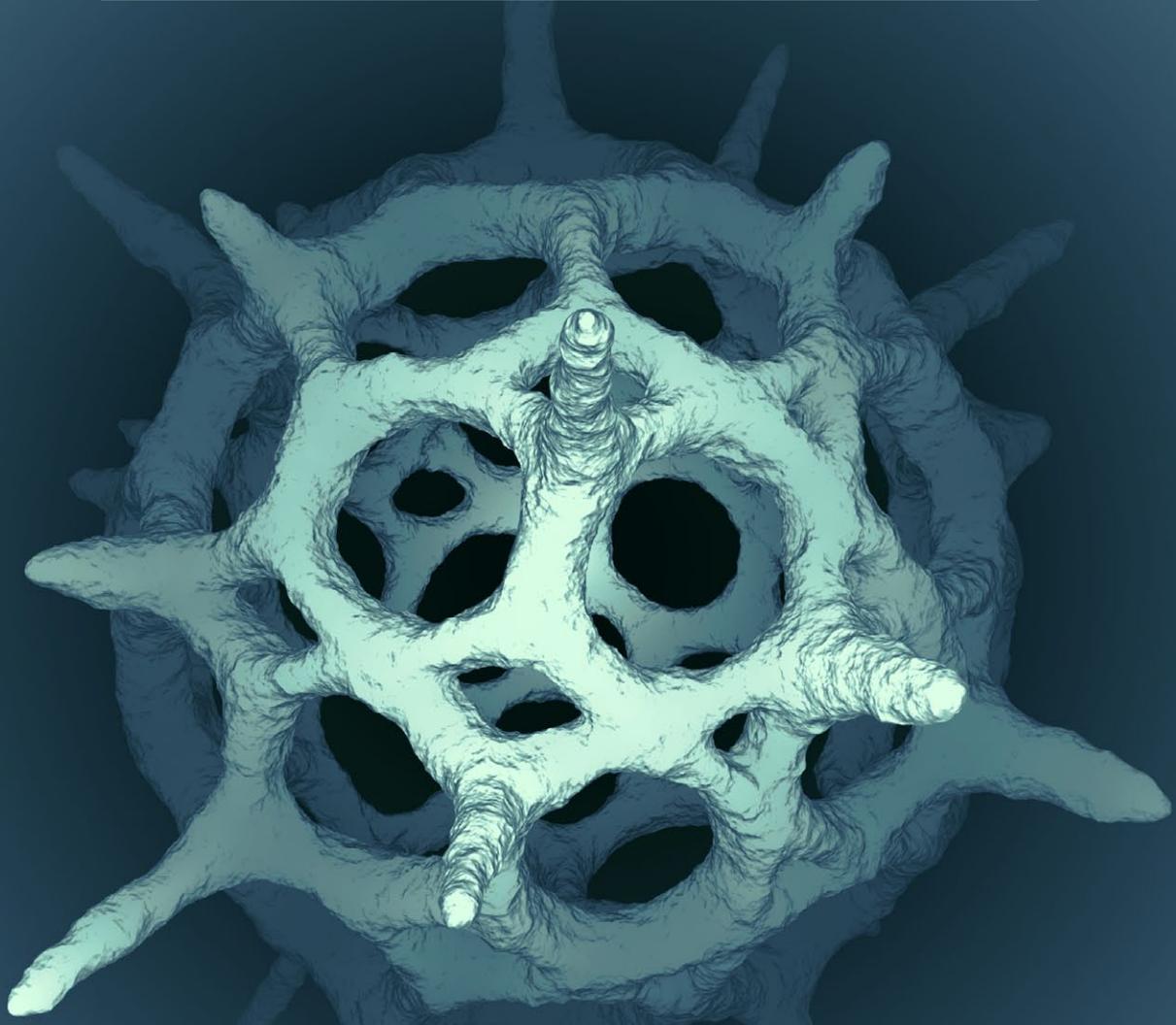


ESPECIAL



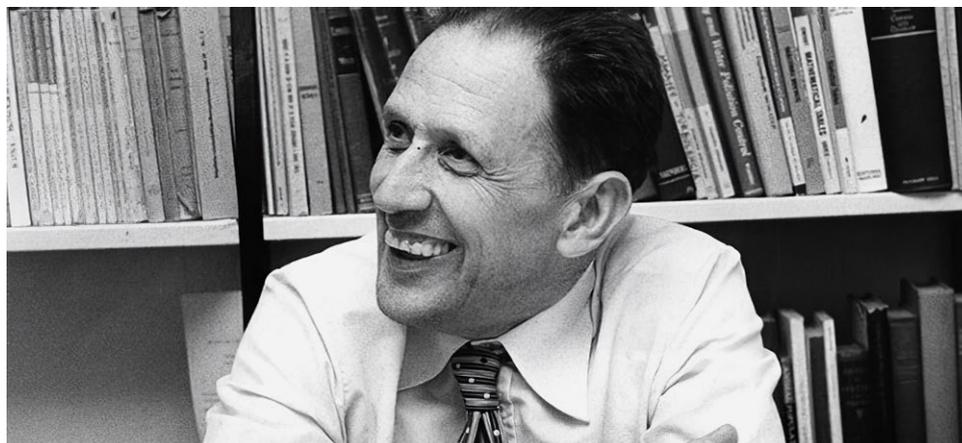
EL LEGADO DE **RAMON MARGALEF**

SCIENTIFIC
AMERICAN™

INVESTIGACIÓN Y
CIENCIA

ESPECIAL

El legado de Ramon Margalef



CONTENIDO

PERFIL

Ramon Margalef, el ecólogo total

Joandomènec Ros
Investigación y Ciencia, mayo 2014

ECOLOGÍA

Biología de los embalses

Ramón Margalef
Investigación y Ciencia, octubre 1976

OCEANOGRAFÍA

Las áreas oceánicas más productivas

Ramón Margalef y Marta Estrada
Investigación y Ciencia, octubre 1980

ECOLOGÍA

Producción biológica

Ramón Margalef
Investigación y Ciencia, agosto 1982

ECOLOGÍA

Sucesión y evolución

Ramón Margalef
Investigación y Ciencia, julio 1982

ECOLOGÍA

La ecología, entre la vida real y la física teórica

Ramón Margalef
Investigación y Ciencia, junio 1995

ECOSISTEMAS

Termodinámica y ecología

Ramón Margalef
Investigación y Ciencia, septiembre 1982

FILOSOFÍA

De la complejidad en la ciencia

Ramón Margalef
Investigación y Ciencia, julio 1984

SISTEMAS COMPLEJOS

La complejidad, cuantificada

Ramón Margalef
Investigación y Ciencia, septiembre 1988

EDITA

Prensa Científica, S.A.
Muntaner, 339 pral. 1ª, 08021 Barcelona (España)
precisa@investigacionyciencia.es
www.investigacionyciencia.es

Copyright © Prensa Científica, S.A.

ESPECIAL n.º 40 ISSN: 2385-5657

En portada: Getty Images/shaunl/iStock | Imagen superior: Ramon Margalef/UB

Ramon Margalef

fue uno de los investigadores y pensadores más destacados de la ecología, reconocido internacionalmente por contribuir a sentar las bases de esta ciencia. Interesado por divulgar su conocimiento, escribió varios artículos en *IyC* ya desde el primer número, en octubre de 1976. Cuando se cumple el centenario de su nacimiento, le rendimos homenaje con este monográfico digital, presentado por Joandomènec Ros, catedrático de ecología y discípulo de Margalef. La compilación recoge las contribuciones de Margalef en nuestra revista a lo largo de casi veinte años. En ellas, este pionero de la ecología plasma algunos de sus trabajos sobre los ecosistemas acuáticos, como las comunidades planctónicas de los embalses españoles, teoriza sobre los conceptos de producción biológica y sucesión ecológica, y explora las fronteras entre las ciencias naturales y las ciencias físicas.

PERFIL

Ramon Margalef,

Además de sus valiosas aportaciones científicas a la ecología, destacó por su labor docente y su esfuerzo en divulgar esta ciencia

Joandomènec Ros

EN MAYO DE 2014 SE CUMPLIÓ EL DÉCIMO ANIVERSARIO del fallecimiento de Ramon Margalef López, a los 84 años de edad, después de una vida plena dedicada a la investigación de los ecosistemas acuáticos, a la docencia universitaria y a la divulgación de la ciencia ecológica. Dotado desde muy joven de una enorme curiosidad por la naturaleza, las ciencias en general y los idiomas, su formación fue en gran parte autodidacta. Algunos profesores y mecenas descubrieron sus cualidades y le animaron a estudiar el bachillerato (había cursado solo estudios comerciales) y una carrera universitaria en ciencias naturales. Ambos los completó en menos años de los requeridos.



el ecólogo total

Interesado por la vida en las aguas continentales, inició investigaciones fundamentales en limnología, primero como becario del Instituto Botánico y después como colaborador del Instituto de Biología Aplicada, ambos en Barcelona. Se incorporó posteriormente al Instituto de Investigaciones Pesqueras (IIP, del CSIC), donde inició nuevas líneas de investigación en oceanografía biológica, centradas principalmente en la caracterización y dinámica del fitoplancton marino. Llegó a ser director del IIP, cargo que tuvo que abandonar por incompatibilidad con el de catedrático de universidad: fue el primer catedrático de ecología de España (1967), en la Universidad de Barcelona.

Margalef hizo contribuciones muy notables a la ecología acuática y a la ecología general, al postular varios conceptos ecológicos unificadores sobre las propiedades estructurales y funcionales de los ecosistemas. Estos conceptos, a menudo controvertidos cuando se formularon, han logrado por fin una aceptación general. Algunos de los hitos más importantes de tales contribuciones fueron la aplicación de la termodinámica al estudio de los ecosistemas; el uso de la teoría de la información para cuantificar la organización que representa la diversidad taxonómica de un ecosistema, y el empleo de la diversidad y de la conectividad de las especies como medidas de la organización y la complejidad de los ecosistemas.

Asimismo, se interesó por el desarrollo temporal de los ecosistemas, o sucesión ecológica, y describió los cambios que experimentan a lo largo de ella algunas variables ecológicas (como la producción, la biomasa y la relación entre ambas, la diversidad y la organización estructural); consideró la sucesión ecológica como marco evolutivo del desarrollo de los ecosistemas; analizó la distribución a pequeña escala del fitoplancton marino y de aguas continentales, y cuantificó la diversidad del plancton. También estudió la respuesta de los ecosistemas a diversos tipos de estrés, en especial a la escasez de

nutrientes (principalmente el fósforo); el papel de la energía auxiliar y de la disponibilidad de nutrientes en la selección de las formas biológicas del fitoplancton y, de manera más general, la producción de materia orgánica tanto en el mar como en toda la biosfera.

El estudio del fitoplancton marino y de los sistemas oceánicos de afloramiento permitió a Margalef abrir el camino de la unificación de la oceanografía física y biológica, algo que hoy damos por hecho y que le valió el reconocimiento internacional. Pero su aportación no se limitó al estudio del plancton: la búsqueda de generalidades en el funcionamiento de la naturaleza le permitió establecer pautas generales aplicables a todo tipo de ecosistemas y a la biosfera en general. Cabe destacar en este sentido la inclusión de la especie humana en su teoría general de la biosfera, como otra especie más, y la aplicación a la misma de aquellas pautas y generalidades.

Margalef fue autor de más de cuatrocientos artículos científicos, de un buen número de artículos de divulgación y de libros fundamentales para el conocimiento de la ciencia ecológica. El librito *Perspectives in ecological theory* (1968, traducido a varios idiomas, entre ellos el español) y sus artículos «On certain unifying principles in ecology» (1963), «Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment» (1978) y «From hydrodynamic processes to structure (information) and from information to process» (1985), se han convertido en clásicos y han sido citados por numerosos investigadores. En concreto, el primer artículo figura entre los diez mejores de la biología del siglo xx.

Dos de sus libros fueron manuales universitarios. A cuatro y tres décadas de distancia, respectivamente, siguen siendo fundamentales en su campo: *Ecología* (1974) y *Limnología* (1983). El primero se consideró, durante muchos años, el mejor libro en su área de los escritos en cualquier idioma; Margalef lo puso al día en obras

posteriores: *La biosfera, entre la termodinámica y el juego* (1980), *Teoría de los sistemas ecológicos* (1991), *Oblivios de la biosfera* (1992) y, el último de ellos, *Our biosphere* (1997, traducido al catalán en 2012). Son también notables otras publicaciones que él coordinó, como *Ecología marina* (1967) y *El Mediterráneo occidental* (1989), así como magníficas obras de divulgación de la ciencia ecológica, entre ellas *Ecología* (1981), *L'ecologia* (1985) y *Planeta azul, planeta verde* (1992). Contribuyó asimismo a diversas enciclopedias, principalmente *Història Natural dels Països Catalans* (1984-1992) y *Biosfera* (1993-1998). También escribió varios artículos de divulgación en INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, uno de ellos en el primer número de la revista, en 1976.

Margalef combinaba de manera incansable el trabajo de campo y de laboratorio con la indagación teórica más creativa y avanzada; fue seguramente el investigador más completo y más conocido internacionalmente de todos cuantos ha dado España, a la par con Santiago Ramón y Cajal y Severo Ochoa, y el mundo científico le reconoció ampliamente con numerosos premios y distinciones. Su maestría se ha dejado sentir en todo el mundo, pero en especial entre los ecólogos españoles e hispanoamericanos. La Generalidad de Cataluña instituyó hace una década el Premio Ramon Margalef de Ecología, que ha distinguido anualmente a los mejores ecólogos mundiales.

—Joandomènec Ros
Catedrático de ecología
de la Universidad de Barcelona
Presidente del Instituto
de Estudios Catalanes

EN NUESTRO ARCHIVO

Biología de los embalses. R. Margalef en *lyC*, octubre de 1976.

Las áreas oceánicas más productivas. R. Margalef y M. Estrada en *lyC*, octubre de 1980.

La ecología, entre la vida real y la física teórica. R. Margalef en *lyC*, junio de 1995.

Biología de los embalses

La construcción de un gran número de embalses en un país sin lagos constituye una situación experimental única para el estudio del funcionamiento de éstos y de la colonización de nuevos ambientes

Ramón Margalef

EA XISTE UNA PROGRESIVA preocupación mundial por la calidad de las aguas continentales. Además del problema de la contaminación creciente, está el de la fertilización paulatina de las aguas naturales, que van aumentando su producción en materia orgánica, con la consiguiente pérdida de calidad. Por si fuera poco, las necesidades de agua crecen constantemente, teniendo que destinar nuevas reservas a usos domésticos. No sólo preocupa la fertilización de las masas de agua que se están utilizando actualmente, sino también la extensión del fenómeno a aguas que pueden emplearse el día de mañana, porque, cuando llegue el momento de servirse de ellas, su calidad estará ya muy disminuida. Entre las aplicaciones prácticas más importantes de la limnología, ciencia que estudia la ecología de las aguas dulces, está el detectar y predecir la fertilización y proponer remedios. En nuestros días, el uso del agua de ríos y embalses para la refrigeración de unidades productoras de energía, térmicas y nucleares, ha añadido otro argumento a la preocupación por la conservación, regulación o gobierno de las características del potencial hidráulico de un país.

España ha pasado de ser un país sin lagos a otro con más de 700 embalses. Los únicos lagos naturales eran el de Sanabria, en el NW, y el de Bañolas, en el NE, glacial el primero y cárstico el segundo. A los embalses se aplica a veces la designación de lagos artificiales; aunque no son verdaderos lagos, representan superficies de agua estancada, reciben afluentes y su caudal se destina a usos diversos, entre otros, el suministro de agua a ciudades. Al igual que los lagos naturales, están amenazados por la contaminación y la fertilización. Al ser ésta,

en su mayor parte, un problema unido a la acción del hombre, se podría decir que los embalses, nacidos como una consecuencia de la civilización, ya desde el principio están fatalmente condenados a la fertilización, o a la eutrofización, su sinónimo técnico, que a veces aparece y aumenta en ellos con suma rapidez. A la fertilización hay que agregar la acumulación de sedimentos en el fondo del embalse, lo cual reduce su capacidad. La acumulación de nutrientes solubles y de sedimentos insolubles aparece frecuentemente asociada, al ser ambos consecuencia de una deficiente conservación de los suelos en la cuenca del embalse.

Además de la fertilización o eutrofización y del relleno de sedimentos, los embalses plantean otros problemas prácticos: posibilidad de extraer un beneficio a través de la pesca y de otras formas de explotación, verbigracia, recreo y turismo, lo que exige medidas de conservación y corrección. Resulta asimismo interesante la atención a la calidad del agua, su composición, que puede regularse eligiendo debidamente la profundidad de extracción en cada embalse, o con un régimen apropiado de gobierno cuando existen varios embalses unidos en cadena. Finalmente, la composición del agua o los materiales sólidos que contiene poseen implicaciones sanitarias, no sólo por poder albergar gérmenes patógenos, sino por la presencia y concentración de determinados elementos o compuestos químicos indeseables y que, habitualmente, son el resultado de la actividad humana.

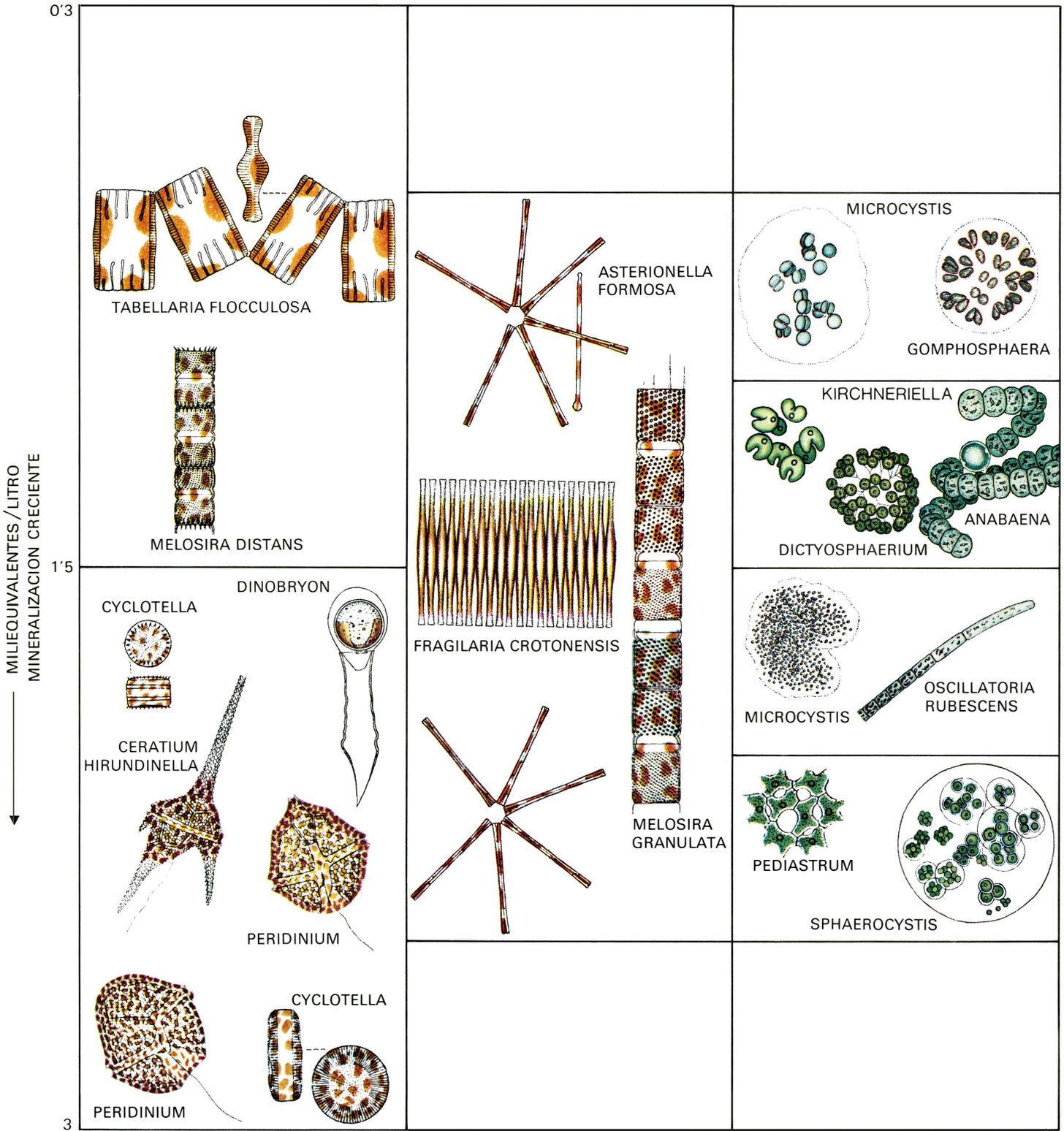
Si no echamos en olvido la industria de los castores, debemos afirmar que la represa de los ríos es una actividad

zoológica prehumana. Nunca, sin embargo, dicha actividad había tenido la importancia que hoy ha asumido ni había afectado a una superficie tan extensa del planeta. El número de embalses es muy elevado, y su construcción, lejos de detenerse, crece a un ritmo acelerado. En todo el mundo, en el año 1972, había, por lo menos, 40 embalses de más de 1000 km² y 260 de superficie comprendida entre 100 y 1000 km². Paralelamente a su construcción, se ha ido incrementando el interés científico por ellos. En la Unión Soviética existe el mayor instituto dedicado exclusivamente a la investigación de los pantanos, a orillas del embalse de Rybinsk, en el Volga. Los gigantescos embalses africanos, en los ríos Zambezi (Kariba), Volta (Akosombo) y Nilo (Asuán) han dado origen a problemas muy variados y han estimulado el consiguiente interés de la ciencia por resolverlos. En casi todos los países europeos y en Estados Unidos se han hecho numerosos estudios de sus embalses respectivos, que en algunos casos han alcanzado gran detalle. El interés ecológico por los embalses ha de ser forzosamente mayor en un país desprovisto de lagos, cual es España, que sólo dispone de dos lagos naturales de más de 1 km en su distancia máxima y más de 40 metros de profundidad: los citados más arriba de Sanabria y Bañolas. La construcción de más de 600 embalses grandes, en el curso de unas décadas, en un país tan falto de aguas continentales, constituye, ciertamente, un experimento ecológico único que convenía no desaprovechar. Nos hallamos ante un número muy grande de nuevos ambientes de agua dulce, establecidos en las condiciones más diversas, que se prestan excepcionalmente bien al estudio

EUTROFIA CRECIENTE 

5 MG CLOROFILA/M³

10 MG CLOROFILA/M³



COMPOSICION BASICA DEL PLANCTON POBRE

DIATOMEAS AÑADIDAS EN AGUAS EUTROFICAS

PLANCTON VERDE DE AGUAS MUY EUTROFICAS

ORGANISMOS DEL FITOPLANCTON, frecuentes en los embalses. Se pueden utilizar como indicadores de distintas combinaciones de características ambientales. Muy aumentados, *Tabellaria* y *Melosira distans* son exclusivas de los embalses de aguas poco mineralizadas, mientras que *Ceratium hirundinella*, *Dinobryon* y *Cyclotella* son especialmente abundantes en los de aguas alcalinas, ricas en calcio. Cuando el grado de eutrofia es mayor, se añaden densas poblaciones de los tres géneros de diatomeas representados en el centro. Cianofíceas y clorofíceas (a la derecha) proliferan al aumentar la eutrofia, según combinaciones que dependen de las restantes propiedades del agua.

de los procesos de colonización y organización de nuevas comunidades de organismos. La limnología, que como hemos dicho se ocupa de tales procesos en los lagos, encuentra en los embalses unas condiciones experimentales únicas, de cuyo estudio habrán de beneficiarse la gestión de los mismos y la construcción de otros nuevos.

Desde el punto de vista biológico, un embalse equivale, hasta cierto punto, a un lago artificial, y puede estudiarse por comparación con un lago natural. Los lagos naturales que ocupan un valle cerrado por una colada de lava o por una morrena glaciaria no difieren sustancialmente de los embalses. Tal ocurre, por ejemplo, con los lagos marginales alpinos. Pero entre un embalse y un lago marginal hay un motivo de diferencia significativo: la edad. Los lagos marginales alpinos adoptaron su forma actual y se poblaron hace varios millares de años, pero no más de 11000, que es el tiempo transcurrido desde las postrimerías del último período frío; la edad de un embalse español típico apenas si sobrepasará el medio siglo, porque el acúmulo de sedimentos, por erosión de las laderas bajo influencia humana, es muy rápido y lo rellenarán.

Hay que precisar más en la comparación entre pantano y lago natural. En aquél, el flujo del agua suele ser más intenso, variable e irregular que en éste. Con pocas reservas podríamos definir el embalse como el híbrido de río y lago; como en los ríos, predomina hacia su cola el transporte horizontal; y, como en

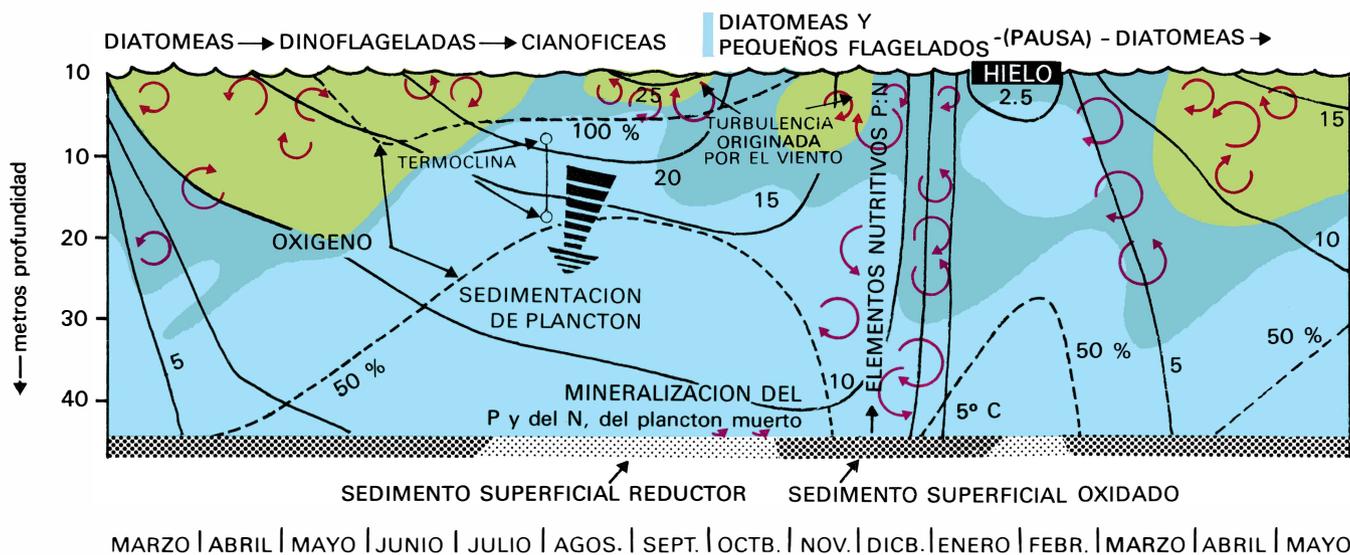
los lagos, se manifiesta, junto a la presa, la estratificación gobernada por la dirección de la gravedad y de la luz.

De las múltiples alteraciones que el hombre introduce en la naturaleza, la construcción de embalses es de las menos criticables, porque retarda el flujo del agua y estabiliza así, relativamente, las comunidades de organismos asociados al agua o dependientes de ella. La naturaleza, sin embargo, no tiende a formar embalses, sino a complicar el curso de los ríos, dando meandros que luego se cortan y producen un cortejo de lagunas, donde prosigue la evolución de la vida acuática. La construcción del embalse por obra del hombre puede considerarse como un sustituto de ese proceso natural, en el sentido de que ofrece oportunidades para la colonización y desarrollo de comunidades de organismos, efímeras a una escala geológica del tiempo.

Las razones que inducen a la construcción de embalses son múltiples. Sólo cuando su función principal es regularizar los flujos y evitar inundaciones puede decirse que van a favor del proceso natural de la sucesión y organización creciente de los ecosistemas. Cuando se destinan a la producción de energía, riego, consumo doméstico y usos industriales, la forma como el hombre gobierna su flujo no suele coincidir con la más conveniente para la llamada conservación de la naturaleza; lo cual se pone de manifiesto en el impacto que suele sufrir la vida acuática y la de las riberas con las fluctuaciones de nivel del embal-

se. Estas provocan que la capacidad de producción se desvíe de la superficie del suelo o del sedimento a las aguas libres; en efecto, por las variaciones de nivel, zonas extensas de la orilla y, sobre todo, en la cola del embalse quedan inundadas o secas, alternativamente y, además, se incrementa la productividad del plancton o vida suspendida en las aguas, en detrimento de los organismos del bentos, o fondo, y litorales. El agua adquiere entonces un matiz verdoso. Esta y otras consecuencias del régimen a que están sometidos los embalses pueden carecer de importancia práctica cuando las aguas se destinan al riego o a la producción de energía eléctrica, objetivos contra los cuales atentan gravemente la erosión de las laderas y el relleno de sedimentos sólidos, que reducen la capacidad del embalse. Mas para otros usos, habrá que preocuparse también por las alteraciones producidas por la afluencia al pantano de sustancias solubles procedentes de la misma cuenca, cuando dichas sustancias regulan la biología del embalse. Su influencia sobre la vida del embalse, en el sentido de favorecer más el plancton (vida suspendida) o al bentos (vida del fondo), depende también, según se dijo, del régimen o gestión de la presa.

