porque un tipo de red era más efectivo para los rotíferos y el otro para los

crustáceos, y porque ambos grupos no se comportan uniformemente en el curso del ciclo anual. De hecho, para ambas series de datos el tipo diferente de distribución de diversidades según el área y lugar nos da información sobre interesantes propiedades dinámicas de la población total (Margalef, 1962a). En otras palabras, ni los rotíferos ni los crustáceos son representantes perfectos, por sí mismos, de toda la organización de los ecosistemas porque pertenecen a distintos «nichos» parciales. Por la misma razón, ni las diatomeas ni las dinoflageladas son buenos indicadores de la diversidad total del fitoplancton (Margalef, 1961b); de hecho, la diversidad parcial de la población de diatomeas disminuye en verano, cuando la diversidad de toda la comunidad fitoplanctónica está en el máximo. Otro ejemplo de la correlación eventual entre diversidades de recolecciones obtenidas en el mismo ecosistema por diferentes procedimientos de muestreo se refiere a capturas de peces de fondo obtenidos con artes de diferentes tamaños de malla (Margalef, 1965a). Estos resultados se representan también en la figura 3.

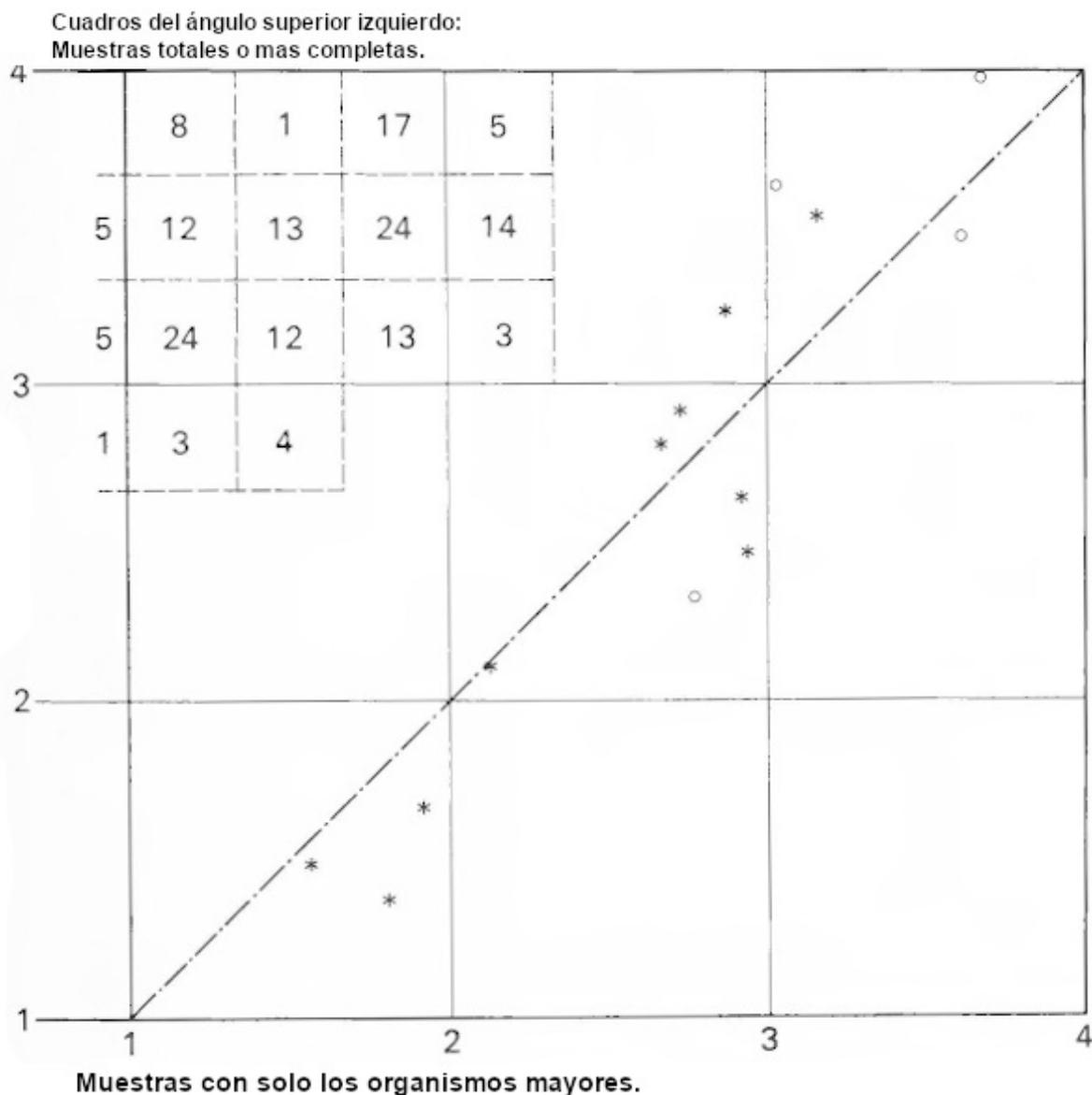


Fig. 3. Comparación de las diversidades, en bits por célula o por individuo, de diferentes muestras obtenidas en el mismo ecosistema. *Asteriscos*: diversidad de muestras de peces de fondo del Mediterráneo occidental obtenidas con una red de 15-20 mm de abertura de malla (abscisas) en relación con la diversidad de muestras obtenidas con una red de 8 mm de abertura de malla (ordenadas). *Círculos*: diversidad de muestras de fitoplancton del Mediterráneo occidental obtenidas con redes de 50 µm de poro (abscisas) en relación con la del plancton sedimentado estudiado con el microscopio de Utermöhl (ordenadas). Cuadros del ángulo superior izquierdo: zooplancton del *lago Maggiore*, Italia; en cada cuadrado se indica el número de muestras que corresponderían allí. Abscisas: plancton recolectado con una red de 300 µm de poro; ordenadas: plancton recolectado con una red de 70 µm de poro.

Por lo general, la distribución de los individuos en especies es bastante regular. Esta regularidad permite la utilización de expresiones simplificadas como índices de diversidad, con la condición de que los números de individuos pertenecientes a las diferentes especies, cuando se disponen por orden de abundancia decreciente de éstas, puedan ajustarse a alguna expresión matemática. Una medida de este tipo puede utilizarse en lugar de las medidas

más adecuadas de diversidad basadas en la teoría de la información y en las que intervienen los números de individuos de cada una de las especies presentes. Un índice simplificado de diversidad presenta la forma

$$D'=(S-1)/\log N \quad (8)$$

en donde S es el número de especies y N el número de individuos. En el fitoplancton existe una buena correlación entre D' y D de la ecuación (5) en bits por célula, significativa al nivel de $p = 0.0015$ y con coeficientes entre $+0.66$ y $+0.97$ (Margalef, 1961b). Es curioso que aunque la correlación sea igualmente significativa para diatomeas, dinoflageladas y fitoplancton total, las regresiones no resulten exactamente las mismas para diatomeas y dinoflageladas. Para unos mismos valores de D en bits por célula, las recolecciones de diatomeas dan valores más bajos del índice D' . Es probable que la frecuente agregación de las diatomeas en colonias y el intenso dinamismo de sus poblaciones introduzcan pequeñas diferencias en las regularidades de la distribución de los individuos en especies. La correspondiente entre D y D' falla sólo en situaciones anormales, como las condiciones de acusada mezcla de diferentes masas de agua en el Mediterráneo (Margalef y Herrera, 1963). Este tipo de relación es importante porque muestra que el desarrollo normal de las poblaciones lleva a la convergencia de D y D' : es decir, que las poblaciones naturales tienden a mostrar una notable regularidad en la distribución de los individuos en especies.

Los espectros de diversidad parecen relacionados con los aspectos de turbulencia. En el agua turbulenta, la diversidad de pequeños volúmenes es baja, pero se halla todavía exagerada, puesto que muchas especies de lugares vecinos están todas mezcladas. Sus poblaciones no se encuentran en equilibrio y, además, la mezcla hace que el plancton sea uniforme en áreas extensas. Con datos obtenidos en la ría de Vigo se han elaborado, aunque de una manera algo rudimentaria, algunos ejemplos. En diferentes estaciones fueron recolectadas un gran número de muestras de red, calculándose las diversidades para cada muestra; se obtuvo luego la diversidad media de todas las estaciones muestreadas simultáneamente. Además, todas las muestras obtenidas en un mismo día de muestreo se agruparon para tener una estima de la composición del plancton en toda la ría y se calculó el índice de diversidad de esta lista que contenía la composición específica total. A continuación se detallan algunos valores (no están en bits por célula).

Fecha de muestreo	Diversidad media (D') de las diversas estaciones	Diversidad media (D') de toda la ría	Diferencia
9 mayo, 1955	4.47	7.44	2.97
27 junio, 1955	1.53	3.54	2.21
30 julio, 1955	3.58	7.01	3.43
25 agosto, 1955	3.22	5.90	2.62
26 septiembre, 1955	2.90	6.26	3.36
24 octubre, 1955	2.43	6.28	3.85

Según la información de hidrografía (Vives y López-Benito, 1957) los períodos de mezcla máxima tuvieron lugar a finales de septiembre y finales de octubre; en estos períodos las poblaciones empezaban a multiplicarse, por lo que las diversidades eran bajas. Conocer la influencia de la mezcla en el cambio de espectro de diversidad es más difícil, porque diferentes poblaciones se mantuvieron en pequeñas bahías interiores y no se sabe cómo estimar la significación de las diferencias de los índices de diversidad.

Cuando la diversidad se mide en bits por célula, las poblaciones de fitoplancton, representadas por muestras de cientos o de miles de células, recolectadas por los procedimientos oceanográficos de muestreo típicos presentan diversidades que oscilan alrededor de los 2.5 bits por poblaciones costeras de crecimiento activo, siendo más bajas en los estuarios y alcanzando los 3.5 y 4 bits en los últimos estadios de la sucesión en aguas más estables (Margalef, 1967b). En los lagos de agua dulce la diversidad varía entre 1 y 2.5 bits por célula y puede llegar a 4.5 en lagos oligotróficos y distróficos (Margalef, 1964). (Los artículos citados reúnen datos de otros autores).

La diversidad del zooplancton en el lago Maggiore (Margalef, 1972, y fig. 3) varía entre 2.6 y 4 bits por individuo para los rotíferos y formas larvianas jóvenes de crustáceos, y entre 0.8 y 2.2 bits por individuo para estudios más avanzados de crustáceos y crustáceos adultos. Las poblaciones de peces de fondo capturados por arrastre en la costa del Mediterráneo español presentan diversidades de 1.4 a 3.5 bits por individuo (Margalef, 1965a).

Es interesante hacer notar que todos los valores de diversidad caen dentro de un intervalo de valores bastante estrecho, con un límite superior que

raramente pasa de 4.5 bits por individuo. ¿Es éste un límite en la eficiencia de la construcción de homeostatos naturales? Si éste fuera el caso, se deberían encontrar razones que justificaran este límite en las relaciones entre las posibilidades de interacción y las capacidades de supervivencia. Resulta interesante que los alfabetos tiendan también a poseer un contenido de información asintótico por símbolo de, aproximadamente, el mismo orden de valores.

Como que el estudio de la diversidad parece prometedor, vale la pena pensar en la utilización de pertrechos que faciliten dicho estudio. El plancton podría concentrarse y su imagen ser proyectada en la pantalla de un microscopio. Un planctólogo (un elemento todavía importante del proceso, pero desgraciadamente una especie en vías de extinción) podría ir dando nombres a los individuos que fueran apareciendo con una secuencia regular, correspondiente a la secuencia con la que las muestras de agua están siendo bombeadas. Las identificaciones, codificadas en una cinta perforada o registrada de cualquier otra forma, podrían ser utilizadas como datos de entrada en un ordenador programado para dar un espectro de diversidad centrado en cada uno de los puntos del transecto explorado.

Otros enfoques podrían ser el dedicarse a buscar la manera de evaluar la estructura sin necesidad de la colaboración de un planctólogo experimentado. Los contadores de partículas actuales pueden abrir este camino. El espectro de la distribución por tamaños de partículas puede relacionarse con la diversidad, en el sentido de que comunidades con una diversidad de especies mayor tienden a presentar también un porcentaje más elevado de partículas grandes. Todavía no se poseen suficientes datos para probarlo, pero hemos examinado la correlación entre el porcentaje de partículas grandes respecto del total y el cociente entre los pigmentos que absorben la luz a 430 nm y los que tienen el máximo a 665 nm (Margalef Herrera, Steyaert y Steyaert, 1966). Esta relación de pigmentos, simbolizada por D_{430}/D_{665} , está correlacionada positivamente con la diversidad de especies. La correlación entre el índice de tamaños de partículas y el índice de pigmentos para una serie de 127 observaciones en el mar Tirreno resultó ser de +0.27, un valor bastante significativo.

PIGMENTOS Y DIVERSIDAD DE PIGMENTOS

La noción de diversidad puede aplicarse a cualquier cosa que pueda distribuirse en categorías diferentes, como, por ejemplo, la materia orgánica

distribuida en diferentes compuestos químicos. La diversidad de pigmentos parece constituir una expresión adecuada para describir la complejidad de los sistemas fotosintéticos. El punto clave está en que las cantidades de los diferentes pigmentos no son independientes. La clorofila *a* presenta una posición fisiológica que hace que su abundancia fluctúe más rápidamente que la de los otros pigmentos, según la capacidad potencial máxima del ambiente. Por otro lado, en condiciones desfavorables para el crecimiento, los carotenoides son más resistentes a la destrucción que los otros pigmentos. Las plantas añosas o los cultivos viejos de algas se vuelven amarillos. La composición de sus pigmentos presenta una diversidad mayor.

Muchos problemas técnicos dificultan los esfuerzos para medir la diversidad de pigmentos. En ecología acuática la práctica común consiste en extraer las muestras con un disolvente orgánico y obtener el espectro de absorción óptica de los extractos. Las expresiones utilizadas para calcular las concentraciones de unos cuantos pigmentos que se supone que están combinados en la solución, no son satisfactorias. La cromatografía de capa fina ha demostrado que la variedad de pigmentos presente es mayor. Yo he estado utilizando el índice D_{430}/D_{665} , que representa la relación de las absorbancias a estas longitudes de onda, expresadas en nanómetros, de los extractos acetónicos del material. El índice está correlacionado con la proporción de pigmentos amarillos y con la diversidad general de pigmentos. La selección de longitud de onda de 430 nm fue debida a una circunstancia independiente. Es la banda de máxima absorción del patrón clásico de Harvey para la estima de pigmentos y, como sea que la utilizábamos extensivamente en nuestro laboratorio para transcribir la lectura espectrofotométrica, íbamos conservando, durante un tiempo, los registros de la densidad óptica de 430 nm para encontrar factores de conversión adecuados. La razón de la selección de 665 nm es obvia; está muy próxima al pico de la clorofila *a* en el rojo. Izuka, Tanaka y otros autores japoneses, probablemente por los mismos motivos, propusieron un índice muy similar: D_{430}/D_{665} (Tanaka et al., 1961).

Como resultado del descontento con los procedimientos de cálculo actuales, se da una tendencia a restringir las mediciones a la banda de máxima absorción de clorofila *a* en el rojo y a expresar los resultados en términos de clorofila *a*, despreciando todos los otros posibles pigmentos. Esta actuación ha sido incluso recomendada por corporaciones internacionales y equivale, sin embargo, a tirar el bebé junto con el agua del baño. Desde cualquier punto de vista ecológico, la composición cualitativa de los pigmentos es tan importante como la cantidad de uno de ellos. De hecho, la diversidad de

pigmentos es un indicador importante de la historia y actividad del ecosistema. Además, el leer la absorbancia a 430 nm no requiere una gran cantidad de trabajo adicional sobre la medida habitual a 665 nm.

