

## ENSAYO\*

# LAS FRONTERAS DE LA ECOLOGIA

Por Ramón Margalef

Me propongo en estas líneas comentar el contenido y los límites de lo que se llama Ecología, identificar algunas de las áreas en que se reconocen incongruencias y paradojas, que se han de resolver en un desarrollo en profundidad —transdisciplinario más que interdisciplinario—, y tratar de vislumbrar otras perspectivas de desarrollo de esta ciencia, particularmente en sus fronteras con las ciencias humanas y con la física.

La definición tradicional de la Ecología nos la presenta como el estudio de las relaciones de los organismos con el ambiente, o entre unos organismos y otros. Una gran parte de la ecología es catalogación y clasificación de datos, pero como ciencia ha de combinar y organizar estas descripciones dentro de un marco, con la posibilidad de reconocer regularidades y construir una teoría. De todos modos, la posibilidad de comprimir las descripciones es reconocidamente limitada en ecología, que ha de ser considerada como una ciencia «blanda» (soft science). Se comprende que los ecólogos miren con envidia y con deseo de imitación las ciencias más «duras», cuyo modelo es la fi-



Ramón Margalef, nacido en Barcelona en 1919, ha trabajado especialmente sobre ecología acuática, habiendo desarrollado gran parte de su labor en el Instituto de Investigaciones Pesqueras, del que fue director en 1965-67. Profesor de Ecología de la Universidad de Barcelona.

\* BAJO la rúbrica de «Ensayo» el Boletín Informativo de la Fundación Juan March publica cada mes una colaboración original y exclusiva de un especialista sobre un aspecto del tema general que se aborda a lo largo del año. Anteriormente fueron objeto de estos ensayos temas relativos a la Ciencia, el Lenguaje, el Arte, la Historia y la Prensa. El tema elegido para 1977 ha sido la Biología.

En Boletines anteriores se han publicado: *Control electrónico del cerebro*, por José M. Rodríguez Delgado, Director del Departamento de Fisiología de la Universidad Autónoma de Madrid, y *Bioquímica de la nutrición*, por Francisco Grande Covián, Director del Instituto de Investigación de Bioquímica y Nutrición «Don Juan Carlos I-Fundación Cuenca Villoro».

sica. Sin embargo, no debe llevarse la admiración hasta extremos esterilizantes.

La Ecología, como ciencia, se puede definir por cierto dominio y por ciertos métodos. El dominio de estudio de la ecología es el ecosistema, que es el nivel de organización constituido por individuos de diversas especies que viven en el seno de una matriz física, que se considera, ella también, como parte del mismo sistema. La ecología acepta y utiliza múltiples métodos y técnicas, reflejando así su condición de ciencia de síntesis y convergencia, más que de especialización.

Actualmente resulta embarazoso pretender hablar seriamente de Ecología. Extender o aplicar tal denominación a casi todo, desde lo que es simplemente limpieza o policía hasta la construcción de carreteras o la limitación de nacimientos, puede tener el sentido positivo de toma de conciencia de nuestra relación, no sólo genética, sino también funcional, con el resto de la naturaleza. Pero no hay que hacerse ilusiones de que este sentimiento sea profundo y operante. Para la mayoría, a pesar de Copérnico, el universo sigue girando alrededor de nuestro globo y, a pesar de Darwin, en el fondo de nuestro corazón no nos sentimos parte de un proceso natural. En realidad, la voz ecología se usa demasiado frecuentemente como propaganda para desarrollos y organizaciones simplemente burocráticas que no infrecuentemente ahogan cualquier aproximación científica, o aun simplemente razonable, a problemas ecológicos.

Como todo esto que ocurre influye en el desarrollo de la ciencia, merece un comentario algo más extenso. Al insistir mucho en aspectos accesorios se inhibe el desarrollo de una ecología fundamental, ecología que, por cierto, no rehuye las aplicaciones, antes bien las considera necesarias. Muchos estudios básicos deben hacerse apoyándose o excusándose en temas limitados o aparentemente de aplicación, con una dependencia grande de consideraciones que nada tienen que ver con la ecología. Se llega al punto que algunas universidades olvidan el núcleo de la ecología, pero ofrecen cursos sobre temas limitados, con orientación aparentemente práctica, pero en realidad poco utilizable por la sociedad.

Todo esto no sería particularmente criticable, pues es una circunstancia bastante común en el desarrollo de la ciencia, si no fuera por mi convencimiento de que muchos problemas prácticos no tienen solución apropiada a través

de estudios como los que habitualmente se proponen, pero tienen solución aproximada y válida a través de un conocimiento científico más profundo. En mi opinión, la manera habitual de tratar los problemas que se dicen ambientales suele ser equivocada. La manera a que me refiero consiste en descomponer el problema en distintos segmentos, entregar cada uno de ellos a un especialista, para su estudio, y aguardar. Raramente se obtienen resultados tajantes, las conclusiones a nivel ecológico global se demoran y las decisiones deben adoptarse sin ellas, indicando simplemente que se han tomado, no sin encargar previamente profundos estudios ambientales o, según la expresión en boga, del impacto ambiental. Sólo media un paso de aquí a la ritualización, que consiste en encargar estudios ecológicos como adorno o justificación de unas decisiones que se basan en razones económicas o políticas, y que a veces ya se han tomado y que es por donde, en todo caso, debiéramos haber empezado.

En un gran número de casos, nociones de ecología o de ciencia general permiten una respuesta suficiente y que se puede utilizar inmediatamente. Si tenemos una central que ha de disipar  $x$  vatios en forma de energía térmica, no hacen falta muchos números para tener idea de su impacto sobre un área determinada, sin necesidad de estudios sobre los organismos. Otras formas de contaminación se reconocen por medios mejores que a través de análisis, con todo el aparato de la estadística, de distribuciones de especies —con identificación las más veces equivocadas—. ¿No podríamos ponernos de acuerdo para suprimir estos estudios casi inútiles —aunque muchas veces proporcionan la única oportunidad para hacer algo en ecología básica— y dedicar los recursos al robustecimiento de una ciencia más fundamental?