Las alteraciones más notorias en las características ecológicas consisten en la fertilización y enverdecimiento del agua y en el agotamiento del oxígeno en las capas profundas. Son dos procesos complementarios que reciben el nombre común de *eutrofización*. Si el caudal se des-

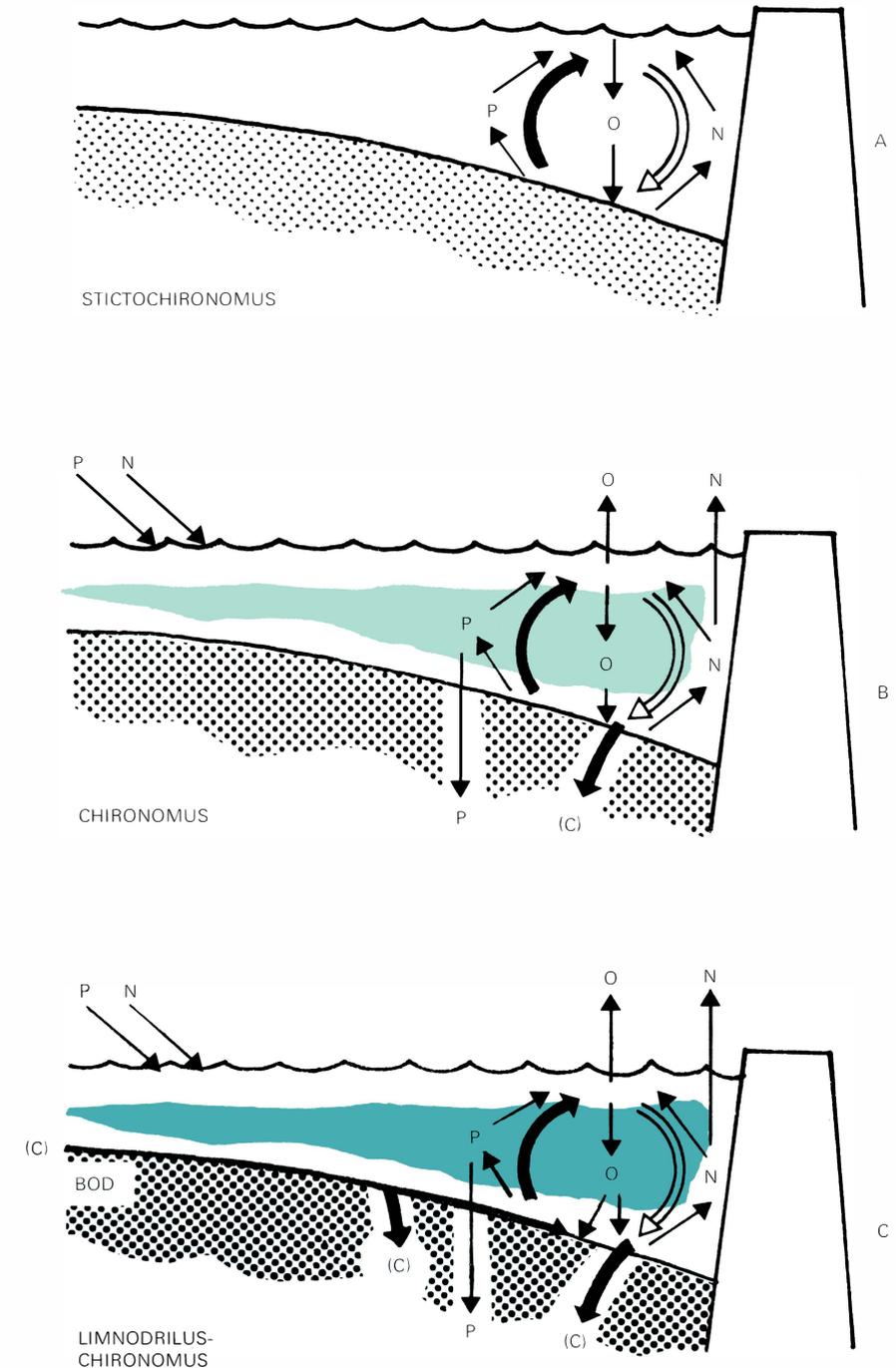


DINÁMICA DEL CICLO ANUAL de un lago de la zona templada. Las profundidades en ordenadas y el tiempo en abscisas. La temperatura se representa por isotermas de trazo continuo, y la concentración de oxígeno (en % de saturación), por trazos discontinuos; las flechas indican la turbulencia del agua originada por el viento; la diferente intensidad de color simboliza el correlativo desarrollo del fitoplancton. Las características de la superficie del sedimento varían según el contenido del oxígeno del agua del fondo, siendo reductor en épocas de anoxia y oxidado cuando hay oxígeno. El ciclo de los organismos en el fitoplancton, en razón de la época, se indica en la parte superior. En otoño, la mezcla de las aguas permite reanudar el ciclo. La pausa explica la ausencia de organismos al helarse el medio.

tina a riego o salto de agua para producir electricidad, es indiferente la cantidad de plancton que arrastra el agua, o si el contenido de oxígeno en las capas profundas se agota o no durante el verano. Pero si se trata de abastecer con su reserva a las ciudades, destino éste que irá intensificándose en el futuro, se hubieran construido los embalses para esa finalidad o para otra distinta, la eutrofización del agua sí que importa, y mucho. Y conviene limitar en lo posible dicho proceso de eutrofización, entre otras razones, porque una de sus secuelas es la acumulación de nutrientes en el sedimento, nutrientes que pueden ir retornando paulatinamente al agua, aun cuando, para entonces, se hayan adoptado medidas de protección. Si desde ahora se deja que el proceso de eutrofización siga su curso, hipotecamos el futuro del embalse para un posible consumo humano.

Con ser grave, la eutrofización no es el único problema que plantea el estudio limnológico de una presa. El uso de su caudal para la refrigeración de centrales productoras de energía perturba el balance térmico y los movimientos del agua, afectando por tanto a la vida que se desarrolla en ella. Y tal vez sea más grave todavía la incidencia cuando se trate de la refrigeración de centrales nucleares por el posible riesgo de que dosis, aunque sean pequeñas, de radiactividad se acumulen en el sedimento y se movilicen luego, en virtud de un mecanismo substancialmente idéntico al que explicaremos a propósito del fósforo y de varios metales. Intentaremos plantear adecuadamente el alcance de estos problemas y sus líneas de solución.

Uno de los enfoques tradicionales de la ciencia limnológica es la limnología regional, que pretende una tipificación de los lagos compatible con su distribución geográfica. Esta metodología se desarrolló a principios de siglo en Escandinavia y norte de Alemania, por Naumann y Thienemann. De forma esquemática, conduce a distinguir dos tipos opuestos de lagos que, en una versión más modernizada, llegan a considerarse como los extremos de un eje de variación continua, que corresponden, respectivamente, a los lagos oligotróficos y a los eutróficos. Los lagos oligotróficos son profundos, excavados en roca poco soluble, de aguas transparentes y pobres en elementos químicos (principalmente el fósforo y el nitrógeno); el plancton escasea y el agua permanece bien oxigenada en profundidad durante todo el verano. Los lagos eutróficos típicos, a que se referían los primeros limnólogos, eran lagos



CICLO DE ELEMENTOS LIMITANTES en distintos tipos de embalses. El transporte neto hecho en el cuerpo de los organismos o de sus restos se simboliza con la flecha blanca: el retorno en forma de sustancias disueltas, con la flecha negra. En un embalse teóricamente oligotrófico (A), el ciclo quedaría cerrado dentro del agua, con un intercambio mínimo con la atmósfera o con el sedimento. En el caso general de embalse eutrófico (B) existen ciclos secundarios que se extienden hacia la atmósfera (oxígeno y nitrógeno) y hacia el sedimento (materia orgánica, fósforo y metales). En el embalse eutrófico que recibe materia orgánica (C), la situación se agrava por el consumo excesivo de oxígeno (BOD). El color verde alude a la concentración de plancton, el negro a la presencia de materia orgánica en el sedimento. Aquí se incorporan los organismos más representativos de los distintos tipos de embalse.

de llanuras cubiertas de sedimentos glaciales, relativamente ricos en materias solubles y en los nutrientes necesarios, a veces como consecuencia de la explotación agrícola de la cuenca; sus aguas aparecían poco transparentes, verdosas

y ricas en plancton y agotaban su oxígeno en profundidad hacia finales de verano, si no antes.

El interés por la clasificación de los lagos según el eje oligotrofia-eutrofia aumentó al comprobar que el relleno

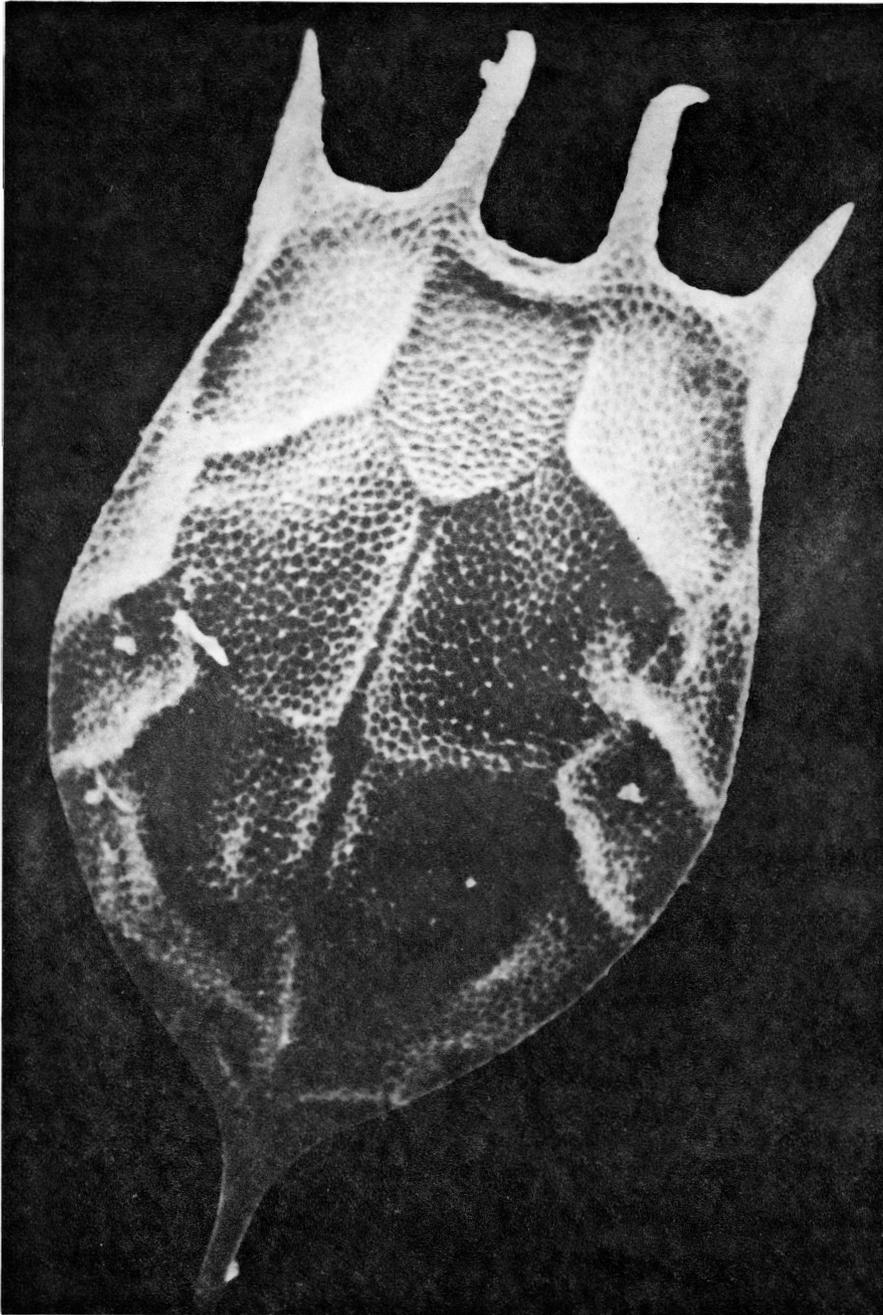
parcial por sedimentos y la aportación de elementos nutritivos (fósforo, sobre todo) o de materia orgánica, a consecuencia de la acción humana, podía determinar la evolución desde una situación oligotrófica, o escasamente eutrófica, a otra eutrófica, o plenamente eutrófica. Semejante alteración no podía pasar inadvertida, pues se extendía como una plaga; afectaba a todos los lagos de los países desarrollados, dando origen a la voz eutrofización, ya generalizada en su uso, para designarla. Eutrofización significa, pues, dificultad creciente para

obtener agua de buena calidad, toda vez que las aguas profundas de los lagos oligotróficos, ricas en oxígeno, se van degradando; al eutrofizarse, el agua es de calidad baja, irregular, pobre en oxígeno, rica en materia orgánica, llega a despedir malos olores y ataca al hierro y al cemento.

El proceso de eutrofización varía en razón de la zona climática en que se encuentre la presa. En los lagos y embalses de regiones templadas, la eutrofización general y la cultural en particular se explican fácilmente. En los lagos tro-

picales, cuyas aguas pueden estar permanentemente estratificadas según gradientes de densidad, ocurren fenómenos de otro tipo, de los que ahora no podemos ocuparnos. Por el contrario, en la zona templada, la temperatura de las masas de agua continentales se uniformiza verticalmente durante la estación fría, o cuando la temperatura superficial desciende tanto que el agua se hiela; existen entonces dos períodos, a saber, antes y después de la formación del hielo, en que la temperatura es uniforme de arriba abajo. En esos momentos puede producirse la mezcla vertical ya que el efecto del viento encuentra muy poca resistencia al no oponerse una estratificación vertical por densidades. En dichas ocasiones no sólo desaparece la variación en la temperatura (el gradiente térmico), sino que se consigue, además, uniformidad en todas las propiedades, incluidas las concentraciones de oxígeno y de compuestos de nitrógeno y fósforo. Los compuestos inorgánicos de carbono (carbónico y bicarbonatos) son sobradamente suficientes para las necesidades de los organismos en todo tiempo, por cuya razón no merece la pena ocuparse de ellos ya que no regulan la cantidad de vida producida.

El ciclo de la producción biológica se ajusta estrechamente a esos cambios ambientales. Así, la mezcla vertical de la estación fría dispersa a muchos organismos del plancton vegetal hacia abajo y al fondo, lejos de la luz, dispersión que implica pérdidas y consiguiente freno en el desarrollo de sus poblaciones. En primavera y verano, el agua se calienta en la superficie y el lago o embalse se estratifica, es decir, se origina un gradiente térmico disponiéndose las capas más cálidas, y más ligeras por tanto, sobre las más frías y más densas del fondo. Como consecuencia de la agitación del agua superficial por la acción del viento, el gradiente térmico vertical del verano no es progresivo, sino que las capas superficiales están muy mezcladas y tienen una temperatura uniforme. La temperatura desciende de una forma relativamente brusca (un grado por metro, o más) a nivel de la termoclina, que separa la zona superficial calentada por el sol de la zona profunda fría. La termoclina suele formarse entre los 5 y los 20 metros de profundidad, según los casos; los estratos situados por encima de ella constituyen el epilimnion, y suelen coincidir con la masa de agua que recibe iluminación suficiente para que en ella sea posible la fotosíntesis por los organismos del plancton. Lo cierto es que en primavera y verano se desarrolla el fito-



KERATELLA COCHLEARIS, rotífero muy común en las aguas eutróficas y muy frecuente en las menos mineralizadas (Servicio de Microscopia electrónica de la Universidad de Barcelona).

plancton y se acumula rápidamente en el epilimnion. La cantidad de plancton vegetal, o fitoplancton, que se produce es proporcional a la cantidad de nutrientes disponibles, más los que llegan con los afluentes, procedentes del lavado de los suelos de la cuenca y, por último, con las aguas residuales. Si se produce mucha materia vegetal en el lago o en el embalse, el agua se sobrecarga de oxígeno en las capas superficiales; parte de este oxígeno que resulta de la fotosíntesis escapa, por difusión, a la atmósfera, a favor del gradiente natural en su concentración, que va de más a menos.

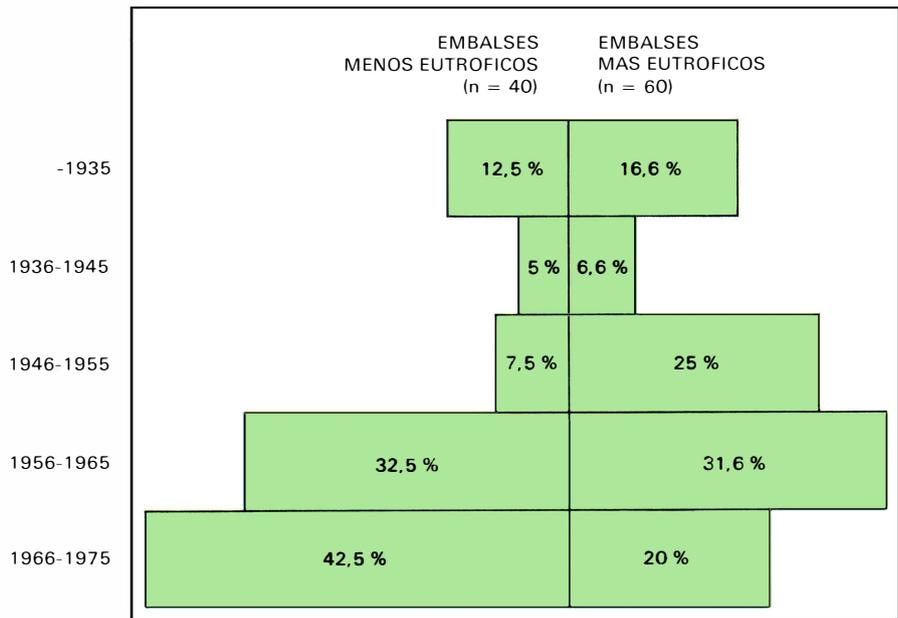
Parte del fitoplancton sedimenta y parte es devorado por el zooplancton. Los animales del plancton, en el mar y en aguas dulces, más en aquél que en éstas, tienen la costumbre de comer en las capas superficiales y de excretar en las profundas, por lo que contribuyen al transporte vertical hacia abajo de la materia orgánica formada en las capas altas. Esta materia orgánica, pues, se oxidará y descompondrá por debajo de la termoclina, en el hipolimnion. Así, en el lago estratificado, el epilimnion es la zona de producción de materia orgánica y el hipolimnion de descomposición y retorno de los elementos al medio, en forma inorgánica. Cuanto más productivo, más eutrófico, sea un lago, más oxígeno necesitará para oxidar la materia orgánica sintetizada; por consiguiente, el oxígeno del hipolimnion irá consumiéndose hasta su total agotamiento.

El proceso de eutrofización comporta otras cosas que es necesario tener en cuenta. Si escribimos la consabida ecuación

anhídrido carbónico + agua + energía de la luz = materia orgánica + oxígeno,

y la leemos de izquierda a derecha y de derecha a izquierda, observaremos que la misma cantidad de oxígeno producida en la fotosíntesis es la necesaria para la oxidación total de la materia formada, incluyendo el que se gasta en el metabolismo de bacterias y de otros organismos. Por lo tanto, si el lago es de gran eficacia biológica, y el agua superficial se sobrecarga de oxígeno, huyendo parte de éste a zonas menos concentradas de la atmósfera (por difusión), advertiremos más tarde que se necesitaba ese oxígeno para oxidar la materia orgánica producida y, al no disponer entonces de esa parte, quedará materia orgánica sin descomponer, acumulándose en el agua o incorporándose al sedimento.

La cantidad de materia orgánica que se puede oxidar en profundidad guarda



LA EDAD DE LOS EMBALSES es ya un dato que nos permite explicar el grado de eutrofia. Dos grupos de pantanos españoles representativos de los menos eutróficos (izquierda) y los más eutróficos (derecha) se distribuyen según el año de su construcción (izquierda, en ordenadas).

relación con la reserva de oxígeno allí disponible. El oxígeno almacenado en el hipolimnion procede de la estación fría, o de las épocas de transición, cuando hubo mezcla vertical del agua del embalse. Si el hipolimnion tiene, pongamos por caso, 30 m de altura, y retuvo 8 ml de oxígeno por litro durante el período de mezcla vertical, una columna de 1 m² de sección y 30 m de altura habrá retenido unos 240 litros de oxígeno, aproximadamente 350 gramos de oxígeno, que son suficientes para oxidar unos 330 gramos de materia orgánica, equivalentes a unos 130 gramos de carbono, pero no más. Si durante el período de estratificación del lago, e imaginemos que eso ocurre de abril a octubre por ser la época más productiva, la de mayor intensidad luminosa, se transporta del epilimnion al hipolimnion una cantidad mayor de materia orgánica, parte de ésta no podrá oxidarse e irá a posarse en el sedimento. Esta materia orgánica que se incorpora al sedimento confiere a éste un color oscuro característico. Dicha tonalidad sirve para fechar la época de transición de un lago oligotrófico a eutrófico, y así se ha hecho en ciertos lagos suizos a base de muestras sacadas en forma de cilindros de sedimento.

Un lago eutrófico sintetiza en superficie, anualmente, una cantidad de materia viva que contiene de 300 a 600 gramos de carbono por metro cuadrado, de los cuales 200 a 400 gramos por metro cuadrado se producen durante la temporada de mayor producción, que hemos

supuesto comprendida entre los meses de abril y octubre, tiempo que corresponde asimismo a la estratificación del embalse. Una parte de esta producción orgánica se recicla en el epilimnion, pero otra parte bastante elevada desciende al hipolimnion. Volviendo al ejemplo anterior, parte de la materia orgánica producida no podrá oxidarse y el lago mostrará los síntomas de eutrofización: déficit de oxígeno y exceso de material orgánico en el hipolimnion.

Los materiales que se acumulan en el sedimento quedan retirados del ciclo, por lo menos durante cierto tiempo. De forma que si no ocurriera nada especial, es decir, si no se diera un nuevo aporte de materiales, al cabo de un año empezaría de nuevo el ciclo con una concentración de nutrientes más baja, tal vez se perderían grados de eutrofización, y este proceso de remisión conduciría con los años a una situación de relativa oligotrofia, en que la producción de materia orgánica es muy baja (hasta 30 a 80 gramos de carbono por metro cuadrado y año), bastando entonces la reserva en oxígeno del hipolimnion para su oxidación total en la misma temporada.

Existen otros mecanismos que coadyuvan a frenar la eutrofización. En un hipolimnion pobre en oxígeno, las bacterias desnitrificantes desarrollan una gran actividad al encargarse de pasar el nitrógeno combinado de los compuestos inorgánicos a nitrógeno en forma molecular, cuya concentración estará en equilibrio con el ya existente disuelto en

el agua y con el de la atmósfera. Esta desaparición de los compuestos nitrogenados es notoria en el hipolimnion anóxico (carente de oxígeno) del embalse de Sau (Véase la ilustración de la pág. 59). El aumento del pH en el epilimnion, como consecuencia de la asimilación del anhídrido carbónico por las algas en la fotosíntesis, contribuye a que precipiten minerales que contienen fósforo, uno de los nutrientes más importantes. Por tanto, una fracción de este elemento se hurta a futuros ciclos. El descenso en la cantidad disponible de dos nutrientes tan destacados como el nitrógeno y el fósforo, además de la no entrada de nuevos aportes de materiales, inducen a esperar que un lago eutrófico, abandonado a su suerte, se iría convirtiendo en oligotrófico. Puede observarse cómo, en el esquema donde se compara el ciclo de distintos tipos de embalses, los eutróficos se caracterizan porque algunos ciclos parciales se extienden hacia la atmósfera o hacia el sedimento, perdiendo así nutrientes esenciales, lo cual

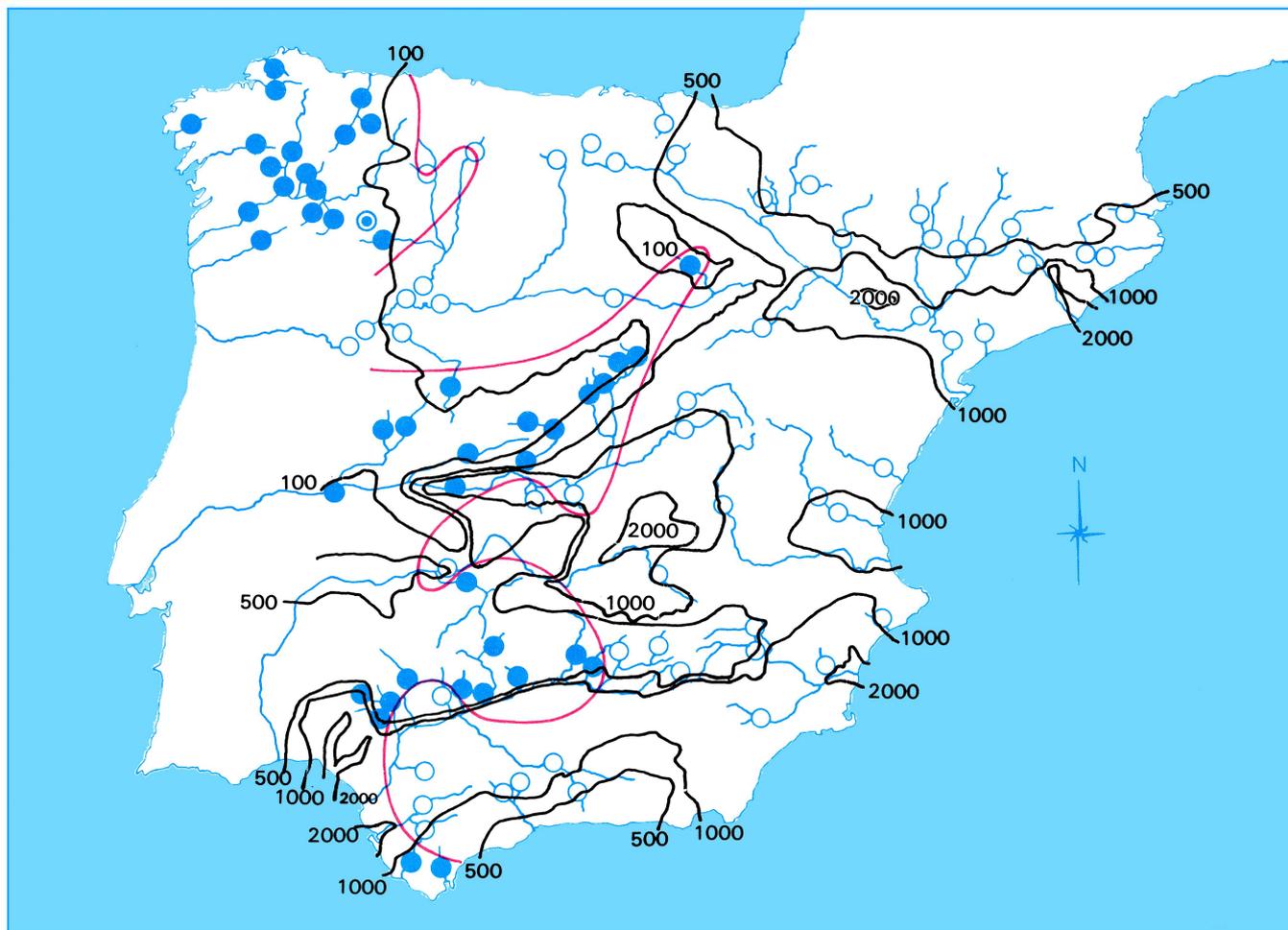
constituye a tales ciclos o bucles en amortiguadores ecológicos, por lo menos en teoría (véase la ilustración de la pág. 53).