Estoy de acuerdo en que las concentraciones de clorofila *b*, clorofila *c*, astacina y carotenos no astacínicos o incluso de clorofila *a*, que se dan en la mayoría de trabajos no tienen probablemente ningún sentido. Pero la insatisfacción con los métodos presentes no debe disminuir el interés de procurarse alguna indicación de la cualidad del complejo pigmentario. Calculadas con los métodos clásicos (por medio de las absorbancias a longitudes de onda seleccionadas) las concentraciones de todos los otros pigmentos con respecto a las concentraciones de clorofila *a* resultaron estar correlacionados principalmente con el índice D_{430}/D_{665} . Además, si se supone que el cálculo de los pigmentos con el método tradicional no es totalmente inútil, el sencillo índice D_{430}/D_{665} puede hacer el mismo servicio.

En el mar, los valores del índice D_{430}/D_{665} varían de 2.5 a 3.5 para el plancton de crecimiento activo de los afloramientos. En los lagos de agua dulce y en situaciones semejantes (lagos eutróficos) los valores pueden ser, aunque no necesariamente lo son, más bajos si las algas verdes son dominantes. En poblaciones planctónicas más viejas, con una mayor proporción de dinoflageladas, se encuentran comúnmente valores del índice de hasta 8 o mayores. Esto concuerda bien con todo nuestro enfoque del problema.

Se ha encontrado una buena correlación positiva entre la diversidad de especies y el índice de pigmentos. En el Mediterráneo occidental (54 pares de observaciones) el coeficiente de correlación r era igual a + 0.30. Si el fitoplancton es abundante y en fase de crecimiento rápido, el índice pigmentario es bajo. En una serie de 577 pares de valoraciones procedentes del Caribe, se encontró una correlación de -0.34 entre la concentración de clorofila *a* y la relación D_{430}/D_{665} . En condiciones de gran abundancia de fitoplancton se da generalmente una dominancia de una o pocas especies y la diversidad de especies es también baja. La correspondencia entre la diversidad de pigmentos y la diversidad de especies no debe ser interpretada como la consecuencia de una relación directa entre el número de pigmentos y el número de especies, en el sentido de que más especies ofrecen un mayor número de posibilidades de diferencias bioquímicas. Esa correspondencia depende únicamente de la similitud del comportamiento de sistemas formados por elementos diferentes, cuando éstos están sujetos a aceleraciones y deceleraciones en los procesos de síntesis y destrucción.

La distribución vertical de la relación de pigmentos, comparada con la de la diversidad de especies, muestra ordinariamente algunas disconformidades que ponen de manifiesto la independencia de ambos caracteres. Al nivel de las picnoclinas existe, a menudo, un aumento de producción con una disminución de la diversidad de especies y de la relación de pigmentos. Pero, a veces, a este nivel y más frecuentemente en aguas más profundas, se observa una disminución de la relación de pigmentos que no se corresponde con el mismo cambio en la diversidad de especies. Generalmente la relación D_{430}/D_{665} aumenta con la profundidad del agua, puesto que los pigmentos amarillos se conservan mejor en el plancton en descomposición, pero se conocen notables excepciones, como las representadas en los siguientes datos medios:

Profundidad	Tirreno central, finales de verano	Caribe, alta mar, junio
0 m	4.48	4.6
10 m	5.10	4.2
20 m	4.56	4.7
50 m	3.42	6.1
100 m	3.60	3.7
250 m	2.96	

Cuando las poblaciones de fitoplancton van sedimentando al pasar a través de capas ricas en nutrientes, estas poblaciones, a las que les falta el alimento, especialmente a causa de la escasez de nitrógeno, reaccionan inmediatamente con un aumento de los pigmentos verdes y el valor del índice pigmentario baja. Pero, debido a que las células disponen ahora de muy poca luz, esta rapidez de respuesta resulta inútil.

Las posibilidades del estudio de los pigmentos en las investigaciones sobre el plancton no han sido completamente exploradas. Los cultivos unialgales no muestran cambios en la composición específica a través del tiempo, pero en cambio exhiben cambios en la composición de los pigmentos a medida que el cultivo envejece. En ellos, como en muchas situaciones naturales, la composición de pigmentos es una característica más sensible porque depende no sólo de la composición de especies, sino también del estado fisiológico de sus poblaciones.

El estudio de los cambios de pigmentos puede introducirse fácilmente como trabajo práctico en los cursos elementales de ecología. Me he referido anteriormente a un experimento para ilustrar la sucesión. El siguiente experimento sencillo merece también consideración. Durante la sucesión en poblaciones mixtas, sean marinas o de agua dulce, se produce un incremento del índice de pigmentos. Siguiendo el mismo proceso de la sucesión, la biomasa relativa de las diferentes especies cambia casi continuamente. Si cultivamos separadamente tres especies, como por ejemplo un alga verde (una volvocal), una diatomea y una dinoflagelada, se observa la misma tendencia, en la variación de la relación D_{430}/D_{665} , en cada uno de los cultivos. La relación aumenta en todos ellos, aunque el nivel medio es diferente (la volvocal es más verde, la dinoflagelada más amarilla). Si se forma un sistema juntando todas estas especies, la dominancia de cada una de ellas cambia durante la sucesión. En la mayor parte de las veces, el alga verde se desarrolla más rápidamente al principio, seguida por la diatomea; al final, la dinoflagelada, si puede sobrevivir, es la más común. Esta secuencia sigue el orden creciente de los valores específicos medios de la relación de pigmentos y es muy significativa. Cualquier sucesión ecológica o cualquier proceso de autoorganización de un ecosistema conduce a un aumento de aquella relación. Por ello, resulta muy útil en la investigación ecológica, especialmente cuando estamos buscando caracteres «macroscópicos» operativos.

La composición pigmentaria parece ser también un carácter útil fuera del ambiente pelágico. En las plantas acuáticas de hojas alargadas en forma de cinta (como *Vallisneria*, *Posidonia* y *Thalassia*) es fácil reconocer gradientes en la composición de pigmentos a lo largo de las mismas, que pueden relacionarse con la productividad en los diferentes segmentos de las hojas; estos gradientes se pueden medir fácilmente mediante la fijación de ^{14}C . En las plantas terrestres existen diferencias similares: según Bray (1960), la proporción de clorofila *b* con respecto a la clorofila *a* aumenta cuando se va midiendo desde las partes jóvenes a las partes más viejas de las plantas.

Debe dedicarse especial atención al desarrollo de dispositivos para separar, extraer y evaluar los pigmentos en muestras continuas de fitoplancton. Nosotros hemos estado experimentando con un dispositivo muy sencillo para extraer el pigmento con acetona concentrada en los filtros a través de los cuales se había bombeado previamente un determinado volumen de agua de mar. Hasta la fecha, los resultados no han sido del todo estimulantes. Pero los problemas son principalmente técnicos y no debe ser muy difícil para la sofisticada tecnología actual producir un dispositivo

adecuado a un precio razonable. Alternativamente, el estudio de las propiedades ópticas de las aguas naturales puede conducir también a deducciones sobre la cantidad y calidad de los pigmentos de los organismos que viven suspendidos en ellas.

PRODUCCIÓN Y BIOMASA

El análisis de los pigmentos vegetales ha sido utilizado, a menudo, como una estima indirecta de la producción, de la biomasa o de ambas cosas a la vez. Esto no tiene sentido y aún lo tiene menos cuando se considera que interesa utilizar la composición pigmentaria como un carácter «macroscópico» independiente, para compararlo con otros. La producción y la biomasa deben estimarse por métodos específicos, aunque ello presente dificultades. Algunos comentarios sobre la practicabilidad de aquellas estimas no estarían de más, puesto que pueden poner de manifiesto algunos problemas interesantes.

La estima de la biomasa a partir de la concentración de pigmentos viene dificultada por la enorme variación del contenido de pigmentos del fitoplancton. Los científicos han desesperado de encontrar algún factor de conversión para pasar de concentración de clorofila a peso seco total. Una pequeña esperanza se halla en el hecho de que en el plancton la cantidad de clorofila, o de pigmentos en general, está relacionada con el cociente D_{430}/D_{665} . Las células con dicha relación de pigmentos alta (con más pigmentos amarillos) presentan un contenido menor de pigmentos que las células intensamente verdes. Cuando utilizaba las unidades Harvey de pigmentos, que son proporcionales a la densidad óptica a 430 nm, el factor F apropiado para pasar de D_{430} a la biomasa (B) resultó ser variable, pero ligeramente proporcional al cuadrado del índice de pigmentos. Por ello, una estima de la biomasa, no exacta, pero de más confianza que la basada únicamente en unidades de pigmentos vegetales (Margalef, 1960), podría ser:

$$B=C (D_{430})^3/(D_{665})^2$$

Los valores exactos de las constantes de esa expresión, tanto el valor de C como el de los exponentes, carecen de importancia, porque el interés está en la sugerencia de que existe alguna relación general (alométrica) en la composición de pigmentos.

También se ha intentado expresar la producción (P) como una función de la cualidad de los pigmentos (Margalef, 1965b); de unos pocos datos de lagos

de agua dulce se ha obtenido la relación:

$$P=C (D_{665})^{1.3}/(D_{430})^{0.6}$$

Si se divide P por B , el cociente, que expresa la producción por unidad de biomasa, resulta ser proporcional a alguna potencia (próxima a 3) del inverso del índice de pigmentos. Esto es sólo la racionalización de una relación observada empíricamente: la razón de pigmentos está correlacionada negativamente con la producción por unidad de biomasa, o el flujo de energía (véase la fig. 4). Un mayor número de datos puede encontrarse en otro trabajo (Margalef, 1963a). El cociente entre la producción y la biomasa (P/B) es un carácter «macroscópico» fundamental y debe ser determinado por métodos independientes. Si el análisis de pigmentos puede dar una estima adecuada, mucho mejor, pero ello no debe dejarnos satisfechos.

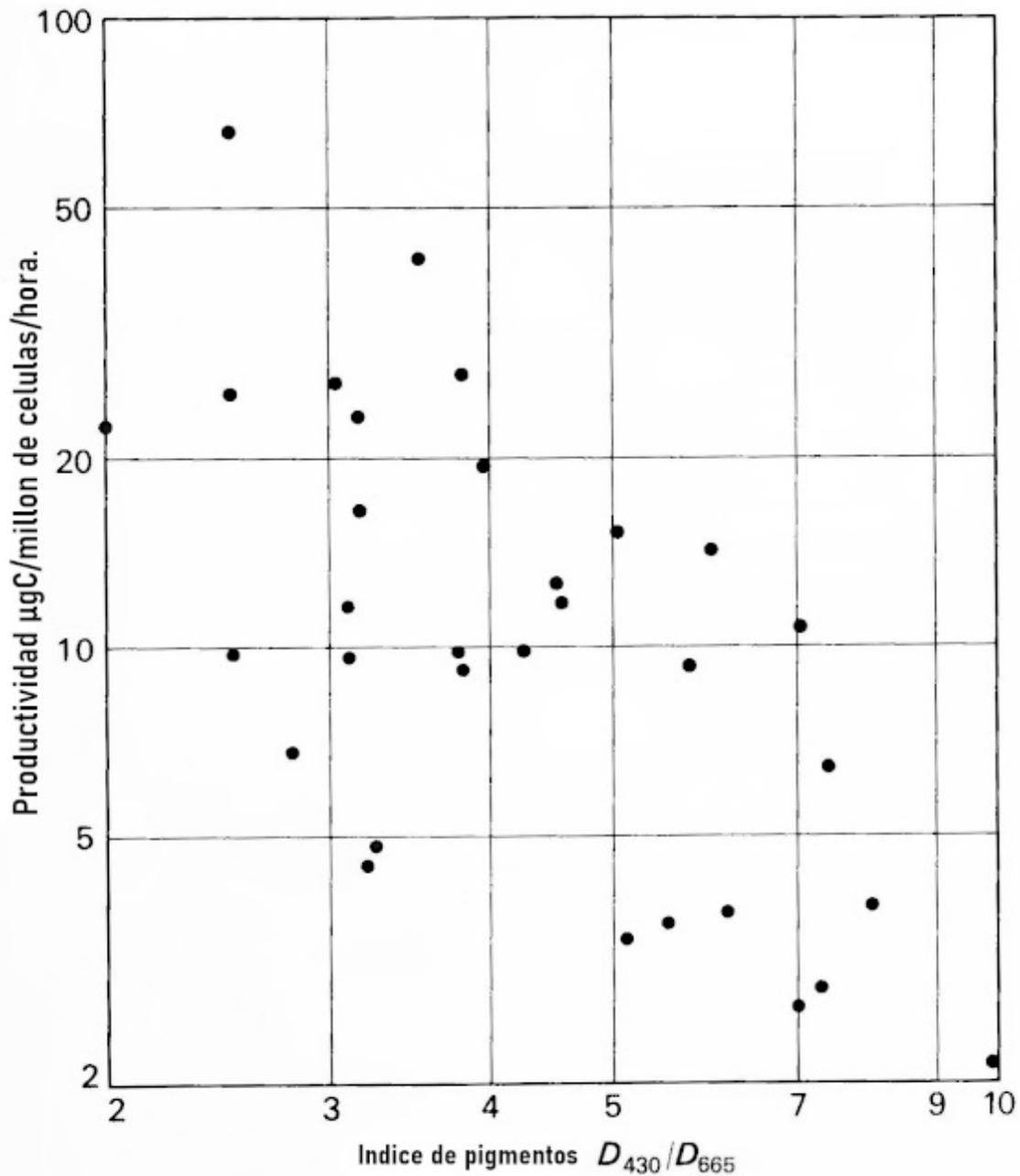


Fig. 4. Relación entre el índice del pigmento y la productividad para una serie de muestras de fitoplancton marino recolectadas en aguas de Barcelona, 1965-1966.

La introducción del método del ^{14}C ha estimulado el interés para el estudio de la producción, y se están recopilando numerosos datos. Sin embargo, no son de validez general. Existen todavía muchos problemas implicados. Los períodos de incubación cortos aportan datos sujetos a fuertes ritmos diarios y resultan difíciles de integrar. Períodos de incubación más largos incluyen un reciclado importante, y la varianza de los replicados se hace muy grande debido a la evolución divergente de las poblaciones embotelladas. Las bacterias constituyen también un problema, especialmente

las que asimilan carbono inorgánico en la oscuridad; tampoco puede eliminarse el importante efecto de las paredes de la botella.

Los problemas referentes a la determinación de la biomasa no son menos importantes. Éstos se deben en su mayor parte a la cantidad de material detrítico, presente en la masa de agua, que no puede separarse de la materia viva. Debe admitirse que cualquier evaluación de la importante relación producción/biomasa implica muchas estimas indirectas y condicionamientos, y a menudo puede resultar bastante inadecuada. Se ha dicho anteriormente que el cociente P/B está correlacionado negativamente con la razón de pigmentos. También lo está con la diversidad de especies (con un valor de -0.72 en ejemplos de agua dulce); véase la fig. 5 y Margalef (1964).