Aunque el ecólogo ha de moverse en el campo y en el laboratorio acopiando datos, no debiera perder el control de cómo algunos de ellos se utilizan a un nivel más general, convencido de que hay que combatir las enfermedades y no sólo los síntomas y, por otra parte, que el enfoque por sectores arbitrarios es esencialmente deficiente. Se hace difícil el entendimiento con los políticos, movidos por intereses y puntos de vista muy diversos, y practicando con demasiada frecuencia un oportunismo miope. Pero hay que reconocer que con frecuencia tienen más éxito, en la solución de problemas ecológicos, los que con enfo-

que legal, basado en la oposición y el contraste, defienden intereses individuales, que el ecólogo que tiende a la síntesis y a la conciliación, más interesado a veces por el mundo natural que por el hombre, y cuyos razonamientos, con frecuencia inacabados y aparentemente confusos, ejercen menos impresión sobre los dirigentes.

El lector tendrá conciencia de la profunda implicación de la ecología con la sociedad humana, que no se manifiesta de una manera igual en otras ciencias. La práctica de la agricultura y de la ganadería y de la pesca, la contemplación del paisaje, la demografía humana han proporcionado los fundamentos a la Ecología, y las aplicaciones actuales son obvias, con o sin exageración. Pero hay algo más: la inclusión del hombre y de todos sus artefactos y actividades en una teoría ecológica general abre los ojos al ecólogo, que aprende a apreciar mejor el papel de la energía externa o exosomática —es decir, la que no ha entrado en los ecosistemas por la fotosíntesis—, de la transmisión extragenética o cultural —tampoco exclusiva del hombre— y de la importancia del transporte en la organización en el espacio y del espacio por los ecosistemas. La influencia de otras ciencias más centradas en el hombre, como la economía, no siempre ha sido tan beneficiosa como en los casos anteriores: la idea de maximar la producción, inspirada en una moral puritana del trabajo, es desorientadora en su aplicación al ecosistema. Contrariamente a lo esperado por los que venían de aquel punto de partida, los ecosistemas no tienden a producir más, sino que dejan descender el trasiego de materiales hasta el mínimo que consiente su supervivencia u ocupación continuada del espacio.

En la transmisión de la cultura y su decantación en «creencias útiles» —o que no se oponen a la supervivencia— y «hechos científicos», la ecología debiera mantenerse muy abierta y prestar atención a las primeras, como un medio fértil de cristalización de una ciencia más rigurosa. De estar dispuestos a acoger con simpatía las mencionadas «creencias útiles», hay que darse prisa, antes que muchas de ellas queden arrumbadas totalmente por la enorme capacidad tecnológica que las hace inútiles.

En esta área un tanto periférica a la ciencia estricta aparece el contraste entre descripción y explicación, y normativa, entre lo que «es», asociado al dominio científico, y lo que «debe ser», relacionado con conocimientos

o creencias que, en parte, pueden llevarse al terreno científico, y en parte no, incluso cuando el aceptarlas ha permitido a grupos humanos el sobrevivir o el mejorar las condiciones de supervivencia. Esta relación en el pasado la extiende el ecólogo sobre el futuro. El ecólogo que, como científico, ha de estudiar y explicar el funcionamiento de la cubierta viva del planeta, se ve impulsado a postular una referencia común («un mundo mejor») que sirva de referencia cibernética o de norma de actuación; es decir, trata de enlazar una ciencia con una normativa. No sólo queda desahuciado inmediatamente de su torre de marfil, sino entrampado en el conflicto de una predicción como ecólogo, generalmente pesimista, con su comportamiento como ciudadano, que ha de tender a hacer falsa su propia profecía, explicitada o no.

En estas líneas precedentes he querido referirme a algunos de los condicionamientos sociales que, a mi modo de ver, van a influir de manera más directa sobre los progresos que puedan esperarse de la ciencia ecológica. La exposición siguiente explora una selección arbitraria de temas de frontera, en los que, en mi opinión, son de esperar progresos que iluminarán el resto de la ecología. De la parte mayor de esta ciencia, con su enorme acervo de datos, más o menos simplificados, apenas puede decirse algo en un artículo como el presente. He prescindido casi de dar referencias y la mayoría de los puntos de que voy a tratar están debidamente documentados, desde el punto de vista bibliográfico, en mi texto de Ecología (Ediciones Omega, 1974).

\* \* \*

Los ecosistemas son estudiables de dos maneras, según la importancia relativa que demos a la continuidad, o a la discontinuidad y cuantificación. Podemos considerarlos en términos de materia (biomasa) y energía (producción), o bien descompuestos en individuos que nacen y mueren. Cada individuo equivale a una cantidad de materia y energía con destino común. No falta una explicación histórica para la señalada dualidad de enfoque. Al contemplar sus cosechas, el hombre piensa en una magnitud continua, diferenciable; al considerarse a sí mismo, o a los animales superiores, piensa en individuos que nacen y mueren. La física proporciona el marco apropiado, y la termodinámica

mica la crítica necesaria para la descripción y cuantificación de los ciclos de materia y flujos de energía. La consideración discreta adoptada en demografía y la teoría de los juegos se adaptan a la concepción individualística: los individuos se juegan la vida y la especie su supervivencia como tal.

El punto de vista energético, introducido en Ecología especialmente por Bornebusch y Lindeman, ha sido muy fecundo en el curso de las últimas décadas y ha inspirado muy efectivamente el Programa Biológico Internacional, destinado al estudio comparado de muy diversos ecosistemas, proyecto en el que participaron un gran número de ecólogos. Por conveniencia de exposición me referiré a él secundariamente, fijándome ahora en el aspecto principal de la interacción entre individuos, es decir, el análisis del ecosistema como formado por partes discontinuas. Se trata de un tema muy en boga, que llena de fórmulas matemáticas las revistas y libros recientes. Indudablemente han contribuido a su difusión, más que el éxito de este enfoque, que en todo caso está por probar, la analogía con el modelo genético y la asequibilidad de los ordenadores, que se prestan excelentemente a simular el esperado comportamiento de la naturaleza cuando se la considera formada por unidades discontinuas en interacción. La motivación es fuertemente teórica y la comprobación a nivel empírico suele ser insuficiente, pero hay un deseo de síntesis muy prometedor.