Pero, en realidad, los lagos y embalses eutróficos lo siguen siendo porque no pueden compensar totalmente la eutrofización, ya que continuamente están recibiendo nutrientes, procedentes de la erosión del suelo, los desagües, etcétera, y siguen trabajando a un ritmo intenso. No es raro, especialmente en el caso de los embalses, que reciban directamente materia orgánica a través de un afluente que, por ser de una densidad superior, circula por el fondo. Ello contribuye a agotar la reserva de oxígeno del hipolimnion, con lo cual se reducen las posibilidades de oxidar la materia orgánica producida en el propio embalse; el caso contrario, que un afluente potencie la concentración de oxígeno del hipolimnion, es muy raro. Lo que sí es corriente es que la evacuación preferente de agua del hipolimnion de un embalse disminuya la gravedad de la eutrofización en

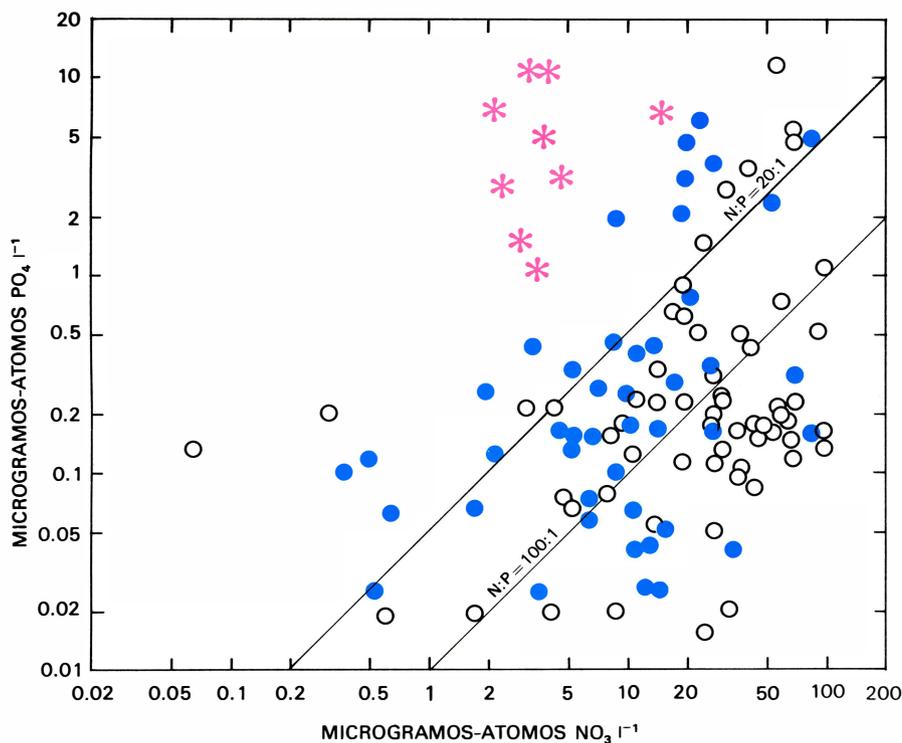
el propio embalse; sin embargo, ese flujo que sale de la presa, por tener un grado de eutrofización muy elevado, creará problemas en el río al que va a parar.

El mecanismo normal en un lago aislado determinaría que éste pasara de eutrófico a oligotrófico, salvo por el efecto de reducción del volumen del hipolimnion debido a la acumulación de sedimentos que no dependen del lago. Por causa, sobre todo, de la acción humana, el lago o el embalse aparece relacionado con un área más amplia, que influye en el proceso de eutrofización manteniéndolo o acelerándolo. Lo cual es certísimo para la presa que nace bajo el impacto de la civilización, cuya eutrofización es muy rápida.

Ante el dato empírico del tránsito de oligotrofia a eutrofia en las aguas dulces, se creyó que tal sucesión era la natural. Si era natural e inevitable, no habría porqué preocuparse entonces por la eutrofización cultural, por la adición exagerada de nutrientes, que no hacen otra cosa que acelerar la sucesión natural.



DISTRIBUCIÓN DE LOS VALORES DE CONDUCTIVIDAD del agua, expresada en milésimas del recíproco de ohmios, por centímetro; se han distribuido en dos grupos, simbolizados distintamente según que su alcalinidad sea superior o inferior a 1,5 miliequivalentes por litro.



RELACIÓN ENTRE LA CONCENTRACIÓN de nitrógeno y fósforo, expresada aquella en forma de nitrato y ésta en forma de fosfato, en el agua de los distintos embalses y en distintas fechas. En los embalses más alcalinos, la relación N:P es más elevada, tomando promedios. Se emplean relaciones atómicas. Los símbolos usados para designar los embalses son los que figuran en el mapa que da la localización de los mismos. Los asteriscos denotan algunos embalses meridionales que pudieran estar contaminados por la industria oleícola.

Pero ese proceso no es natural ni inevitable, como prueban las medidas de corrección y mejora del lago Washington, promovidas por Edmondson. De ahí, pues, la constante llamada de atención por parte de los limnólogos contra el vertido de nutrientes, muy especialmente del fósforo, al que se considera como el factor más importante de la eutrofización en lagos y embalses.

Hemos tratado con cierto detalle el proceso de eutrofización, común a lagos y embalses, modificado y particularmente agravado en éstos, no sólo porque es importante en sí mismo, sino también porque ha dado ocasión para presentar algunos principios del funcionamiento de los lagos y embalses de la región templada necesarios para lo que vamos a exponer a continuación. La eutrofización, por supuesto, no agota la problemática de las aguas dulces. Pudiera ser que la tipología de los lagos nos apareciera ahora más confusa. En efecto, teníamos diferencias geográficas o regionales que medíamos según el eje oligotrofia-eutrofia (verbigracia, el contraste entre la montaña escandinava y la llanura báltica), y ahora hemos observado que la tendencia a la eutrofización es común en todos. ¿Hay que pensar, pues, que existen diferencias regionales entre los

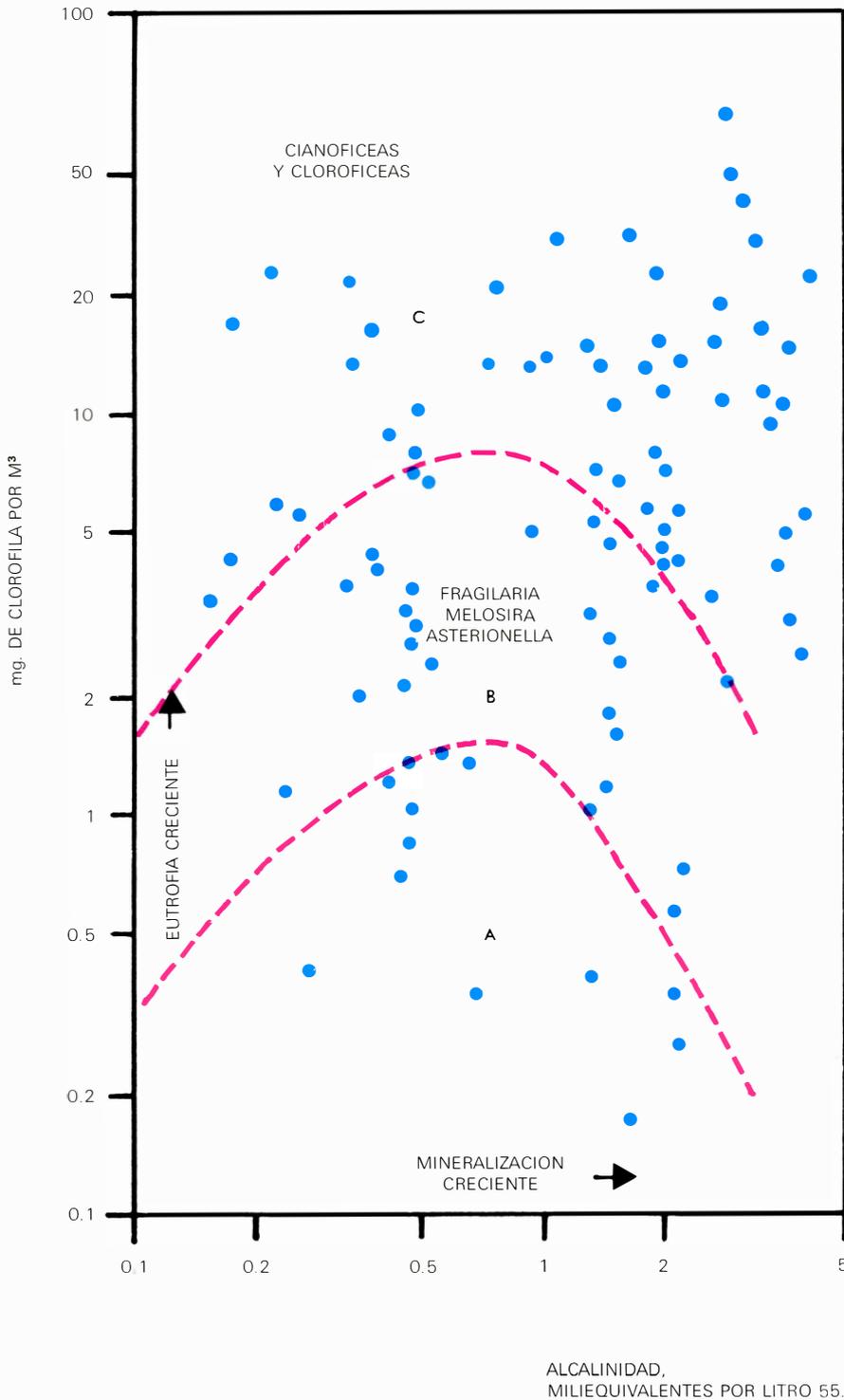
embalses y lagos que no se deben exclusivamente a la eutrofización? ¿Es, acaso, que la eutrofización presenta características heterogéneas, dependientes de las características peculiares y locales o regionales de los lagos?

Hasta ahora hemos visto la eutrofización por acción cultural. Nos ocuparemos en adelante de las relaciones entre geografía y eutrofia, muy interesantes y raramente tratadas de manera adecuada. La variada constitución geológica de la Península Ibérica y la diversidad en la composición química de sus aguas permiten una respuesta apropiada a los interrogantes formulados más arriba. En líneas generales, España está formada por cuencas terciarias con sedimentos ricos en materiales solubles (incluyendo evaporitas genuinas), limitadas por sierras en las que predominan materiales calizos mesozoicos. Extensas áreas del oeste y, especialmente, del noroeste, así como algunos asomos en los ejes de las principales cordilleras, están formadas por materiales silíceos, paleozoicos o intrusivos (granitos). La climatología muestra una notable correspondencia con la naturaleza geológica, pues la mayor parte de la España silícea recibe 1000 mm o más de lluvia anual, mientras que el resto del país, con rocas y suelos formados por una mayor proporción

de materiales solubles, recibe menos agua y repartida de modo que cada año ocurren temporadas de sequía de un mes a seis meses de duración.

Un primer examen de la cuestión nos permitió reconocer la existencia de muchas propiedades de los embalses, manifiestas especialmente en su biología, indiscutiblemente relacionadas con características de las aguas y, por tanto, del substrato geológico. Al propio tiempo, las manifestaciones de la eutrofización variaban de un lugar a otro según dichas características.

Se puede proceder a un análisis generalizado del problema, a partir de la consideración particular de cada embalse entendido como una entidad definida por muchas variables (como lo son también un organismo, un suelo, cualquier ecosistema). Entonces se procede estudiando estadísticamente el comportamiento de las variables, para identificar y reunir las que varían de manera paralela. Tal investigación viene facilitada por los computadores, que posibilitan la cuantificación de los datos, compleja y larguísima. De este tipo de análisis se espera que reduzca el número de variables importantes y simplifique cualquier ordenación según las mismas. Pero las nuevas variables no son sencillas, sino que corresponden a conceptos nuevos que deben describirse en referencia a la combinación habitual de las variables medidas. Los métodos a que me refiero se desarrollaron primero en el campo de la psicología, cuyo éxito se comprende fácilmente pues permitían pasar de datos empíricos (respuesta de individuos de la muestra a un estímulo concreto) a la definición de conceptos nuevos, tales como la agresividad, afectividad u otros rasgos de la personalidad, caracterizados por frecuentes y peculiares combinaciones de las variables originales. Se plantea, pues, el problema de si es posible, siguiendo tal procedimiento, precisar cuantitativamente el concepto de eutrofia y el proceso de eutrofización o cualquier nuevo concepto análogo que pudiera aparecer. Al fin y al cabo, la eutrofia se caracteriza por un conjunto armónico de acciones y reacciones; por consiguiente, las variables que se midan tienen que ir asociadas, por lo menos hasta cierto punto. Pero también es cierto que, según qué variable escojamos, influiremos en las constelaciones derivadas de ellas, poniéndose de relieve unos ejes de variación con preferencia a otros. Podremos saber si las variables y los ejes son aceptables o no según la capacidad que presenten para organizar o interpretar otros conocimientos.



GRADO DE MINERALIZACIÓN y grado de eutrofia de los embalses españoles estudiados. La mineralización está representada por la alcalinidad y la eutrofia por la concentración de clorofila en el agua superficial durante el verano. Se han adoptado escalas logarítmicas. Cada punto representa un embalse. Las curvas delimitan tres grupos de embalses de eutrofia creciente (A, B y C). El plancton de los embalses moderadamente eutróficos (A y B) se compone de gran cantidad de diatomeas (*Asterionella*, *Melosira* y *Fragillaria*); en los más eutróficos (C) predominan las cianofíceas y las clorofíceas). Los embalses de la Península más eutróficos son los de contenido de mineralización media.

En los embalses españoles, las variables medidas son las consideradas típicas en limnología, a saber: temperatura, iluminación, oxígeno disuelto, principales iones (Ca, Mg, Na, K; Cl, CO_3H , SO_4 , SiO_4), propiedades que dependen de las concentraciones de los mismos (conductividad, alcalinidad, pH), nutrientes más importantes, representados por los compuestos de fósforo y nitrógeno; a éstos se añaden varios elementos cuya concentración está muy influida por las actividades de los organismos, como el hierro, el manganeso, el silicio, y, por supuesto, los propios organismos, el fitoplancton, medido en número de células, en clorofila y en su capacidad de producir, las bacterias y el zooplancton.

Si nos fijamos en los componentes de proporcionalidad aproximadamente constantes, muy correlacionados unos con otros, forman, en conjunto, una variable más sencilla y general: la mineralización o residuo salino del agua, que se puede medir por la conductividad y, también, de manera apropiada, por la alcalinidad. Esta última es de gran sentido biológico, está correlacionada íntimamente con la mineralización del agua y se define como el exceso de los cationes sobre los aniones fuertes contenidos en el agua. Esas tres variables correlacionadas (mineralización, alcalinidad y conductividad) tienen una marcada distribución geográfica, describiendo a grandes rasgos un gradiente oeste-este, con las aguas de menor residuo mineral –y alcalinidad más baja– en el oeste, y las más mineralizadas –y de alcalinidad más alta– al este. Y así podemos seriar los embalses, o formar grupos discontinuos si se cree más conveniente, desde los que tienen una alcalinidad inferior a 0,3 miliequivalentes por litro, en Galicia, hasta aquellos cuya alcalinidad del agua supera los 3 miliequivalentes por litro, en la España caliza. Las concentraciones de los iones calcio y magnesio, el pH y demás variables típicas varían paralelamente. Ahora bien, cuando se comparan distintos embalses de un entorno geográfico dado se observan desviaciones locales. El pH, además, depende de otros mecanismos amortiguadores. Téngase presente, por último, que la época del año y la profundidad condicionan las correlaciones.

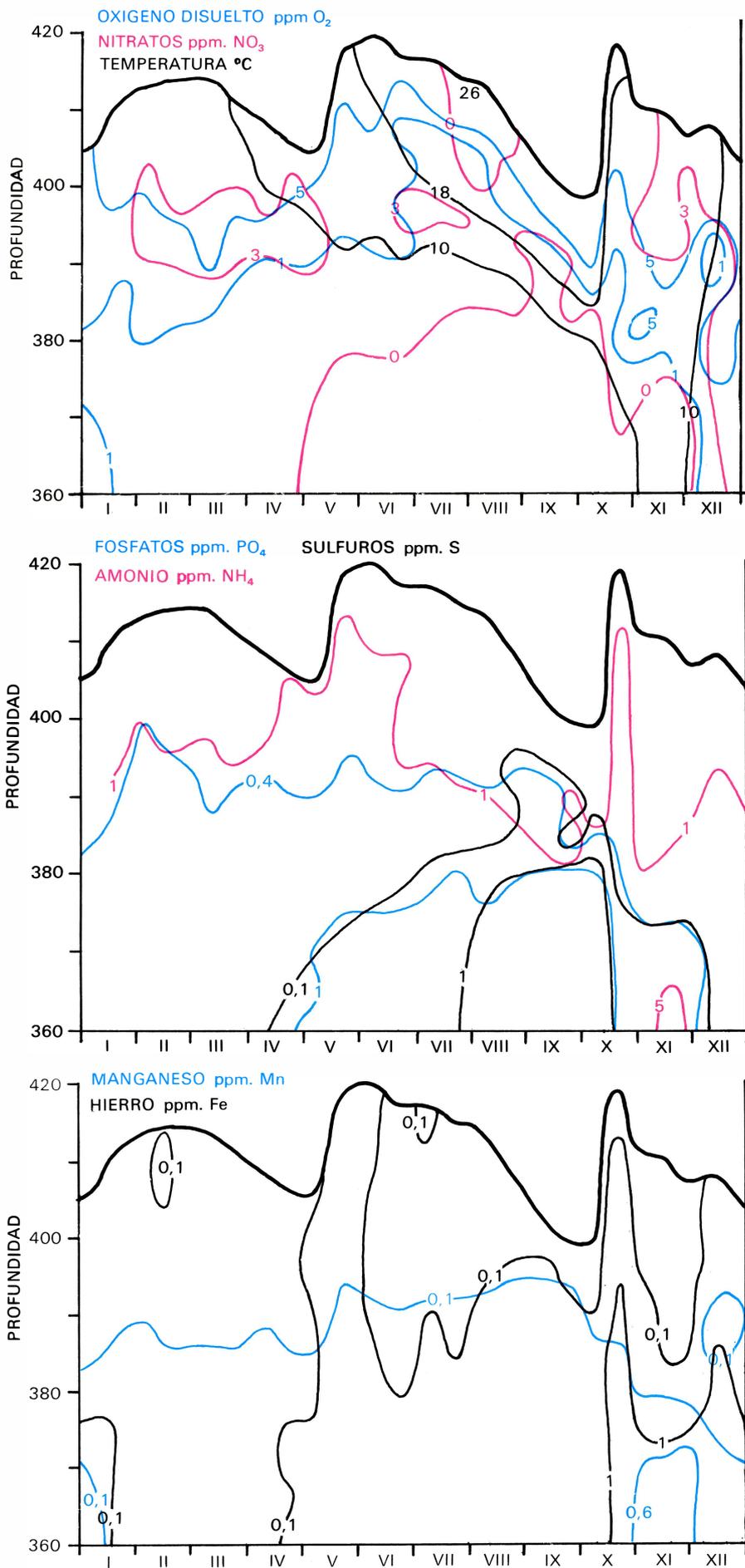
La misma pauta siguen los organismos que habitan los embalses. Así, en el fitoplancton, *Melosira distans* y las diatomeas del género *Tabellaria* se limitan a las aguas del oeste y de los Pirineos, poco mineralizadas, en tanto que las mejor representadas en los embalses más mineralizados del este serán *Ceratium hirundi-*

nella y pequeñas *Cyclotella*. Análogamente, hallaremos diferencias comparables en la distribución zonal del zooplancton: *Ploesoma hudsoni*, *Conochilus* y *Thermocyclops dybowskii* se limitan al país silíceo, principalmente del oeste de la Península, mientras que las *Synchaeta* del grupo *triothralma* y *Daphnia magna* son características de las aguas más mineralizadas.

Existe una cartografía oficial de la calidad de las aguas españolas, independiente de los datos obtenidos en los mismos embalses, basada en medidas de conductividad, alcalinidad y otras variables, obtenidas por los servicios estatales de control de la calidad del agua de los ríos. En el mapa de la página 56 se superponen estos datos, referidos a los ríos, con una repartición de los embalses en dos grupos. Un mapa de esta índole tiene interés práctico, pues las características de los procesos de eutrofización varían según las regiones y las medidas aconsejables para la conservación de las aguas no tienen por qué ser coincidentes.

Podemos ahora precisar con mayor exactitud la naturaleza peculiar de la eutrofización en los embalses, y sus diferencias de la eutrofización que advertíamos en los lagos. El flujo intenso a que suelen estar sometidos y la posición del efluente, que según los casos puede evacuar agua del hipolimnion, modifican los términos en la formulación del problema de la fertilización de sus aguas. Por supuesto, la aportación de nutrientes, complementados frecuentemente por materia orgánica, conduce a una elevada producción de plancton y agotamiento ulterior del oxígeno. La secuencia de los cambios en el embalse de Sau, que se ilustra en la página 59 podría ser típica de cualquier lago eutrófico, a pesar de las fuertes variaciones en el nivel del embalse: el agua se estratifica, se agota el oxígeno, se desnitrifica el hipolimnion, aparecen sulfuros y luego amoníaco y se libera fósforo, manganeso después y, por último, hierro del sedimento. A la liberación del fósforo contribuye la presencia de sulfuros; el manganeso se desprende cuando el potencial de reducción y de oxidación del agua alcanza un valor determinado; y el retardo con que apa-

VARIACIÓN DE ALGUNAS PROPIEDADES del agua en el embalse de Sau, provincia de Barcelona, en función del tiempo (meses del año 1970; de izquierda a derecha) y de la profundidad (hacia arriba y expresada como niveles fijos sobre el del mar), de manera que las fluctuaciones del nivel del embalse se reflejan con el contorno del límite superior del presente gráfico (según Antonio Vidal).



rece la concentración máxima del hierro presente en el agua se debe a la asociación de parte del mismo con formas de materia orgánica.

Esos fenómenos ilustrados consisten esencialmente en intercambios entre el agua y el sedimento profundo. Su enorme interés no radica sólo en que retiran parte del fósforo que entra en el lago o embalse, en una fracción no linealmente proporcional a la carga, sino también en el fenómeno inverso, en regular el retorno del fósforo al lago, retorno que es capaz de prolongar el estado de eutrofia por un largo periodo de tiempo, incluso después de haber tomado medidas correctoras. Para muchos elementos existe además la posibilidad de irse acumulando lentamente en el sedimento del embalse. El embalse de Sau, según análisis de Vidal, acumula más de diez toneladas de manganeso cada año en su sedimento. La liberación brusca de gran cantidad de ese elemento, y de otros, bajo circunstancias excepcionales, es un riesgo que no debe olvidarse.

No existen en la Península embalses equivalentes a lagos oligotróficos, pero los hay con distintos grado de eutrofización. Por razones de orden práctico, podemos agruparlos en menos y en más eutróficos, tomando como límite o referencia para tal división los valores siguientes, considerados promedios: 15 mg de fósforo por m³, en lo que respecta a la concentración de fosfato; 140 mg de nitrógeno por m³ de concentración de nitrato; 5000 células por ml, o 5 mg de clorofila por m³, en lo que respecta a la concentración de fitoplancton; 3 mg por m³ de agua, y hora, respecto a la producción primaria o asimilación de carbono por el fitoplancton. Si los valores observados rebasan repetidamente a los indicados, se trata de un embalse muy eutrófico, que planteará problemas para ciertos usos de su caudal. La profundidad a la que desaparece la visión de un disco blanco sumergido en el agua (disco de Secchi) proporciona una idea inmediata y aproximada del grado de eutrofia, sabiendo que si desaparece a una profundidad inferior a los tres metros la intensidad de la eutrofia es muy elevada.

Cuando un embalse se llena por primera vez, la fertilidad de su agua aumenta rápidamente debido al suelo y a la vegetación que haya podido quedar sumergida. Viene luego una detención o un retorno a condiciones menos eutróficas. Ahora bien, con la aportación de los ríos se origina una eutrofización progresiva irreversible. Como pone de manifiesto la distribución de los embalses estudiados en la tabla verde páginas atrás, los pantanos

tienden a ser más eutróficos cuanto más antiguos son; por tanto, si el conjunto de los embalses no parece encontrarse en una situación muy grave en lo que a este aspecto se refiere, se debe a que son de construcción relativamente reciente.

La ordenación de los embalses por su grado de eutrofia no aparece tan sencilla como su ordenación por el grado de mineralización de sus aguas. Si consideramos, a la vez, la fertilidad, que se aprecia por la concentración de clorofila en superficie, y la mineralización del agua de los embalses (véase la ilustración de la página 58), se deduce que los embalses más eutróficos son preferentemente, los de mineralización intermedia. Ello no deja de ser paradójico; se comprende bien que las aguas con pocas sales disueltas sean poco fértiles, pero no resulta tan inmediato que las aguas más mineralizadas no sean, a la par, las más productivas. Aunque la solución no es simple, puede encontrarse una parte importante de la misma en la tendencia de los fosfatos a formar minerales insolubles en las aguas alcalinas. Por consiguiente, una fracción de este nutriente se hurta a su posible utilización en el desarrollo del plancton. Como ocurría en los lagos, las características de la eutrofización dependen no sólo de la aportación de nutrientes, sino también del resto de la composición del agua.

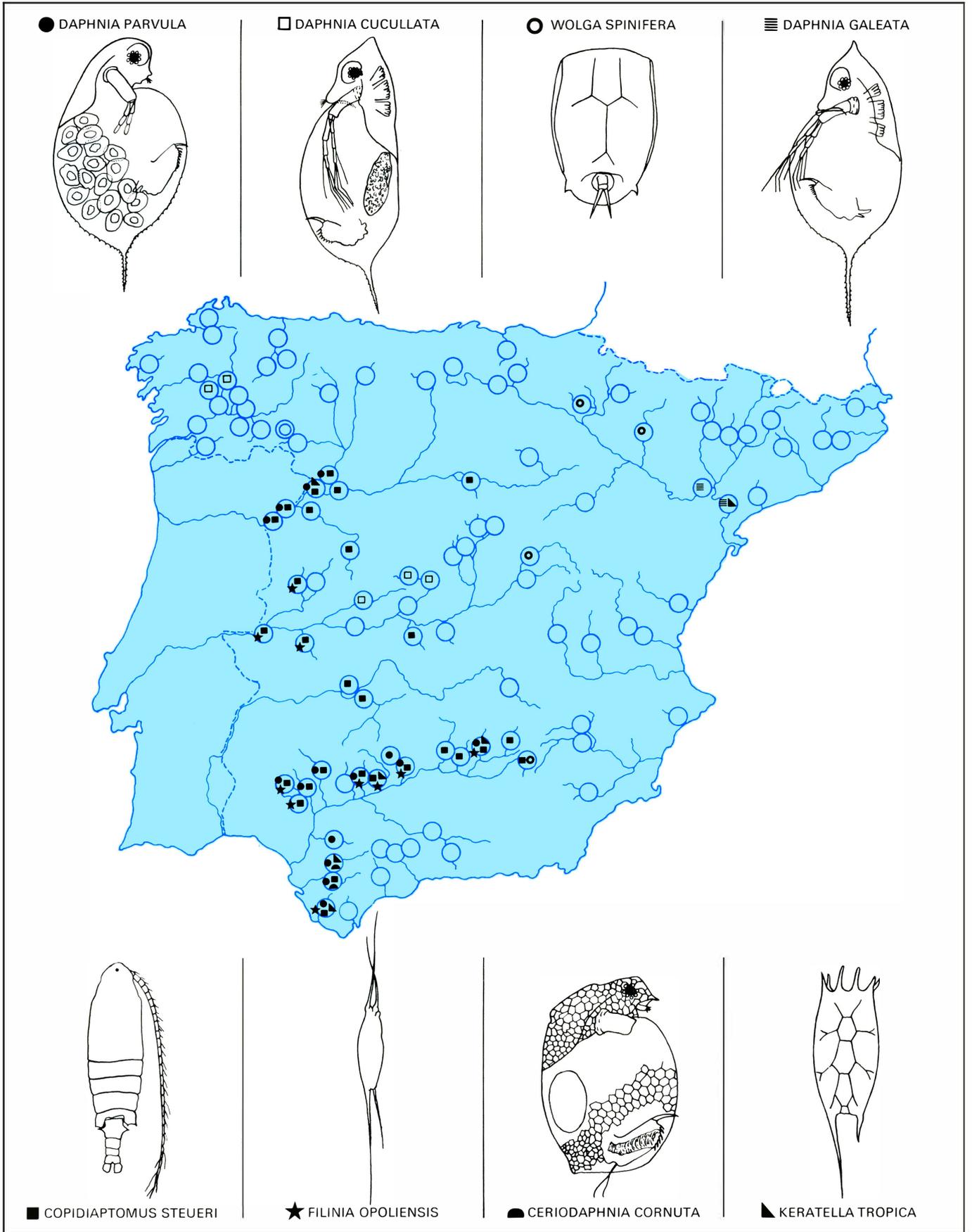
Si existe ese secuestro del fósforo y no lo hay del nitrógeno, la relación entre nitrato y fosfato se halla relativamente aumentada en los embalses de agua más alcalina (véase la ilustración de la pág. 57). En esas condiciones se desarrolla un plancton normal, es decir, que dispone del nitrógeno presente en el agua formando parte de compuestos inorgánicos y lo utiliza así. En los embalses del oeste y de las montañas, de aguas con menos residuo mineral, el fosfato aportado queda en solución; si la presa es muy productiva y se agota el oxígeno en el hipolimnion, las bacterias se encargan de la desnitrificación, pasando nitrógeno a forma gaseosa o molecular. En estas condiciones, si queda fósforo disponible o se aportan nuevas cantidades de este elemento, cobran ventaja los organismos del plancton que son capaces de fijar nitrógeno gaseoso, como las cianofíceas, en especial las provistas de heterocistes, que son células diferenciadas en las que se localiza la función fijadora de nitrógeno. Las algas cianofíceas son tóxicas algunas de ellas y casi todas contribuyen a crear problemas o dar mal sabor al agua, si llegan hasta las estaciones depuradoras.