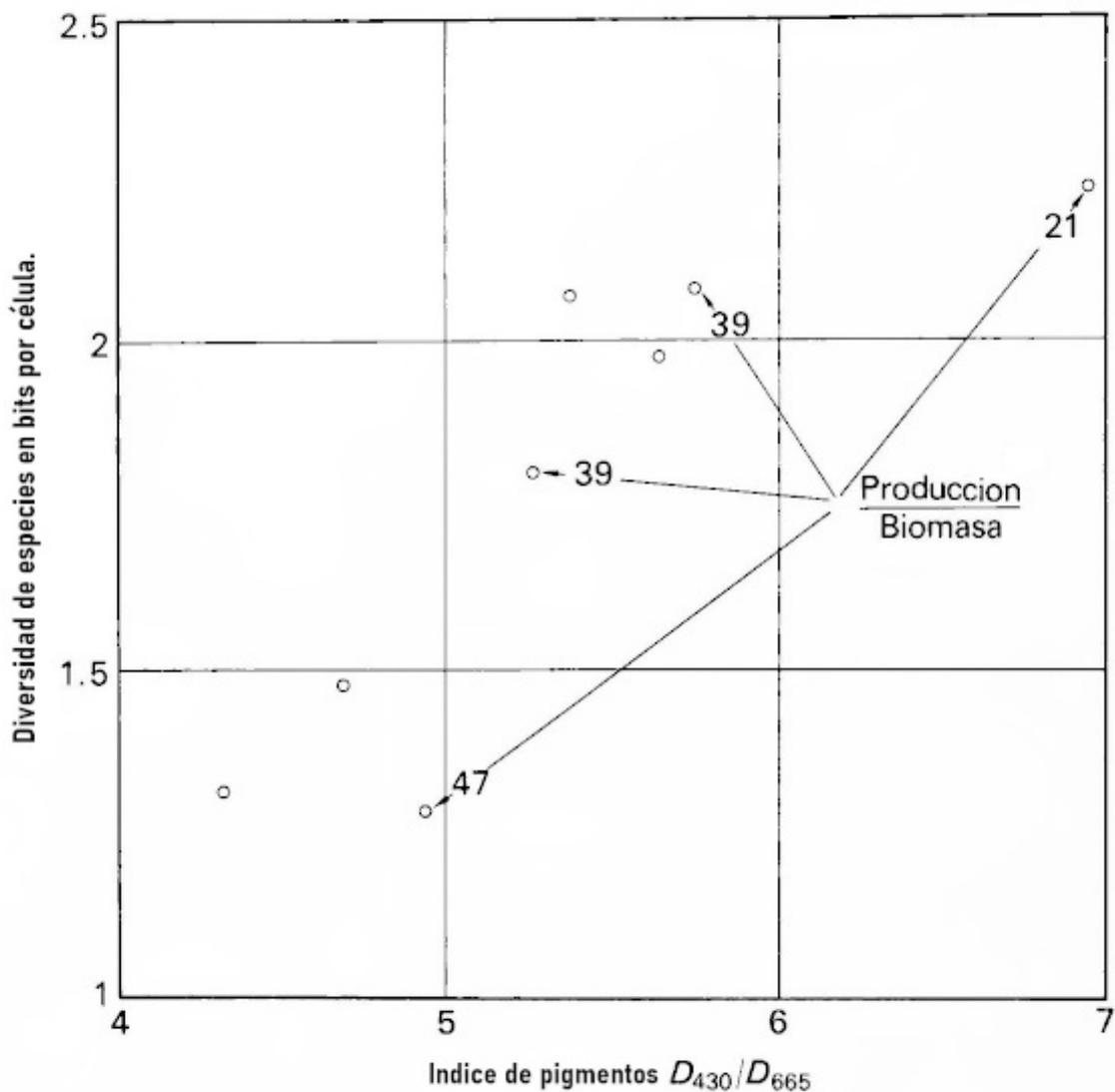


Fig. 5. Correlación entre la diversidad de pigmentos (abscisas) y la diversidad de especies (ordenadas) del fitoplancton de verano de lagos artificiales en el nordeste de España. Cuando se disponía de datos,

se ha escrito cerca del punto correspondiente el cociente entre la producción y la biomasa en mgC/gC/hora.

LA NECESIDAD DE TÉCNICAS MÁS AVANZADAS

Distintas medidas de diversidad (diversidad de especies y de pigmentos) en la producción primaria y la biomasa constituyen parámetros «macroscópicos» importantes de los ecosistemas. El reconocimiento de este hecho deja al planctólogo con la necesidad de algo que, en la jerga habitual de la ciencia ambiental contemporánea, puede designarse como «un estudio de la practicabilidad, capacidad y desarrollo de las posibilidades operacionales multiseriadas de campañas planctónicas integradas, empaquetadas en unidades modulares de tecnología avanzada». Verdaderamente, tenemos muchas palabras, pero es necesario indicar a los parámetros biológicos un esfuerzo comparable al que se está dedicando a la medición de los parámetros físicos y químicos en el mar, o a cualquier aspecto del espacio exterior.

La necesidad de un enfoque de este tipo puede justificarse fácilmente. No tiene sentido insistir en el estudio de gradientes marinos si los únicos datos disponibles son los registrados en estaciones que se encuentran a varias decenas o centenares de kilómetros de distancia entre sí. Tampoco es posible hablar de tasas de cambio basándose en observaciones muy apartadas en el tiempo. Las distribuciones de temperatura, el oleaje y otros fenómenos sí que han atraído bastante atención, pero el estudio del plancton no ha agotado todavía las posibilidades de la tecnología actual. Para continuar las investigaciones de una manera más inteligente, debe hacerse un esfuerzo para perfeccionar o desarrollar sistemas para el análisis del mayor número de variables posible: sistemas tan automáticos como se pueda y con registros continuos. Se ha hecho un progreso considerable en el campo de la determinación de las variables físicas, pero los planctólogos todavía rinden culto a la venerable red de plancton.

En el momento actual, pasan meses o incluso años antes de estar en posesión de la información de los resultados de cualquier expedición oceanográfica. A menudo, se tiene que lamentar *a posteriori* el haber dejado de lado un punto interesante, que, a juzgar por las condiciones de las estaciones próximas, parecía particularmente prometedor para entender algún fenómeno determinado. Sería conveniente tener una representación inmediata y continua de las propiedades del ecosistema pelágico, con la posibilidad de cambiar el curso de la exploración, para maximizar la información referente a problemas particulares. Los ecosondadores no serían de ninguna utilidad a los

pescadores si para disponer de los datos registrados tuvieran que esperar a volver a puerto. Los oceanógrafos también necesitan la información sobre las estructuras sobre las que navegan en el mismo momento de hacerlo.

Es posible bombear agua de profundidades seleccionadas o a lo largo de un recorrido sinusoidal y analizar continuamente salinidad, pH, oxígeno y nutrientes seleccionados. Sensores dispuestos en las conducciones de entrada pueden registrar temperatura y luz. Contadores ópticos (con fotomultiplicadores) pueden contar las partículas grandes y, sin luz en la cámara de recuentos, los organismos luminiscentes. Los contadores dimensionales de partículas dan un espectro de los componentes del seston. También un extractor y analizador de pigmentos vegetales sería factible e incluso se podría pensar en la construcción de un equipo para la determinación semiautomática de la capacidad de fijación de carbono inorgánico. Ecosondadores funcionando a frecuencias distintas podrían dar información sobre la distribución de los animales mayores. La recogida simultánea de información de muchos tipos multiplica su valor y los datos pueden registrarse convenientemente con referencia al tiempo (o la posición) y a la profundidad.

ELABORACIÓN DE LA INFORMACIÓN E IMPORTANCIA DE LAS DERIVADAS

Surgen problemas muy interesantes cuando se trata de elaborar la riqueza de información con la que hemos estado soñando. Algunos de los problemas se han examinado utilizando como modelos datos obtenidos de manera discontinua, o bien continuos, pero sólo para unos pocos parámetros.

Una manera, probablemente fructífera, de obtener un conocimiento adecuado de la organización ecológica del ecosistema pelágico sería el estudio en continuo de las correlaciones entre los diferentes parámetros a medida que los valores se van recogiendo a lo largo de un transecto. Se puede comenzar partiendo de correlaciones observadas previamente y, suponiendo una continuidad o constancia en las tendencias y la conservación de las correlaciones, predecir las configuraciones que se van a encontrar. El acuerdo o desacuerdo entre lo esperado y lo observado puede constituir una prueba sobre nuestro conocimiento de la organización planctónica y un medio de perfeccionar dicho conocimiento.

Parece oportuno volver sobre esto con más detalle. Vamos a suponer que habíamos desarrollado una serie de ecuaciones de regresión, estimando, a

partir de diversas variables físicas, la concentración de clorofila y que encontramos que la *estima* se ajusta bien a la concentración encontrada en un lugar determinado. Suponiendo una continuidad en las tendencias observadas, estimamos entonces los parámetros físicos del próximo lugar y una vez allí los observamos, comprobando con los datos empíricos las predicciones. Si la correspondencia es buena, tratamos de predecir los parámetros de las poblaciones. Si todo ajusta bien, aceptamos nuestro esquema general como consistente.

Es más importante comparar tendencias o gradientes (es decir, derivadas) que comparar valores puntuales. Los gradientes son necesarios para comprender la organización del ecosistema pelágico porque el supuesto básico de nuestro enfoque general del problema es que la composición y las propiedades del plancton de las regiones próximas son interdependientes, son el resultado de fenómenos de intercambio dinámico. Del mismo modo, aunque en un grado mucho más alto, existe una interdependencia entre las diferentes regiones del cuerpo de un organismo que están funcional y morfológicamente (es decir, espacialmente) relacionadas. Por ejemplo, no hay ninguna razón para prever una correlación entre la concentración de fosfato y la densidad de fitoplancton: el nivel de fosfato podría ser originalmente bajo y por lo tanto limitar el desarrollo de las algas o bien el nivel bajo podría ser el efecto de su agotamiento por el consumo de las algas. Es mucho más razonable correlacionar la tasa de crecimiento del fitoplancton con la tasa de agotamiento de fosfato. Los gradientes de diversidad de especies pueden relacionarse mucho más satisfactoriamente con los gradientes de productividad, que no los valores aislados de diversidad con los valores aislados de productividad: recuérdese que el progreso en física solamente fue posible cuando se introdujeron las derivadas.

Igualmente, supongamos que se está probando una manera de estimar la productividad basada en una regresión. No parece apropiado expresar la producción, que tiene el valor de una derivada con respecto al tiempo, exclusivamente como una función de un número de parámetros como la temperatura, concentración de fosfato, luz, etcétera. Algún parámetro que contenga una referencia al tiempo y a la historia debería incluirse lógicamente en la ecuación de regresión que estimara la producción. Tanto la diversidad como el cociente de pigmentos cumplen dicha condición; aunque no tengan dimensiones, estos parámetros son medidas de la complejidad o de la historia y llevan consigo referencias a tiempos anteriores.

CORRELACIONES

Un paso necesario en el análisis ecológico es el estudio de correlaciones. Las correlaciones, que algunas veces requieren transformaciones preliminares de los datos, se calculan entre los diferentes parámetros. El examen de la matriz de los coeficientes de correlación puede sugerir el cálculo de ecuaciones de regresión múltiple que permitan estimar el valor de algún parámetro como una función de otros varios. Tales relaciones son importantes para poner de manifiesto de qué manera unos parámetros están ligados a otros, si es que lo están.

Las ecuaciones de regresión son simplemente expresiones estadísticas y no se les puede pedir una consistencia dimensional. Además, como acabo de sugerir, quizá sea excesivo aceptar el resultado de operaciones con valores instantáneos y puntuales como estima de valores que son derivadas.

Las correlaciones estadísticas entre parámetros no siempre son muy altas; sin embargo, cuando los datos se representan en gráficos, se observan congruencias en las distribuciones que pueden mostrar algunas relaciones. Esto ha sido reconocido por los ecólogos, que utilizan mapas extensivamente, pero rara vez correlaciones estadísticas. Los mapas, evidentemente, incluyen gradientes (es decir, derivadas). El problema del procedimiento ordinario de obtención de correlaciones estadísticas es que los valores se separan del contexto del espacio y del tiempo, y se analizan todos mezclados en un sombrero, por así decirlo, un proceso que destruye toda la estructura. Con este procedimiento no es sorprendente que ninguna noción de organización surja de los estudios estadísticos.

Cuando se estiman los valores de un parámetro como una función de otros varios y (después de medir los valores reales) se calculan los restos a los valores reales representándose éstos en un gráfico, se puede encontrar, en algunas ocasiones, que los valores residuales no están distribuidos al azar, sino que muestran una continuidad. Por ejemplo, en la figura 6 se han representado los valores residuales de temperatura y clorofila *a* a lo largo de un transecto en el Caribe (al norte de Venezuela, desde la estación 8 a la 17). La temperatura se estimó como una función de la posición, la profundidad y el tiempo, y la clorofila *a* como una función del fosfato, el nitrato y la luz. Los valores representados en los transectos son las diferencias entre los valores estimados y los valores empíricos de las variables. La continuidad de las distribuciones es obvia. También se evidencia una cierta oposición entre las dos distribuciones: los lugares con exceso de clorofila se corresponden con lugares donde las temperaturas son más bajas de lo normal. Podría buscarse

alguna conexión casual, pero en la matriz original de los coeficientes de correlación la correlación entre temperatura y concentración de clorofila no es significativa (-0.06 para 577 pares de observaciones).

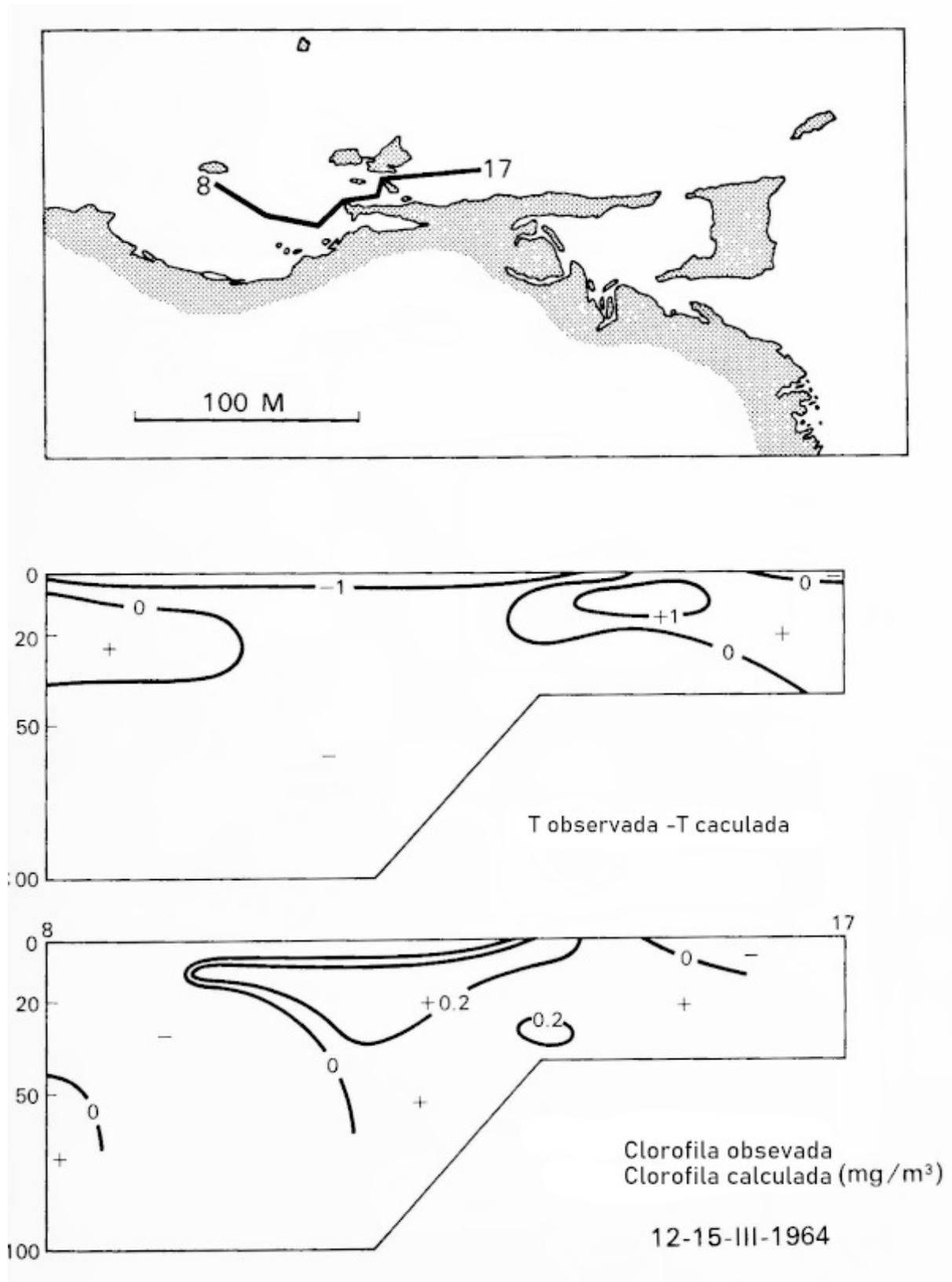


Fig. 6. Arriba, la costa nororiental de Venezuela con el transecto 8-17. Abajo, perfiles verticales de la estación 8 a la estación 17 con las diferencias entre los valores observados y calculados para la temperatura y la concentración de clorofila *a*. Los valores se calcularon a partir de ecuaciones de regresión múltiple.