El análisis matemático de la interacción entre poblaciones de distintas especies fue introducido en la década de los veinte por Lotka y, con más profundidad, por Volterra. Una gran parte de lo que se ha escrito posteriormente sobre el tema está implícito —y aun explícito— en los escritos de Volterra, que es lástima no sean más completamente conocidos por el mundo anglosajón. Los latinos, por nuestra parte, tenemos demasiado poco interés en la ecología para utilizarlos seriamente. Otros nombres que deben mencionarse, como introductores de parámetros del ambiente físico, en forma del movimiento y turbulencia del medio, son Riley, Stommel y Bumpus (1949). Creo sinceramente que desde entonces no se han hecho progresos reales en el enfoque conceptual, y esto, en parte, porque se trabaja demasiado lejos de la naturaleza, sin aprovechar las intuiciones que su estudio desapasionado sugiere. Los modelos actuales piden una poda abundante,



dejando solamente aquellos que encuentran confirmación, gracias a otras vías de acceso al meollo de los problemas.

La manera habitual de formular los modelos hace de las tasas de aumento y de mortalidad de cada especie función de un complejo de características, de la propia especie y de las especies asociadas. Si es posible, debe añadirse cierta dependencia de propiedades del medio físico, cosa que raramente se hace en los modelos más en boga. El estudio demográfico aislado de cada una de las poblaciones aisladas apenas es posible, si por tal se entiende algo más que una técnica de llevar registros y promediar sobre ellos ciertos valores. Porque si las tasas de natalidad y mortalidad no son fijas ni se pueden anticipar fácilmente, el poder de predicción es débil y los métodos de la demografía constituyen una máquina de apariencia portentosa, pero que no sirve más que para sugerir modestas interpolaciones. Los modelos deterministas de predicción, como los famosos iniciados por el Club de Roma, caen bajo esta crítica. Por otra parte, de manera más formal, la incertidumbre asociada a la naturaleza periódica de los censos impide fijar parámetros con la precisión necesaria, dentro de unos límites que pueden hacer la diferencia entre la supervivencia y la extinción.

Aunque en menor grado, esta crítica debe extenderse al estudio clásico de la interacción entre diferentes especies, por cuanto los coeficientes de interacción se suelen considerar fijos, lo cual conduce a modelos cerrados, que llevan fatalmente a una situación final única. Se conserva, sin embargo, cierta capacidad de maniobra, pues jamás se tiene información suficiente sobre el valor de las supuestas constantes que describen la interacción —que fijan, por ejemplo, la relación entre el número de individuos del depredador de cierto tamaño o edad y el número de individuos de la presa que caen víctimas de aquéllos—, con el resultado de que dichas constantes se ajustan a voluntad para producir los resultados deseados y, en parte, exigidos por las observaciones que inspiran el modelo. Así, pues, tanto las constantes usadas como la forma de combinarlas dan a este procedimiento un valor por lo menos heurístico, por ayudarnos a comprender la lógica que puede tener la interacción natural entre especies y aproximarnos a su expresión cuantitativa.

Es tradicional estudiar separadamente interacciones binarias, es decir, entre sólo dos especies, desgajadas del con-

junto del ecosistema, y distinguir dos tipos: el sistema depredador/presa y el de dos especies que compiten entre sí. Mucho se ha escrito sobre el primero, que corresponde al modelo más general, estudiable empíricamente, de explotación de un recurso (herbívoro/vegetación, hombre/recursos naturales) y al mucho más especializado, formado por un parásito y su hospedador. Conviene recordar un par de adquisiciones, posteriores a Volterra, que precisan mejor esta relación. Una es su asimilación con un circuito cibernético de regulación (feedback) negativo o estabilizador; puede considerarse asimismo como un oscilador, cuyo período es descrito por la expresión  $i\sqrt{r.m}$ . ( $r$  es la tasa instantánea de aumento de la población de la presa sin el depredador y  $m$  es la tasa instantánea de mortalidad del depredador sin la presa). La segunda noción indispensable es que la relación no es simétrica desde el punto de vista termodinámico, pues toda la energía implicada ha de pasar a través de la presa. Por esta razón, el sistema ha de cumplir ciertas condiciones en relación con la biomasa de los individuos y su tasa de renovación. La producción de entropía, que sería proporcional a  $B(P/B)^2$  —en que  $B$  es la biomasa y  $P$  la producción o flujo de energía— es mayor en la presa que en el depredador, y sólo cuando la biomasa del depredador es mucho menor que la de la presa, es posible encontrar en el parásito una tasa de renovación mayor que la de la especie que la soporta —caso de parásitos de muy poca corpulencia relativa a la de su hospedador—.

Tal como se formula usualmente, la relación de competencia entre dos especies conduce a predecir que es imposible la coexistencia de dos especies que utilicen de igual manera un recurso y, en la misma medida, se influyan mutuamente. De forma diversa esta incompatibilidad ha sido aceptada y expuesta repetidamente por los biólogos desde hace más de medio siglo y conviene añadir que lo fue de manera especialmente correcta por el zoólogo español Cabrera en 1932. Pero hay que denunciar la simplificación introducida por Lotka y Volterra al estudiar la interacción entre dos especies, dependientes ambas de un recurso común que se considera ilimitado. Esta simplificación astuta y quizá necesaria oculta la parte más interesante del problema planteado. En realidad, la relación de competencia es la combinación de dos circuitos cibernéticos negativos en paralelo, de cuya combinación resulta un