La proliferación de las cianofíceas es

un ejemplo de las complejidades de la limnología y muestra en la práctica que no pueden aplicarse los mismos principios de vigilancia y tratamiento de aguas en todas partes. En un país silíceo hay que evitar la llegada de fósforo a los embalses y preocuparse menos del nitrógeno, cuya limitación resulta contraproducente, pues la escasez de nitrógeno combinado estimula el desarrollo de las cianofíceas, con los problemas resultantes. En las aguas más mineralizadas, no habrá que preocuparse tanto por separar el fósforo, a través de lo que se llama un tratamiento terciario en la depuración, dado que buena proporción del fosfato precipita con facilidad en el embalse o en los mismos afluentes, antes de llegar al mismo; sí habrá que preocuparse ante la posible liberación del fósforo (y de metales) del sedimento en que se han ido acumulando; ese desprendimiento acontece o se facilita cuando aparecen sulfuros en el medio. Lo cual se presenta reiteradamente en las aguas más mineralizadas y ricas en sulfatos, cuando se aporta materia orgánica, utilizable como fuente de energía por las bacterias que reducen el sulfato a sulfuro. En conclusión, es obvio que la importante función del fosfato y de la materia orgánica depende de las características del embalse. El mecanismo siempre es fundamentalmente el mismo, pero la presencia en mayor cantidad de otros iones —principalmente de calcio— desvía el acontecer según secuencias diferentes.

En el estudio de los embalses españoles ya se han censado, sólo en el plancton, más de 700 especies de cianofíceas y otras algas, 113 de rotíferos y 63 de crustáceos; en el bentos, se han reconocido larvas de 72 especies de una sola familia de dípteros, los quironómidos. Esto da idea de la variedad de formas de vida y de la complejidad de los factores que han de definir la presencia y el predominio de unas u otras. Muchas especies se encuentran bien distribuidas en diversas aguas de la Península y han tenido fácil acceso a los embalses. Un gran número de organismos de agua dulce resisten, en alguna forma, la desecación, y ellos o sus huevos o gérmenes pueden ser transportados con el polvo atmosférico o las aves acuáticas. Pero, aunque no faltan explicaciones *a posteriori*, la colonización de los embalses españoles por sus pobladores actuales tiene que ser una historia llena de motivos de interés.

Los embalses españoles, en cuanto medio ambiente, difieren bastante de las aguas naturales del país, y se asemejan más a los lagos del margen de los Alpes y a los embalses situados más allá de los



COLONIZACIÓN de los distintos embalses españoles por organismos animales que se encuentran en el plancton de los mismos y que, verosíblemente, son de origen extraño a la Península, predominando, según la ilustración, los embalses situados en el NO-SO (según Juan Armengol).

Pirineos. No es de extrañar que la distribución de los organismos refleje estos hechos de algún modo. Las tres diatomeas más abundantes en los embalses de eutrofización mediana, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* y *Melosira granulata*, son muy raras en las aguas naturales de la Península, pero abundan en los lagos europeos, y uno piensa espontáneamente si cepas que se desarrollan en nuestros embalses no vendrán de más al norte.

Esta impresión de colonización desde fuera tiene mayores pruebas de verosimilitud en relación con los animales, cuyas especies suelen distribuirse en áreas más restringidas y mejor delimitadas que las algas. En embalses de España se encuentra la medusa de agua dulce, *Craspedacusta sowerbyi* que, considerada originaria de China, aparece hoy más o menos dispersa por todo el mundo, casi siempre en embalses. Hay varios animales del plancton que faltan en las aguas naturales españolas, cuya presencia en los embalses puede atribuirse a una colonización reciente (véase la ilustración de la pág. 61). Esto es indudable para una *Daphnia* o pulga de agua americana, y posiblemente también sea cierto para determinadas formas europeas del mismo género, caracterizadas por un desarrollo especial de la cabeza en algunas generaciones nacidas durante el verano. Tales *Daphnia* no se conocían al sur de los Pirineos. No es sorprendente la presencia de formas tropicales, como *Ceriodaphnia cornuta* y *Keratella tropica* en nuestros embalses. *Copidiaptomus steueri* se halla actualmente en muchos embalses del oeste de la Península; fuera de ella, es específica de los países del Mediterráneo oriental. Otro diatómido, *Diatomus castaneti*, es, sin embargo, un endemismo descrito en el lago de Sanabria, que ha colonizado luego una serie de embalses de la región.

La constitución de las comunidades de organismos que pueblan los embalses sigue siendo un proceso activo. En el corto tiempo de su estudio se han puesto de manifiesto sustituciones de unas especies por otras, que descubren interesantes fenómenos de acceso y competencia.

La fauna del fondo de los embalses presenta problemas de interés igual o superior. Sus representantes más importantes son los gusanos oligoquetos y las larvas de quironómidos. Los oligoquetos se sustentan, en buena parte, de los detritus procedentes de la periferia de los embalses, en tanto que los quironómidos se nutren en una mayor proporción, del fitoplancton que se sedimenta. De manera que la importancia relativa de los dis-

tintos grupos pone de manifiesto las condiciones de alimentación forzada del embalse. Pero la presencia y distribución de unos u otras especies refleja, sutil y precisamente, las características del embalse, y no sólo instantáneas, sino integradas sobre cierto tiempo.

La composición del fitoplancton se puede utilizar asimismo para distribuir los embalses en grupos, que tienen validez y sentido práctico en relación con su manejo y gestión. Los pioneros de la limnología utilizaron la composición de las poblaciones bentónicas de quironómidos para la distinción de tipos de lagos: en el fondo oxigenado de lagos oligotróficos, o a menos profundidad en los embalses, se encuentran larvas verdes o amarillentas; las larvas de los *Chironomus*, de intenso color rojo por la presencia de hemoglobina, son propias de los fondos con poco oxígeno de los lagos eutróficos. La fauna del fondo falta sólo cuando la concentración de sulfhídrico es considerable.

En resumen, el estudio ecológico de los embalses representa la integración de numerosas observaciones en campos muy diversos de la ciencia. El punto de vista que las enlaza es esencialmente dinámico, y conduce frecuentemente a formulaciones y expresiones cuantitativas, más apropiadas para el desarrollo de la ciencia, es decir, las más apropiadas para ser comprobadas, y declaradas luego ciertas o falsas. Tanto las necesidades crecientes de agua, como otros problemas ecológicos relacionados con la ocupación de los valles por embalses, conducen a una inmediata aplicación de los conocimientos científicos, hasta el punto que nos movemos en un campo en que es difícil deslindar dónde acaba la ciencia pura y empieza la práctica. Continuamente se construyen nuevas presas y aparecen en las viejas nuevas problemas; y en todas ellas se desarrolla la vigorosa actividad de la vida, colonizando, ocupando, compitiendo, en todos los nuevos ambientes en un proceso incesante de sucesión y evolución. Son ilimitadas las perspectivas que, desde el punto de vista científico, ofrece el estudio de los embalses, y hay que señalar expresamente el interés práctico que tiene conocer el intercambio de elementos químicos entre el agua y el sedimento junto a los problemas generales de la eutrofización. Allí está la clave de muchos mecanismos reguladores del desarrollo de la vida en los embalses y, en el caso particular de proximidad local e interacción entre embalses e instalaciones de energía nuclear, pueden incidir directamente en la salud.

PARA SABER MÁS

Lake Kariba: A man-made tropical

Ecosystem in central Africa. Dirigido por E. K. Balon y A. G. Coche. W. Junk Publ., The Hague, 1974.

Limnología de los embalses españoles. Dept. Ecología, Univ. Barcelona, 1976. Ministerio de Obras Públicas, Madrid.

Coupling of land and water systems. Dirigido por A. D. Hasler, Springer Verlag, Berlín, 1975.

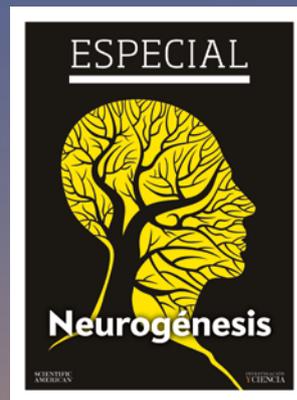
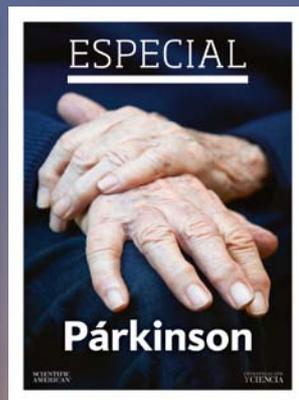
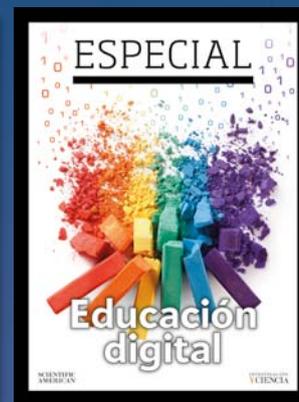
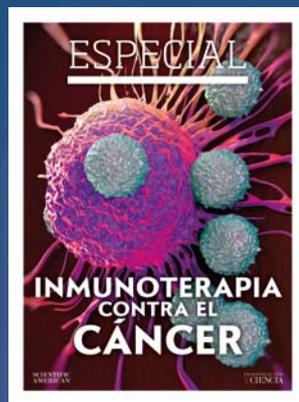
Man-made lakes as modified ecosystems. SCOPE Working group on man-made lakes. SCOPE Rept. 2.

Scientific Committee on Problems of the Environment. International Council of Scientific Unions, París, 1972.

ESPECIAL

MONOGRÁFICOS DIGITALES

Descubre los monográficos digitales que reúnen nuestros mejores artículos (en pdf) sobre temas de actualidad



www.investigacionyciencia.es/revistas/especial



Prensa Científica, S.A.

Las áreas oceánicas más productivas

Las áreas muy ricas en pesca, que habían hecho concebir esperanzas excesivas en los océanos como «reservas inagotables de proteínas», son muy limitadas. La mayor parte de la extensión de los mares es comparable a un desierto

Ramón Margalef y Marta Estrada

EL DESCONOCIMIENTO EN-gendra tanto temores injustificados como esperanzas excesivas; los progresos de la ciencia oceanográfica han ido disipando unos y otros en relación con los mares. Sólo algunos políticos y funcionarios poco enterados siguen refiriéndose a la despensa inagotable de los mares. Hoy día, los biólogos marinos saben mejor a qué atenerse. Lo que más ha contribuido a un conocimiento bastante preciso de la capacidad de producción de los mares fue la utilización, después de la segunda guerra mundial, del isótopo radiactivo de carbono, ^{14}C , como trazador para medir la capacidad de producción del plancton vegetal o fitoplancton. Este método, introducido por un científico danés, Steemann-Nielsen, fue rápidamente adoptado en todas las campañas de estudio; y así, se dispone actualmente de decenas de miles de determinaciones en estaciones y profundidades diversas de diferentes mares. Se pueden hacer algunas críticas al método, y más a la forma como a veces se emplea, pero no hay duda de que el conjunto de datos es comparable y coherente con otra información que se tiene acerca de la vida marina, como, por ejemplo, la cantidad de alimento necesaria para sustentar las poblaciones de animales, o el intercambio de gases, principalmente oxígeno y anhídrido carbónico, que se manifiesta por el cambio de sus concentraciones en el agua. Todas estas determinaciones se aplican a las aguas libres, pobladas por el plancton; en éste, los productores primarios son plantas microscópicas, unicelulares, pertenecientes a varios grupos de algas: dinoflageladas, diatomeas, cocolitoforales y pocos más. Dentro de estos grupos se pueden distinguir diferentes tipos biológicos, es decir, tipos de organización

morfológica y funcional que muestran adaptaciones manifiestas a determinados géneros de vida.

Las algas del plancton sólo se pueden multiplicar donde llega luz suficiente, es decir, en las capas superiores del mar. Se puede aceptar que el espesor de la zona fótica o iluminada, donde hay un balance neto positivo de producción, es alrededor de dos veces la profundidad hasta la que puede verse un disco blanco, denominado disco de Secchi, que se sumerge en el agua. Dicha profundidad varía según los mares. En el Mediterráneo, la profundidad de visión del disco de Secchi alcanza hasta 45 metros y la fotosíntesis es positiva hasta un centenar de metros aproximadamente. Otros mares son menos transparentes, lo que es debido, en parte, a que contienen mucho plancton en suspensión. Las grandes algas costeras y praderas de plantas fanerógamas que cubren algunos fondos pueden ser impresionantes, pero contribuyen probablemente mucho menos del 5 por ciento a la producción primaria total de los mares.

Se puede ya cartografiar la producción primaria de los océanos [*véase la ilustración de la página 11*]; habitualmente se hace utilizando como unidades el número de gramos de carbono orgánico asimilado en una columna de agua debajo de un metro cuadrado de superficie y durante un año. Es fácil pasar a otras unidades si así se desea, por ejemplo, a calorías por metro cuadrado y año, utilizando, en este caso, como factor de conversión 1 gramo de carbono igual a 12 kilocalorías. Estas unidades de energía pueden ser convenientes o más demostrativas cuando deseamos comparar la energía utilizada en la síntesis de materia viva con la energía luminosa disponible. La

relación es muy baja, lo que se puede interpretar, alternativamente, o bien como indicio de poca eficiencia de la biosfera, o bien de que la vida ha evolucionado, simplemente, en el sentido de gastar sólo la energía suficiente para mantener una cierta organización.

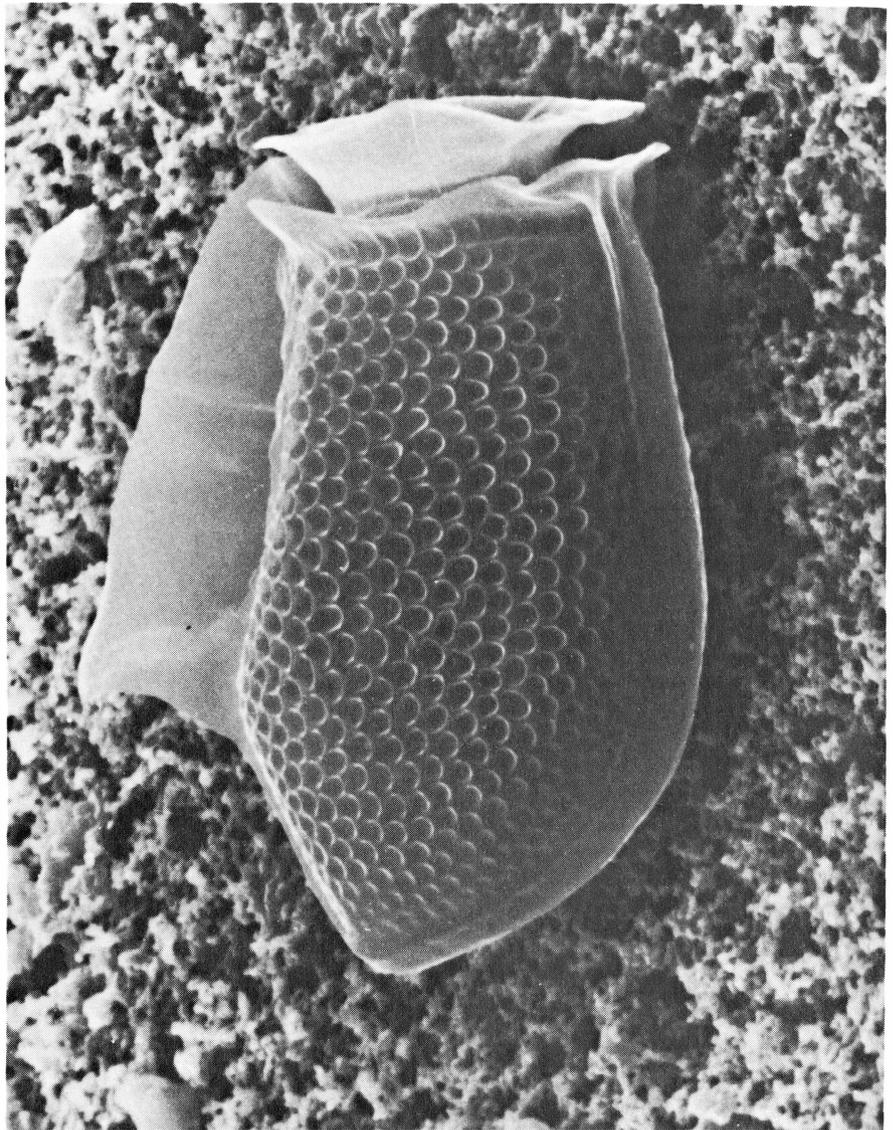
El estudio sinóptico de la producción marina ha llevado a identificar las áreas más fértiles. Pero su conocimiento no ha significado una aportación para resolver los problemas de la humanidad, porque todas las áreas en cuestión eran ya conocidas y generalmente bien explotadas por los pescadores. Se ha llegado a decir que el mejor indicador de la productividad marina es el número de embarcaciones de pesca por milla cuadrada; sin embargo, hay áreas potencialmente ricas que no son muy aprovechadas. El mejor ejemplo es la zona de los mares del Sur, que antaño alimentaba a las ballenas y que, ahora, una vez diezmadas las poblaciones de éstas posee un excedente de “krill”. Con este nombre se designa un conjunto de pequeños crustáceos eu-fausiáceos, parecidos a gambas de pequeño tamaño, que comen fitoplancton y que, a su vez, eran pasto de las ballenas. Hoy se piensa seriamente en pescar el “krill” para preparar diversos alimentos, algunos de los cuales serían apetecibles para el consumo humano.

En general, las áreas más fértiles son aquellas en que el agua de profundidad es forzada hacia la superficie. Esta componente vertical en los movimientos del agua es conocida desde hace mucho tiempo con el nombre inglés de *upwelling*, que en castellano se traduce por afloramiento o surgencia. Una interpretación elemental del afloramiento es verlo como una consecuencia del efecto del viento que sopla junto a

la costa. Si el transporte neto de agua superficial determinado por el viento es aguas afuera, el agua que se aleja deja un espacio que es ocupado por agua procedente de mayor profundidad, con lo que se produce una especie de volteo del agua comparable al movimiento de la tierra al labrar un campo.

Para entender, a la vez, los efectos positivos del afloramiento y los bajos valores de producción en las áreas marinas donde no se da aquel fenómeno, hay que comentar brevemente los mecanismos biológicos básicos de la vida pelágica, es decir, de alta mar. Estos mecanismos nos han de explicar por qué la mayor parte de los océanos tienen una producción inferior a 75 y aún a 50 gramos de carbono por metro cuadrado y año que, con referencia a los ecosistemas terrestres, es típica de desierto, mientras que las áreas de afloramiento dan producciones de 300 a 500 y aún más gramos de carbono por metro cuadrado y año, lo que queda ya dentro de los límites de pastos y cultivos, cuando no de bosques, en los ecosistemas continentales.

Es cierto que los ecosistemas pelágicos difieren considerablemente de los terrestres. En éstos tenemos plantas de gran tamaño, que persisten bastante tiempo en un lugar y que han desarrollado un sistema de transporte constituido por los vasos de sus raíces, tallo y hojas. La planta asimila nutrimento del suelo; más tarde, la planta es consumida por animales, o se despoja ella misma de sus hojas, que caen al suelo. Los elementos químicos de este material detrítico son liberados en las capas superiores del suelo, al que se incorporan, y son utilizados de nuevo por los vegetales. Lo esencial es que el ciclo se desarrolla en un espesor relativamente pequeño, del que sólo una mínima parte —el suelo— queda fuera de la luz. El caso del plancton es muy diferente. Los océanos son profundos, 4000 metros es su profundidad media, y sólo una delgada capa superficial, del 1/50 de aquel espesor, está suficientemente iluminada. No obstante, el ciclo de los elementos químicos biogénicos se desarrolla en todo el espesor del mar, lo cual actúa como un freno que retarda enormemente los procesos productivos. El mecanismo y alcance del asunto son fáciles de comprender. Cualquier átomo de un elemento esencial para la vida, sea fósforo, sea nitrógeno, sea cualquier metal, cuando pasa de estar en solución a estar en el cuerpo de un organismo, es decir,



DINOFLAGELADA del género *Dinophysis*. Las dinoflageladas típicas poseen un flagelo transversal y otro longitudinal, de distinta estructura y tamaño, que se insertan en la parte ventral del organismo y se alojan, respectivamente, en un surco transversal y otro longitudinal (bordados por láminas en forma de orla en el *Dinophysis* de la fotografía). Si se exceptúan algunas formas desnudas, las dinoflageladas poseen una cubierta celular compleja. Predominan en el fitoplancton de aguas estratificadas y pobres, aunque en ciertos casos en que a la estratificación del agua se une un aporte suficiente de nutrimento pueden alcanzar densidades de población muy elevadas y dar lugar a las denominadas "mareas rojas".

cuando pasa de estar en solución a estar en una partícula sólida mayor que un ion o una molécula, adquiere una probabilidad definida de moverse hacia abajo. Esto se debe a que la materia viva, en promedio, es más densa que el agua de mar y está sujeta a la acción de la gravedad. Todos los recursos en contra, como pueden ser la natación por medio de flagelos, o el mantenimiento de vacúolos o cavidades con un líquido de poca densidad, son recursos que requieren energía y su éxito sólo puede ser parcial. Los animales contribuyen también a este transporte hacia

abajo. Con frecuencia se ha sugerido que la acción de los animales puede facilitar el reciclado de los elementos en las capas iluminadas. En efecto, los animales comen el plancton vegetal y excretan compuestos sencillos que quedan de nuevo a disposición de otras algas, en capas relativamente próximas a la superficie. Según las condiciones de lugar y tiempo este efecto tiene una importancia diferente; es un tema preferente de investigación estos últimos años y atestiguan que los animales pueden reciclar dentro de la zona fótica una fracción de la producción primaria

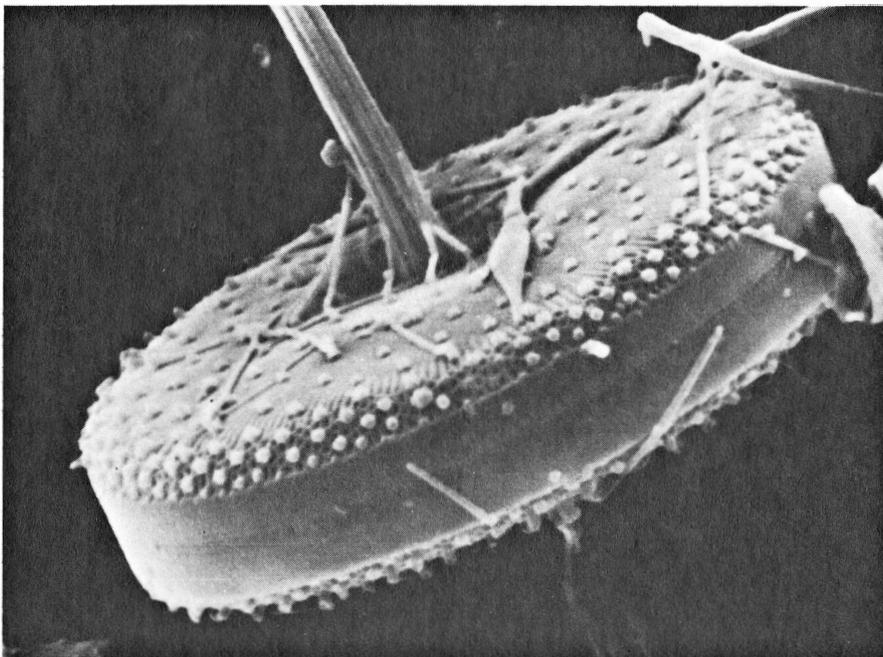
que con frecuencia alcanza entre el 25 y el 50 por ciento, raramente más. Pero el efecto de los animales, en todo caso, sólo puede retardar la fatal sedimentación del material producido. Es más, los propios animales aceleran hasta cierto punto el proceso de sedimentación y esto a través de dos mecanismos diferentes. De una parte, por la migración, y ello a través de dos mecanismos diferentes. De una parte, por la migración, los animales migran alternativamente hacia arriba y hacia abajo, generalmente ascendiendo de noche y descendiendo de día. Puesto que la producción de fitoplancton se da en las capas más superficiales que reciben más luz, o en capas algo profundas, cuando las superficiales son tan pobres que en ellas plantas y animales nada tienen que hacer, el efecto neto de la migración vertical es que los animales comen más cerca de la superficie que del nivel medio al que defecan, lo que significa un transporte neto de material hacia abajo. A ello se suma un efecto muy peculiar de los copépodos, pequeños crustáceos que, según las áreas, forman del 20 al 80 por ciento del plancton animal. Los copépodos producen excrementos comprimidos, envueltos en una delicada membrana. Estos excrementos, cuya densidad es relativamente elevada, sedimentan a velocidades comprendidas generalmente entre 50 y 200 metros por día. En el curso de su

viaje hacia los abismos, la membrana es atacada por bacterias, terminan por disgregarse y sus partículas finas se dispersan y siguen sedimentándose a velocidad menor. No conocemos las presiones de selección que han conducido a adoptar tal modalidad de comportamiento, pero lo cierto es que resulta una bendición para los organismos que se desarrollan a gran profundidad, pues, de otra manera, aún sería menor la fracción que les llegaría de la materia orgánica producida en las capas superiores.

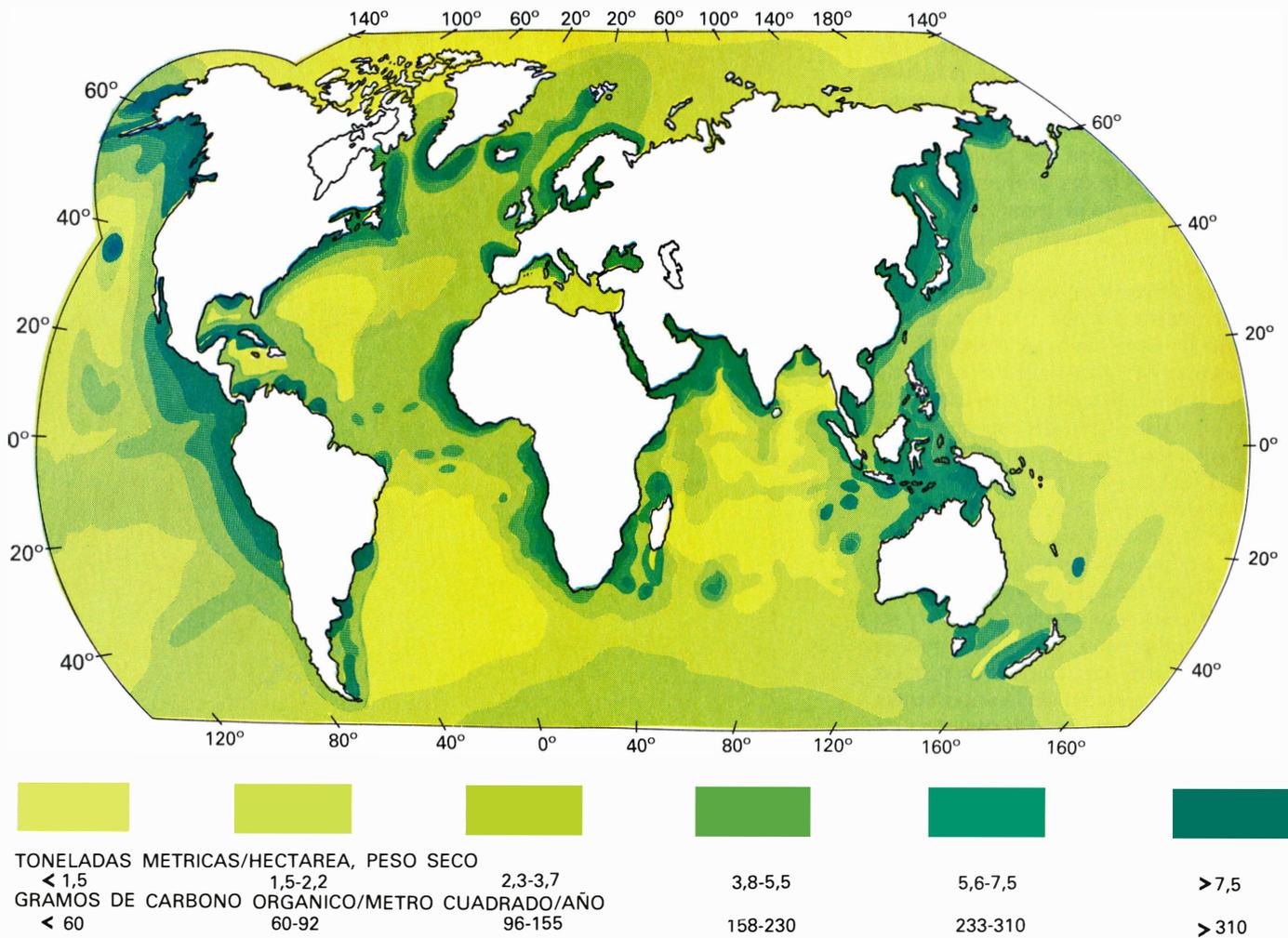
El resultado neto de las mencionadas vías de asimilación y transporte en el ecosistema pelágico es muy simple. Los elementos químicos necesarios para la vida se transfieren continuamente de las capas superiores iluminadas a las capas profundas tenebrosas y se alcanza la segregación de los factores de producción. Donde hay luz, no quedan los elementos químicos necesarios para el crecimiento; donde el agua contiene en solución cantidades suficientes de fósforo y de los otros elementos necesarios, no hay luz. Podemos pensar que el retorno se podría establecer por difusión. Después de todo, se establece un gradiente intenso desde concentraciones altas a gran profundidad hasta concentraciones prácticamente nulas en superficie, de manera que el fósforo y los otros elementos se moverían de abajo arriba a favor del gradiente. Pero

hay que recordar que la difusión molecular, en un líquido en reposo, no forzada por turbulencia alguna, es muy pequeña. Si los océanos no estuvieran agitados, si suponemos un planeta sin viento, o con una lámina de cristal que aislara el agua del aire, de forma que el retorno se debiera a simple difusión, la producción primaria de los mares sería aún mucho menor de lo que es actualmente y, posiblemente, descendería a menos de 5 gramos de carbono por metro cuadrado y año.