Las configuraciones en el espacio que surgen de la representación cartográfica de los valores residuales reflejan la distribución de estreses que se producen por la falta de equilibrio entre el ambiente y la población biológica. Se puede suponer que estas desviaciones de las relaciones ordinarias son especialmente frecuentes bajo condiciones que han cambiado recientemente o en los primeros estadios de la sucesión. Cualquier uso extensivo de las correlaciones, incluso con la utilización de derivadas, ha de considerarse como un primer paso que da una construcción que puede ser incorporada en un marco mucho más amplio. En otras palabras, debe de haber correlaciones bastante estrictas según el área geográfica, la estación del año, pero existe una regularidad en la manera como las correlaciones cambian de un lugar a otro. La continuidad de los valores residuales en el espacio significa organización; y en el tiempo es una expresión de la sucesión.

ESTUDIO TAXONÓMICO DE LAS MUESTRAS

La propaganda en contra de la taxonomía clásica y fiable ha sido muy efectiva; hoy día es, lamentablemente, muy difícil encontrar a alguien capaz de identificar los organismos. La taxonomía es necesaria, incluso al nivel «macroscópico», no solamente para el cálculo de la diversidad, sino también para el estudio de la similitud entre distintas muestras de ecosistemas obtenidas con métodos diferentes.

El problema de caracterizar tipos de ecosistemas o de comunidades mediante el uso de grupos de especies es análogo al problema del reconocimiento de modelos por una máquina (Margalef, 1966). Las máquinas, que pueden reconocer y aprender a diferenciar modelos y figuras, lo hacen mediante la utilización de espectros que expresan el grado de superposición de la imagen a clasificar con cada uno de una serie de patrones no correlacionados. Una sugerencia interesante es que puede obtenerse una discriminación adecuada a medio camino, es decir, no utilizando todas las especies presentes ni tampoco un número demasiado pequeño de grupos, sino seleccionando un número apropiado (por ejemplo, del orden de 15) suficientemente grande para obtener una buena discriminación y poner de manifiesto la heterogeneidad espacial, y suficientemente pequeño para

simplificar toda la operación. Los grupos pueden definirse utilizando los métodos desarrollados por la taxonomía numérica; como es posible reconocer grupos de especies que se encuentran juntos en la mayor parte de las ocasiones, la presencia de diferentes especies de un grupo es por consiguiente redundante. He trabajado en esta línea con el fitoplancton del Mediterráneo. Parece que la distribución de asociaciones cambia de un lugar a otro y de un período de tiempo a otro. Igual que tenemos series de correlaciones propias de áreas y de períodos de tiempo, que deben incluirse en un sistema más amplio, encontramos también aquí que la asociación entre especies tiene solamente un valor limitado y es parte de regularidades más generales.

Cualquier programa automático que utilice fichas o cintas perforadas con datos registrados sobre la identificación de especies en el curso de una investigación puede sistematizar el tipo de agrupaciones entre especies y, sobre esta base, evaluar las diferencias espaciales. Al mismo tiempo, podría reexaminar continuamente los datos para ver si son todavía aplicables los mismos grupos. Si fuera aconsejable una nueva ordenación de las especies, entonces la podría proponer. En otras palabras, las desviaciones de una antigua regularidad serían detectadas siempre, y entonces podría reconocerse en el contexto de regularidades de un orden más elevado.

SUCESIÓN Y HETEROGENEIDAD

He examinado en muchos lugares, con algún detalle, el problema de la sucesión en el plancton y la diferenciación espacial de las poblaciones relacionada con la sucesión (Margalef, 1958, 1962b y 1963a). La sucesión en el plancton es un paradigma del modelo de sucesión desarrollado en el segundo capítulo. Comienza con mezcla y fertilización y prosigue hasta que la estabilización del agua permite una diferenciación vertical y un cierto grado de organización estable. La producción primaria por unidad de biomasa disminuye durante la sucesión y la diversidad aumenta a todos los niveles, si se considera la existencia de un espectro de diversidad. En los estadios avanzados de la sucesión, la diversidad puede ser bastante baja en pequeños volúmenes de agua. En la figura 7 se presenta un ejemplo de los cambios de diversidad en el Mediterráneo; la figura 8 ilustra los cambios de la razón de pigmentos D_{430}/D_{665} en sucesiones experimentales en el laboratorio que duplican bastante exactamente la floración natural del plancton. Con este ejemplo se intenta llamar la atención sobre las vastas potencialidades de un enfoque experimental, ya sea en la forma de simples cultivos o en la forma de

quemostatos o cultivos continuos, en los que la explotación puede variarse regulando el flujo. El único inconveniente grave del enfoque experimental es la presencia de las paredes sólidas.

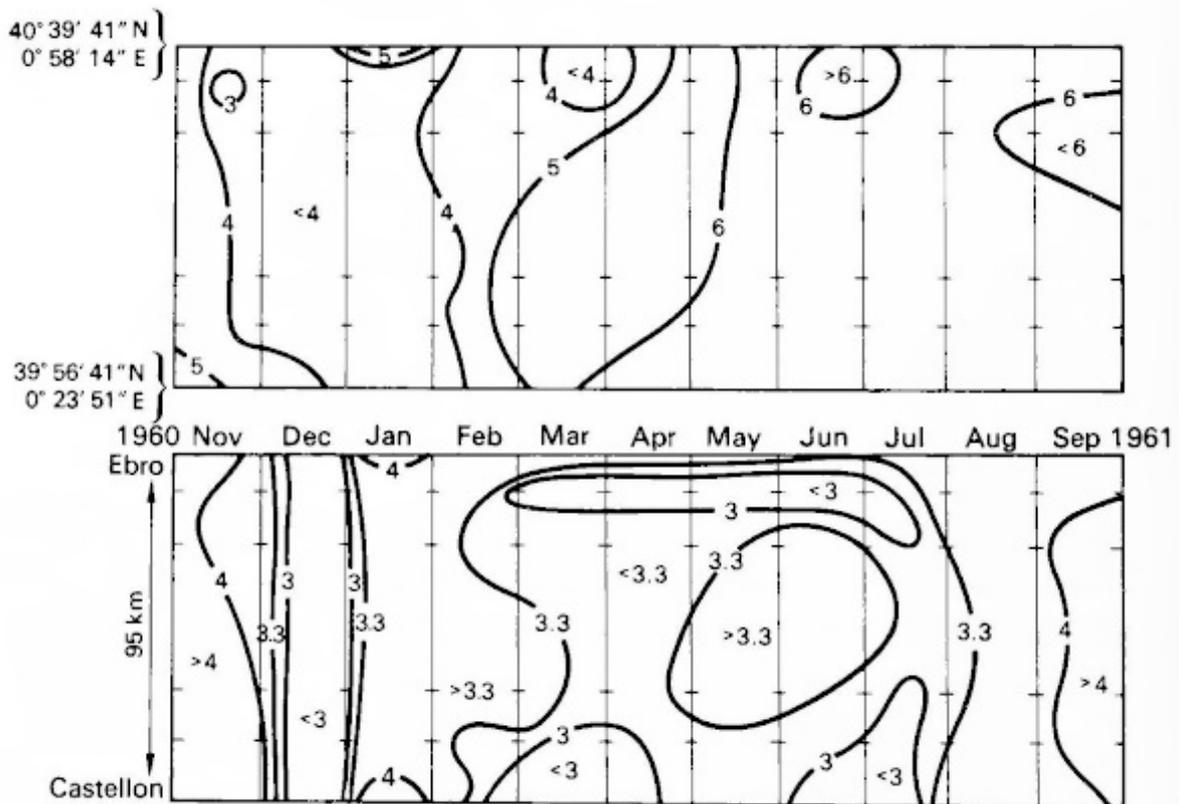


Fig. 7. Valores del cociente del pigmento D_{430}/D_{665} , (arriba) y de la diversidad de especies medida en muestra de red (abajo) para el fitoplancton de las aguas superficiales a lo largo de un recorrido paralelo a la línea de costa en el Mediterráneo occidental desde noviembre de 1960 hasta septiembre de 1961. Las posiciones de los extremos del segmento se indican a la izquierda. La diversidad es más baja en los períodos de máxima productividad.

Sucesiones reales, al nivel del fitoplancton, corresponden a simples ondas de población, al nivel de muchas especies del zooplancton, y están sincronizadas con ritmos internos en los peces u otros animales. Los ciclos reproductivos en poblaciones animales se establecen de manera que el mayor número de jóvenes y la máxima explotación del fitoplancton se den durante los primeros estadios de la sucesión fitoplanctónica. Esto origina un tipo de círculo vicioso: los primeros estadios de la sucesión del fitoplancton, puesto que están sujetos a una explotación intensa, duran más, o la población incluso se rejuvenece. Una constante interacción entre plantas y animales regula la velocidad de la sucesión fitoplanctónica. Por otro lado, la cualidad del alimento, que es diferente en los diversos estadios de la sucesión, produce un tremendo impacto en el desarrollo y la evolución del zooplancton. A medida

que avanza la sucesión, el alimento, al principio dividido en partículas muy pequeñas, tiende a evolucionar hacia una distribución diferente. La cantidad total disminuye y se distribuye en un número mucho más reducido de partículas mayores, muchas de las cuales son móviles y, algunas veces, tóxicas. Por ello, es ventajoso para los animales pasar de una alimentación pasiva a un comportamiento macrófago. Una proporción elevada de macrófagos y el alargamiento de las cadenas tróficas son características generales de ecosistemas oceánicos muy maduros, los únicos donde pueden existir los calamares gigantes y los cachalotes.

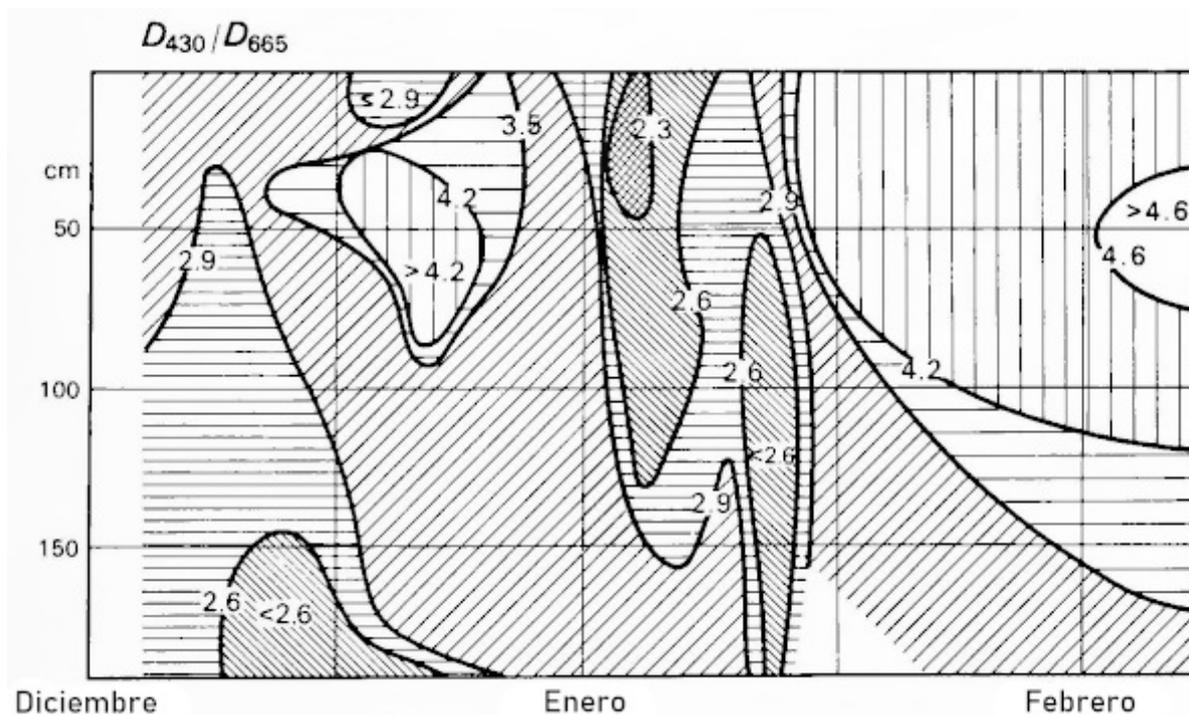


Fig. 8. Variación del cociente de pigmentos D_{430}/D_{665} en un frasco de cultivo de 2 m de altura sometido a un gradiente de luz y turbulencia que simulaba las condiciones naturales en el mar. Durante el periodo estudiado se produjeron dos crecimientos algales intensos mediante fertilización y mezcla; el primero con dominancia de *Skeletonema* y el segundo con abundancia de una pequeña alga verde.

Se puede afirmar, sin temor a equivocarse, que no existen dos pequeñas porciones del ecosistema pelágico que sean congruentes. Toda el agua del océano forma un ecosistema sin partes repetidas; existen estructuras grandes que contienen estructuras más pequeñas, y así sucesivamente, hasta una sola gota de agua. No hay nada extraño en esto. Sistemas mucho más simples, por ejemplo, sistemas físicos como la atmósfera y la hidrosfera, presentan una complejidad de estructura análoga. Una perspectiva esperanzadora se deriva del hecho de que la distribución de las propiedades macroscópicas, como la diversidad o la producción primaria por unidad de biomasa, contribuye a

representar y resumir unos márgenes tan enormemente amplios de diversificación y organización. En las figuras 9 y 10 se muestran unos pocos ejemplos de estructuras de tamaño medio. Probablemente, la hipótesis de que los ecosistemas menos maduros alimentan a las estructuras más maduras que los rodean es válida en cualquier parte.

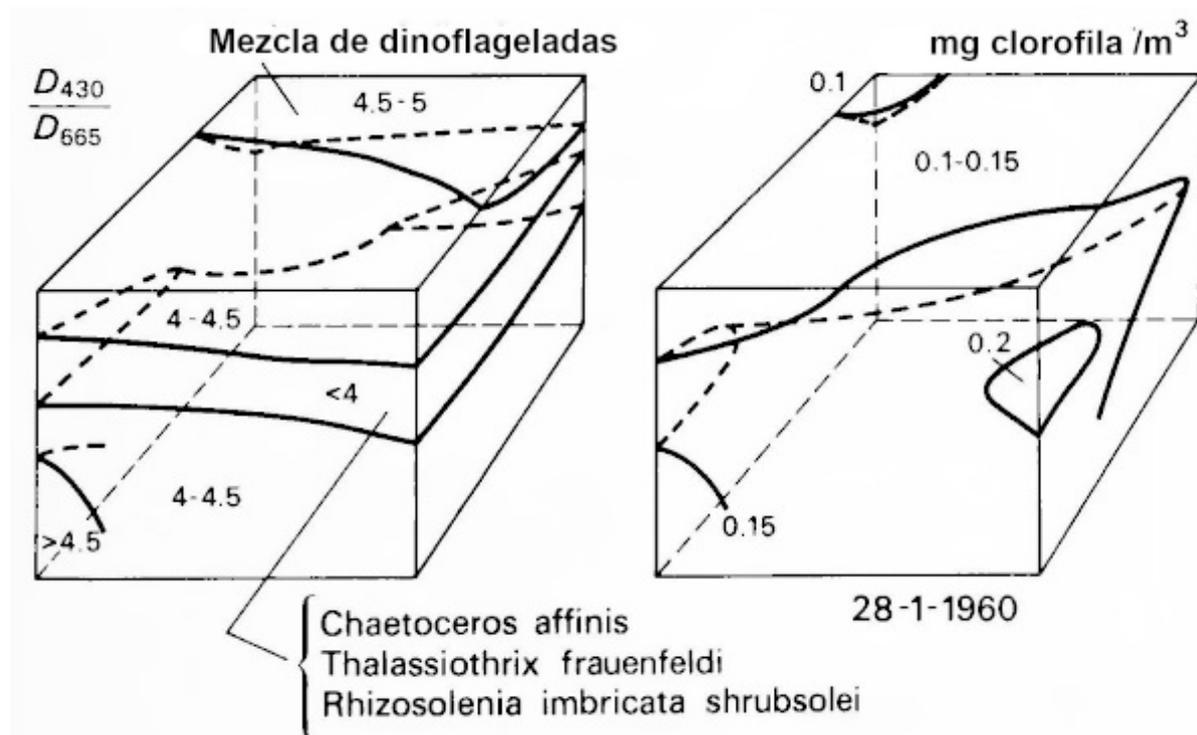


Fig. 9. Distribución de algunas propiedades del plancton en un bloque de una milla cuadrada de superficie y 60 m de profundidad en el Mediterráneo occidental. A la izquierda, cociente de pigmentos; en el espacio donde este concierne era inferior a 4, la población estaba dominada por diatomeas; en los lugares con cocientes superiores a 4.5 en la superficie, había una mezcla de dinoflageladas. A la derecha, distribución de la clorofila *a*.