efecto positivo o destructor entre las especies que compiten. Multiplíquense los ciclos del modelo depredador/presa y se obtiene una trayectoria que ya no es cíclica y que conduciría teóricamente a la extinción de una de las especies en paralelo. Si tomamos en consideración la termodinámica, podremos comprender que se puede producir una divergencia y falta de superposición en los papeles de los competidores, si uno de ellos acelera su tasa de renovación y el otro la retarda. Esta es una modalidad frecuente de esquivar la competencia que aparece en la evolución, y equivale a la adopción de estrategias divergentes, las llamadas de la  $r$  y de la  $K$ , caracterizadas respectivamente por el predominio de la posible velocidad de multiplicación ( $r$ ) y la adquisición de características que permitan más fácilmente la supervivencia ( $K$ ). Dos especies parecidas pueden especializarse en el sentido señalado; la de tasa de multiplicación más rápida es la pionera, que ocupa espacios «vacíos», mientras que la otra está mejor adaptada a reemplazar y seguir a la primera. Menciono esta modalidad de esquivar la competencia porque la discusión de las estrategias evolutivas que se extienden a lo largo del eje  $r$ - $K$ , de gran interés en una interpretación termodinámica de la evolución, constituye uno de los temas de la ecología a los que actualmente se presta mayor atención.

Es importante darse cuenta de que, en realidad, la relación de competencia constituye un sistema de interacciones entre tres especies, y no sólo entre dos, pues a las dos especies que compiten hay que agregar el recurso o el depredador común, entrando en una categoría de interacciones cualitativamente diferente y muy difícil de analizar. En física, el problema llamado de los tres cuerpos es mucho más difícil de resolver que el de dos cuerpos, y en teoría de juegos, el juego entre tres jugadores, con la posibilidad de alianzas, colusiones y engaños, resulta cualitativamente diferente del que se desarrolla entre dos jugadores. Pensemos que entre las especies de un ecosistema, aparte del flujo de materia y energía, puede añadirse un flujo no despreciable de información, efectivo en la explicación de fenómenos del tipo de los del mimetismo. Resulta un tanto sorprendente, aunque humanamente explicable, que los ecólogos hayamos pasado por alto estas dificultades, escribiendo alegremente acerca de sistemas formados por muchas especies, con relaciones reticuladas

entre ellas, e incluso avanzando predicciones acerca de su comportamiento.

La correspondencia entre observación y teoría deja mucho que desear, en parte porque los ecosistemas naturales son complicados y raramente destacan en ellos con intensidad suficiente las relaciones binarias y ternarias que se pueden asimilar a las de nuestros modelos, aunque es más verosímil que dichas relaciones destaquen especialmente en ecosistemas natural o artificialmente simplificados. En todos los casos, la consideración del espacio, a la que volveré, aparece necesaria para explicar la persistencia de dichos sistemas.

Los sistemas con muchas especies apenas pueden considerarse, pues, como una simple ampliación o composición de los modelos más sencillos, y su estudio puede enfocarse desde un punto de vista analítico o individualístico, o bien desde un punto de vista sintético o global.

Los sistemas con muchas especies entre las que existen conexiones reticuladas se consideran por unos autores (May, por ejemplo) más frágiles que los sistemas más sencillos; otros, en cambio, los creen más estables. Se trata, en parte, de impresiones teóricas *a priori*, que se explican razonablemente. En realidad, un sistema más complicado puede fallar de maneras más diversas, y lo más probable es que acabe descomponiéndose de algún modo. Pero el naturalista que piensa en sistemas que son fruto de un desarrollo histórico tiende a interpretarlo de otro modo, y piensa que un sistema más complicado ha podido elegir entre un número mayor de estados posibles y ha caído naturalmente en el que varía menos; estado que, según sea la manera de ver las cosas el observador, podrá calificar de más estable. Si se piensa que la interacción entre dos especies representa cierta covariancia en sus densidades, que no fluctúan ya entre límites tan amplios como lo harían de estar solas, se comprenderá que toda complicación en cualquier sistema ha de conducir a una gradual disminución de la variancia, en relación con la formación de grupos y constelaciones de especies. Se podría especular, en este punto, si la aparentemente exagerada diversidad de la naturaleza no tendría que ver con la tendencia a preservar, por selección, estos mecanismos de estabilización.

Los sistemas de muchas especies se han tratado de estudiar también aplicando métodos de la mecánica estadis-

tica, tal como han hecho Kerner y Goodwin, llegando a conclusiones que se formulan por analogía con la termodinámica. El método es arriesgado porque en la analogía que se utiliza, asimila verdaderos sistemas dinámicos, que son los organismos, a elementos o «partículas» muy simples. Sin embargo, conduce a algunos resultados sugerentes. Comentaré uno de ellos, interesante además por revelar cierta base subjetiva común a diversas ciencias, manifiesta en la selección de las palabras. En efecto, la aplicación de los métodos indicados conduce a formular el concepto de ecotemperatura o temperatura talándica, entendida como una variable de estado, aplicable al ecosistema entero. Un sistema con muchas especies muy relacionadas unas con otras y cuyo conjunto se mueve dentro de un espacio de variabilidad pequeño, se califica de más «frío» que un ecosistema formado por un número relativamente bajo de especies y fuertemente fluctuante en sus números, sistema que sería más «caliente». Por supuesto, el interés de semejante analogía está, de una parte, al considerar el flujo de energía relativo a la biomasa y relacionar con él una producción de entropía, que es mayor en el sistema «caliente». Por otra parte, la composición respectiva en términos de la distribución del número total de individuos en especies, conduce a formular descripciones en términos de información, considerando a las especies y a los individuos como elementos de un alfabeto o lenguaje, lo cual conduce a su vez a describir ciertas características del estilo de la naturaleza —alta o baja diversidad— que se relacionan, sin demasiadas dificultades, con aquellas propiedades dinámicas mencionadas antes. Es decir, un sistema muy dinámico, que calificaríamos de «caliente», por las formas de interacción a que conduce, suele comprender unas pocas especies dominantes y una diversidad general más bien baja.