Tanto por la ascensión directa de masas de agua profunda, como por la intensificación de la difusión introducida en la superficie en forma de turbulencia generada por el viento y las olas, retornan elementos nutritivos a la superficie y el ciclo de la vida marina se acelera en mayor o menor grado. En mayor grado, donde hay un transporte real de masas de agua profunda a la superficie; en menor grado, donde se trata simplemente de una agitación que se propaga hasta cierta profundidad. No se puede evitar la conclusión de que la fertilidad marina se relaciona mucho con la inversión local de energía de mezcla, mucha en las áreas de afloramiento, poca en otras áreas marinas. Estas consideraciones refuerzan la importancia de la noción de energía externa o extrasomática, energía procedente en términos generales de la interacción entre atmósfera y océanos, que potencia o hace efectiva la adquisición de energía interna o endosomática, que es la que entra en el ecosistema por la vía de la fotosíntesis, a la que nos hemos estado refiriendo continuamente como producción primaria. Generalmente, la importancia de los organismos en el control del ecosistema disminuye cuando aumenta la importancia de la energía externa. Podemos tener un atisbo del papel de dicha energía externa si pensamos en la agricultura, donde el hombre aporta energía en forma de trabajo, máquinas, fertilizantes y riego. De ordinario, el resultado es que el producto de las cosechas se relaciona estrechamente con dicho subsidio de energía externa. La fertilidad de los mares, en lo que concierne a la contribución de energía externa, nos aparece sustancialmente comparable con las circunstancias que existen en la agricultura y ambos tipos de relaciones han de parangonarse y reunirse dentro de una regularidad ecológica de tipo más general. La función de la ecología es, precisamente, formular este tipo de generalizaciones.



DIATOMEA del género *Thalassiosira*. Entre las características morfológicas de las diatomeas se encuentra su cubierta silícea o frústulo, formado por dos valvas, de simetría radial (como en el ejemplar de la fotografía) o bilateral. Las diatomeas presentan en general tasas de reproducción elevadas y predominan especialmente en el fitoplancton de aguas turbulentas y ricas en sales nutritivas.



DISTRIBUCION MUNDIAL de la producción primaria de los océanos, en toneladas de materia orgánica seca por hectárea. También se indica la equivalencia en otras unidades de uso más corriente, aunque quizá menos intuitivo: gramos de carbono orgánico asimilado por metro cuadrado y año (leyendas inferiores). Datos tomados de Rodin y colaboradores, en *Productivity of World Ecosystems*, National Academy of Sciences, Washington, 1975.

Más adelante compararemos las áreas de afloramiento con los lagos eutróficos. En limnología, ciencia que estudia las aguas dulces, los lagos se ordenan según un eje cuyos extremos son la oligotrofia y la eutrofia. Los lagos oligotróficos son lagos de país salvaje, profundos, que se han estabilizado en condiciones de una producción relativamente baja; los lagos eutróficos son lagos muy productivos, principalmente por la acción del hombre. En efecto, lo que mantiene un lago eutrófico o lo hace eutrófico es la energía externa, energía del transporte en ríos, energía de explotaciones agrícolas que vierten el exceso de fertilizante en lagos o de áreas urbanas que aportan materiales [véase “Biología de los embalses”, Ramón Margalef, INVESTIGACION Y CIENCIA, octubre de 1976].

Parece tarea sencilla definir con cierta precisión la energía externa disponible en cada área marina y, según sea ella, anticipar la producción

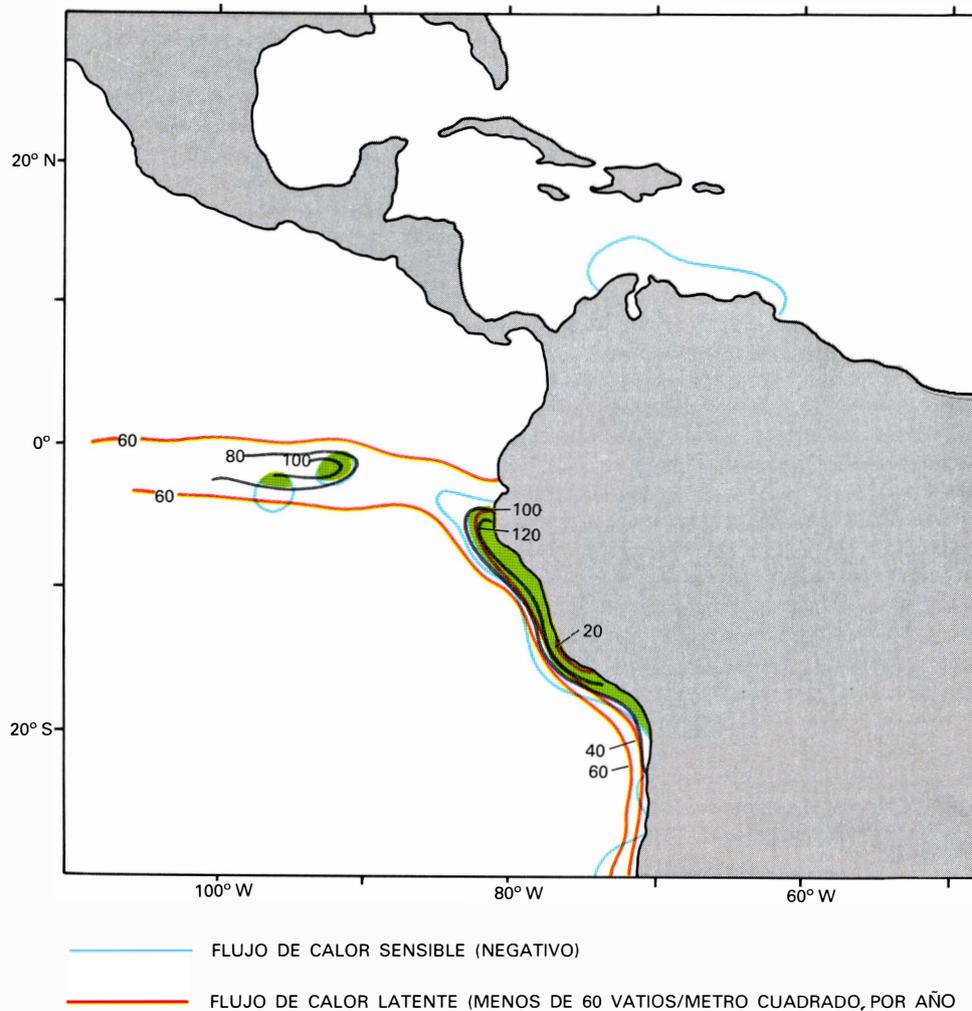
local esperada. Estos últimos años se han hecho grandes progresos en la comprensión de cómo repercuten sobre la producción primaria los mecanismos de circulación marina y las diversas modalidades de movimientos ondulatorios de las aguas. Sin embargo, es posible que todavía no hayamos comprendido claramente el problema. Hay otras vías de acceso. La energía utilizable localmente se podría deducir del trabajo realizado por la elevación, contra la gravedad, de masas de agua de densidad conocida, o por las diferencias en energía cinética de las corrientes marinas antes y después de un episodio de afloramiento, pero posiblemente también por medio del estudio de los cambios de calor a través de la superficie del agua. En efecto, si podemos cartografiar las formas como se cambia calor en un motor, probablemente podremos precisar bastante bien aquellos órganos donde se realiza trabajo, que serán los más calientes. En lo que se refiere a las áreas de afloramiento,

en el mapa de las dos páginas siguientes se superponen varias curvas descriptivas de los cambios anuales de calor a través de la superficie de los océanos, según el atlas de Hastenrath y Lamb. Basta comparar dicho mapa con el que representa la producción primaria de los océanos, de esta misma página, basado en información totalmente independiente, para cerciorarse de las relaciones entre energía externa y productividad. Esta correspondencia tiene interés también desde otro punto de vista. Estos últimos años se ha hablado mucho y se ha dedicado un considerable esfuerzo a la supervisión y vigilancia de la biosfera desde el espacio, por satélites. En lo que se refiere a los ecosistemas marinos y a su productividad, la variable que ha parecido más adecuada para medir ha sido siempre la cantidad de clorofila, pero existen grandes dificultades, principalmente por la opacidad del agua a la radiación infrarroja y por la posición más o menos profunda, pero siempre

apartada de la misma superficie, de los niveles con la máxima concentración de clorofila. Si la producción se relaciona de manera muy directa con el cambio de energía y si éste es determinable de manera más segura, se tiene libre el camino para nuevos proyectos de detección del estado de nuestros ecosistemas y de las fluctuaciones en su productividad.

Especialmente en esta última década, el interés por las áreas de afloramiento ha estimulado el desarrollo de proyectos de investigación a escala nacional e internacional. Las investigaciones se han centrado especialmente en las costas de Oregon, California, Perú y Sahara. El sistema de afloramiento de las costas de Namibia ha sido menos atendido. Es una ventaja poder disponer de cuatro sistemas de afloramiento que tienen ciertas características comunes, por lo que permiten un estudio comparado, y, a la vez, poseen las suficientes características propias para poner en evidencia la importancia de factores diferentes. En cada una de estas zonas, sistemas de circulación oceánica, en forma de amplios circuitos o remolinos anticiclónicos en cada hemisferio, chocan y se deforman contra un continente sólido irregular. Quiere decir que enormes cantidades de energía cinética asociadas a los expresados circuitos realizan trabajo de alguna manera en las aguas costeras. Además del volteo hacia fuera de las aguas, que afecta principalmente a capas poco profundas, pues las aguas afloradas no proceden de más de 200 o aun de 100 metros de profundidad, se generan una serie de ondas de distintos tipos, que se propagan a lo largo de las costas complicando los movimientos del agua, pero disipándose finalmente en un aumento de la turbulencia y un aumento neto del retorno de los elementos a la zona fótica.

El problema fundamental, en el campo de la oceanografía física, consiste en delinear ciertas características de la circulación superficial que dependen de la ascensión de agua nutritiva. En primer lugar, el movimiento ascendente, que suele oscilar de pocos decímetros a algo más de un metro por día, es irregular en el tiempo y en el espacio. Los oceanógrafos hablan de "eventos" de afloramiento para referirse a los períodos de intensificación del movimiento ascendente del agua profunda, que se reflejan en un enfriamiento de las capas superficiales y en los correspondientes cambios en la distribución de densidades y de sales

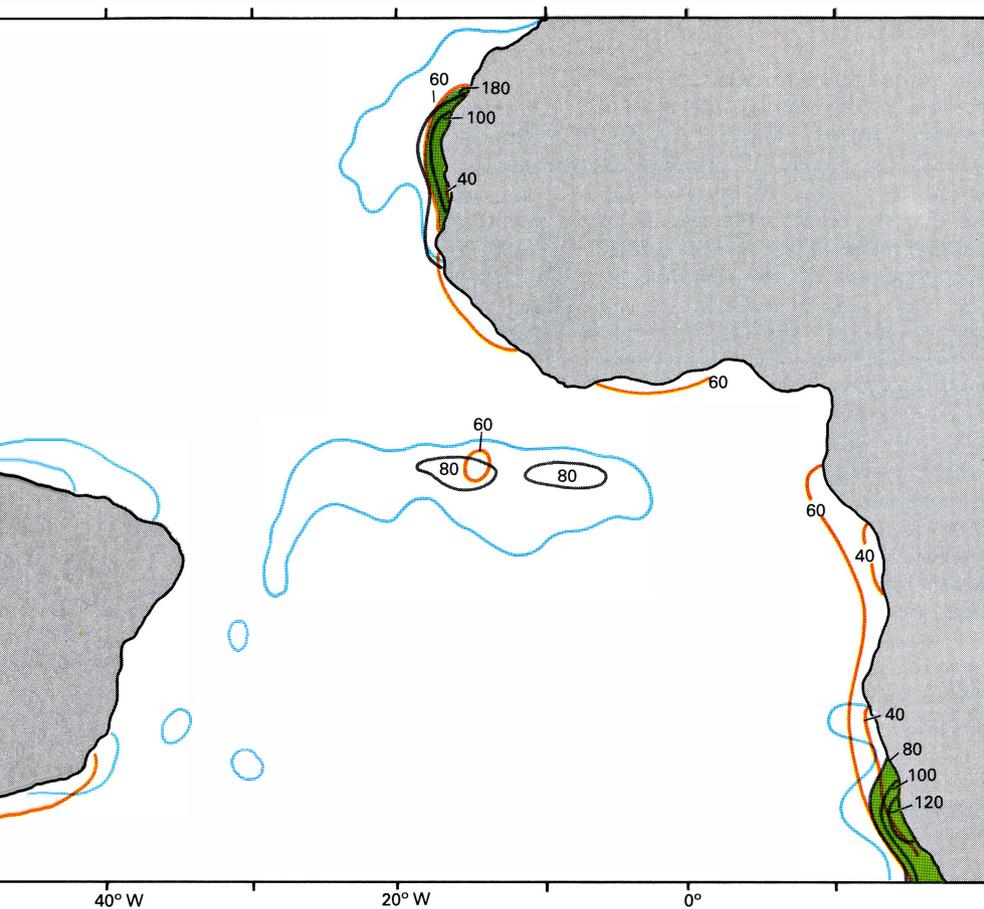


EL CAMBIO DE CALOR en la superficie del mar da idea de la estructura que tiene en el espacio la máquina térmica formada por los océanos y la atmósfera y, por tanto, de los lugares donde dicha máquina realiza ciertas formas de trabajo mecánico. En este mapa de una parte de los océanos Atlántico y Pacífico se superponen las áreas donde la ganancia neta de calor por el océano excede de 80 watt por metro cuadrado, donde el flujo de calor sensible es negativo (el agua del mar se calienta allí en

nutritivas. Estos períodos de intensificación duran típicamente varios días y obedecen, en gran parte, a cambios en el régimen local de vientos. El nombre de "plumas" de afloramiento se aplica a los casos en que el agua aflora en una zona relativamente limitada, de modo que, cuando se representa sobre un plano la distribución de temperaturas y otras propiedades hidrográficas o biológicas, las líneas que delimitan determinados valores de estos parámetros forman curvas, más o menos concéntricas, alrededor del centro de afloramiento.

No obstante, hay que tener en cuenta que la discontinuidad, espacial o temporal, que implica hablar de plumas o eventos es solamente una aproximación cómoda para tratar de encerrar un continuo proteiforme. El efecto neto del afloramiento es introducir cierta cantidad de fósforo, de

nitrógeno, de silicio y de otros elementos, en la zona fótica. Pero el agua aflorada ha de dispersarse horizontalmente y ha de organizar cierto motivo de celdas de circulación y de remolinos, con remolinos menores intercalados entre otros más grandes [véase la ilustración de la página 18]. Semejante estructura celular ha sido reconocida en las áreas de afloramiento y se considera esencial para entender su biología. En efecto, el nutrimento inyectado en la zona iluminada es reciclado varias veces antes de dispersarse, y el reciclado se organiza frecuentemente en torno de las mencionadas celdas de circulación. Por esta razón, pueden aparecer capas o lentejones sumamente empobrecidos en oxígeno en el núcleo de celdillas de circulación; dichas masas de agua determinan fenómenos espectaculares (muerte de peces, ennegrecimiento de la pintura de



— GANANCIA NETA DE CALOR POR EL OCEANO (MAS DE 80 VATIOS/METRO CUADRADO, POR AÑO)
 ■ COINCIDENCIA, AFLORAMIENTO

superficie, o al pasar a la superficie) y el flujo de calor latente (el calor invertido en evaporar el agua), es inferior a 60 watt por metro cuadrado. Estos datos se refieren al promedio anual y están sacados del atlas de Hastenrath y Lamb (*Heat Budget Atlas of the Tropical Atlantic and Eastern Pacific Oceans*). Las áreas de afloramiento poseen un elevado cambio de energía que, en punto a características sensibles del agua, se manifiesta en un calentamiento considerable y una evaporación relativamente baja.

los barcos) cuando se mueven hacia la costa.

Una estructura tan heterogénea como la que se encuentra en las regiones de afloramiento tiene su reflejo en la distribución de los organismos. A pesar de su mezcla intensa y continuada, las poblaciones de plancton no son uniformes, porque se multiplican y diferencian a mayor velocidad aún que su mezcla por procesos hidrográficos. Precisamente un estudio detallado del comportamiento de las poblaciones de plancton vegetal en las áreas de afloramiento nos llevará a establecer relaciones muy significativas entre las características del fitoplancton y las condiciones locales de movimiento y turbulencia del agua. En este sentido, las zonas de afloramiento, por ser de mucho contraste, especialmente si se incluyen en el estudio las áreas periféricas, ilustran excelentemente un capítulo

muy importante de la biología marina, la correspondencia entre los tipos biológicos de las algas planctónicas y las condiciones del medio bajo las cuales son seleccionados.

Los ejemplos que aquí se presentan se basan en las observaciones realizadas durante campañas de estudio del buque "Cornide de Saavedra" en el área de afloramiento de las costas del Sahara, pero en las costas de California o del Perú se obtienen resultados sustancialmente coincidentes. Investigaciones recientes de uno de los autores (Estrada) en la costa de California apoyan sustancialmente las conclusiones que aquí se presentan.

Los datos originales consisten en recuentos de las células del fitoplancton, clasificadas por especies, de muestras obtenidas en diversas profundidades y estaciones, durante dos cam-

pañías, realizadas, una en agosto-septiembre de 1971 y la otra, en marzo de 1973. Estos datos se condensaron en una primera etapa fusionando las distintas estaciones incluidas en varias zonas geográficas con plancton de características muy uniformes: para cada profundidad de muestreo se hizo un promedio de las abundancias de cada especie en todas las estaciones incluidas en cada zona. Con ello, se obtuvo una serie de muestras compuestas, correspondientes a distintas profundidades dentro de cada zona geográfica.

La siguiente etapa consistió en la realización de un análisis estadístico multivariable de la distribución de un conjunto de 33 especies o grupos de especies. Es una proporción pequeña del conjunto (se reconoció la presencia de más de 300 especies distintas de vegetales planctónicos), pero incluye las más abundantes y difundidas y, a juzgar por otros estudios, los resultados se pueden considerar como típicos de lo que el procedimiento permite. El método estadístico utilizado fue el análisis de los componentes principales, basado en la matriz de los coeficientes de correlación entre las abundancias (después de transformación logarítmica) de las distintas especies tomadas dos a dos.

Desde luego, este procedimiento tiene ciertas limitaciones, lo mismo que los demás métodos de análisis multivariable, pero su empleo cuidadoso proporciona resultados muy útiles. Los componentes principales son unas nuevas variables, que se obtienen sucesivamente en el análisis como combinación lineal de las variables iniciales. Tienen dos propiedades importantes. Son incorrelacionados entre sí y la proporción de la variancia (una medida de la variabilidad) de los datos explicada por cada componente sucesivo es máxima. Cada componente principal corresponde a una dirección de variación en el conjunto de datos a la que contribuyen, en grado diverso, las distintas especies. El método permite resumir en unas pocas dimensiones importantes, representadas por los primeros componentes, la mayor parte de la variabilidad contenida en los datos iniciales. En nuestro ejemplo, consideraremos solamente los tres primeros componentes, que explican, en conjunto, el 53 por ciento de la variancia total.

El primer componente está muy relacionado con la densidad total de población; a él contribuyen, sobre todo, aquellas especies o grupos de especies que, cuando se presentan, lo hacen en grandes masas y que son, por supuesto,

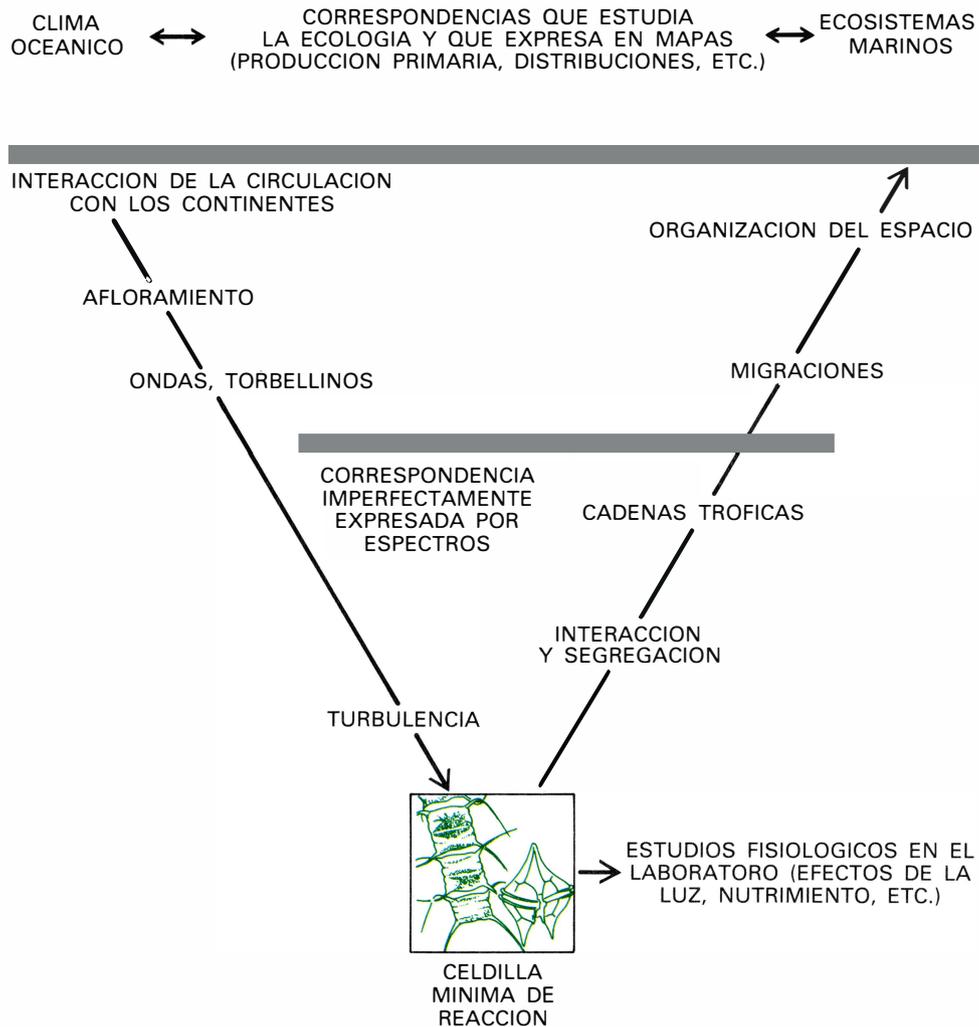
importantes en la flora de las áreas más fértiles.

Los componentes segundo y tercero se prestan a comentarios que pueden tener mayor interés biológico. La ilustración de la página 17 muestra la posición que ocupa el extremo del vector que representa cada especie en un espacio definido por los tres primeros componentes. En este espacio estadístico, que resulta también ser un espacio ecológico, dos puntos cercanos, tales que sus correspondientes vectores formen ángulos parecidos con los ejes de coordenadas, representan

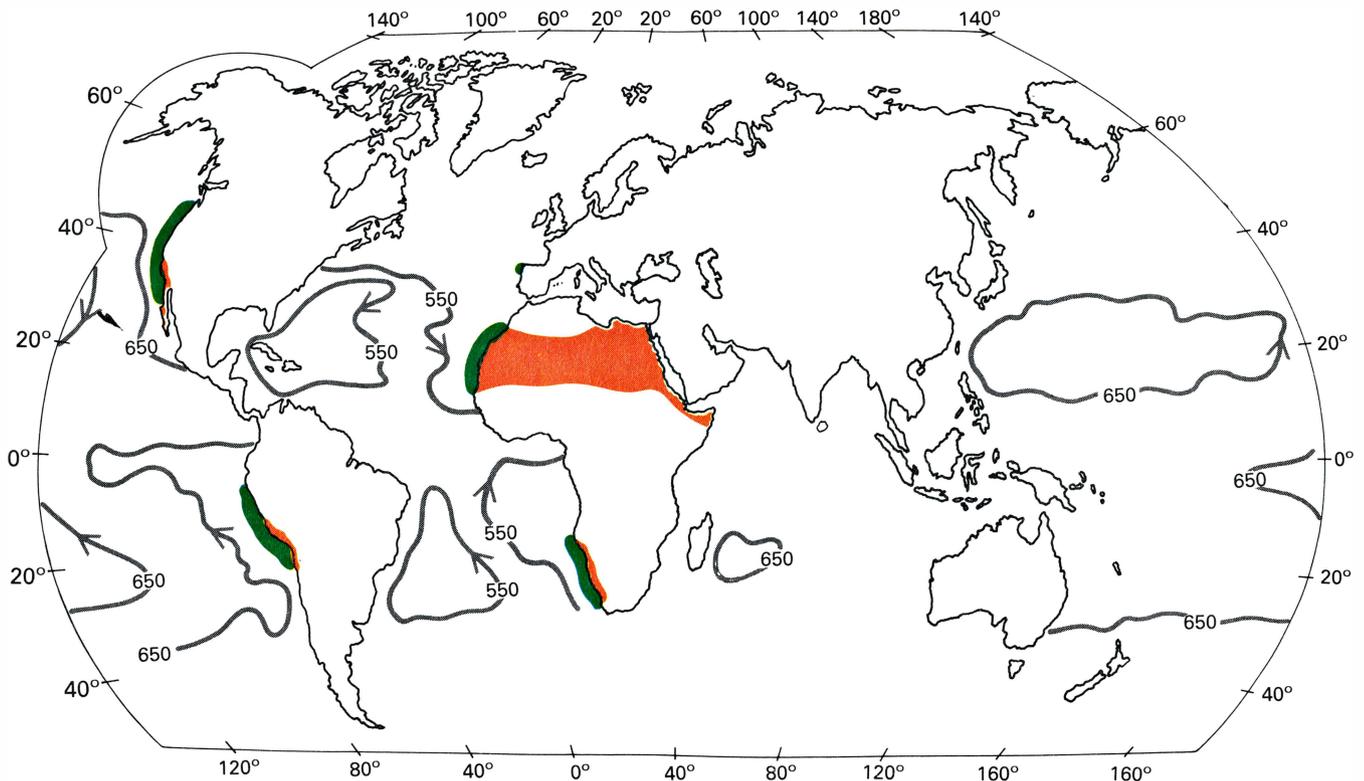
especies cuya distribución es parecida. Especies muy separadas unas de otras, cuyos vectores forman ángulos muy distintos con los ejes, corresponden a regímenes de vida diferentes y distribuciones no coincidentes. De esta manera, en la distribución estadística debemos encontrar un reflejo de sus afinidades o diferencias en ecología.

Hemos dicho que el primer componente se relacionaba principalmente con la abundancia. A la derecha de la ilustración de la página 17 se ha

representado, para mayor claridad, la proyección del extremo de los vectores correspondientes a cada especie en el plano definido por los componentes segundo y tercero. La dependencia ecológica se manifiesta en la agrupación que muestran especies de unos mismos grupos taxonómicos o de unos mismos tipos biológicos o género de vida. En una parte tenemos diatomeas, organismos sin flagelos, capaces de multiplicarse con suma rapidez; en otro lugar, las dinoflageladas, nadadoras y generalmente con más parsimonia en su multiplicación. En otra posición,



LA INTEGRACIÓN de lo que ocurre en cada espacio limitado, en cada gota de agua, donde los organismos se relacionan con un pequeño volumen de agua y con otros organismos que comparten tal espacio, es lo que caracteriza el conjunto de la vida marina. Este mecanismo elemental puede ser estudiado experimentalmente en el laboratorio. Pero el destino de cada masa elemental de agua, cuando su localización y sus propiedades cambian, no está regulado por los organismos, sino por lo que puede denominarse clima oceánico, es decir, la combinación de cambios de calor y movimientos del agua, en general. La correspondencia entre los distintos climas oceánicos y la estructura de los ecosistemas pasa por una cadena de relaciones de causas y efectos que tiene dos segmentos, con la celdilla mínima de reacción como punto central. En las áreas de afloramiento predomina el efecto de la energía ambiental sobre las formas de organización ecológica a que conduciría la interacción de unos seres sobre otros.