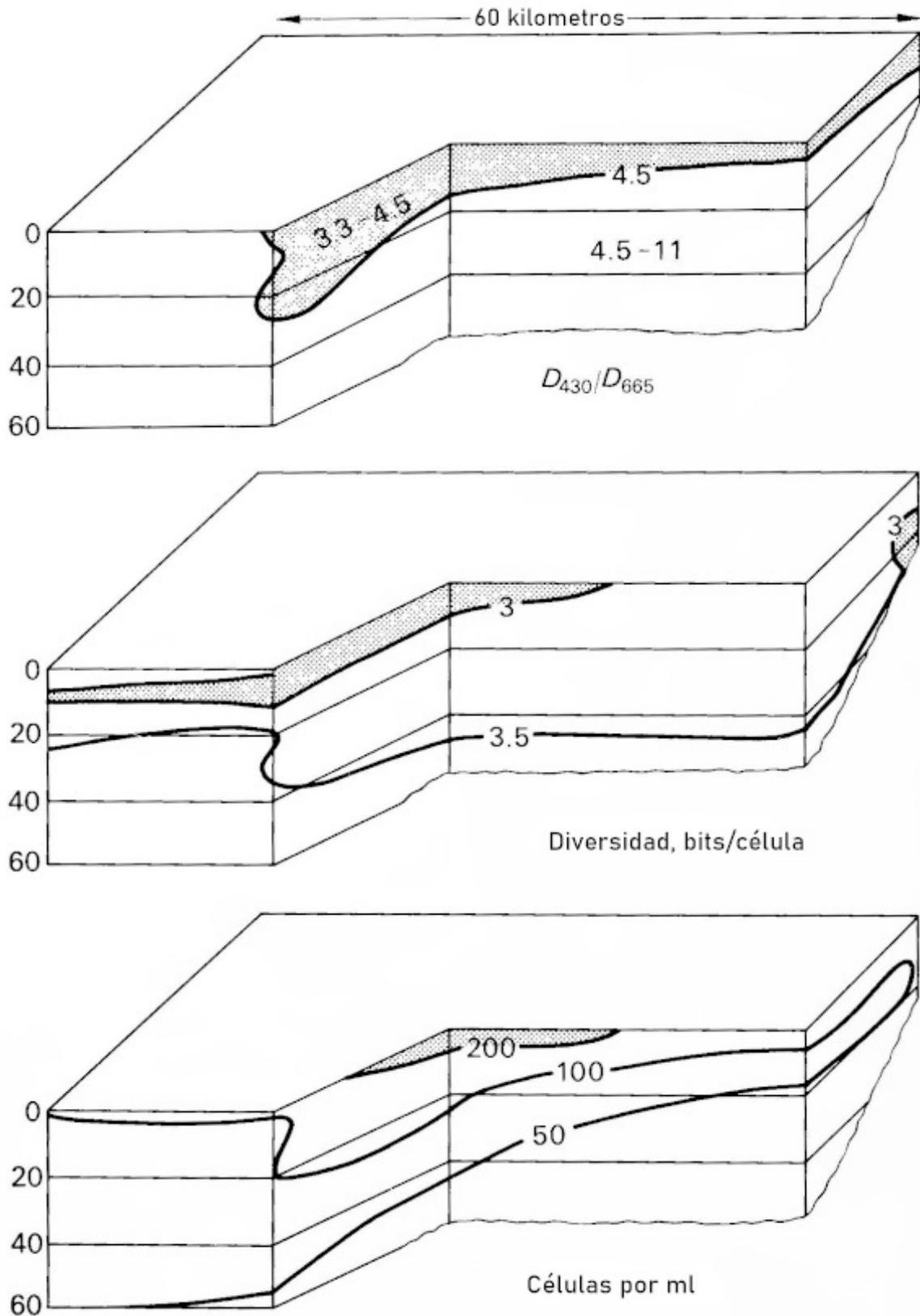


Fig. 10. Un *bloom* de diatomeas (dominando *Nitzschia*), en el Mediterráneo occidental, en mayo de 1962. Los espacios de máxima concentración de células están asociados con una diversidad de especies baja (medida en muestras sedimentadas) y un cociente de pigmentos bajo.

Una estructura demográfica irregular se puede reconocer en poblaciones de animales que se dispersan y se mueven por estructuras de ecosistemas de madurez heterogénea. Los animales jóvenes son relativamente más comunes en los sistemas menos maduros, donde el alimento está en exceso, y la tasa de mortalidad aparente es mayor en estos lugares, simplemente por la existencia de un flujo continuo de animales, a medida que van creciendo, hacia áreas más maduras.

Las poblaciones de sardina (*Sardina pilchardus*) a lo largo de la costa mediterránea española ofrecen un buen ejemplo. Yendo desde la desembocadura del río Ebro hacia el sur, los ecosistemas planctónicos muestran un aumento de madurez en todos los caracteres «macroscópicos» esenciales. En la misma zona, la distribución de las clases de edad en las poblaciones de sardina presenta unas diferencias locales correspondientes con una predominancia de las clases jóvenes en las áreas donde el ecosistema pelágico es menos maduro y de las clases de más edad en las áreas de características de mayor madurez. Otro ejemplo, más trivial, de esta regularidad general lo constituye la distribución vertical de la estructura demográfica de todos los animales pelágicos. Las poblaciones están constituidas por individuos más jóvenes cerca de la superficie, donde el ecosistema pelágico bombea más energía a través de la biomasa.

La evolución en el marco de la organización del ecosistema

SUCESIÓN Y EVOLUCIÓN

La mejor descripción de este tema sería el título, pero sólo el título, de un libro delicioso escrito por G. E. Hutchinson, *El escenario ecológico y el drama evolutivo (The ecological theatre and the evolutionary play)*. Los puntos de vista básicos que serán defendidos aquí los presenté en una comunicación corta para el Decimoquinto Congreso Internacional de Zoología, que tuvo lugar en Londres en 1958 (Margalef, 1959). Este trabajo pasó inadvertido, y por ello no considero superfluo presentar de nuevo el mismo argumento, desarrollándolo un poco más.

Los libros de ecología incluyen, a veces, un capítulo sobre ecología y evolución que trata principalmente de mecanismos de aislamiento, de la acción de los factores ambientales sobre la frecuencia de mutaciones, de la genética de poblaciones, y que incluye algunos comentarios sobre las maravillosas adaptaciones descubiertas en el campo de la ecología. Aquí quiero adoptar un punto de vista diferente y también un razonamiento distinto, quizá con algunas semejanzas con la manera de pensar del paleontólogo. En ambos campos, es decir, en paleontología y ecología, las interpretaciones son esquemáticas y supersimplificadas y puede existir un peligro real de ser arrastrado a hacer generalizaciones comprensivas, pero incorrectas. Muchos de los supuestos mecanismos y rutas de la evolución deben ser considerados hipotéticos, ya que los genetistas nunca los han confirmado ni desechado.

La selección natural no es tan despilfarradora como hacen suponer los libros de divulgación, ya que para mantener un ecosistema en funcionamiento utiliza una energía que se perdería de todas maneras. Los pasos de energía en los lugares donde las especies interaccionan (o donde interaccionan con el

medio ambiente) son los órganos por los que se efectúa la selección y por los que tiene lugar la evolución, dependiendo la tasa o velocidad de la evolución de la eficiencia de los pasos. La sucesión en cualquier sistema autoorganizable implica la sustitución de alguna pieza del sistema por alguna otra que permita el mantenimiento de la misma cantidad de información a un coste menor, o el mantenimiento de una mayor cantidad de información al mismo coste. En este contexto, se entiende por información todo aquello que pueda influenciar y determinar el futuro, y el coste está representado por la energía utilizada, que es igual, prácticamente, a la energía que entra en el ecosistema como producción primaria.

La evolución sólo puede ser entendida dentro del marco de los ecosistemas. Por el proceso natural de sucesión, que es inherente a cada ecosistema, la evolución de las especies es impelida (o absorbida) en la dirección que toma la sucesión, hacia lo que se ha llamado una madurez creciente. Las implicaciones de ello son que, en general, el proceso de evolución debe amoldarse a la misma tendencia manifiesta en la sucesión. La sucesión se está produciendo en todas partes y la evolución la sigue, encuadrada en el marco de la sucesión. Como consecuencia, se espera encontrar tendencias paralelas en varias líneas filogenéticas, que pueden ser reconocidas también como tendencias que se dan en la sucesión. Por ejemplo, una disminución en la relación producción/biomasa y un aumento de la eficiencia y especialización deben ser tendencias comunes en las líneas filogenéticas. Estas vías iterativas en la evolución han dado lugar a diferentes términos y a mal llamadas teorías, como ortogénesis, un concepto poco explícito que sólo significa «regularidad en la dirección». La ortogénesis resulta de la combinación entre lo que es posible en una línea genética con una organización ya adquirida y lo que se necesita en un escenario ecológico que está continuamente cambiando en una dirección predominante.

En realidad, las cosas no son tan sencillas. La evolución no puede estar totalmente circunscrita al lento transcurso de la sucesión. Sin ninguna duda, muchas estirpes han pasado en el curso de su historia filogenética de un tipo de ecosistema a otro. Otras formas de evolución pueden representar el paso de un nivel trófico a otro, como probablemente ha sucedido más de una vez, por ejemplo, en la evolución de los crustáceos pelágicos. Este proceso puede ser relativamente discontinuo. Sin embargo, creo que lo más importante y lo que no ha sido suficientemente manifestado, es que los pasos elementales del cambio evolutivo están siempre constreñidos por la Organización del ecosistema, siempre atrapados en un mismo proceso de autoorganización.

Quizás existan algunas excepciones. En un ecosistema en el que se añadan niveles tróficos, los niveles tróficos inferiores son rejuvenecidos, mantenidos por explotación en unas condiciones de poca madurez, y las especies en estos niveles inferiores no están sometidas al impulso habitual de la sucesión; pueden quedar estancadas. Quizá sea ésta la razón por la cual se encuentran en el plancton tantos tipos primitivos (silicoflagelados, radiolarios, etc.) relativamente inalterados, o en forma de zooxantelas esclavizadas por algunos animales.

Existe otra faceta en el tema de la evolución prospectiva. Continuamente se están produciendo nuevos espacios vacíos (lugares donde los ecosistemas son alterados o destruidos) en los que la sucesión comienza de nuevo. El mosaico de la biosfera muestra todos los estadios posibles de la sucesión. La evolución en sentido contrario, es decir, produciendo especies oportunistas o pioneras en ecosistemas de baja madurez, está menos documentada, probablemente porque es mucho más rápida y sus resultados son más difíciles de entender. El ritmo y el modo en la evolución están relacionados con las propiedades básicas de los ecosistemas mediante un circuito *feedback* fundamental. Las propiedades de un ecosistema dependen de los organismos de los que está formado, pero la evolución de dichos organismos se encuentra bajo el control de un proceso de autoorganización que opera en el ecosistema entero.

CONDICIONES DE SELECCIÓN EN DIFERENTES ETAPAS DE LA EVOLUCIÓN

Las características de los ecosistemas en diversos estadios de madurez explican diferencias de oportunidad evolutiva. Entre las características que deben considerarse están las siguientes:

Fluctuaciones

Son intensas en los ecosistemas jóvenes y menos importantes en los ecosistemas maduros. Las fluctuaciones de población son más perjudiciales para los parásitos que para sus hospedadores y, en general, para especies muy dependientes de otras. También acortan las cadenas tróficas. Las fluctuaciones intensas seleccionan las especies prolíficas; mientras que una constancia relativa en los números de individuos lleva a una restricción del número de descendientes, con embriones protegidos, cuidados paternos,

comportamiento territorial, etc. (Compárense, por ejemplo, los cupleidos con los peces de coral, los eufilópodos con los cangrejos de río y las aves que anidan en campo abierto con las que nidifican en orificios).

Las especies que prosperan en sistemas fluctuantes tienen que poseer una tasa de crecimiento potencial elevada y, en consecuencia, el flujo de energía a través de sus poblaciones resulta también alto. Para tales especies, la suma, durante largos períodos de tiempo, de los cuadrados de las diferencias entre multiplicación y mortalidad, $(b - m)^2$, puede ser una medida de su creatividad; de hecho, dichas especies son relativamente caras desde el punto de vista termodinámico. Como consecuencia, su evolución puede ser más rápida que la de las especies que evolucionan en ecosistemas maduros o que están madurando. El coste de la selección natural, en el sentido de Haldane (1957), está estrictamente relacionado con la eficiencia de los puntos reguladores de la energía en los ecosistemas; el coste es alto o bajo dependiendo de si el flujo de energía por unidad de biomasa es alto o bajo.

La importancia de las fluctuaciones es de aceptación general en genética de poblaciones. Debe tenerse presente que los organismos que se utilizan comúnmente en la investigación genética (tales como *Neurospora*, *Tigriopus* y *Drosophila*) son bastante similares a las plagas o a las especies cultivadas (es decir, a especies características de sistemas poco maduros), la información sobre la genética y evolución de especies bien adaptada a sistemas maduros es prácticamente inexistente, sobre todo porque las especies con vida larga y fertilidad baja no están precisamente preadaptadas al laboratorio del genetista. Sin embargo, diferentes especies de *Drosophila* presentan adaptaciones a ecosistemas de diferente grado de madurez, y su estudio comparado podría proporcionar alguna indicación de la importancia relativa de los mecanismos que funcionan en los distintos tipos de ecosistemas.

Dispersión

Las especies que se dispersan fácilmente pueden mantener un flujo genético intenso entre poblaciones distantes. En general, la facilidad de dispersión está relacionada con el número de propágulos que se producen, y disminuye a medida que la madurez de los ecosistemas aumenta. Como he hecho notar anteriormente, muchas plantas pratenses son anemócoras, mientras que las silvícolas o bien no tienen mecanismos especiales de dispersión, o bien son dependientes de animales confinados en un área limitada. Desde este punto de vista, la comparación entre especies planctónicas y bentónicas es

espectacular, y la especiación comparativa de peces pelágicos o demersales está probablemente relacionada con sus respectivos medios de dispersión.