El interés por el análisis de las formas de interacción entre las especies que constituyen un ecosistema, se extiende a las formas de tomar el alimento, la eficiencia, la composición y regulación de las dietas, y las formas que toman las relaciones más estrictas de parasitismo, simbiosis y defensa. Tales investigaciones, que se prosiguen en frentes muy diversos y empleando multitud de recursos técnicos, interesan igualmente a la genética y a la evolución, puesto que la regulación en las proporciones de los distintos genotipos dentro de una especie, en el caso de no neutra-

lidad de los caracteres, depende de relaciones del tipo indicado, que representan factores de selección. De manera que con mucha propiedad se puede hablar de la omnipresencia de la coevolución, es decir de la influencia mutua en la evolución de varias estirpes, porque unas forman el ambiente para la selección de los individuos de las otras, y recíprocamente, lo cual es el caso general en plena naturaleza. Pensemos simplemente en la coevolución de las flores y los insectos polinizadores, o de los hospedadores y sus parásitos altamente especializados. Sin exageración se puede decir que no es posible la comprensión de la evolución de las especies sin una consideración atenta de la composición total de los ecosistemas de los que forman parte.

No es suficiente, sin embargo, tal tipo de análisis para comprender los ecosistemas. Tienen gran importancia también las fluctuaciones o cambios del medio físico y la consideración del espacio. El estudio de ambos aspectos es un tema preferente en la ecología actual.

En algunos ecosistemas, como en los del plancton marino, no vale la pena intentar profundizar en el análisis de las interacciones entre especies. Porque dicha interacción ocupa un papel secundario en un ecosistema que es conformado principalmente por factores externos, básicamente por el suministro de elementos nutritivos y el aporte de energía degradada en el transporte y la turbulencia. En este caso y en otros semejantes se puede aceptar que el sistema está sujeto al cambio que se deduce de las reacciones internas especificadas, pero esta tendencia se realiza sólo en el grado que permiten o condicionan los agentes externos que, en principio y en relación con el modelo referido al ecosistema que consideramos, se pueden considerar como imprevisibles o aleatorios.

Para concretar, consideremos el plancton marino. Un átomo de un elemento biogénico tiene una mayor probabilidad de migrar hacia abajo si forma parte de una partícula sólida —que puede ser el cuerpo de un organismo— que si se halla en disolución. Combinando este hecho con la distribución de la luz y los efectos de la migración vertical de los animales y aun de la propia natación de algunos elementos del plancton, se llega a un modelo muy razonable que predice la reducción al mínimo del cociente producción/biomasa, porque en la situación de equilibrio previsible donde hay luz no quedan nutrientes y donde hay nutrientes no llega la luz. Esta situación

de mínima productividad, previsible dentro del modelo, no se alcanza nunca por razón de la intervención de energía externa o distinta de la usada en la fotosíntesis, en virtud de la cual se generan procesos de mezcla vertical y aun de afloramiento de masas de agua que inyectan nutrientes en la zona iluminada, potenciando así la producción primaria, hasta el punto de que ésta es entonces una simple función de la energía externa suministrada. Acontece lo mismo que en la agricultura, donde la energía auxiliar del riego, abono y labrado de la tierra, se traduce en un aumento de las cosechas.

La misma tendencia al retardo y disminución del cociente producción/biomasa se manifiesta en los ecosistemas terrestres: el alargamiento de la vegetación hacia arriba a causa de la competencia por la luz ha requerido la construcción de troncos durables, que definen un desarrollo vertical de la vegetación, controlan el transporte y determinan un gradual retardo del mismo, paralelo a la acumulación de nutrientes en la biomasa vegetal. Este proceso puede seguir hasta límites muy avanzados en los ecosistemas que se desarrollan en un medio favorable a la vida y muy constante (bosques tropicales); pero donde actúan agentes externos vigorosos, periódicos (frío, sequía) o no periódicos, se tiende a destruir relativamente una parte mayor de la biomasa y mantener un cociente producción/biomasa o tasa de renovación de la biomasa más elevada. Es notable la semejanza entre ecosistemas terrestres y acuáticos en lo que refiere a su tendencia natural a retardar los ciclos, y en relación con el efecto de factores no internalizados por el ecosistema, generalmente en forma de entradas aleatorias de energía, que siempre acelera la tasa de renovación. Es éste el efecto de la explotación humana sobre los ecosistemas naturales. Todo ello prueba la existencia de regularidades identificables en toda clase de ecosistemas, que son la base de la teoría ecológica.

Comprendemos la necesidad de complementar cualquier modelo de ecosistema que lo describa en términos de interacción entre especies y en su expresión de conjunto en forma de ciclos de materia y flujos de energía, con la apertura conceptual que permita la inserción de entradas al azar, en forma de impactos de energía que, según su importancia en relación con la organización alcanzada por el ecosistema, la desorganizan o son asimilados por él, y, en todo caso, aceleran el flujo relativo de ener-

gía. Comprendemos que las características de distribución en el tiempo de semejantes impactos son muy importantes, en relación con la duración de la vida de los organismos. En particular, si existe periodicidad, dichos agentes de alteración pueden ser internalizados por organismos de vida suficientemente larga, y su significado en relación con la distribución de dichos organismos deja entonces de ser tan importante.

Las características del medio importantes para la vida de los organismos, y que, a la vez, no varían sincrónicamente, pueden ser utilizadas alternativamente por los organismos que, de esta forma, aseguran su supervivencia. Los organismos pueden combinar factores o promediar recursos combinando distintos puntos del espacio, gracias a su movilidad, o distintos instantes de tiempo, cuando la vida es larga y se acumulan reservas en los tiempos de abundancia para ser consumidas en los de escasez. En otras palabras, y ésta es también una regla de interés biológico general, la evolución puede extraer o producir lo que vemos como orden, combinando según cierto programa entradas independientes aleatorias. Hoy día despierta interés considerable el estudio de aquellos sistemas programados para condiciones esencialmente inestables: muchas características del plancton (pequeñez y elevada tasa de renovación de los individuos) se atribuyen a la eliminación constante, activa y pasiva —sedimentación y difusión— de una proporción de los individuos, que representa un factor de selección peculiar. El estudio de ecosistemas terrestres sobre cuya organización y evolución ha influido de manera importante la ocurrencia repetida de incendios, lleva a ciertas matizaciones en el concepto tradicional de clímax o comunidad terminal estable.