ÁREAS MARINAS MÁS FÉRTILES. Las cuatro principales áreas de afloramiento (*verde intenso*) corresponden a Oregón, California, Perú, Sahara y Namibia, se hallan en el borde oriental de los grandes torbellinos de circulación que caracterizan a cada hemisferio dentro de los océanos principales. Las líneas marcadas 550, 650, representan la topografía dinámica en centímetros de la superficie de cero sobre la de 1500 decibar, según Byrkov y Neuman. La topografía dinámica representa la altura relativa de la superficie del mar y sirve para caracterizar las corrientes de gradiente, un poco como en los mapas del tiempo. Junto a las áreas de afloramiento se extienden desiertos; se han señalado en rojo las zonas donde la pluviosidad no alcanza los 250 mm.

aproximadamente intermedia entre las anteriores, se reúnen las cocolitoforales, interesantes organismos muy pequeños, caracterizados por las piezas calizas que recubren sus células.

La proyección de los diferentes organismos sobre el plano definido por los componentes 2 y 3 es casi una réplica de su distribución en función de los factores ecológicos que se consideran especialmente importantes en su biología. La observación de cómo se suceden las poblaciones de fitoplancton cuando el agua que las contiene disminuye su turbulencia por disipación progresiva de la energía externa, a la vez que el nutrimento se agota, conduce a postular, como un acontecimiento muy general, la paulatina sustitución de comunidades en las que dominan las diatomeas por otras en las que las dinoflageladas adquieren importancia creciente. Tal observación, muy repetida, se explica por medio de un modelo cuantitativo sencillo en el que entran, como variables esenciales, la concentración de los elementos nutritivos decisivos (fósforo, nitrógeno) y el coeficiente de difusión turbulenta vertical, que es simplemente una expresión de la intensidad de agitación del agua. Sería

demasiado prolijo exponerlo con detalle, pero reducido a lo esencial, una conclusión señala que en agua turbulenta se pierde una gran cantidad de células por difusión y hay un aporte importante de nutrimento. En estas condiciones, pueden mantenerse especies capaces de sacar provecho del nutrimento, es decir, que se puedan multiplicar rápidamente; la natación no es útil en tal situación, y la sedimentación tampoco es inconveniente serio. Por el contrario, en aguas estratificadas, cuyas capas superpuestas conservan su posición, a la larga sólo perduran organismos que pueden regular su nivel por natación, capaces de utilizar óptimamente las bajas concentraciones de nutrimento en el medio, lo cual los lleva a una tasa de multiplicación relativamente baja. En estas condiciones, estas poblaciones se benefician de cualquier limitación de las pérdidas; por ejemplo, puede ser positivo para la persistencia y evolución de estas especies el que sean poco consumidas por animales, lo que las lleve a desarrollar dispositivos antidepredadores.

Cuando procedemos a situar las distintas áreas y los distintos niveles dentro de un mismo espacio de referencia,

determinado por los componentes hallados a partir de la distribución de las especies, se halla una distribución muy lógica. El modelo plástico de esta distribución, tal como se representa en la ilustración de la página 16 viene a ser una especie de taquigrafía ecológica que representa, en un pequeño espacio, una cantidad muy grande de información. Con este modelo a la vista se podrían comentar durante un par de horas muchos fenómenos relativos a la distribución de organismos en áreas de afloramiento y zonas próximas y mencionar muchos hechos de la biología de estos organismos. Esta distribución resultó interesante porque el modelo inicial se basó en el estudio de los organismos en áreas de afloramiento y áreas periféricas, lo que permitió destacar el contraste entre unas y otras. Si el conjunto de muestras hubiera procedido exclusivamente de áreas con un afloramiento intenso, quizá hubiéramos podido poner de manifiesto contrastes entre las modalidades del fenómeno, pero no características del afloramiento en sí. Las muestras obtenidas en dos campañas de estudio sucesivas aparecen segregadas, excepto en las áreas de afloramiento más inten-

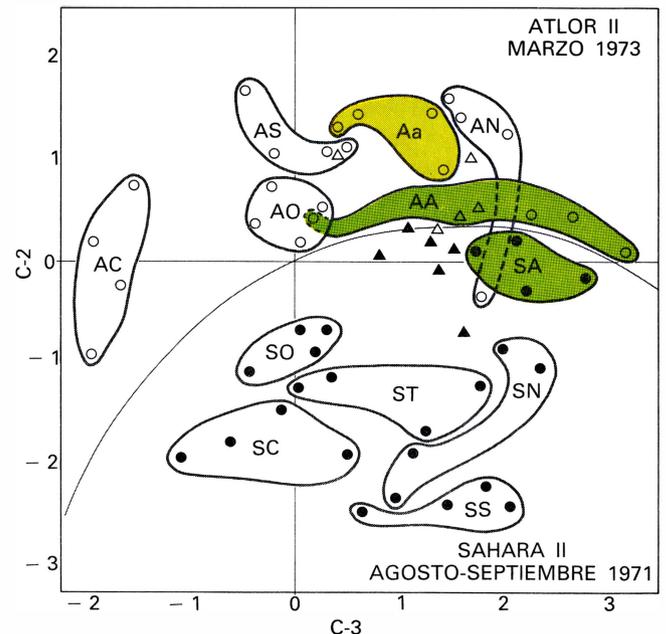
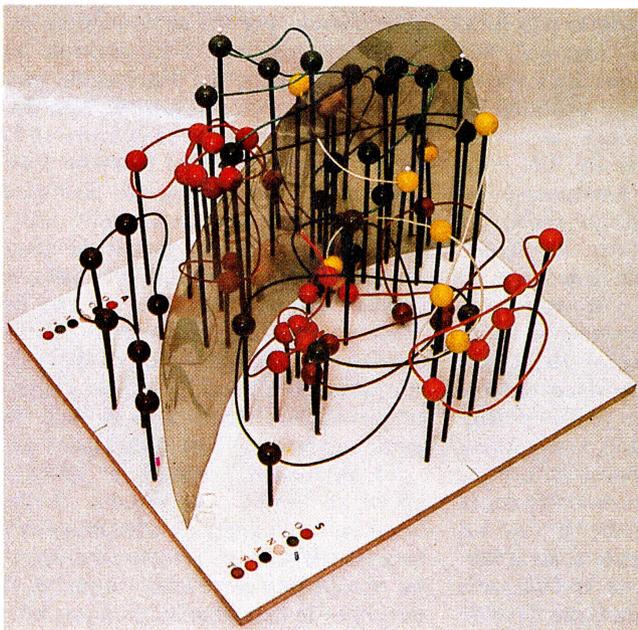
so, que siempre tienen caracteres comunes, reflejados también, como puede suponerse, por valores altos relativos al primer componente (abundancia). Las regiones *N* son ricas en fitoplancton y quedan próximas a las de afloramiento. Las áreas más cálidas (*T*) y de alta mar (*O*) son más pobres en fitoplancton y muestran, como se puede suponer, una mayor proporción de dinoflageladas. En la región meridional (*S*) las diferencias entre primavera y otoño son máximas, lo que ya sabíamos por el resultado de nuestros análisis del plancton. Las áreas con criptomonadales abundantes (*C*) son peculiares, con intensos gradientes verticales. Como es natural, las diferencias son máximas en superficie, que es donde ocurre la acción y donde la producción es mayor, mientras que hacia los 100 metros de profundidad las diferencias entre unas y otras áreas son menos importantes.

Otra conclusión de interés, que armoniza perfectamente con la indicada antes, es que las áreas de afloramiento se caracterizan por comunidades seleccionadas bajo una constelación de condiciones ambientales, entre las que las más importantes son la turbulencia elevada y el aporte de

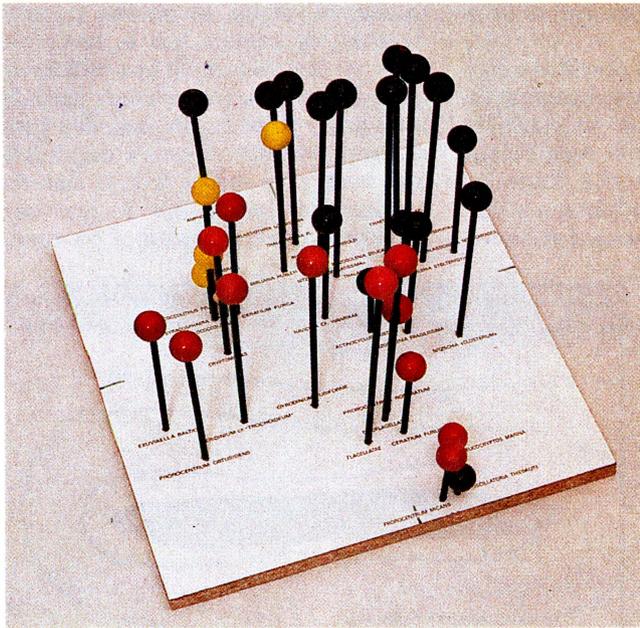
nutrimento que va con ella, y que dichas comunidades están formadas por una elevada participación de diatomeas, tal como podía esperarse de la teoría. Sin embargo, no todas las explicaciones son tan simples: en todo el plancton marino se encuentra multitud de pequeños organismos flagelados, pertenecientes a diversos grupos difíciles de clasificar. Su presencia puede explicarse de muchas maneras, lo que, hasta cierto punto, es como no explicar nada: podemos decir que estos organismos tienen una relación entre superficie y volumen muy alta y que esta característica proporciona una alta tasa de multiplicación bajo condiciones de abundancia de nutrimento. En realidad, los organismos más pequeños son los que más rápidamente se multiplican tras cualquier enriquecimiento; pero igualmente se puede recordar que, en condiciones de baja concentración de elementos nutritivos, una alta superficie relativa de las células es condición de supervivencia porque proporciona una mayor superficie relativa para la absorción. Quizá podríamos salir de esta situación ambigua recordando que, aunque los organismos pequeños son los típicos oportunistas, la vida ha evolucionado combinando el espacio y

el tiempo gracias a organismos grandes y que viven más tiempo, con lo que no son afectados tan directamente por variaciones espaciales o temporales muy pequeñas. Las diatomeas grandes pueden almacenar ciertas reservas, perdurar en condiciones de poca luz o poco nutrimento y seguir multiplicándose más tarde. La oposición evolutiva organismos pequeños-organismos grandes está muy presente en el problema de la ocupación del espacio marino; no hay duda de que algunas de las respuestas o explicaciones de lo que ocurre se han de buscar en el terreno donde la ecología encuentra la física, y concretamente la termodinámica. Es decir, habrá que considerar los intercambios energéticos entre el medio y las diversas poblaciones de organismos.

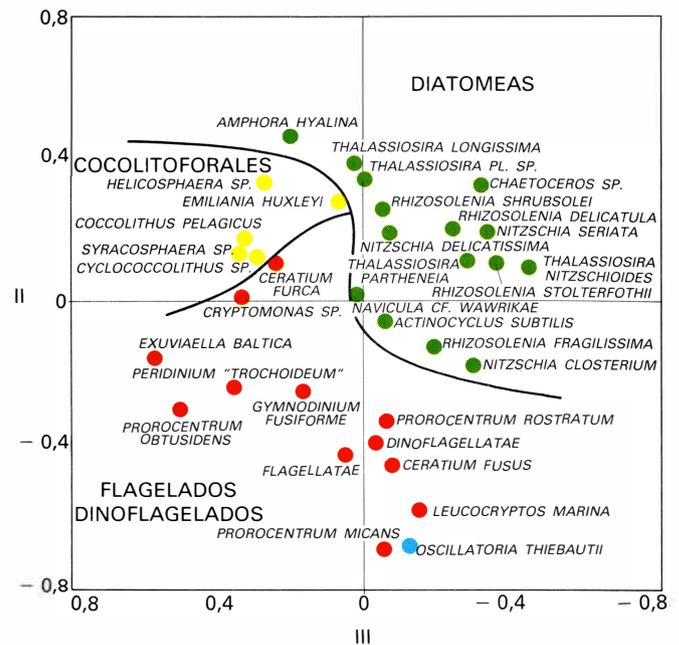
Las regularidades que hemos comentado explican otras características de los sistemas de afloramiento. Sabemos que las diatomeas forman una parte muy importante de sus productos primarios. Pero las diatomeas son organismos sin flagelos, que se sedimentan en el agua a velocidades variables, generalmente entre 10 y 40 centímetros por hora. Esta velocidad es muy superior a la de afloramiento y, aunque



ORDENACIÓN DE LAS MUESTRAS (representadas por bolas de colores) en el espacio de los tres primeros componentes (izquierda). Las coordenadas de cada bola vienen dadas por el valor de cada componente para la muestra correspondiente. Se han separado con una lámina verde transparente las muestras de las diferentes campañas. Arriba y a la izquierda quedan las muestras de la campaña Atlor II, llevada a cabo en marzo de 1973; abajo y a la derecha las de la campaña Sahara II, realizada en agosto-septiembre de 1971. Los colores indican el área geográfica de procedencia de la muestra (señalada por letras en la figura de la derecha); el color verde corresponde a las zonas de afloramiento más intenso. Las bolas correspondientes a las sucesivas profundidades de cada muestra se han unido con un alambre de color. En cada caso, la muestra de superficie se ha señalado con un palito blanco. A la derecha se muestra una proyección del modelo de la izquierda en el plano de los componentes segundo y tercero. Sólo se han representado los puntos correspondientes a las muestras de 0, 10, 20 y 30 metros de Sahara II (círculos negros) y de Atlor II (círculos blancos) y los correspondientes a las muestras de 100 metros de Sahara II (triángulos negros) y de Atlor II (triángulos blancos). Los puntos correspondientes a cada una de las áreas se han reunido dentro de una línea continua. Dentro de cada grupo, la primera letra mayúscula indica la campaña (S: Sahara II, A: Atlor II) y la segunda el área. A y a corresponden a las zonas de afloramiento intenso. Las diferencias son mayores en las muestras de superficie que en las de 100 metros.



MODELO DE LA POSICIÓN (indicada en esta ilustración por bolas de colores) del extremo del vector que representa cada especie en el espacio de los tres primeros componentes principales (izquierda). Las coordenadas de cada bola vienen dadas por el coeficiente de correlación de la especie con el eje correspondiente (véanse las escalas en la figura de la derecha); el eje vertical se refiere al primer componente; los ejes horizontales, al segundo y tercero. Los colores distinguen los grupos taxonómicos más importantes. El verde corresponde a las diatomeas, el rojo a las dinoflageladas, el anaranjado a los flagelados y el amarillo a las cocolitoforales. A la derecha se muestra una proyección del modelo de la izquierda en el plano de los dos componentes principales segundo y tercero. Como en el modelo de la izquierda, las coordenadas de cada punto vienen dadas en esta figura por la correlación de la especie correspondiente con cada uno de los ejes. Se han separado por medio de una línea discontinua los principales grupos taxonómicos.



los remolinos perturban las trayectorias, no anulan la componente de movimiento hacia abajo. Por esta razón, en las áreas de afloramiento en que la producción de plancton es muy grande, el transporte total de materia orgánica hacia abajo es relativamente mucho mayor que en las áreas marinas de menor fertilidad. Tal movimiento se ha estimado más o menos directamente a través de una serie de investigaciones que, aunque aparentemente centradas en otros temas, convergen, en realidad, sobre aspectos esenciales del fenómeno de afloramiento.

El flujo de partículas descendentes, a nivel de algún límite arbitrario que separe la parte superior de los océanos o "troposfera" marina, de las capas profundas, suele ser del 5 al 10 por ciento de la producción en mares pobres. Este material alimenta la fauna y las bacterias de aguas profundas y sólo una pequeña parte llega al fondo. En las áreas de afloramiento, entre el 30 y el 40 por ciento de la materia orgánica producida cruza hacia abajo la frontera mencionada; en las aguas profundas, esta cantidad tan elevada no se utiliza totalmente, de manera que siempre queda un pequeño remanente, una fracción de la producción primaria, que se incorpora al sedimento en forma de materia orgánica. El sedimento debajo de las áreas de afloramiento es oscuro, rico en materia orgánica y también

en fosfato. Muchos yacimientos de fosfatos, como los del Sahara, consisten simplemente en sedimentos depositados debajo de antiguas áreas de afloramiento.

Como es natural, estas diferencias entre ecosistemas ricos y pobres se manifiestan también no sólo en la materia particulada que va del compartimento superior al inferior, sino también en la fracción de materia reciclada, o sea, oxidada o mineralizada, dentro de cada compartimento. Es posible que en esto intervenga también la organización general de las cadenas alimentarias, en el sentido de que los sistemas esencialmente fluctuantes, como son los de afloramiento, no permitan un gran desarrollo de carnívoros superiores que contribuyan al aprovechamiento de la materia orgánica producida. Se sabe, por ejemplo, que en el Perú, tras la reducción en la población de anchoveta que ocurrió a partir del año 1972, la contribución de materia orgánica al fondo resultó muy incrementada.

En este punto, la consideración de los sistemas de afloramiento nos lleva a establecer comparaciones con los lagos eutróficos y a tratar de encontrar una caracterización o descripción común a ambos tipos de ecosistemas. Al fin y al cabo, es misión de la ciencia proporcionar descripciones abreviadas.

En este sentido, la ciencia ecológica ha de permitirnos captar lo esencial de diversos fenómenos que, por este hecho, se agrupan en una misma clase, plantean problemas equivalentes y admiten, y aquí está lo interesante desde el punto de vista práctico, previsiones o soluciones comunes.

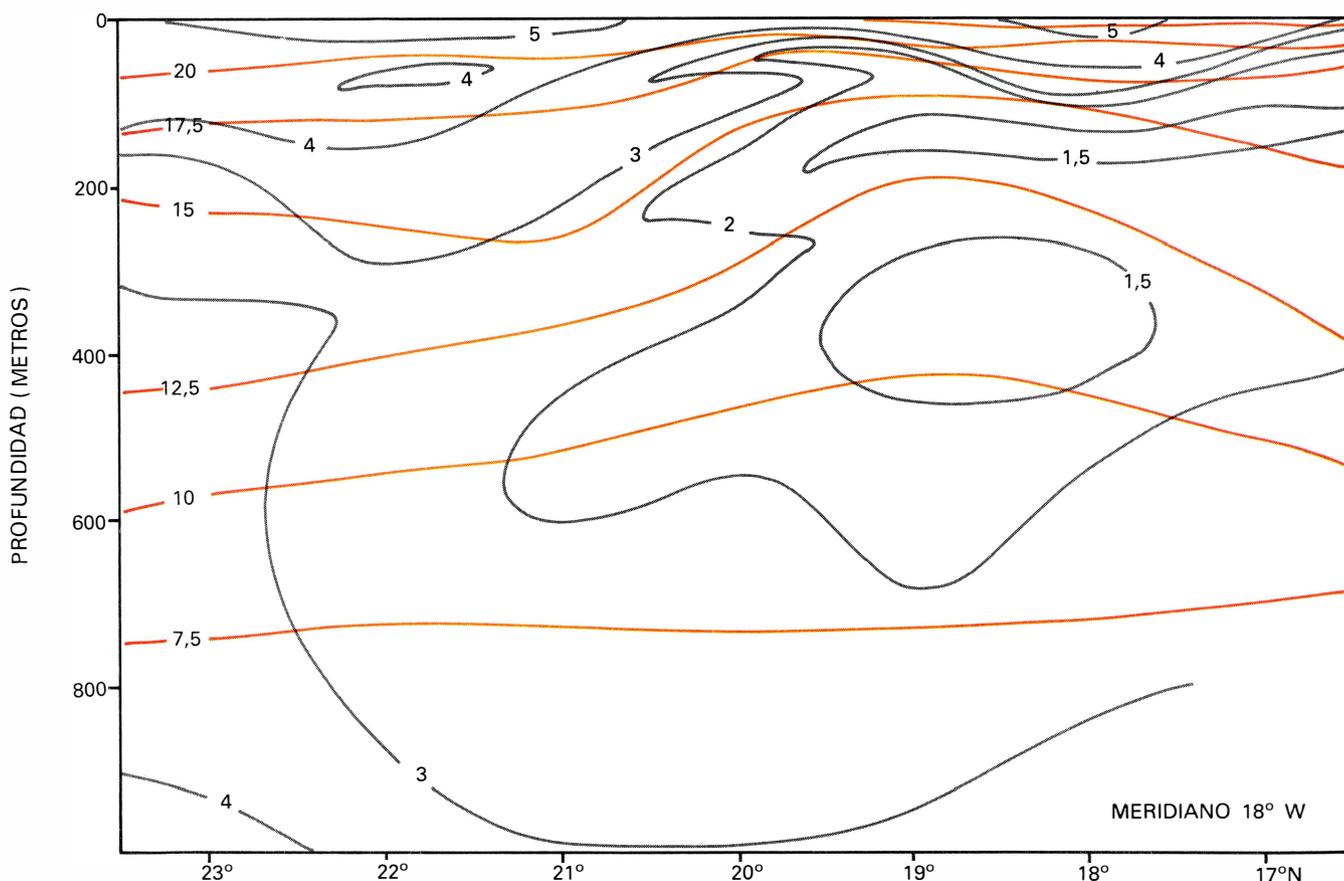
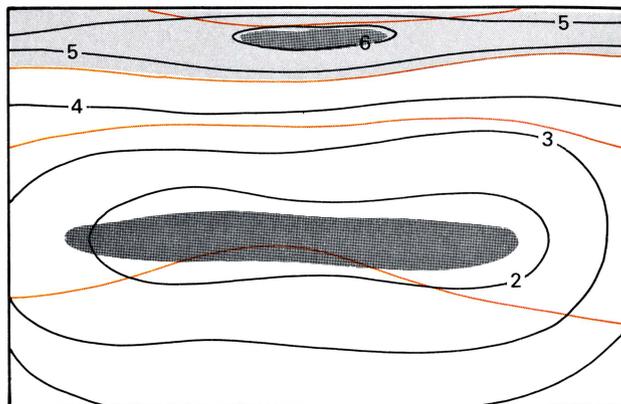
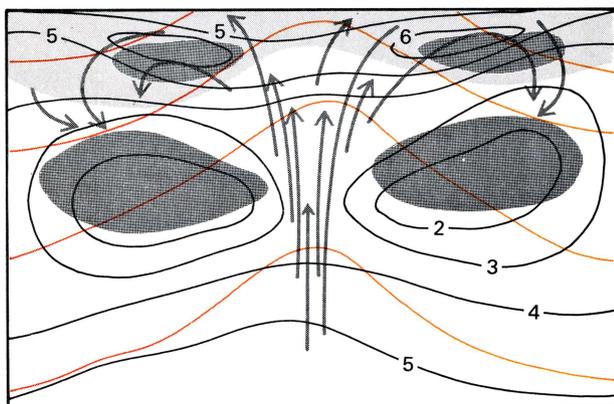
Las áreas de afloramiento y los lagos eutróficos son los sistemas acuáticos más productivos. Incluso se parecen por los valores absolutos de su producción primaria. Ambas clases de ecosistemas están alimentados, de manera forzada, por elementos químicos que proceden, respectivamente, de capas marinas profundas, o de los afluentes y de los ecosistemas terrestres vecinos. Todas las reacciones dependientes de las concentraciones de los componentes del sistema se aceleran, con cierta desviación en cocientes como los que se pueden establecer entre fitoplancton y nutrimento o entre zooplancton y fitoplancton. Si estos cocientes se consideran como eficiencias, se puede decir que la eficiencia disminuye y que las cadenas alimentarias se acortan. Estos cambios se pueden considerar en relación a un ecosistema más normal o más cerca del equilibrio, si tal situación existe. El ecosistema forzado, en este caso el área de afloramiento o el lago eutrófico, reacciona como si se opusiera al flujo incrementado de nutrimento, no sólo por la ya mencionada

aceleración de las reacciones, sino también por una respuesta que creemos es la más característica de toda esta clase de sistemas forzados o sometidos a tensión: la expulsión o la derivación de una fracción de los elementos del sistema a través de circuitos externos al ecosistema de referencia. El oxígeno y el nitrógeno circulan por la atmósfera,

el carbono y el fósforo por el sedimento.

Los mecanismos son sencillos y fáciles de entender. Los ecosistemas acuáticos de alta fertilidad se sobresaturan de oxígeno en las capas superficiales por la función fotosintética. Parte del oxígeno escapa a la atmósfera; a la vez, la persistencia de la situación de sobre-

saturación impide el retorno de este oxígeno, de manera que la superficie del agua funciona como una válvula de oxígeno que permite su salida hacia la atmósfera, pero no su entrada. Este oxígeno perdido no estará disponible más tarde para oxidar toda la materia orgánica producida, por lo que una parte de ésta deberá incorporarse como

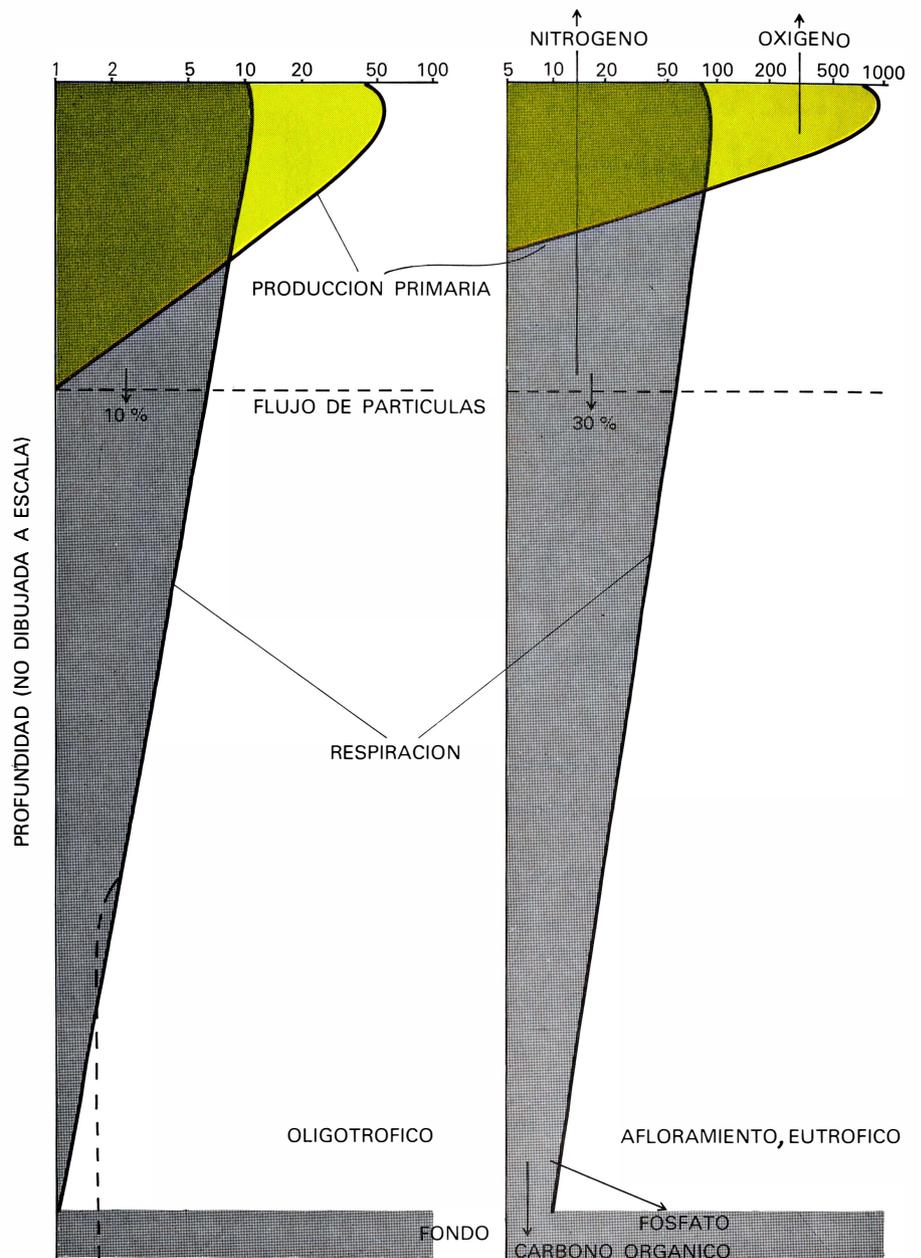


LOS FENÓMENOS DE AFLORAMIENTO no consisten, por supuesto, en un flujo laminar ascendente. El agua diverge en superficie; por debajo de la superficie se establecen células de circulación de grandes dimensiones, que permiten el retorno de parte del agua y la mezcla y resiembra continua de las poblaciones. En el centro de células de circulación de menores dimensiones, comprendidas en las principales, los mismos elementos son reciclados repetidamente y, con frecuencia, aparecen núcleos o lentejas de agua con muy poco oxígeno, donde se pueden manifestar fenómenos biológicamente muy importantes, como desnitrificación (paso del nitrógeno de forma combinada a forma gaseosa) o la producción de ácido sulfhídrico. En la parte superior de esta figura se representa la formación idealizada de semejantes distribuciones (toros, a la izquierda, y lentejones, a la derecha) y, en la parte inferior, un ejemplo real del área de afloramiento del noroeste de África, observada a fines de verano de 1971, con las distribuciones de temperatura (rojo) y de oxígeno (negro) que muestran la superposición de estructuras como las indicadas arriba, vestigios de otros episodios o "eventos" de afloramiento.

tal al sedimento. Por otra parte, a profundidad y en condiciones de poca concentración de oxígeno, se produce desnitrificación y aparece nitrógeno gaseoso que está en continuidad con el de la atmósfera y se difunde hacia ella. Finalmente, no sólo precipita fósforo con la materia orgánica, sino que también puede precipitar al alcalinizarse el agua, en forma de fosfato cálcico; de una u otra forma, el sedimento, tanto de lagos eutróficos —donde otros mecanismos son posibles, con el mismo efecto— como de áreas de afloramiento, es rico en fósforo. Estos circuitos externos funcionan como amortiguadores que frenan la actividad del ecosistema. En realidad, se pueden diseñar muchos modelos hidráulicos [véase la ilustración de la página siguiente] de ecosistemas para ilustrar estos principios, que son absolutamente generales. Es importante considerar que si cesa la situación de tensión que mantenía alta la fertilidad, puede haber un retorno de los materiales almacenados fuera de los límites del ecosistema de referencia. Este conocimiento tiene interés práctico. Los lagos que han permanecido mucho tiempo forzados en su producción, en situación eutrófica, han acumulado mucho fósforo en el sedimento. Si se intenta promover su retorno hacia una situación más “normal” cortando el exceso de ingresos de nutriente, el éxito no puede ser inmediato, pues se invierten tanto la circulación del fósforo, que retorna del sedimento al agua, como del nitrógeno, que retorna de la atmósfera por la acción de los fijadores de nitrógeno.