Predictibilidad del ambiente

La respuesta directa de los organismos a los cambios ambientales es útil cuando el ambiente se altera de una manera impredecible. En ambientes más regulares y organizados, los ritmos están mejor controlados por respuestas indirectas (respuestas a factores especialmente regulares sin importancia ecológica por sí mismos, pero asociados con otros factores de gran interés para la vida) o bien por ritmos endógenos. Los ritmos endógenos tienen el poder de la anticipación, y anulan la demora de tiempo, por lo que aumentan la estabilidad general. Un cambio similar de componentes puede detectarse en formas más complejas de comportamiento: en la relación entre comportamiento heredado o estereotipado y en las componentes del comportamiento orientadas o desarrolladas según el ambiente. El comportamiento estereotipado, con un importante componente genético, es más barato y elimina cualquier período de ajuste, pero requiere un ambiente organizado de forma predecible. Esto nos lleva a suponer que la fracción de dicho comportamiento estereotipado debe ser mayor en los ecosistemas muy maduros.

Tasa de renovación

En las especies relacionadas, la tasa de renovación es mayor en las formas localizadas en los sistemas menos maduros. Las ofiuras del género *Amphiura*, estudiadas por Buchanan (1964), constituyen un ejemplo. En la comunidad *Echinocardium-filiformis*, menos madura, localizada en arena fangosa, a profundidades de 15 a 70 metros, la especie típica es *A. filiformis*, que vive de 2 a 4 años, se alimenta de detritos variados del fondo y tiene un consumo de oxígeno de 0.06 milímetros por gramo de peso fresco. En fango arenoso fino, a profundidades de 70 a 100 metros, se encuentra la comunidad *Brissopsis-chiajei*, claramente más madura; en esta comunidad habita *Amphiura chiajei*, que puede vivir más de 10 años, se alimenta de una manera bastante especializada y presenta un consumo de oxígeno de 0.01 milímetro por gramo de peso fresco, medido en las mismas condiciones que para *A. filiformis*.

Las especies en estadios de baja madurez o las que pertenecen al nivel trófico inferior tienen, por lo general, una vida más corta, y algunas veces

existe la posibilidad de períodos de vida latente. Si la duración de la vida es más corta que los períodos principales de los ciclos ambientales, las generaciones sucesivas viven bajo diferentes condiciones y los ciclos ambientales actúan como series sucesivas de filtros de distinta selectividad. El resultado es que la especie puede adquirir una plasticidad (ciclomorfosis, o por lo menos plasticidad fisiológica) con el poder de ajustarse a una amplia gama de condiciones. Esta plasticidad es evidente en los copépodos de agua dulce con períodos de duración de la vida de 2 a 3 meses (*Tropocyclops*, *Eucyclops*), y parece ir asociada a una diferenciación geográfica muy pobre del genotipo. En el plancton marino hay muchos géneros monotípicos (Friedrich, 1955) que presentan, a menudo, una notable plasticidad fenogenética.

Si la duración de la vida está ajustada para cubrir uno o más ciclos ambientales, las generaciones sucesivas se desarrollan bajo condiciones equivalentes y se selecciona un desarrollo estereotipado y canalizado. Las condiciones pueden cambiar durante la vida de cada individuo, pero todos los individuos experimentan cambios comparables. Los copépodos de agua dulce del grupo de *Cyclops strenuus* y un gran número de diaptómidos son ejemplos de esto último. En ellos se observan duraciones de vida de aproximadamente un año y, en lugar de plasticidad intraespecífica, una variabilidad geográfica importante de indudable base genética.

Alimentación y competencia

Los estadios maduros contienen una proporción más elevada de animales estenófagos, y existe presumiblemente una mayor interdependencia de las especies basadas en el intercambio de sustancias ectocrinas con una actividad biológica determinada. Existe una evolución bioquímica de deficiencias metabólicas (Florkin, 1949), y esta evolución discurre paralelamente con el aumento de la disponibilidad de los compuestos más variados; es decir, son de esperar conexiones regulares con la sucesión. Sería interesante elaborar, para las distintas etapas de la sucesión, una descripción detallada de la diversidad de los compuestos orgánicos disponibles en cada etapa. Esta diversidad probablemente aumentaría con la madurez, pero no se posee todavía una información suficiente para asegurarlo.

En el plancton, los organismos que filtran partículas de manera indiscriminada tienen ventaja en las etapas iniciales de la sucesión, pero, dadas las propiedades usuales del fitoplancton y de otros organismos que

sirven de alimento, puede decirse que, en las últimas etapas de la sucesión, es ventajoso evolucionar desde un comportamiento micrófago a un comportamiento cazador más selectivo y concentrarse cada vez más en unidades alimenticias mayores (Margalef, 1967a).

Las etapas iniciales, caracterizadas por una intensa competencia por el alimento y una fecundidad superabundante, muestran, a menudo, la exclusión de especies congénéricas. La integración bioquímica en los ecosistemas maduros mitiga la competencia por la dominancia y lleva frecuentemente a relaciones establecidas mediante sustancias ectocrinas; esto es sólo posible en el agua cuando se ha alcanzado un cierto grado de estabilidad. Si estas sustancias ectocrinas son características del género más que de la especie, se favorecen los grupos de especies congénéricas (*Goniaulax*, *Caulerpa*). Es probable que una tal debilitación de la competencia interespecífica pueda favorecer una mayor división de las especies. Un estudio serio de la ecología y evolución de las desmidiáceas de agua dulce o de las dinoflageladas marinas, siempre más diversificadas en sistemas muy maduros con un flujo de energía bajo, puede ser valioso desde este punto de vista. La dinámica de las poblaciones es lenta y se pueden encontrar juntas hasta un centenar de especies congénéricas.

En algunos casos, puede ser útil estudiar el problema de la competencia interespecífica en relación con la adaptación de las especies a ecosistemas de distintos grados de madurez. Esto puede hacerse, por ejemplo, con los coleópteros de la harina, tan extensivamente estudiados en el laboratorio por Thomas Park. Hasta la fecha, estos estudios se han efectuado típicamente en un medio de laboratorio, que se rejuvenece cada mes, al renovar la harina. Sin embargo, si la harina no se renueva, se acumula información en forma de cadáveres medio consumidos, exuvias, deposiciones fecales y secreciones glandulares como la etilquinona. El fenómeno de competencia en este sistema más maduro no ha sido estudiado.

En ecosistemas muy maduros, de la multiplicidad de las relaciones y de la lentitud general de la dinámica se deriva una competencia menos brutal y más sutil. El éxito de una especie depende de las múltiples y delicadas relaciones establecidas. Las especies adaptadas a un tipo de vida que depende de la persistencia de todo el ecosistema pueden evolucionar hacia algún tipo de altruismo ecológico (por ejemplo, los árboles que dan a los insectos alimento y cobijo en forma de agallas). Estos caracteres podrían considerarse inútiles e incluso nocivos si las especies se consideran separadamente. La aparente paradoja de que especies con una tasa más baja de multiplicación ganan en la

competencia con especies de tasas potenciales mayores de aumento, es fundamental para el problema de la evolución de la competencia.

CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES ADAPTADAS A DIFERENTES ETAPAS DE LA SUCESIÓN

Resumiendo lo hasta ahora expuesto, el estudio comparativo de las diferentes etapas de la sucesión puede descubrir muchos mecanismos que explican por qué éstos originan especies de características evolutivas peculiares. Los tipos extremos pueden caracterizarse como se explica a continuación.

Etapas iniciales

Están caracterizadas por especies de vida corta que dejan numerosos descendientes y pueden dispersarse a grandes distancias. Estas especies son capaces de desarrollar ciclomorfosis y modificaciones locales adaptativas, manteniendo una cierta unidad genética. Son eurioicas, adaptadas a condiciones cambiantes en el espacio y el tiempo (Levins, 1962-1963). Compiten por la dominancia y son capaces de evolución rápida. El criterio más importante de su caracterización, el oportunismo, estimula un tipo dinámico de selección (cladogénesis, aromorfosis). La gran variedad de nombres que han recibido estas especies —fugitivas, pioneras, oportunistas, pródigas, apocráticas o cinetófilas (Erdman, 1963)— es testimonio de que ha sido reconocida su naturaleza y de que han despertado interés.

Etapas maduras

Contienen especies de vida más larga que están aisladas en comunidades reproductoras pequeñas, producen un número reducido de descendientes y tienen pocas posibilidades de dispersión fuera de su entorno inmediato. Tanto por su comportamiento como por su bioquímica están muy bien integrados en el sistema; sus características incluyen un instinto territorial y la necesidad de sustancias activas (por ejemplo, vitaminas) producidas por otros organismos. Un desarrollo canalizado y una fuerte estabilidad, tanto morfológica como genética (eliminación inmediata de variantes «creativas») son también características de estas especies. La competencia puede pasar a actuar a nivel

de género. El criterio clave es la eficiencia, que lleva a un tipo de selección estabilizante (anagénesis, telomorfofosis, ortogénesis).

Pueden existir todos los tipos intermedios entre estos dos. El punto principal es que una evolución lenta y bien documentada muestra una tendencia general que va desde especies del primer tipo a especies más adaptadas a una mayor madurez.

TABLAS DE VIDA

Las diferencias entre especies se pueden describir mejor mediante curvas de supervivencia o de mortalidad. Es una generalización bastante buena el que las especies de ecosistemas menos maduros o de niveles tróficos bajos tengan una curva de supervivencia diagonal (una curva cóncava de gran pendiente), mientras que las especies de ecosistemas más maduros o de niveles tróficos altos tienden a presentar una curva rectangular. Las curvas difieren no sólo en la forma sino también en las dimensiones totales, ya que las especies de ecosistemas más maduros acostumbran a tener una vida más larga. La distribución del período reproductivo durante el curso de la vida puede ser también típicamente diferente (fig. 11).

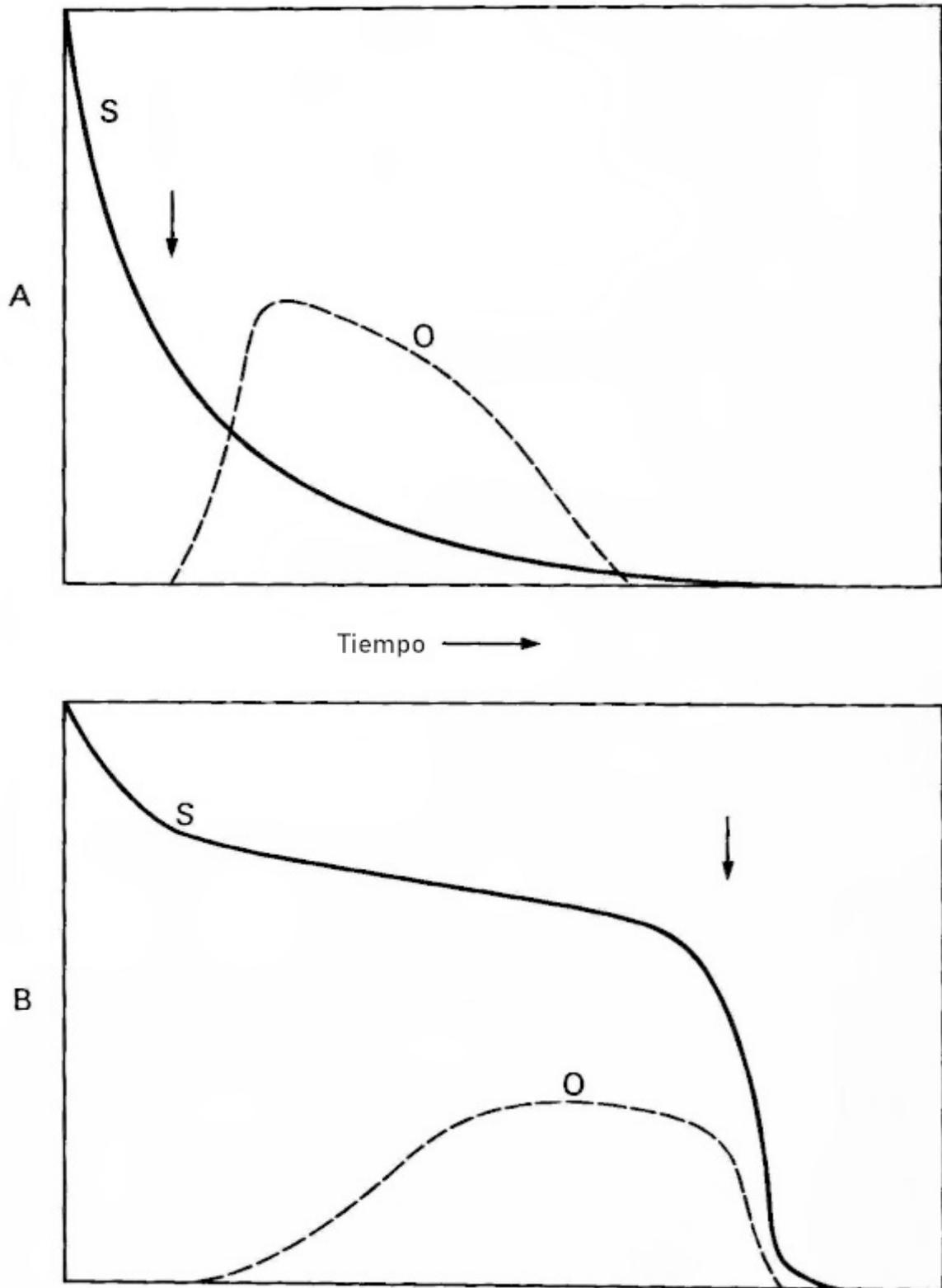


Fig. 11. Curvas de supervivencia (*S*) y curvas de fecundidad específica por edades (*O*) para dos especies ideales: *A*, una especie de un ecosistema de baja madurez o de un nivel trófico inferior, y *B*, una especie de un sistema más maduro. Las flechas indican las edades en las que la selección natural es más intensa.

Lo que se acaba de exponer puede expresarse de otra manera como una tendencia en la evolución de la forma de las curvas de supervivencia; la

pendiente va decreciendo en la mayor parte de su longitud y aparece un descenso brusco al final de la curva rectangular. La disminución de la pendiente de la curva significa que hay una reducción de la mortalidad. La protección de los hijos, un tamaño mayor, un metabolismo más bajo, el desarrollo de mecanismos defensivos y el paso de unos hábitos alimentarios indiscriminados a unos más selectivos contribuyen a la disminución de la tasa de mortalidad y al aumento de la duración de la vida. La lucha por comer y no ser comido, asociada con el aumento de tamaño, implica, con frecuencia, un cambio de nivel trófico, y es una parte de la misma tendencia.

No es sólo por casualidad que los mecanismos más avanzados de defensa (mimetismo, venenos animales, relaciones simbióticas complejas y comportamiento territorial complicado) son más frecuentes en los ecosistemas más maduros; caracterizan al arrecife de coral en el mar y al bosque tropical en tierra. La causa no es «la fuerza del sol tropical que promueve la vida», sino una larga oportunidad evolutiva en un ecosistema muy maduro. En ecosistemas también maduros en ambientes fríos, la evolución ha ido en la misma dirección: la fauna bentónica abisal se compone de especies de gran tamaño, muy dispersas, con tasa metabólica baja, reproducción lenta, medios complicados de protección de la descendencia, etcétera, como es típico en las especies de la selva tropical. Lo mismo se puede decir de las verdaderas comunidades de las cuevas, que incluyen, por ejemplo, coleópteros de vida muy larga, metabolismo bajo y un número pequeño de descendientes que nacen en un estadio muy avanzado del desarrollo.

La curva de supervivencia rectangular es indicación de una limitación fisiológica muy fuerte de la duración de la vida. La tendencia hacia la inmortalidad debe tener unos límites, y no puede ser seguida sin moderación. Esta curva rectangular concuerda con el eslabón teóricamente más eficiente de una cadena trófica, en el que la presa es comida justamente cuando estaba a punto de morir de modo natural (Slobodkin, 1961).

La mortalidad alta representada por una curva de supervivencia diagonal hace asequibles más muertes para que actúe la selección, por lo que la evolución puede avanzar más rápidamente en sistemas de baja madurez.

Los puntos de máxima mortalidad de la curva de supervivencia corresponden a las edades sobre las que el peso de la selección natural es más importante. En las especies con una curva rectangular, la selección natural actúa al final de la vida, quizás aumentando la duración de la misma o retardando el período de reproducción. Esto determina la evolución de características asociadas con los últimos estadios de la vida (telomorfois).