He mencionado el espacio. Aunque tradicionalmente se siguen escribiendo las ecuaciones destinadas a describir la dinámica básica de las poblaciones y del ecosistema en forma de derivadas respecto al tiempo ( $dN_i/dt$ ), los ecólogos tienden cada vez más a ver el espacio como marco necesario para comprender la organización del ecosistema. Cada especie contribuye a la organización del espacio según una escala propia; y la interacción entre unas y otras especies, que con respecto al tiempo puede funcionar como un oscilador y generar ciclos, en relación con el espacio, conduce a configuraciones características que, a su vez, se integran en la heterogeneidad del ecosistema entero,



de grano más o menos fino. El análisis de la estructura en el espacio del plancton, que dista mucho de distribuirse uniformemente, se ha convertido en un tema de interés actual. Aunque se pudiera sospechar que no alcanza la complicada estructuración de los ecosistemas terrestres, su análisis puede ocupar a generaciones de ecólogos.

Los estudios de la distribución en el espacio no sólo presentan dificultades en el manejo de conceptos y explicación de mecanismos, sino también en la descripción de los ecosistemas reales y su confrontación con modelos teóricos. Los métodos estadísticos de que se dispone son, en efecto, muy pobres para una descripción de mosaicos y configuraciones por medio de parámetros que tengan algún sentido biológico; y cuando el ecólogo acude al estadístico en demanda de auxilio suele quedar insatisfecho. Sin embargo, las técnicas de análisis de interdependencia estadística entre muchas variables, sean organismos, sean características del ambiente, independientemente de su poca eficacia para atacar algunos problemas relativos a la organización en el espacio, han prestado buenos servicios a la ecología, porque permiten manejar mucha información y permiten avanzar rápidamente por entre la maraña de las observaciones, para desentrañar rápidamente algunas relaciones significativas que pueden guiar un análisis causal posterior.

Algunas consideraciones estadísticas muy generales del tipo del teorema del límite central se pueden aplicar a toda la biosfera, o a ecosistemas extensos, para intentar dar razón de algunas de las distribuciones observadas; pero generalmente, más que estas regularidades, interesa estudiar e interpretar dinámicamente, si es posible, las configuraciones locales, tanto en las proporciones de individuos de diferentes especies como en su distribución en el espacio. Como ilustración, y llamando la atención a sus aplicaciones prácticas, mencionaré las configuraciones a que da lugar la organización del territorio por el hombre: las grandes concentraciones humanas que requieren un transporte horizontal importante y diferencian el espacio en áreas explotadas y áreas de acumulación, requieren mucha energía externa o exosomática, y se desarrollan fatalmente cuando esta energía es asequible. Las configuraciones que adoptan los sistemas marinos de producción siguen regularidades semejantes, con estructuras de gran tamaño, alta productividad y transporte horizontal muy im-

portante en las áreas geográficas que reciben una importante fracción de la energía que se degrada en la interacción entre la atmósfera y el océano.

\* \* \*

No es posible comentar con algún detalle, ni siquiera enunciar todos los temas importantes y de actualidad en ecología, que aparecen reiteradamente en casi todas las direcciones de avance. Los problemas externos se refieren a la asequibilidad y a las técnicas de estudio de los diversos ecosistemas, los lagos, la superficie de los continentes, los océanos y, ahora, los otros planetas. A diversos problemas internos me he referido anteriormente, generalmente a los que admiten una formulación cuantitativa, con la que se pretende describir ciertos mecanismos.

En la interpretación de estos mecanismos aparecen conceptos que no son simplemente de ecología, sino que puede decirse que son también significativos en biología y aun en la ciencia en general. Se trata, por ejemplo, de temas tan controvertidos como los de estabilidad y sucesión, que tienen que ver con la simetría e irreversibilidad de relaciones y con el sentido del tiempo.

Me parece que la forma más simple de introducir esta problemática es imaginar varias escalas paralelas, entre las que descubriremos ciertas analogías, referidas a estabilidad, sucesión, evolución y, si se quiere, diversidad.

En relación con la estabilidad, se puede decir que todo lo que existe es estable y que lo no estable ya ha sido eliminado; y cuando los ecólogos discuten —y no acaban— acerca de la estabilidad, en realidad su debate concierne a la organización que es base de la estabilidad. En efecto, un sistema amplio puede persistir al estar formado de partes complementarias, cada una de las cuales se alteraría rápidamente de quedar desgajada del conjunto; o bien puede estar formado por partes que, independientemente, disponen de mecanismos que aseguran una cierta persistencia en su misma forma. En otros términos, hay sistemas divisibles y otros que, si se dividen, se desmoronan. Este problema se puede estudiar experimentalmente introduciendo tabiques estancos en ecosistemas naturales. Continuando con las discusiones entre ecólogos: para unos el bosque tropical y el arrecife coralino son paradigmas de sistemas estables; su larga evolución en ambientes de características muy constantes ha permitido una asombrosa coevolución y multiplicación de especies, y todos sus componentes, por

selección, han aprendido lo que tienen que saber para que el conjunto persista. Pero la operación de los agentes que no han estado presentes en su evolución —la presencia del hombre— pone de manifiesto su fragilidad.

Sistemas tan diferentes en su organización de la selva tropical, como son un campo de cereales o una fosa séptica, muestran características persistentes —son estables en el sentir de muchos ecólogos— mientras se mantengan constantes los factores extensivos que controlan, es decir, mientras persiste la actividad humana a la que deben su origen. La aplicación de criterios sacados de la física —cálculo de funciones de Lyapunov, ya propuesto por Volterra— no resuelve el problema, sino que pone de manifiesto la importancia de la divisibilidad y grado de internalización —o su recíproca dependencia de entrada de energía externa— en todo el sistema considerado y en cada una de sus partes. En resumen, existe la posibilidad de clasificar o seriar de algún modo diferentes formas de estabilidad. Lo que hace falta es interpretar ciertos principios de construcción que sigue la naturaleza y en virtud de los cuales se consigue la persistencia del sistema a distintos niveles. Según sean las exigencias de origen externo al sistema —impactos energéticos, por ejemplo— la persistencia de una forma parecida se puede conseguir por medio de distintos mecanismos.