Este principio es tan absolutamente general que vale también para los sistemas terrestres. La agricultura fuerza la tierra y pone en marcha circuitos o derivaciones externas análogas a las existentes en los ecosistemas acuáticos. Una gran parte de los abonos nitrogenados se desnitrifican, y su nitrógeno va a la atmósfera. En cuanto al fósforo, queda en parte eliminado de la circulación en forma de fosfatos muy insolubles que, precisamente, son característicos de suelos que han experimentado por mucho tiempo la influencia humana.

Esta generalización resulta especialmente atractiva por cuanto nos permite considerar toda la historia de la biosfera como una manifestación del mismo proceso. Sabemos que las características de nuestro planeta, incluida nuestra atmósfera, están estrechamente relacionadas con el desarrollo de la vida. La antigua biosfera llevó una gran

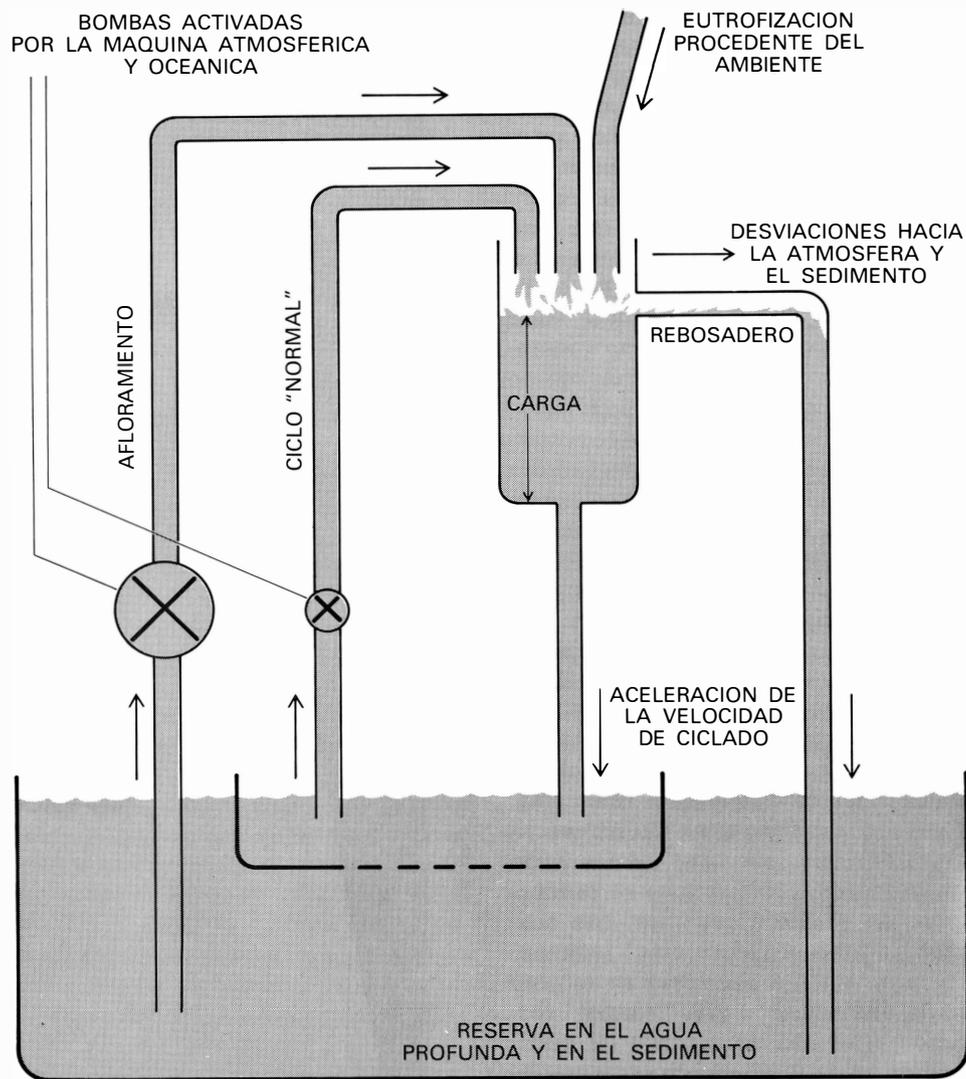


ESTRUCTURA VERTICAL EN LA ORGANIZACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS acuáticos. Dicha estructura puede describirse, de manera muy simplificada, por la falta de superposición de la asimilación y de la respiración. En las capas superiores, iluminadas, la asimilación predomina; en las capas profundas, sin luz, se manifiesta una respiración neta. Esta situación comporta un transporte de materia orgánica de arriba abajo. Si tomamos algún nivel de referencia para estimar tal sedimentación de materia orgánica, un sistema de afloramiento —lo mismo que un lago eutrófico, a la derecha— se caracteriza no solamente por una mayor producción, sino también porque una fracción relativamente más alta de la misma se transfiere hacia aguas más profundas, donde es oxidada, a veces incompletamente. La velocidad de transporte de materia se hace máxima allí donde se cruzan las dos líneas de cada gráfico.

cantidad de oxígeno y de nitrógeno gaseoso a la atmósfera y condujo a la acumulación de ingentes cantidades de carbono reducido, en forma de hulla y petróleo. El mecanismo pudo ser el mismo que opera en las áreas de afloramiento y en los lagos eutróficos, que son característicos sistemas forzados en la biosfera actual. Un análisis más detallado nos lleva a aceptar que la separación de elementos hacia compartimentos contiguos, en los límites de un

determinado ecosistema de referencia, no depende solamente de la producción primaria, que es, a su vez, función de un aporte de nutrientes lateral o vertical, sino también del gradiente vertical de la estructura funcional de los ecosistemas.

El mecanismo fundamental de la ecología del plancton consiste en la producción primaria en la región iluminada, que se puede describir tam-



LA COMPARACIÓN CON ARTEFACTOS HIDRÁULICOS Y ELÉCTRICOS esclarece a menudo detalles del funcionamiento de los ecosistemas. Con fines didácticos se presenta aquí un sistema hidráulico que puede servir de base para debatir algunos problemas de las áreas de afloramiento. En régimen normal (áreas marinas en general), una pequeña bomba (olas, corrientes marinas) recicla los elementos nutritivos, es decir, mezcla el agua y propaga la mezcla o turbulencia hacia abajo, de manera que continuamente parte del agua rica se mezcla con la de la zona iluminada. El afloramiento ha de concebirse como una intensificación de este proceso y sus principales consecuencias son dos: una aceleración del flujo, o del reciclado de los elementos, causado por la mayor altura de carga en el modelo, y una desviación del exceso de material en el ciclo por otras vías. En los sistemas de afloramiento, estas derivaciones externas están constituidas por la atmósfera, para el oxígeno y el nitrógeno, y por el sedimento, en relación con el fósforo y el carbono orgánico. (Pueden diseñarse otros modelos hidráulicos.)

bién como un transporte de electrones, forzado por la energía de la luz. El interior de los organismos adquiere propiedades reductoras, el medio queda más oxidado. La gravedad lleva a los organismos hacia abajo, de manera que mecánicamente se transfiere poder reductor hacia las capas profundas. De aquí se origina un gradiente vertical en el potencial de oxidación-reducción en el medio. Los mecanismos químicos, físicos y bioquímicos de separación de materiales en el límite de los ecosistemas dependen estrechamente de los gradientes locales de dicho potencial. En general, gradientes más intensos, separan más elementos en el límite de

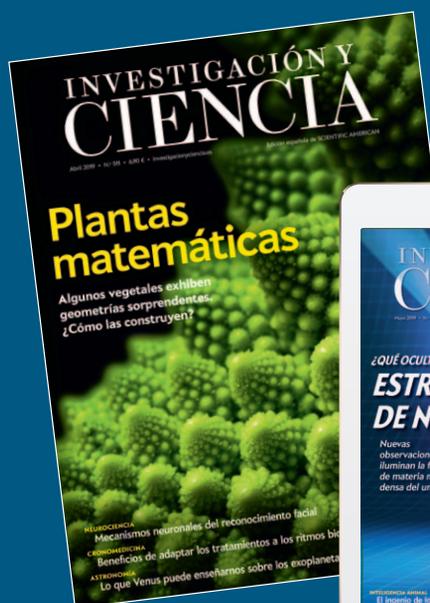
los ecosistemas. Por esta razón, la acumulación de materia orgánica y de fosforitas en los sedimentos no es un indicador sencillo de la producción primaria de las épocas pasadas, sino de dicha producción combinada con el grado de estratificación del agua. Para un determinado nivel de producción, agua hecha muy estable, por ejemplo, por un clima uniforme y cálido o por sobreposición de agua desalada procedente de la fusión de glaciares, ha de separar más materiales en sus límites. Por otra parte, una mezcla muy intensa —que requiere la correspondiente energía— puede mantener una productividad elevada, sin una eliminación tan

importante de materiales hacia la atmósfera y hacia el sedimento. Consideraciones de este tipo han de tenerse en cuenta especialmente al tratar de reconstruir ecosistemas de afloramiento del pasado.

PARA SABER MÁS

- Upwelling.** R. L. Smith, dirigido por H. Barnes en *Oceanography and Marine Biology. Annual Review*, vol. 6, págs. 11-46, 1968.
- Análisis de sistemas de afloramiento.** VV. AA. en *Investigación pesquera*, vol. 35, n.º1, 1971.
- Upwelling ecosystems.** Dirigido por R. Boje y M. Tomczac. Springer Verlag, Berlín, 1978.

SUSCRÍBETE A INVESTIGACIÓN Y CIENCIA



Ventajas para los suscriptores:

- **Envío** puntual a domicilio
- **Ahorro** sobre el precio de portada
~~82,80 €~~ 75 €
por un año (12 ejemplares)
~~165,60 €~~ 140 €
por dos años (24 ejemplares)
- **Acceso gratuito** a la edición digital de los números incluidos en la suscripción

Y además elige 2 números de la colección **TEMAS** gratis



www.investigacionyciencia.es/suscripciones

Teléfono: +34 935 952 368

Producción biológica

Se comentan los conceptos teóricos que explican la dinámica del plancton en función de la difusión turbulenta y la covarianza de las distribuciones de reactivos (luz, células, nutrientes)

Ramón Margalef

LA SUCESIÓN DEL FITOPLANCTON comienza cuando la mezcla uniformiza la distribución vertical de nutrientes y dispersa los organismos por toda la masa de agua. La primera utilización de los nutrientes se da en las capas iluminadas. Cualquier átomo de un elemento que deje de estar en la solución de agua para pasar a formar parte de un organismo o de una partícula sólida aumenta su probabilidad de desplazarse hacia abajo.

El transporte vertical a lo largo del sentido de la gravedad puede ser pasivo (sedimentación) o activo. Es también una consecuencia de las migraciones de los animales planctónicos. Aunque el zooplancton contribuye a la recirculación de los elementos en la zona fótica, normalmente los animales defecan en capas inferiores al nivel en que se alimentan. Es más, los copépodos y los eufáusidos producen unas píldoras fecales compactas que se hunden rápidamente, sin dar tiempo a su descomposición. Resulta de este y otros tipos de interacciones internas del ecosistema una amortiguación general de la dinámica del plancton, a través de la segregación de los elementos de producción: donde hay luz, los nutrientes se agotan; donde se acumulan, es que no hay luz. La productividad decae progresivamente hasta un límite que viene definido por el transporte vertical basado en la difusión molecular y en la difusión turbulenta remanente. Cualquier incremento de la turbulencia restablece el proceso global, lo que suele ocurrir de forma bastante abrupta, en el marco de aquella regularidad de orden superior que permite los sucesos aleatorios pero que postula un patrón asimétrico para cada suceso individual: una desorganización rápida seguida de

un cambio más lento hacia la segregación local.

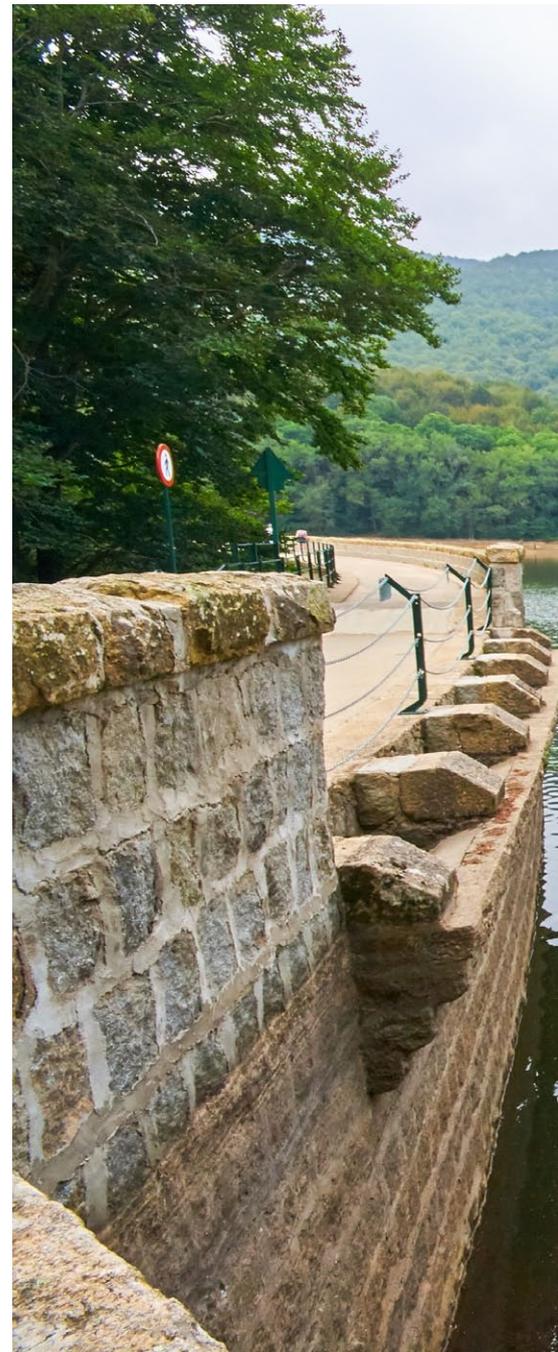
G. A. Riley, H. Stommel y D. F. Bumpus postularon en 1949 un marco teórico útil para el estudio del fitoplancton. Su expresión puede aplicarse tanto al fitoplancton como a los nutrientes, y sus resultados, combinados, condujeron a una nueva expresión que merece comentario [*véase el recuadro*].

En síntesis, esa expresión viene a decir que la producción es igual a la suma del suministro exterior más la turbulencia multiplicada por la covarianza de las distribuciones. El suministro exterior representaría los recursos no renovables y denotaría una dependencia del exterior; por su parte, el producto de la turbulencia por la covarianza representaría los recursos renovables y demostraría un control interno.

La distinción entre recursos renovables y no renovables es cuestión de escala. Si el espacio de referencia es lo bastante grande, los compartimentos relacionados se engloban en un solo compartimento, se internalizan los ciclos de los elementos y no hay exportación de excedente de producción. Esta fuerte dependencia de la escala está en consonancia con la cualidad espectral de la difusión turbulenta y de la covarianza de las distribuciones, los dos parámetros más importantes a la hora de precisar el comportamiento del sistema.

La producción biológica resulta del producto entre la difusión turbulenta y la covarianza de las distribuciones de reactivos (luz, células, nutrientes).

Tanto la difusión turbulenta como la covarianza de la distribución de reactivos hacen referencia a una célula de medición de tamaño definido. Cada uno de los componentes materiales está sujeto a una ecuación de continuidad que incluye un cambio (biológico). La covarianza ha de estudiarse a lo largo de las distribucio-



nes de espacio y tiempo resultantes. El límite inferior de A (difusión turbulenta) viene dado por la difusión molecular o la viscosidad; la covarianza máxima de la distribución de los factores de producción correspondería al modelo de una mezcla de moléculas de gas dentro de un recipiente, de acuerdo con los presupuestos básicos de la termodinámica.

Podría sospecharse que en el mundo real del plancton la covarianza de la distribución de los reactivos es proporcional a la difusión turbulenta, que depende de la energía cinética disponible. La producción sería entonces proporcional al cua-

drado de A . En realidad no lo es, pues en el agua no hay energía mecánica que pueda desplazar a los fotones y uniformizar la disponibilidad de la luz. La distribución vertical de la radiación disponible, al ser un factor esencial en la producción, establece un límite a la covarianza entre los factores de producción biológica. Este hecho destaca la peculiar posición de la radiación en los sistemas naturales. Resulta de todo ello que la producción es máxima para valores intermedios de A , y no crece monótonamente con A . Supongamos que, mediante un artilugio apropiado, el hombre suministrase luz a las capas

LA UTILIZACIÓN DE LOS NUTRIENTES en los ecosistemas acuáticos, como el de un embalse, se produce en primer lugar en las capas superficiales iluminadas.



GETTY IMAGES/INVESTOCK

Marco teórico para el estudio del fitoplancton

dB/dt	+	$V(dB/dz)$	=	$V(dN/dz)$	+	$A ((d^2N/dz^2) + (d^2B/dz^2))$	+	$a (d^2B/dz^2)$
Incremento neto		Pérdida de células		Incremento neto		Efecto de la falta de conformidad en la distribución de nutrientes y vegetales (difusión)		Efecto del movimiento activo o del anclaje de las células a remolinos (<i>large eddies</i>)
(Producción)								

B = biomasa (puede permitir ciclos internos)
 N = concentración de sustrato o de nutrientes
 V, V' = velocidad a lo largo de z
 A, A' = $A + a$, difusión turbulenta

V' y A' se refieren a organismos
 V y A se refieren al agua y a los nutrientes
 z = coordenada vertical

Producción biológica

producción biológica	=	suministro del exterior	+	$A \times$ (covarianzas)
		Recursos no renovables		Recursos renovables
dN_i/dt	=	$\sum_{k=1} b_{ik} R_k N_i$	+	$\sum_{j=1} a_{ij} N_j N_i$
		Términos estocásticos (R_k)		Interacción determinística

profundas del océano. Ello requeriría más energía externa, y el modelo, simplemente, se ampliaría.

Cuando un ecosistema cambia en el sentido de la sucesión, la organización que va generándose conduce a una parsimoniosa interacción entre los diversos candidatos a la reacción y a su segregación efectiva. No podemos apartar de nosotros la sensación de que el mundo se compone de objetos mal situados, en el sentido de que las estructuras se conservan solo gracias a que el aislamiento espacial de los reactivos impide su transformación o aniquilación. No guarda esta mucha relación con el modelo común de las partículas de un gas que intenta ocupar uniformemente o de forma aleatoria el interior de un recipiente ideal. El mundo real más parece resultar de la «inestabilidad de lo homogéneo», expresión que se recoge en alguno de los escritos de Herbert Spencer.

Como se ha dicho, los reactivos potenciales quedan separados, en la naturaleza, por una cuarentena de espacio, y lo que existe no son sino los residuos de reacciones anteriores. Casi todo el mundo está hoy de acuerdo al respecto. Me impresionó recientemente leer que posiblemente la materia y la antimateria se creen en cantidades iguales; la coctelera cósmica las agitaría; la mayor parte reaccionaría, desapareciendo; quedaría una pequeña porción de materia, en la que nos halla-

mos, y probablemente también antimateria en algún alejado punto; el espacio sería el aislante.

Existe una conversión constante de energía en organización. Las estructuras crecen a medida que funcionan. La complicación del sistema frena las velocidades de cambio. Las células «quemadas» despacio porque las enzimas frenan muchas reacciones que, de otro modo, ocurrirían de forma incontrolada. En una generalización algo metafórica podríamos añadir que el sexo frena la reproducción, el pensamiento frena la acción y la burocracia frena el metabolismo social. El conjunto de propiedades que exhiben los sistemas complejos y que conducen a un incremento de la complejidad no encuentran fácil acomodo en el marco que proporciona una visión elemental, profana, de la termodinámica. Tampoco estoy muy seguro de que gran parte de la discusión sobre inestabilidades y sistemas abiertos tenga verdaderamente importancia en el asunto. La avidez con la que la naturaleza transforma la energía disponible en organización se manifiesta claramente en el acoplamiento entre subsistemas de distinto grado de organización, como el plancton y el bentos, por si no se evidenciara lo suficiente en los cambios endógenos de cualquier sistema, en cuyo caso la transferencia se hace a lo largo de la dimensión temporal: la energía degradada en la organiza-

ción de hoy se refleja en la organización de mañana.

Volviendo a la descripción de la dinámica del plancton, las expresiones propuestas más arriba pueden compararse con otras representaciones, quizá más acordes con la tradición ecológica. Pretenden descubrir el cambio de los valores de cada uno de los componentes o especies i (N_i) en relación con los valores de cada una de las otras especies con las que interactúa la primera. Los coeficientes de interacción (a_{ij}) no deben considerarse propiedades intrínsecas del sistema, sino más bien medias estadísticas que describen un hecho pasado. Creo razonable proponer la comparación del cuadro inferior de esta página.

Los ecólogos prefieren trabajar con modelos reducidos al segundo bloque de términos, el determinístico, pero parece obvio que una buena parte del cambio viene inducido desde el exterior, y en forma preliminar puede introducirse como entradas estocásticas (R).

Al aumentar el tamaño del sistema o el marco de referencia, las entradas estocásticas resultan más determinables, al menos en teoría. El cambio de representación resultante es el mismo en las dos aproximaciones al ecosistema. La suma de los productos $N_i N_j$ es una medida de la covarianza, a la escala que determinen los coeficientes de interacción a_{ij} .

Antes de abandonar el tema propongo una última revisión de la expresión

$$\text{producción biológica} = A \cdot (\text{covarianza})$$

y la introducción de los cambios en el tiempo

$$dP/dt = (dA/dt) \cdot (\text{cov.}) + [d(\text{cov.})/dt] \cdot A$$

lo que ayudará a destacar algunas diferencias fundamentales entre los sistemas planctónicos y los terrestres. Los ecosistemas bentónicos comparten algunas de las propiedades de los terrestres. Los ecosistemas terrestres tienen una organización más rígida y los descensos del valor de la difusión turbulenta son menos importantes; de ahí que los descensos de la productividad a lo largo de la sucesión se hallen más relacionados con cambios de localización, crecimiento, movimiento y transporte por organismos. En los sistemas planctónicos, las consecuencias de la desviación de la energía hacia escalas menores de turbulencia son mucho más importantes; la covarianza de la distribución disminuye especialmente cuando el movimiento activo (y no coincidente) supera el transporte pasivo.

MÁS DE 100 PREMIOS NÓBEL

han explicado sus hallazgos en
Investigación y Ciencia



Descubre todos los artículos en

www.investigacionyciencia.es/nobel

Sucesión y evolución

El modelo de sucesión y cambio permite explicar tanto el estadio inicial de cambio catastrófico como el posterior de sucesión convencional, habituales en muchos sistemas ecológicos

Ramón Margalef

LOS ECÓLOGOS DE CIERTAS escuelas muestran una especial afición por destacar procesos de cambio en los ecosistemas y asignarles flechas con sentidos bien definidos. Valga de ejemplo la sucesión. Se entiende por tal la lenta transformación en bosque de un campo abandonado, a través del incremento de la biomasa, normalmente con aumento de la complejidad y siempre con reducción de la energía intercambiada por unidad de tiempo y por cantidad de biomasa conservada. Otro ejemplo es el modelo de evolución gradual, que se aprecia en el registro fósil de varios grupos de organismos, como foraminíferos, ostrácodos, amonites, caballos y elefantes. Muchos reconocen en estas regularidades ciertas «leyes» formales que atañerían al aumento del tamaño, la especialización y la irreversibilidad.

Una representación completa de la naturaleza debería ser más amplia y, más allá de los procesos continuos de sucesión y evolución regular, habría de considerar los procesos, más o menos opuestos, que conducen a la destrucción o regresión de la cubierta vegetal. Habría de dar asimismo alguna explicación evolutiva de lo que ocurre cuando, y allí donde, haya de incluirse una componente importante de impredecibilidad e inventiva.

Seguir el sentido de una flecha que señala sucesión o evolución progresiva quizá resulte más atractivo, pues se trata de procesos lentos, hasta cierto punto predecibles, característicos del mundo orgánico y fáciles de racionalizar, sin duda por profundas razones psicológicas. Su sentido opuesto, el del cambio, se nos presenta impredecible, catastrofista y excesivamente lento o demasiado rápido para proporcionarnos un objeto de contemplación satisfactorio. Se nos ofrece una naturaleza surcada por procesos que siguen caminos alternativos; y solo

porque un sentido de cambio es rápido y el otro lento resulta más fácil atender al segundo, cuyas trayectorias ocupan un plano dominante en el escenario.

Detengámonos en algunos ejemplos. Así, el crecimiento de una población bacteriana en un frasco de cultivo. Comienza con un consumo de los nutrientes a su alcance rápido, derrochador y de pobre rendimiento. Remiten luego los procesos biológicos y bioquímicos y aparece, e irá aumentando, cierta diferenciación en el espacio y en el tiempo, sobre todo si no se agita el frasco y se trabaja con varios clones.

Un segundo ejemplo sería la vida en las deposiciones del ganado en un prado de montaña. No puede predecirse dónde vaya a caer la deposición; su utilización por parte de los organismos preexistentes en el excremento o en el suelo es rápida y diríamos que ineficiente, pero no cabe duda de que, a su tiempo, aparecerán los organismos adecuados, crecerán secuencialmente y desarrollarán un patrón muy regular de aprovechamiento, hasta que la inestabilidad local generada por la deposición se asimile al proceso de persistencia y sucesión del conjunto del prado.

Volvamos a la formación de un bosque. La destrucción de la vegetación arbórea anterior debióse a energía externa (huracán, excavadora) o a la acción, catastrófica, de energía acumulada en el ecosistema y desencadenada desde el exterior. Pensemos en un incendio forestal, cuyo equivalente, a escala de la biosfera, sería la ignición de los combustibles fósiles. La persistencia de un campo de cultivo requiere una explotación continua e impedir la invasión por malas hierbas y arbustos. Si se abandona, siempre habrá diásporas que acaben por reconstruir el bosque, dentro del cuadro de limitaciones que imponga el clima local.

¿Qué ocurre en el fitoplancton? La sucesión de un bosque tarda siglos; décadas dura la vida de un árbol. Pero el tiempo de generación de los organismos

del fitoplancton va de menos de un día a unos pocos días; en unas cuantas semanas se desarrollan sucesiones equivalentes al proceso de reconstrucción de un bosque. El enfriamiento invernal o cualquier racha de viento mezclan el agua y uniformizan las distribuciones verticales de nutrientes y organismos germinales. La sucesión comienza con el dominio de los organismos pequeños y de rápida multiplicación. La turbulencia decae lentamente, se estratifica el agua y les llega su vez a los organismos mayores, que suelen estar dotados de motilidad, cuyo metabolismo de crecimiento disminuye a medida que consumen los nutrientes.