Por otro lado, en las especies en las que la mortalidad más alta está concentrada en los estadios jóvenes, la selección debe operar en estos mismos estadios. Recuérdese que, en las poblaciones de especies extendidas por sistemas de madurez heterogénea, los estadios jóvenes están asociados con las porciones menos maduras, donde están sujetos a muchos factores de mortalidad.

La selección en las especies con una curva de supervivencia diagonal favorece probablemente una reproducción precoz, que compensa el reducido número de individuos que llegan a los últimos estadios de su desarrollo. Quizás incluso pueda prescindirse de estos últimos estadios y entonces se tiende a acortar la duración de la vida. Esto debe suceder con frecuencia, al menos, en algunos cambios del ambiente. Esta condición se denomina «neotenia». Asociada con la neotenia están la partenogénesis y otras formas de multiplicación no sexual, que son frecuentes, por ejemplo, en los parásitos.

Las apendicularias y las salpas planctónicas son probablemente formas neoténicas de los tunicados sésiles, al igual que los cladóceros podrían ser derivados neoténicos de los conostráceos. En las algas, las series morfológicas desde células flageladas que pasan por tipos gleocapsales, unicelulares y filamentosos (relacionados con el paso de formas planctónicas a bentónicas y repetidos en diferentes grupos), son ejemplos de una tendencia regular en la sucesión. Bajo ciertas condiciones, la regresión desde un estadio filamentosos o sésil a una forma libre nadadora, como en *Prasinocladus*, puede ser considerada neotenia.

Los cambios que imponen una regresión de los ecosistemas a un estadio menos maduro, o que abren nuevos espacios a la colonización, crean nuevas oportunidades para el desarrollo de nuevas especies; esta evolución no sigue una marcha lenta y regular, sino que avanza por neotenia u otras vías evolutivas no habituales o poco conocidas. En palabras de Beer (1961), la energía facilitada por la perturbación es utilizada para efectuar avances evolutivos.

EVOLUCIÓN Y SUCESIÓN EN PERSPECTIVA

En el curso de la historia geológica ha habido una constante reconstrucción de la organización de los ecosistemas; ecosistemas muy antiguos y maduros han sido destruidos y nuevos espacios han sido abiertos a la colonización. Algunas etapas de la historia de la Tierra han sido testigos de cambios más drásticos que otras, y la interpretación de esta discontinuidad, desde el punto

de vista biológico, ha llevado, en su forma más exagerada, a la teoría de los cataclismos periódicos propuesta por Cuvier y otros.

El hecho importante es que bajo condiciones de estabilidad relativa en el ambiente, las tendencias en la sucesión de los ecosistemas y en la evolución de las especies han ido parejas y siguen las líneas que se han esquematizado. Los datos sobre el desarrollo de los bosques mesozoicos, sobre la evolución de los reptiles y sobre el desarrollo de las faunas marinas sostienen la hipótesis básica de que las tendencias en la sucesión han seguido una ruta implícita, de alguna manera, en el proceso de la autoorganización de los sistemas. El aumento de tamaño puede explicarse como el resultado de una presión de selección que minimiza el peligro de ser comido y aumenta la probabilidad que tienen los individuos grandes de dejar descendencia. Estas ventajas inherentes actúan como pasaportes para acceder hacia variantes de mayores dimensiones (Kurtén, 1963). Pero sólo si consideramos la evolución en el contexto del ecosistema podremos entender el valor selectivo de cualquier cambio que lleve a una disminución del flujo de energía necesario para el mantenimiento de una unidad de información. Esta reducción ocurre no sólo en las especies, sino también en el sistema entero, del que la población en evolución es una parte reemplazable. En otras palabras, la selección está controlada por el mecanismo cibernético al nivel del ecosistema.

Es muy importante comparar evolución y sucesión en el momento actual y en el pasado. El conocimiento de estos dos procesos está desequilibrado en dos direcciones opuestas. En el presente, podemos estudiar el mecanismo de sucesión, pero apenas podemos entrever las presiones constantes, a largo plazo, que están actuando en la evolución. Del pasado tenemos información bien documentada sobre las series filogenéticas de foraminíferos, cefalópodos, braquiópodos, vertebrados, etcétera, que nos asegura la realidad de unas tendencias definidas y comunes en diferentes estirpes; en cambio, nuestro conocimiento de la sucesión en el pasado es, a lo sumo, una idea a grandes rasgos. Si pudiéramos combinar, en una síntesis intelectual, la evolución de ayer y la sucesión de hoy, tendríamos una imagen de considerable solidez. El principio de funcionamiento puede ser aplicable a cualquier sistema, regulado cibernéticamente, que esté compuesto de partes reproducibles y reemplazables capaces de evolucionar; por ello, estos principios pueden aplicarse a cualquier equivalente de especies y ecosistemas en cualquier parte del universo.

Los puntos iniciales de una serie filogenética en la que se supone que la evolución ha sido rápida y las condiciones bastante desfavorables para la conservación de remanentes del pasado, parecen coincidir con ecosistemas inmaduros. En esta etapa la evolución podría ser rápida, de acuerdo con el alto precio pagado por ello, y está claro que los ambientes transitorios no son buenos lugares para la conservación de formas del pasado. Puede decirse, sólo en parte de manera jocosa, que la eficacia de los ecosistemas maduros en la transmisión de información al futuro incluye la capacidad de transferir también información muerta, en la forma de estructuras y fósiles.

Los sucesos históricos pueden haber llevado a un equilibrio, no muy perfecto, entre sucesión y evolución. La estrategia de la vida, ganando nuevos terrenos, superando adaptaciones de otras estirpes evolutivas e interfiriendo con otros fenómenos, puede haber introducido tensiones de importancia secundaria en la evolución. Estos desequilibrios pueden ilustrarse con dos ejemplos. Uno es la colonización de los ambientes acuáticos por plantas que han evolucionado en el medio terrestre. Esta colonización ha sido menos importante en el mar que en el agua dulce. En cualquier caso, el éxito de las plantas en el nuevo ambiente puede estar relacionado con el hecho de que los antiguos animales acuáticos, que eran potencialmente herbívoros, no estaban adaptados a utilizar los glúcidos estructurales de las fanerógamas, o, como máximo, lo estaban mucho menos que los animales terrestres. Las fanerógamas marinas son utilizadas muy raramente como alimento por los animales marinos, y en el ciclo de la materia de sus ecosistemas respectivos la mayoría de estas plantas pasan a detritos sin ser utilizadas. Es interesante hacer notar que los explotadores con más éxito de las praderas de fanerógamas marinas son animales de origen terrestre, como los manatíes y las tortugas, que llegaron al medio acuático, por así decirlo, después de las plantas. El segundo ejemplo, ya discutido anteriormente, es el que se refiere a la relación entre la biomasa animal y la biomasa vegetal, que es relativamente baja en los ecosistemas terrestres.

CLIMA Y EVOLUCIÓN

Para añadir una dimensión geográfica a esta descripción se puede decir que los ecosistemas, en un clima más bien constante, pueden alcanzar estados de madurez elevada, mientras que las áreas sometidas a climas fluctuantes pueden haber experimentado destrucciones de ecosistemas bien organizados. En estas últimas se han podido iniciar nuevas estirpes evolutivas por neotenia

u otros mecanismos evolutivos más o menos heterodoxos. Las fluctuaciones climáticas en este contexto se refieren a períodos de tiempo más largos que el ciclo anual. Las áreas glaciadas son, entre otras, un ejemplo de clima fluctuante.

Las especulaciones sobre las posibles relaciones entre climas y evolución no son nuevas. Mathew (1915), en un extenso trabajo denominado «Clima y evolución», y Taylor (1934), con referencias más concretas a la evolución humana, suponen correctamente, en mi opinión, que los cambios evolutivos importantes han ocurrido en áreas de fluctuaciones climáticas, extendiéndose después, periféricamente, hacia climas más estables, donde las nuevas estirpes quedarían atrapadas en las tendencias generales de evolución lenta. El cinturón tropical no es necesariamente el origen de nuevas líneas, sino más bien el refugio de tipos que se han originado en cualquier otra parte y luego han migrado. Sobre este punto no hay acuerdo, porque algunos biogeógrafos distinguidos creen que la zona tropical ha sido el lugar de origen de muchos grupos. Se debe reconocer que, en ambientes maduros, puede tener lugar alguna evolución en contra de la tendencia general (en la dirección de incrementar el flujo de energía), bien sea en la colonización de pequeños subsistemas de organización reducida (suelos, agua intersticial) o bien por rejuvenecimiento, bajo la presión de explotación ejercida por otros niveles tróficos.

Sin embargo, es difícil entender cómo especies adaptadas a sistemas de baja madurez pueden surgir en gran abundancia en un lugar en el que no se hayan hecho desaparecer antiguos ecosistemas maduros y en donde no exista ningún estímulo, en forma de cambio ambiental, que fuerce el paso de energía a través del sistema y lo haga asequible a la evolución. Debo confesar, de nuevo, que me encuentro muy identificado con la hipótesis de Mathew.

HOMBRE Y EVOLUCIÓN

La aparición y la evolución del hombre y sus cultivos probablemente fueron favorecidos por climas fluctuantes, el mantenimiento de sistemas a un nivel bajo de madurez, por el fuego u otros medios, y por la escasa explotación de los recursos vegetales, implícita en la relación entre la biomasa animal y la vegetal, excesivamente baja en los ecosistemas terrestres. Probablemente, estuvo implicada alguna forma de neotenia asociada con la reducción de la madurez, ya que el hombre continúa siendo, en general, un ser adaptado a los

sistemas de madurez más bien baja, aunque existen diferencias entre los grupos humanos y los prehumanos.

El drama evolutivo iba representándose en el teatro de la evolución cuando, como parte del argumento, entró en escena el hombre, brincando y pateando sobre el escenario hasta llegar casi al punto de su derrumbamiento. El *feedback* entre los ecosistemas y las especies en evolución se pone de manifiesto en las relaciones entre el hombre y la naturaleza. La segunda parte del circuito incluye el impacto del hombre en la naturaleza. En uno de los capítulos anteriores se describen las consecuencias de la acción humana como una reducción de la madurez de los ecosistemas. El hombre está bombeando energía a través del ecosistema, es decir, rejuveneciendo toda la biosfera y abriendo nuevas oportunidades a la evolución. La evolución del hombre no ha sido en la dirección de una adaptación pasiva a ecosistemas más maduros, sino que está siendo sostenida activamente por una regresión del resto de la biosfera. En este sentido, la tecnología y la vida moderna son muy despilfarradoras. La cantidad de energía utilizada para mantener una unidad de biomasa humana parece ir en aumento, pero, quizá, la cantidad de energía utilizada en mantener una unidad de información no aumente tanto. El hombre es un accidente histórico, el creador de un interés o tensión que no puede subsanarse en el modelo de sucesión y evolución propuesto. En este sentido, el hombre es comparable al desarrollo de árboles cuyo tronco es casi indigerible.

EL TRIPLE CANAL DE TRANSMISIÓN DE INFORMACIÓN

Ahora me gustaría volver al primer capítulo y al tema de la naturaleza como canal de información. Sólo un universo de energía podría carecer de pasado. Si existe materia, las estructuras crecen y se diferencian, y entonces puede reconocer y reconstruirse parcialmente un pasado. Es el problema de lo inmaterial imperdurable frente a la naturaleza perdurable (Fokker, 1966). En un extremo del espectro se encuentra un caos bíblico, un pasado sin pasado, porque no existe materia que transmita información. En el otro extremo hay sólo información y no existen decisiones: se da una información estática para siempre. Nosotros y todo el universo estamos en una posición intermedia, con la maravillosa oportunidad de disfrutar de la creación. Algunas personas sofisticadas hablarían más bien de ansiedad existencial, pero los biólogos en general y los naturalistas de campo en particular son realmente como niños y

disfrutan de la naturaleza como un niño jugando en un charco fangoso, después de que la lluvia haya cedido el paso al cielo soleado.

Un examen más detallado del ecosistema, considerado como canal de información, permite separar tres niveles o subcanales diferentes. Uno es un canal genético de estructuras individuales replicables. Otro es un canal ecológico verdadero, basado en la interacción entre diferentes especies coexistentes y expresado por la constancia relativa o en los cambios regulares de sus respectivos números de individuos. Este canal es el que continuamente se ha ido tratando a lo largo del libro. Un tercer canal podría llamarse «etológico» (ya que la etología es la ciencia del comportamiento animal) o «cultural»; transmite lo que se ha aprendido por actividad individual o experiencia y es pasado a las generaciones futuras de manera externa al canal genético. Este último canal tuvo una importancia ínfima al principio de la historia de la vida, pero ahora está aumentando explosivamente. En él se pueden incluir: la formación de pistas y galerías que son utilizados por otros individuos, la acumulación de material muerto, impregnación, memoria de comportamiento colectivo imitativo y formación de tradiciones locales, y finalmente, el legado de utensilios y de todas las manifestaciones culturales en el hombre. Permittiéndonos una figura de lenguaje, se puede decir que va desde la madera muerta del bosque, que conserva una estructura, hasta la madera transformada en papel de nuestras bibliotecas, que conserva la cultura. Como los libros contienen usualmente más información que los troncos de árboles (o por lo menos más información descifrable), está claro que la conversión de árboles en libros continuará por algún tiempo.

Un tema interesante de especulación es estimar cómo se ha distribuido, entre los tres canales, la información total transmitida hasta el momento presente en la biosfera. De otro modo la separación en los tres canales carecería de interés.

Los circuitos de *feedback* formados por la interacción entre especies constituyen una memoria muy costosa, con una capacidad de almacenamiento relativamente limitada. En el nivel ecológico, los bosques contemporáneos no llevan mucha más información que los bosques mesozoicos. Las fluctuaciones climáticas y otros cambios en las condiciones de vida han forzado a la sucesión a volver a empezar una y otra vez en diferentes lugares, y la información antigua no ha sido conservada en forma de circuitos recurrentes en los ecosistemas. Más bien, unas especies han sido reemplazadas por otras y la memoria ecológica parece que siempre ha

representado el papel de una memoria auxiliar, de capacidad bastante limitada.

Con la información genética ocurre lo contrario. Aunque algunas veces ha estado latente durante largos períodos de tiempo, la información genética ha preservado cantidades crecientes de estructura capaces de influenciar el futuro. El canal genético se ha ensanchado, sin duda, mucho más rápidamente que el ecológico. Es seguro que el canal cultural o etológico se ha ampliado extraordinariamente con el desarrollo de los vertebrados superiores, pero su incremento ha alcanzado las proporciones de una explosión con la llegada del hombre. Si proyectamos el tamaño relativo de los canales hasta muy atrás en el tiempo (fig. 12), el canal total es como un abanico dividido en tres partes desiguales: un canal ecológico que apenas se ensancha, un canal genético que se ensancha considerablemente y un canal cultural que aparece más tarde, pero entonces se ensancha de manera explosiva.