En ecología se designa con el nombre de sucesión la serie de cambios que experimenta un ecosistema desde la colonización de un «espacio vacío» hasta que se llega a una organización que cambia muy lentamente y, por tanto, se suele considerar como más estable, aunque la forma con que consigue dicha estabilidad no es única, según se puede comprender por lo anteriormente dicho. La sucesión postula cierta asimetría en el valor del tiempo, con cierta irreversibilidad; si varias sucesiones que comienzan de manera diversa, según los azares de la primera colonización, convergen hacia situaciones finales menos diferentes, todo proceso o camino inverso sería indeterminado. Esta asimetría, de naturaleza termodinámica, se concibe fácilmente. Si tenemos un frasco con un medicamento de cultivo y lo sembramos con organismos, al principio éstos ocupan rápidamente el espacio con derroche de energía, y sólo después, cuando los recursos escasean relativamente y la biomasa ha aumentado, la competencia entre los organismos se manifiesta por una mayor parsimonia en la utilización de los

recursos, y ganan los que pueden sobrevivir con menor dispendio de energía. La historia del hombre en relación con toda clase de recursos, y en especial con la energía, nos muestra el mismo proceso. Hay un evidente cambio de estrategia —las estrategias se describen *a posteriori*— que va del despilfarro a la pereza y corresponde, respectivamente, a los extremos de las estrategias de la *r* y de la *K*, mencionadas unas páginas atrás. Por supuesto, la relación producción/biomasa desciende en el curso de la sucesión, que se puede considerar también como una capitalización paulatina del exceso de producción, que prosigue hasta que la producción primaria y la respiración total se equilibran entre sí.

El argumento más común contra la aceptación de la sucesión como un proceso ordenado que se permite (en su visión más extremada sería comparable al desarrollo de un organismo), consiste en hacer notar que, hoy en día, asistimos a cambios en todos sentidos y la naturaleza aparece formada por retazos de composición tan diferente que no conducen a sospechar que los cambios experimentados por las comunidades tengan una dirección preferente y, menos aún, convergente. La seriación ideal de las etapas que hacen algunos ecólogos sería arbitraria, según criterios espúreos de valoración, entre los que se acepta, por ejemplo, que el ahorro es preferible al despilfarro, o bien según criterios más bien estéticos e igualmente extracientíficos.

A nivel de la evolución, la historia de todos los seres que actualmente existen ha sido larga, por un igual, a pesar de que hoy día coexisten organismos de muy diversa organización. No se considera anticientífico intentar una seriación de los mismos, colocándonos a nosotros, por supuesto, entre los superiores. Pero esta valoración implica poder contestar de algún modo a la pregunta. ¿Por qué existen animales superiores, si las bacterias son tan felices? Cualquier contestación a esta pregunta ha de mencionar propiedades de control y divisibilidad, en relación con la expansión de la influencia sobre el espacio y el tiempo de los organismos más corpulentos o más móviles; es decir, ha de recurrir a fenómenos cuya explicación concierne a la ecología y entronca muy directamente con los problemas de sucesión y estabilidad.

Es posible concebir un ecosistema constituido por un número de especies muy pequeño; se le puede componer

en el recinto de un laboratorio, y funciona. En la naturaleza existe un aparente exceso de especies, que complica la tarea de intentar comprender los ecosistemas. La ecología actual se enfrenta con la paradoja de que los modelos más usados predicen la simplificación —extinción de especies, exclusión de competidores, colapso de sistemas muy complicados— en flagrante contradicción con la observación. La evolución se nos aparece como un juego, y sus frutos perduran de modo más efectivo de lo que cabría esperar: es el barroquismo de la naturaleza. La diversidad de los organismos es la consecuencia de la evolución, de la extinción y del acomodo que los organismos encuentran en la variedad de ambientes del planeta. Se puede especular sobre la tendencia del conjunto —de todos los individuos de todas las especies que pueblan la tierra— a cierta distribución estadística sencilla, que ha podido variar un tanto a lo largo de la historia de la Tierra. Se puede pensar que sobre áreas suficientemente grandes, los ecosistemas pudieran considerarse como muestras sacadas de aquella distribución universal, a la que tienden. Pero a un nivel más bajo, ello no es ya posible. En unos casos la diversidad es baja —campos, dunas, plancton— y aumenta poco al ampliar el espacio de referencia; en otros ecosistemas la diversidad localmente puede ser baja o más elevada, pero siempre aumenta progresivamente al ampliar el espacio de referencia, y el ecosistema aparece espacialmente descompuesto en bloques algo diferentes unos de otros, y, a su vez, integrados por pequeños segmentos diferenciados. Esta última situación, de alta diversidad, y de espectro de diversidad creciente o diagonal, es más común en los ecosistemas que ocupan una posición avanzada o terminal en la sucesión. Por esto decía que la noción de climax o comunidad final comporta un elemento estético, pues dicha forma de espectro de diversidad es la que describe también las configuraciones que estéticamente se perciben como más positivas, cuando los conceptos de diversidad y espectro de diversidad se aplican al análisis de las obras de arte. Es decir, toda la naturaleza es diversa y se puede conceder que, para espacios suficientemente grandes, la diversidad tiende a valores uniformes; pero es indudable que la organización de la diversidad es diferente de unos a otros puntos.

Entre los diversos niveles comentados aparece, por consiguiente, cierta congruencia, en el sentido de que los sis-

temas que prefiero llamar poco estables (externamente controlados) son poco diversos (o con espectro de diversidad más horizontal), iniciales o pioneros en la sucesión y —aquí es pura analogía— corresponden a los organismos que, en evolución, llamamos de organización más primitiva. En el extremo opuesto de las respectivas escalas se hallan ecosistemas internamente estables (aunque frágiles ante impactos imprevistos), muy diversos o con espectros de diversidad creciente o en diagonal, representando etapas de fin de sucesión y con características que hacen pensar en organismos que se dicen muy evolucionados— o mejor dicho, que han aprovechado más la evolución—.

Aunque la diversidad y la estabilidad se debieran considerar inmersas en el proceso histórico de sucesión, las correspondencias indicadas no siempre se realizan y alguien las puede considerar como simples metáforas. Este carácter tiene, por supuesto, la inclusión de la evolución, pues organismos de distintos niveles de organización coexisten en los diversos ecosistemas.

El origen de muchos debates se debe a que las palabras estabilidad, sucesión, evolución y diversidad han sido utilizadas en un doble sentido, unas veces como continentes de ciertas categorías de fenómenos y, en otras ocasiones, con sentido de valoración. La raíz de la dificultad, si como tal se considera, se perfila en el siglo pasado. Lyell y Darwin se declaran partidarios de la teoría de las causas actuales, aceptando la uniformidad de un tiempo que se puede calificar de newtoniano. Es una reacción frente a una actitud anterior, tal vez implícita en las hipótesis catastrofistas y en las ideas de la escala de la vida y de su evolución. El contraste es evidente en Darwin y Spencer, el primero interesado en el mecanismo de la evolución y Spencer preocupado por la idea de progreso o dirección en la evolución. Dada la naturaleza humana, la visión historicista de progreso ha sido más seductora, a pesar de comportar algún riesgo en relación con la construcción de la ciencia. Ha inspirado muchas filosofías y, por supuesto, a los pensadores más preocupados por la vida, como Bergson y Teilhard de Chardin. Ha inspirado asimismo a los paleontólogos, dando lugar a la formulación de leyes de evolución, que deberían interpretar ciertas regularidades. Pero la pretensión de identificar caracteres progresivos en la evolución se olvida a veces de



que la vida acepta cualquier cosa que funcione. Recientemente Tappan, Fischer, Degens, Valentine y otros paleontólogos y paleoecólogos han hecho uso de los paralelismos entre sucesión, diversidad, estabilidad y evolución, con reconocimiento expreso de sus características asimétricas.

Aunque el tiempo pueda aceptarse simétrico y uniforme como continente de fenómenos, todo sistema cerrado manifestará cierta asimetría en el tiempo, en el sentido de que ciertos estados del mismo se hacen más probables en un tiempo posterior. Es lo que los físicos caracterizan por medio de la función de entropía de un sistema cerrado. La termodinámica plantea otras regularidades que han de ocurrir en la interacción entre sistemas abiertos y acoplados entre sí, donde aunque aumente el valor de la función entropía para el conjunto, pueden ocurrir configuraciones locales que aparentemente se contraponen a la ley general, y esto con mucha regularidad. Sin extenderme en estas consideraciones basta señalar, para nuestro propósito, que en todo sistema existen probabilidades para las diversas configuraciones que definen sistemáticamente un tiempo. En ecología toda discusión de este tipo se relaciona con el grado de apertura al exterior del sistema delimitado que consideremos. Un sistema, cerrado en relación con el ciclo de la materia y que apenas reciba más energía que la usada en la fotosíntesis, tiende a hacerse más diverso, más «estable», más avanzado en la sucesión, y todo esto va asociado a ciertas características termodinámicas que no están todo lo estudiadas que debieran; por ejemplo, parece probable que el cambio de energía en relación con la biomasa o la información preservada tiende a disminuir.

En estos aspectos la ecología no está más atrasada que otras ciencias. Piénsese en el concepto de selección natural: es tautológico, porque no hay manera de escapar a definir la adecuación, en un sentido darwiniano, más que como lo que ha sobrevivido o se ha seleccionado. En este sentido la definición de evolución no es mejor que la de sucesión. Aparece la necesidad de añadir algo externo al problema que debatimos, probablemente a través del artificio de asociar las respectivas probabilidades antes y después de un acontecimiento —tanto en la evolución como en la sucesión— a sendas configuraciones, con características diferentes, en los flujos de energía y persistencia de la materia; es decir, de buscar una conexión con la

termodinámica. Pero no debemos tampoco hacernos muchas ilusiones sobre la posibilidad de hallar una «explicación» en la termodinámica. La vida aprovecha una parte muy pequeña de la energía que se degrada de todos modos, y la evolución aprovecha unas muertes que ocurrirían igualmente en ausencia de selección.

El análisis de las relaciones entre los distintos niveles considerados (estabilidad, diversidad, sucesión, evolución) es interesante para precisar el intercambio entre sistemas de propiedades diferentes cuando entran en contacto a lo largo de una frontera, o cuando se considera que un sistema explota al otro. La correspondencia entre sucesión y evolución encuentra una explicación suficiente si se piensa que la esencia del concepto de sucesión consiste en postular que el paso, por ejemplo, de un ecosistema A a un ecosistema B se realiza con mayor reiteración y más despacio que un posible cambio de B a A. Entonces, es aquel paso de A a B y no el de B a A, el que puede servir de canal o de marco reiterado a un proceso de selección, y así aparece reflejado luego en el resultado de la evolución.

Parece inexcusable, después de lo dicho, aceptar en ecología cierta dirección o valoración en la forma de comprender los conceptos de estabilidad, sucesión y diversidad; pero puede ganarse mucho si, en lugar de darlos por supuestos e inexcusablemente relacionados, se analizan con detalle y se rastrean las raíces que puedan tener en la termodinámica. Este proceder tiene un aspecto aparentemente decepcionante, porque nos lleva a explicar todo sistema por un sistema más amplio en que aquél se halla inmerso, y con ello las propiedades de los ecosistemas se nos escapan continuamente. Pero es posible tener una idea de las dimensiones del ecosistema que debemos estudiar si deseamos sacar conclusiones razonables, proporcionadas a la finalidad de nuestro estudio. Uno de los métodos que han ayudado más al progreso de la ecología consiste en contemplar sistemas aproximadamente cerrados en relación con la materia y tratar de equilibrar conceptualmente entradas y salidas en sus diversos compartimentos. Pero los flujos comportan un condicionamiento termodinámico. Yo recomendaría a los ecólogos no emplear menos las matemáticas, sino aplicar más la física.