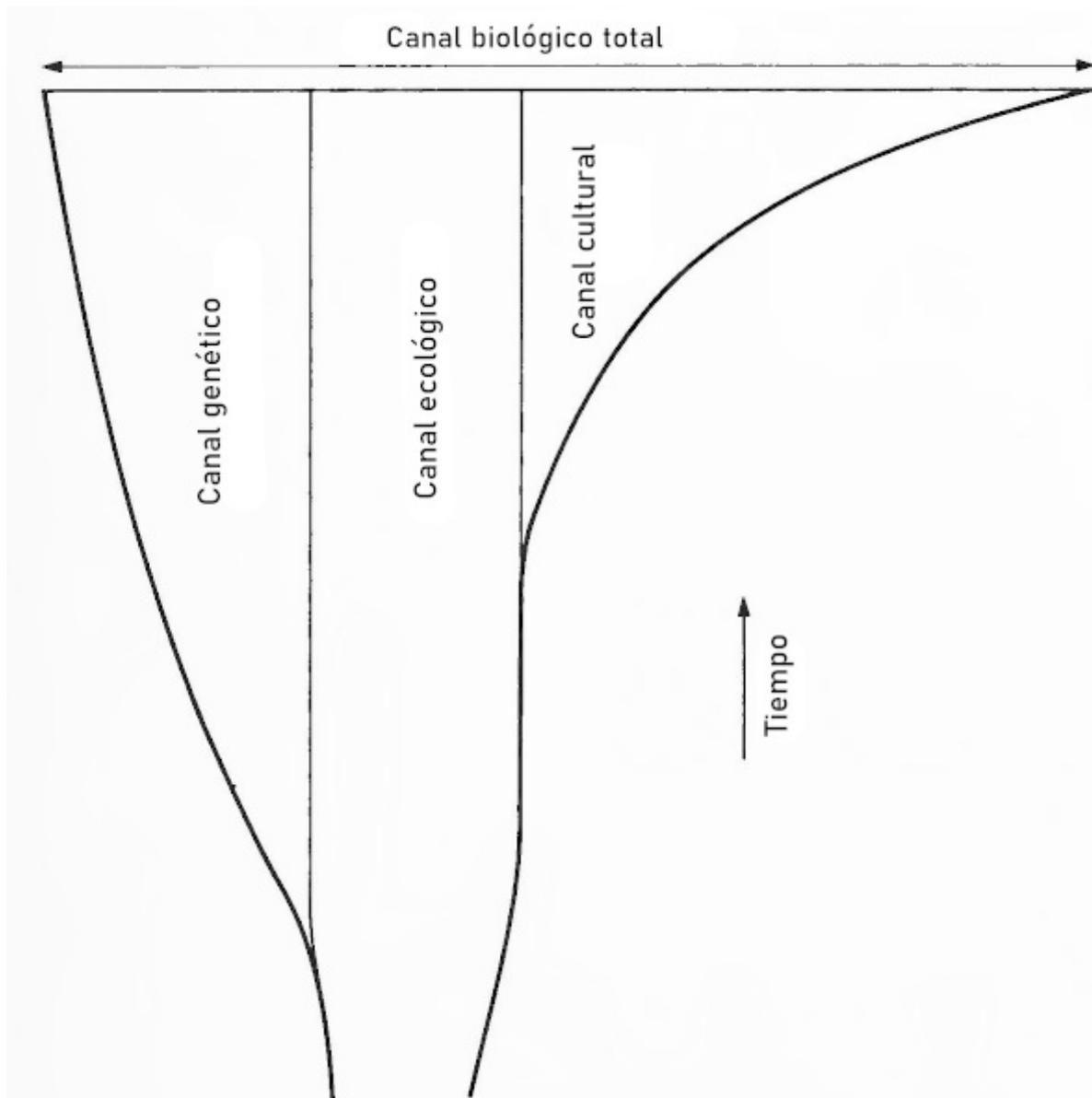


Fig. 12. Representación idealizada de los tres canales de distribución, a lo largo del tiempo, de la información transmitida por la vida.

EL ORIGEN DE LA VIDA

Si en el curso de la evolución el canal genético y el cultural han aumentado sus dimensiones mucho más que el ecológico, hay una razón para preguntarse si, en los orígenes de la vida, el canal ecológico era relativamente el más importante. En otras palabras, se puede especular sobre si los mecanismos propios del canal ecológico (es decir, el *feedback* entre entidades separadas, que aumentan con tasas diferentes como una manera de mantener la organización) son, de hecho, los más próximos a la vida y sus orígenes.

De todas las especulaciones de los diferentes autores sobre el origen de los sistemas vivos, se llega a la conclusión de que dichos sistemas primitivos

eran más comparables a ecosistemas que a los organismos actuales. Con esto quiero decir que los sistemas primitivos, antes de que poseyeran un mecanismo de replicación molecular, basado en las cadenas de ácidos nucleicos, podrían conservar alguna organización mediante un *feedback* entre diferentes partes de una maquinaria quemodinámica. Esto implicaba un tipo de circuitos no muy diferentes de los existentes hoy día entre las diferentes especies de un ecosistema. Si esto era así, cada ser vivo primitivo era instantáneamente único y original, sin apenas partes replicadas, precisamente como un ecosistema (y pido excusas a los fitosociólogos sistemáticos). Es decir, estos sistemas tenían una estructura perfectamente adaptada a las propiedades locales del ambiente y más adaptada en cualquier lugar a los materiales disponibles localmente que a la energía utilizable. Esto es una cuestión de opción y opinión; los autores más populares actualmente proponen que la energía solar no era necesaria y que la vida primitiva tenía la forma de sistemas materiales que competían por la energía. Yo estoy más inclinado por el punto de vista de Needham (1959) de que los sistemas vivos han sido siempre sistemas energéticos que compiten por los materiales. La distinción es importante, puesto que la transmisión de información está más íntimamente relacionada con la posibilidad de organización de enormes cantidades de materia que con la posibilidad de dejar pasar grandes cantidades de energía.

El origen de las especies y de la evolución puede situarse en el primer momento en el que los mecanismos de duplicación molecular fueron utilizados efectivamente. Grandes cantidades de información pudieron copiarse (copiar es muy importante, ya que resulta barato, como imprimir) y distribuirse. En vez de un lento construir, una y otra vez, una organización diferente en cada localidad, existía la posibilidad de colocar rápidamente, y a bajo coste, sistemas equivalentes hechos de piezas prefabricadas; es decir, individuos. Era necesaria una pequeña variedad de estas piezas (especies), algunas para servir de productores primarios y otras para cerrar el ciclo de la materia, regulando sus números respectivos mediante circuitos recurrentes. De este modo nació el canal genético, y la información empezó a pasar del canal ecológico al genético, en donde estaba mejor conservada y era mejor transmitida.

Los hipotéticos organismos-ecosistemas de los comienzos de la vida eran contruidos en cada lugar, adaptados perfectamente a las condiciones locales y sometidos a un lento cambio; sucesión y evolución eran una sola cosa. Más tarde, los ecosistemas fueron organizados por medio de piezas prefabricadas,

y la abundancia relativa de cada componente en el sistema completo quedaba regulada, tal como se ha descrito. Pero, con un modelo de construcción tal como éste, la adaptación a las condiciones locales no puede ser nunca completa: con piezas cortadas a medidas patrón no es posible cubrir exactamente cualquier superficie arbitraria. El resultado es que todas las especies en el marco de un ecosistema están sometidas a algún estrés, como mínimo al estrés que resulta de la sucesión o la autoorganización del ecosistema. En otras palabras, los primitivos organismos-ecosistemas eran probablemente más flexibles que los actuales y las especies no podían separarse de la «sopa» o «pastel» primigenios. La introducción de un mecanismo relativamente rígido de transmisión genética, una herramienta de la vida que tuvo éxito, llevó a la separación de las especies dentro del caldo.

Un tema de estudio propio de la ecología es el del incremento y conservación de la organización al nivel de ecosistema; la moda del tiempo actual lleva a acentuar algunos aspectos de la cibernética, del tratamiento y transmisión de la información. Todos ellos son apropiados en las especulaciones sobre el origen de los sistemas vivos.



RAMÓN MARGALEF (Barcelona, España 1919-2004). Fue un biólogo catalán, que destacó por su trabajo en los campos de la limnología, oceanografía y ecología. Es considerado uno de los pilares de la ecología del siglo XX a nivel mundial.

Obtuvo la primera cátedra de Ecología en el Estado español en la Universidad de Barcelona (1967). Fue miembro de numerosas sociedades científicas, autor de publicaciones de renombre y estudió, entre otros temas, las algas y crustáceos de las aguas continentales, el fitoplancton del mar Mediterráneo (desde la Costa Brava hasta el Golfo de Valencia), del océano Atlántico (en las costas de Vigo y afloramientos saharianos) y del mar de las Antillas, además de contribuir con un ingente trabajo experimental a entender el funcionamiento de los ecosistemas. También fue Director de Investigación Básica del Instituto de Investigaciones Pesqueras. Se interesó por aspectos de la sucesión y producción de los ecosistemas y por el papel de los humanos en la biosfera, siempre en busca de principios unificadores en esta disciplina académica.

Referencias bibliográficas

- Andrewartha, H. G., y Birch, L. C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Ashby, W. R. 1954. *Design for a brain*. 2d imp. London: Chapman & Hall.
- . 1956. *An introduction to cybernetics*. London: Chapman & Hall.
- Beer, S. 1961. Below the twilight arch: A mythology of Systems. En *Systems: Research and design*, ed. D. P. Eckmann, pp. 1-25. New York: Wiley.
- Bodenheimer, F. S. 1958. *Animal ecology today*. Uit. W. Junk, Den Haag.
- Bray, J. R. 1960. The chlorophyll content of some native and managed plant communities in central Minnesota. *Cañad. F. Bot.* 38:313-33.
- Buchanan, J. B. 1964. A comparative study of some features of the biology of *Amphiuma filiformis* and *Amphiuma chiajei* (Ophiuroidea) considered in relation to their distribution. *F. Mar. Biol. Ass. U. K.* 44:565-76.
- Clark, H. F., y Bourlière, F. 1963. *African ecology and human evolution*. Chicago: Aldine.
- Clements, F. E. 1920. *Plant indicators*. Carnegie Institute Publication No. 290. Washington, D. C.: Carnegie Inst.
- Connell, J. H., y Orias, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *Amer. Nat.* 98:399-414.
- Cowles, H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botan. Gaz.* 27:95-117, 167-202, 281-308, 361-91.
- Crisp, D. J. 1962. Swarming of planktonic organisms. *Nature* 193:597-98.
- Dansereau, P. 1954. Climax vegetation and the regional shift of Controls. *Ecology* 35:575-79.

- Erdman, G. 1963. Palynology and pleistocene ecology. En *North Atlantic biota and their history*, pp. 367-75. Oxford: Pergamon.
- Florkin, M. 1949. *Biochemical evolution*. New York: Academic.
- Fokker, A. D. 1966. Body and soul in the light of physics. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Vetens.* (ser. B) 69:319-26.
- Friedrich, H. 1955. Materialien zur Frage der Artbildung in der Fauna des marinen Pelagials. *Veroff. Inst. Meeresf. Bremerhaven* 3:159-89.
- Haldane, J. B. S. 1957. The cost of natural selection. *F. Genet.* 55:51 1-24.
- Herrera, J., y Margalef, R. 1963. Hidrografía y fitoplancton de la costa comprendida entre Castellón y la desembocadura del Ebro, de julio de 1960 a junio de 1961. *Inv. Pesq.* 24:33-12.
- Hessler, R., y Sanders, H. 1966. The diversity of the benthic fauna of the sea. *II. Intern. Congr. Oceanography* (abstracts), pp. 157-58.
- Huffaker, C. B. 1958. Experimental studies on predation: Dispersión factors and predatory-prey oscillations. *Hilgardia* 27:343-83.
- Kerner, E. H. 1957. A statistical mechanics of interacting biological species. *Bull. Math. Biophys.* 19:121-46.
- . 1959. Further considerations on the statistical mechanics of biological associations. *Bull. Math. Biophys.* 21:217-55.
- Kershaw, K. A. 1963. Pattern in vegetation and its causality. *Ecology* 44:377-88.
- Kurten, B. 1953. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. *Acta Zool. Fennica* 76:1-122.
- Landauer, R. 1961. Symposium on self-regulation in living systems. *Nature* 189:800.
- Leeuwen, C. G. van. 1965. Het verband tussen natuurlijke en antropogene landschapsvormen, gezien vanuit de betrekkingen in grensmilieu's. *Gorteria* 2:93-105.
- Leigh, E. G. 1965. On the relation between the productivity, biomass, diversity, and stability of a community. *Proc. Nat. Acad. Sel* 53:777-83.
- Levins, R. 1962-63. Theory of fitness in a heterogeneous environment, I, II. *Amer. Nat.* 96:361-73, 97:75-89.
- Lotka, A. J. 1956. *Elements of mathematical biology*. New York. Dover.
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36:533-36.

- Margalef, R. 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in natural phytoplankton. En *Perspectives in marine biology*, pp. 323-49. Berkeley and Los Angeles: Univ. of California Press.
- . 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. *Rapp. Proc.-verb. C. I. E. S. M. M.* 15:277-81.
- . 1961a. Communication of structure in planktonic populations. *Limol. Oceanogr.* 6:124-28.
- . 1961b. Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hidrobiología* 18:155-64.
- . 1962a. «Diversita» dello zooplancton nel lago Maggiore. *Mem. Ist. Ital Idrobiol.* 15:137-51.
- . 1962b. Succession in marine populations. *Advancing Frontier of Plant Sciences* 2:137-88. Institute for the Advancement of Science and Culture, New Delhi.
- . 1963a. Algunas regularidades en la distribución a escala pequeña y media de las poblaciones marinas de fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. *Inv. Pesq.* 23:11-52.
- . 1963b. On certain unifying principles in ecology. *Amer. Nat.* 97:357-74.
- . 1964. Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations. *Verh. Intern. Verein. Limmol.* 15:169-75.
- . 1965a. Diversidad de las muestras de poblaciones de peces en función de la madurez del ecosistema, de la intensidad de explotación y de la selectividad de las artes. V. *Reunión sobre Productividad y Pesquerías*, pp. 113-15. Barcelona: Inst. Inv. Pesqueras.
- . 1965b. Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure. *Mem. Ist. Ital. Idrob.*, suppl. 18, pp. 355-64.
- . 1966. Análisis y valor indicador de las comunidades de fitoplancton mediterráneo. *Inv. Pesq.* 30:429-82.
- . 1967a. The food-web in the pelagic environment. *Helgolander Wiss. Meeresunters* 18:548-59.

- . 1967b. Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 5:257-89.
- Margalef, R., y Herrera, J. 1963. Hidrografía y fitoplancton de las costas de Castellón, de julio de 1959 a junio de 1961. *Inv. Pesq.* 22:49-109.
- Margalef, R., Herrera, J., Steyaert, M., y Steyaert, J. 1966. Distribution et caractéristiques des communautés phytoplanctoniques dans le bassin tyrrhénien de la Méditerranée en fonction des facteurs ambiants et á la fin de la stratification estivale de l'année 1963. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique* 42(5): 1-56.
- Mathew, W. D. 1915. Climate and evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 24:271-318.
- Needham, A. E. 1959. The origination of life. *Quart. Rev. Biol.* 34:189-209.
- Paiten, B. C. 1961. Competitive exclusion. *Science* 134:1599-601.
- Pielou, E. C. 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *F. Theoret. Biol.* 10:370-83.
- Pimentel, D. 1961. Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 54:76-86.
- Platt, J. R. 1961. «Bioconvection patterns» in cultures of free swimming organisms. *Science* 134:1766-767.
- Platt, R. B. 1965. Ionizing radiation and homeostasis of ecosystems. In *Ecological effects of nuclear war*. pp. 39-60. Upton, N. Y.: Brookhaven Nat. Lab.
- Shelford, V. E. 1963. *The ecology of North America*. Urbana, Ill.: Univ. of Illinois Press.
- Slobodkin, L. B. 1961. *Growth and regulation of animal populations*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Tanaka, O., Irie, H., Izuka, S., y Koga, F. 1961. The fundamental investigation on the biological productivity in the North-West of Kyushu. I. The investigation of plankton. *Rec. Oceanogr. W. Japan*, special no. 5, pp. 1-57.
- Taylor, G. 1934. The ecological basis of anthropology. *Ecology* 15:223-42.
- Thorson, G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Geol. Soc. Amer. Mem.* 67:461-534.
- Vives, F., y López-Benito, M. 1957. El fitoplancton de la Ría de Vigo, desde julio de 1955 a junio de 1956. *Inv. Pesq.* 10:45-146.

- Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei* (s. 6) 2:31-113.
- Wiener, N. 1948. *Cybernetics*. New York: Wiley. (Traducción castellana, Guadiana, 1971).

Perspectivas de la teoría ecológica

Ramón Margalef