Las regularidades no se limitan a sistemas compuestos por organismos vivos. En cualquier acúmulo potente de sedimentos se advierten por lo general ciclos de sedimentación. Todos los ciclos empiezan con material grueso y, lentamente, de forma gradual, se pasa a material de grano más fino. La siguiente transición de material fino a grueso es abrupta. La racionalización del hecho guarda relación con otra que vale también para las secuencias de fitoplancton. Una entrada de energía desde fuera mezcla el agua o transporta partículas de materia sólida; la regresión de la turbulencia se refleja en una sucesión planctónica que se ajusta a una explicación ecológica en términos de competición bajo condiciones variables, u otras, en el caso de los sedimentos, en el descenso gradual del tamaño de las partículas en deposición. Caben explicaciones similares para otros procesos de diferenciación geológica.

En cada uno de los ejemplos precedentes se advierte un punto de inflexión entre un período de procesos rápidos, dirigidos desde el exterior e impredecibles desde dentro, y un período de cambio lento y controlado desde el interior, dependiente en gran parte de la organización ya existente. Una descripción lapidaria diría que el sistema construye la historia durante el primer período, para registrar luego parte



GETTY IMAGES/IRVITA/ISTOCK

SUCESIÓN de la comunidad vegetal después de un incendio.

de ella a lo largo del segundo. Es difícil individualizar las cosas en la naturaleza, tal es el solapamiento y la combinación, a diferentes escalas, de los múltiples procesos que se desarrollan a ritmo muy dispar. Valga de ejemplo recordar la sucesión en las deposiciones del ganado a medida que va asimilándose en la sucesión global del prado.

Los ecosistemas están sometidos a la aportación de energía, cuya intensidad y periodicidad pueden considerarse aleatorias. Cada entrada se filtra por toda la organización y genera una respuesta relativamente lenta y más bien larga, según de qué organización se trate. Las fluctuaciones de los ecosistemas, por tanto, no son simétricas; su representación nos da una configuración en diente de sierra. Lo que rebaja la utilidad del análisis del cambio del ecosistema mediante la suma de ondas sinusoidales. Si las entradas estocásticas son frecuentes, en relación con el tamaño y la longevidad de los organismos importantes, pueden sumarse con más facilidad en una salida regular. Una organización adecuada puede convertir en fuente de organización mayor lo que en un ecosistema organizado de otro modo representaría un hecho generador, en potencia, de una catástrofe. La transferencia de energía entre distintas escalas difiere bastante en un medio fluido de lo que ocurre en un sistema organizado. Las oscilaciones simétricas solo podrían darse en sistemas compuestos enteramente por energía, algo que se aparta de la realidad del mundo.

Los sistemas de magnitud suficiente pueden analizar las fluctuaciones pre-

téritas y reconocer ritmos en ellas. Si se mantiene la regularidad y pueden más o menos anticiparse las futuras entradas de energía, se habrá hallado la manera de reducir las asimetrías en las respuestas a las entradas. En cuanto la vida reconozca la melodía, lo inesperado dejará de serlo tanto. Los ritmos anticipan hechos y proporcionan una ventaja obvia en la competencia y selección. A un nivel más personal y psicológico quizás ayuden a explicar los efectos tranquilizantes de la música que no carece de ritmo.

El modelo de sucesión y cambio, más general, permite una descripción sumamente simple de los dos períodos. El primer estadio, de cambio catastrófico, seguido de la rápida colonización de un espacio ecológicamente vacío por toda clase de oportunistas, con un uso despilfarrador de los recursos, puede describirse como el resultado de una mezcla rápida y total de los reactivos en una situación que admite un incremento máximo y rápido de la entropía, algo así como un gas que se expande y se mezcla en un depósito. El segundo período, la sucesión convencional, se caracteriza por la diferenciación local y el incremento del número de elementos estructurales distinguibles. A continuación, cada uno de los subsistemas componentes que se han diferenciado se comporta como un sistema abierto y, según la teoría, la cantidad de energía realmente intercambiada, o el correspondiente incremento de la entropía, decrece constantemente por unidad de biomasa total conservada. Esta biomasa sería una

medida de la información ganada por el sistema.

En el estado inicial no pueden señalarse distinciones. A medida que transcurre el tiempo decrece la tasa de recambio (*turnover*), aunque no en igual proporción en los distintos compartimentos, resultando de ello un enriquecimiento de la estructura. La información, u organización, se relaciona directamente con la posibilidad de distinguir divisiones en la biomasa, una de las condiciones de su diferenciación. El proceso histórico de diferenciación interna es esencial en la noción de sucesión, como reconocen los naturalistas. Pero la respetable sabiduría de los teóricos ha seguido otros derroteros y ha producido modelos matemáticos que pretenden enlazar las entradas y salidas de las piscifactorías, ha clarificado los desplazamientos de la estructura del ecosistema en relación con el grado de *stress* o de explotación a que se somete el sistema y con el desarrollo histórico del mismo. Los modelos al uso requieren aún de otro grado de complicación para acomodar las consecuencias del cambio histórico en una organización persistente, o las de su destrucción. Quizá no sea inoportuno afirmar que los modelos actuales lo son de «primera ley», y que lo que en realidad nos está haciendo falta son modelos de «segunda ley». De no darse este paso al frente, la mayoría de los ejercicios de modelación parecerán inútiles, recordándonos el aforismo lúdico de que, en ecología, cualquier expresión que sobrepase los 10 centímetros, es falsa.

La ecología, entre la vida real y la física teórica

En la búsqueda de un estatuto científico para la ecología, se sugiere una reinterpretación de la forma usual de introducir la noción termodinámica de entropía

Ramón Margalef

SE QUEJAN LOS ECÓLOGOS DE LA TRIVIALIZACIÓN QUE SUFRE SU DISCIPLINA EN los medios de comunicación, confundida con un sentimiento ambientalista hoy de moda. Parte de la culpa, sin embargo, podría recaer en la configuración aparente de la ecología, que se diría falta de coherencia interna y nervio teórico.

Conviene, digámoslo de entrada, considerar los organismos y los sistemas formados por estos en un ambiente de características definidas, los ecosistemas, como si de máquinas se tratara. O con mayor propiedad, como sistemas disipativos abiertos, al estilo de una llama o de un tornado. Organismos y ecosistemas desarrollan trabajo a partir de diversas energías, entre las cuales la más importante es la solar, que en la vida se convierte pronto en energía de los enlaces químicos. En los ecosistemas, además, no puede prescindirse de la energía del clima (viento, movimientos de agua). Este artículo parte de esas exigencias elementales, con un triple propósito.

En primer lugar, queremos señalar que hay dominios, dentro de la ecología, en los que la aproximación académica al uso, que suele valorar exageradamente la asimilación de los compuestos de carbono por los organismos y las relaciones entre depredador y presa, no basta para responder ni a lo que pide cualquier descripción teórica eficaz, ni a las exigencias prácticas de manipulación o intervención humana.

En segundo lugar, no resulta fácil para el ecólogo preparar balances correctos de entradas y salidas de energía para aquellos organismos que pueden utilizar un espectro energético muy amplio, incluidas las energías externas, o exosomáticas; estas energías suelen operar en un espacio periférico a los organismos, aunque generalmente interior al ecosistema, espacio del que las especies se apropian o asimilan en grado diverso. Se trata de un aspecto crucial. Pensemos, por ejemplo, en el retorno de agua a la atmósfera,

a través de las plantas de un bosque, es decir, en la energía de evapotranspiración. Este proceso de intercambio gaseoso puede organizarse a la manera de un conjunto de células de Bénard que estuvieran dotadas de una rigidez especial de origen histórico, mantenida, en este caso, por la posición de los troncos. (Las células de Bénard son celdillas convectivas con una geometría de prismas poligonales de eje vertical que se forman espontáneamente cuando una capa delgada de fluido, con una superficie libre y horizontal, se calienta por debajo.) Un modelo, quizá más general, de cooperación entre energías diversas está presente en la continuidad de la vida suspendida en el agua; la persistencia de individuos allí depende del retorno de elementos nutritivos a la parte iluminada de la columna de agua, que, a su vez, es función de los movimientos del agua, en remolinos o en otras formas de circulación.

En tercer lugar, según una importante línea de pensamiento que nos viene de la física teórica, para reconocer como información cualquier cambio asociado a una disipación de energía, se requiere un observador que levante acta. En propiedad, el observador será un organismo vivo, y lo que hemos llamado levantar acta, expresión sinónima de asimilar o integrar una información, acota probablemente lo más característico de la vida en su escala de dimensiones mínima: el cuanto de energía que se reconoce como el mínimo elemento de cambio y, por tanto, potencialmente de información.

Delimitemos ahora la situación. La ecología de las poblaciones ha alcanzado un desarrollo satisfactorio y ofrece un entramado teórico adecuado para entender las relaciones entre individuos de una misma especie o de diferentes especies; conocimiento



1. EN EL ECOSISTEMA, los individuos de distintas especies y cuyas funciones se entrecruzan de manera diversa, presentan ciertos rasgos comunes en sus «maquinarias» respectivas, que derivan de un parentesco más o menos lejano o de una compatibilidad probada a través de la historia. (Tomado de *Concealing Coloration in the Animal Kingdom*, 1909, de Gerald H. Thayer.)

que podemos luego aplicar, por ejemplo, tanto en una explotación racional, como en las tareas de conservación de especies amenazadas, selectas y definidas.

Situémonos a una escala superior a la anterior en varios órdenes de magnitud. En un nivel de carácter global y discontinuo con el precedente. Encontraremos allí los problemas que conciernen al efecto invernadero, los déficits locales de ozono en las altas capas de la atmósfera, las fluctuaciones climáticas pasadas y las que son esperables, así como sus efectos

previsibles sobre la biosfera. Se trata de cuestiones de planteamiento científico y resolución, cuando se ha logrado, recientes, en las que han intervenido la observaciones desde el espacio, el estudio de los indicios basados en isótopos y numerosos testimonios paleontológicos.

En medio de ambas escalas, la poblacional y la planetaria, existe un segmento que se caracteriza por el divorcio entre lo que dice saberse y lo que se es capaz de llevar a la práctica. Es el ámbito donde se sitúan las cuestiones concernientes a

la composición y la dinámica de la mayoría de los ecosistemas: bosques, ríos, prados, muchos aspectos de la agricultura, etcétera.

La exposición de la teoría ecológica desarrollada en los manuales académicos al uso suele ser correcta y aplicable al dominio individual y poblacional. Se analizan y presentan modelos sobre las relaciones entre organismos, aunque por lo común limitadas a dos: las que se establecen entre depredador y presa y las relaciones de competencia; ejemplos familiares del

fitosociología (o estudio jerarquizado de las agrupaciones vegetales y sus relaciones con el medio) y la biocenología (que estudia asociaciones de especies vinculadas por alguna función), estigmatizadas con una supuesta debilidad conceptual. Pero la ecología no se ha preocupado por renovar o reforzar el aparato teórico de las mismas, en lo que podía tener de aprovechable, sino que se ha limitado a dejarlas de lado.

Nada más necesario que acotar en los modelos, por simples que sean, los límites periféricos de los organismos dominantes. Las plantas vasculares producen madera, un material muy resistente a diversos agentes de descomposición, que sigue empleándose en el ecosistema como elemento de transporte y soporte incluso después de su muerte, amén de permitir que cada unidad superior desarrolle una forma diferente y adaptativa, perdurable a lo largo del tiempo. El tronco y las raíces constituyen, además, un banco genético relativamente estable, cuyas consecuencias se reflejan en la evolución lenta o peculiar de muchas estirpes arbóreas. Cuando algunos ecólogos han propuesto descomponer cada planta vascular en uni-

dades, equivalentes a los individuos que constituyen la unidad natural al uso en ecología animal, han logrado ampliar el campo de aplicación de algunos modelos matemáticos, pero rinden un flaco favor a la ecología, pues desvían la atención del auténtico problema: tratar al árbol como sujeto dominante en muchas de sus relaciones con otras plantas y con el medio.

Las plantas vasculares no son un caso singular. Corales y otros animales coloniales, insectos más genuinamente sociales (eusociales), estromatolitos, quizá los hongos y, por supuesto, la humanidad, ofrecen problemas muy parecidos y comparten idéntica importancia en la configuración de la biosfera. Se trata siempre de organismos dominantes en sus respectivos ecosistemas, que, por ello, tienden a deprimir la diversidad en sus niveles respectivos e incluso en otros próximos, como es palmario en las hormigas, los árboles y, no digamos, en la humanidad.

La apropiación del espacio periférico admite muchas modalidades y todas ellas influyen de manera generalmente muy importante en la vida de muchos más organismos, que se convierten en clientes, en simbioses explotados e in-

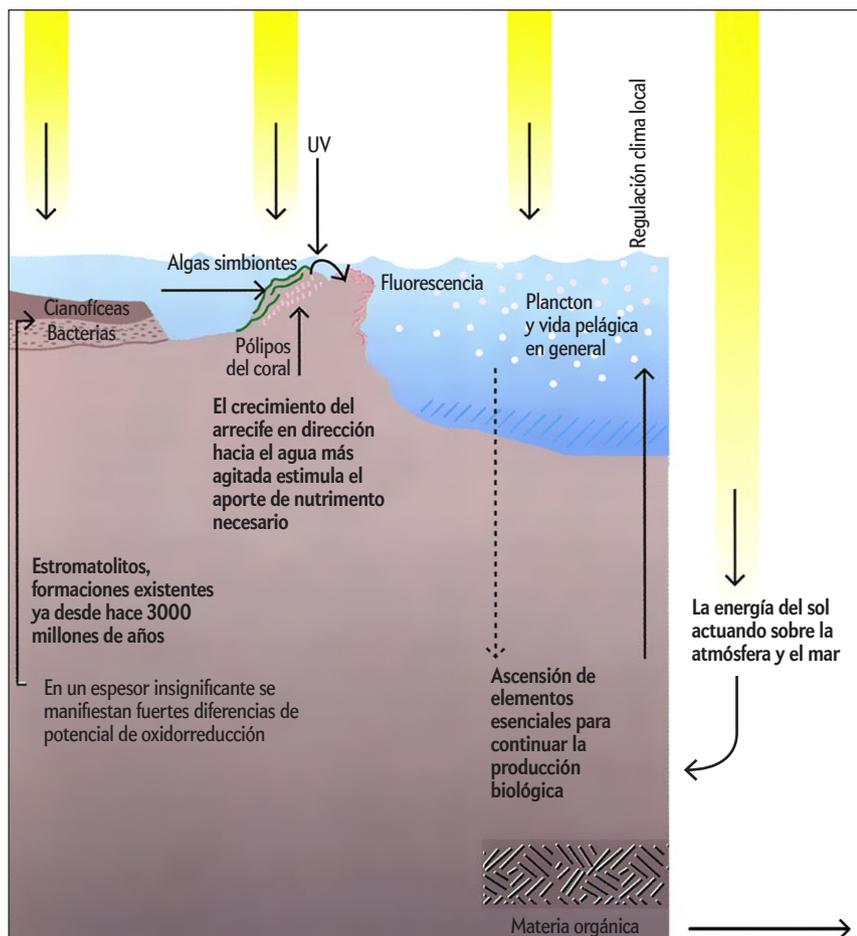
cluso en comensales o parásitos estrictos. Hay que tener presente que toda la organización que se establece mediante tales relaciones tiene una expresión espacial, que contribuye a organizar el espacio en todo ecosistema.

Existe reticencia a salir de las relaciones binarias más sencillas (depredador-presa, por ejemplo) y pasar a contemplar la interacción simultánea entre muchas entidades. Es una incomodidad como la que sienten los físicos ante el problema de los tres —o más— cuerpos. El caso es que se ha descuidado el análisis del significado del espacio periférico de los organismos y de las energías que en él operan. En efecto, los ecólogos han venido ciñéndose al cálculo de la energía almacenada en los materiales sintetizados o en los alimentos ingeridos, medida con calorímetro, y, acaso, la energía invertida en la respiración. El espacio y la distancia no solían entrar en los modelos de poblaciones interactuantes. Dicho de otro modo, los ecosistemas no acababan de considerarse como sistemas físicos.

Recordemos, a este propósito, las dificultades encontradas por los enfoques termodinámicos. A nadie se le ocurría si habría en ecología un correlato de la aceleración, que era lo que cabalmente cabía esperar como respuesta a una fuerza (la producción biológica) más o menos constante, o por lo menos incesante, ni si debíamos admitir que las tendencias al cambio de los ecosistemas —reflejado, por ejemplo, en el fenómeno de la sucesión de las comunidades— se ajustaban a algún principio variacional. Lo chocante del caso es que en 1937 Vito Volterra (1860-1940), el que fuera principal introductor del estudio de las relaciones binarias, había sentado ya un precedente. Poquísimos ecólogos se enteraron de su empeño y, muchos menos, se aprestaron a someterlo a prueba.

H. T. Odum, el ecólogo que mayor esfuerzo ha dedicado a descifrar la circulación de energía y el clima energético que reina en los organismos y su periferia, ha recibido duras críticas. Vale la pena recordarlo cuando algunos proponen la idea, supuestamente novedosa, de los organismos como ingenieros de los ecosistemas, es decir, que operan sobre el entorno y orientan de diversas maneras las energías que allí fluyen.

En mi opinión hay que ir más hondo. Ha llegado el momento de tomar seriamente a organismos y ecosistemas como



sistemas físicos. La vida, fenómeno cósmico, aparece asociada o se manifiesta en sistemas físicos caracterizados por una gran complejidad estructural, explícita en sus componentes últimos, en su miniaturización: cada molécula cuenta. Son máquinas, sistemas mecánicos, a escala molecular. Quizás, andando el tiempo, podamos intentar fijar un límite mínimo a esta clase de sistemas físicos, cifrado en la cantidad de materia que basta para atribuir o dar significado a nueva información.

Esta aproximación física debe completarse con un enfoque histórico e informático. La agregación de nueva información es un proceso histórico. La vida es inseparable de la historia, desde los virus, que ocupan secundariamente el nivel inferior de complicación. La evolución sigue un curso histórico; el desarrollo de cada organismo es un proceso histórico. La propia sucesión ecológica representa la integración, a lo largo del tiempo, del devenir de los organismos de especies distintas que, en determinados aspectos, se complementan unos a otros en sus funciones.

El recurso a la informática, de la mano de los avances en física, aunque permite acometer un planteamiento conceptual más riguroso de la ecología, no importa tanto porque resuelva los problemas, cuanto porque plantea otros, da una visión panorámica de la sucesión de complejidades y ofrece un atisbo de lo que podría aparecer con impresionante armonía. Convirtiéndose, además, en una eficaz lectura complementaria de la descripción que aporta la biología molecular.

Sabido es que durante siglos se creyó que las especies surgieron o se crearon cada una de forma independiente. Desde Darwin, por lo menos, se acepta que la cadena de antepasados y descendientes expresa el resultado de la evolución. Cada especie puede caracterizarse como un sistema informático, con su circuitería («hardware») y su programación («software»), diseñadas a escala molecular, y repetidas en un gran número de copias que no son ni permanecen idénticas.

A una escala mayor, se mezclan y combinan entre sí poblaciones de organismos de distintas especies. Este nivel de organización coincide, a grandes rasgos, con el de nuestra observación macroscópica. Podemos aceptarlo como nivel de ecosistema. Nuestros órganos están adaptados para vivir en ese marco de referencia, en el que nos sentimos integrados. En el ecosistema, los individuos, de distintas especies y cuyas funciones se entrecruzan de

manera diversa, presentan ciertos rasgos comunes en sus «maquinarias» respectivas, que derivan de un parentesco más o menos lejano, o de una compatibilidad probada a través de la historia, posibilitan su interacción y explican ciertas relaciones compatibles de tamaño y función.

La actividad de los sistemas físicos y su capacidad como portadores de información guardan relación con su escala de dimensiones. Los virus miden generalmente entre 0,05 y 0,02 μm (un micrómetro es la millonésima de metro); y, en otras unidades, las dimensiones indicadas son entre 50.000 y 200.000 $\times 10^{-10}$ m. En el átomo de hidrógeno, el diámetro que define el espacio dentro del cual los electrones pasan el 99 por ciento de su tiempo es, aproximadamente, de $0,5 \times 10^{-10}$ m. El radio del núcleo de dicho átomo es unas 100.000 veces menor que el del átomo mismo. El hidrógeno es el átomo más pequeño. La densidad de los núcleos atómicos es algo menor que la de los protones o de los neutrones, que es de $2,8 \times 10^{14}$ gramos por centímetro cúbico; la de los electrones puede considerarse como millones de veces mayor.

Estas cifras nos dan una idea de la magnitud de las escalas implicadas y el grado de miniaturización que consienten, con su posible complicación, los mecanismos moleculares. Con ese fin se ofrecen aquí. Todo ello tiene que ver con las relaciones de tamaño entre los seres vivos y las estrellas, y con sus respectivos estados de fluidez. Pero ¿y con la información? Los organismos manejan magnitudes de átomos para arriba, con algunas restricciones. Aunque la evolución de las funciones físico-químicas de los organismos ha incorporado, como necesarios, átomos mayores que los más frecuentes, su participación, más escasa, va unida a una especificidad funcional y, por ello, tienen un alto valor informativo. En efecto, la naturaleza tiene un aspecto dual, el de la materia condensada —archivo de información, en potencia al menos— y la energía. Materia y energía son intertransformables, de acuerdo con la famosa ecuación einsteiniana, $E = mc^2$. La energía no soporta estáticamente la información, aunque puede transmitirla a distancia, al interactuar con otros sistemas materiales apropiados. La estructura física del mundo impone restricciones fundamentales a las dimensiones mínimas de los organismos y de sus estructuras.

A una escala mayor observamos que los cambios materiales son la respuesta a

fuerzas: una fuerza constante, pensemos en la producción primaria de los organismos fotosintetizadores, determina una aceleración, pero raramente se habla de aceleración o deceleración en ecología. No obstante, su interés en determinados dominios resulta inmediato. Sea el caso de la diversidad, como expresión del número de especies y abundancias relativas de las mismas en determinado espacio. Cualquier aceleración «devora» la diversidad biológica, mientras que la deceleración permite que aumente. De ello, y de otros fenómenos comparables, se infiere la necesidad, o por lo menos la conveniencia, de que la ecología busque en la física una fuente de inspiración.

Veámoslo en la termodinámica. Desde la primera mitad del siglo pasado, se acepta que, en cualquier sistema dotado de cierta complejidad, no es posible invertir todas las trayectorias de las reacciones. O lo que es lo mismo, la naturaleza se reserva un derecho de irreversibilidad que impide que se juegue indefinidamente con un sistema llevándolo primero en un sentido y luego en el inverso, produciendo un trabajo neto de manera «gratuita» y quedando todo al final como estaba en un principio. Hay diversos modos de presentar esta cuestión, y se acepta como conveniente definir y cuantificar una variable imaginaria, llamada entropía, que aumenta con los cambios y da una medida de la irreversibilidad referida. Se dice que la entropía mide el desorden molecular. La entropía aumenta cuando acompaña la ejecución de un trabajo. Se dice que el inevitable aumento de la función de entropía condiciona que el mundo tenga, fatalmente, los días contados, hasta alcanzar una situación que ya no consienta más diferenciaciones eficaces. Esta manera de ver se puede asociar con creer que la gran explosión («big bang») contribuyó con una heterogeneidad potencial al principio, preñada de la posibilidad de aumentar mucho la función de entropía, siguiendo un camino escogido en cada momento entre muchas posibilidades. Esta trayectoria es única y se actualiza a través de un trabajo físico realizado en el universo tal como lo vemos.

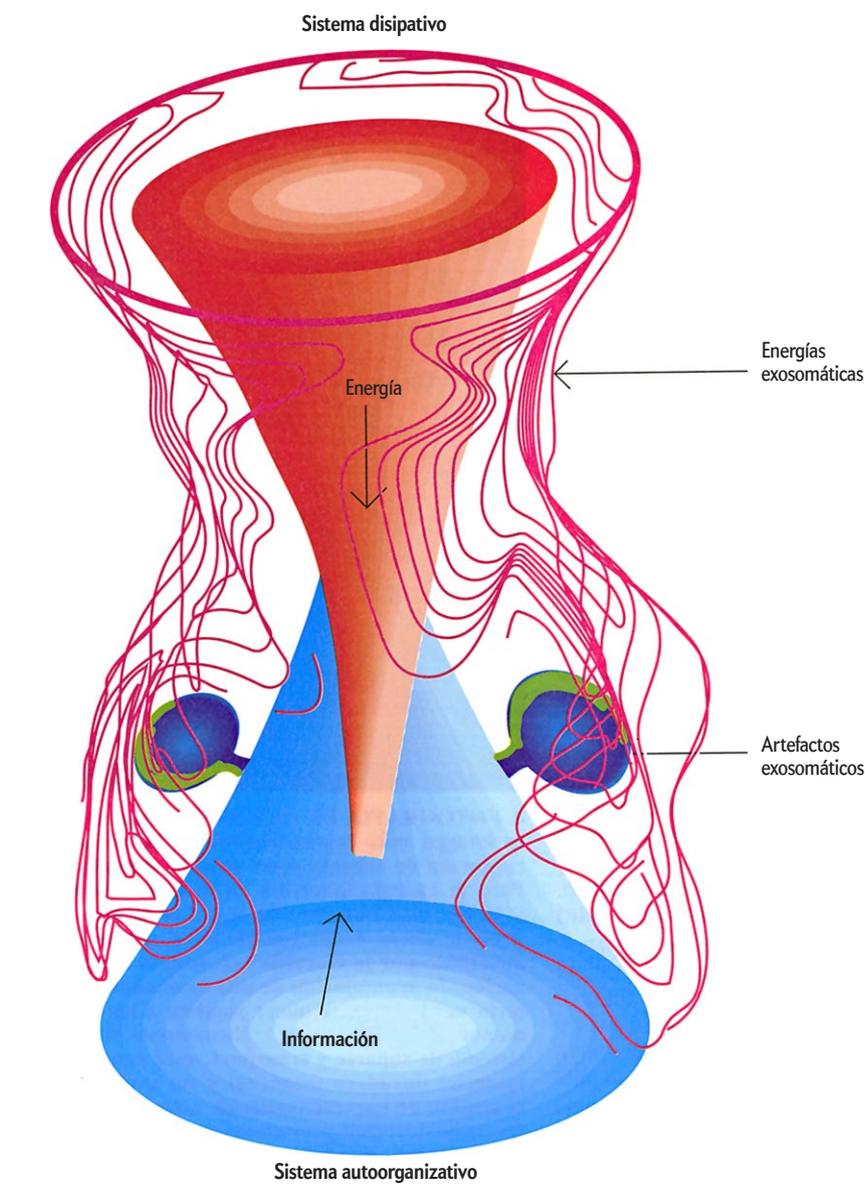
Ahora bien, ningún acontecimiento pasa sin dejar huella. Y, por supuesto, lo que, por un lado, se contabiliza como un aumento de la función de entropía, se puede reconocer, en otro aspecto, bajo la forma de alguna modificación en la estructura material en cuyo seno se ha

producido el cambio irreversible, es decir, la creación de historia. El truco para aumentar la organización propia consiste en hacerse el centro o el escenario de un proceso irreversible, importar material «más ordenado» y expulsarlo «menos ordenado», y aprovechar la diferencia entre las ordenaciones respectivas de entrada y salida para conseguir algún trabajo, como en una máquina de vapor o en un motor de explosión, o para aumentar la riqueza de estructura, o la «información» del sistema local.

Para mantener y aumentar la información que contiene, un ordenador ha debido disponer de un suministro de electricidad, que equivale a un aumento de la entropía del sistema más amplio. Para fabricar el aparato, hubo que disipar energía; la introducción y manipulación de datos requieren nuevo consumo de energía eléctrica -un flujo de electrones. Todo ello va unido a un aumento de la entropía del universo, pero puede considerarse irrelevante: si no aumentara en este menester, aumentaría en cualquier otro cambio, de menos sustancia que nuestro programa, según solemos creer.

Organismos y ecosistemas adquieren y conservan su información, así como las características y propiedades que deben a la misma. Constituyen también el centro de cambios que se manifiestan en forma de un aumento de entropía en un espacio que abarca, además de los organismos, todo un sistema periférico, si no a este de manera más particular. Se ha repetido hasta el límite la expresión de Erwin Schrödinger según la cual los organismos se alimentarían de entropía negativa. Para nuestro propósito, esto indica que la entropía calculable sobre la irreversibilidad de las reacciones que tienen lugar en los organismos, y no solo en ellos, también en su periferia, se recupera en forma de un aumento de información, o posibilita el aumento de su organización. No se puede asegurar formalmente que existe una información que no se utiliza. Manifiéstase la información genética cuando opera sobre ella la selección natural, que ejecuta el experimento decisivo.

El número de posibilidades de aprovechamiento de la información que se ofrece es infinito. Sería razonable formular un principio de optimización en el sentido de postular que la vida se caracteriza por una selección y evolución en todos los niveles, hacia la consecución de las estructuras y formas de organización que hacen probable —y esto se pone a modo de ejemplo especulativo— un cambio más favorable en



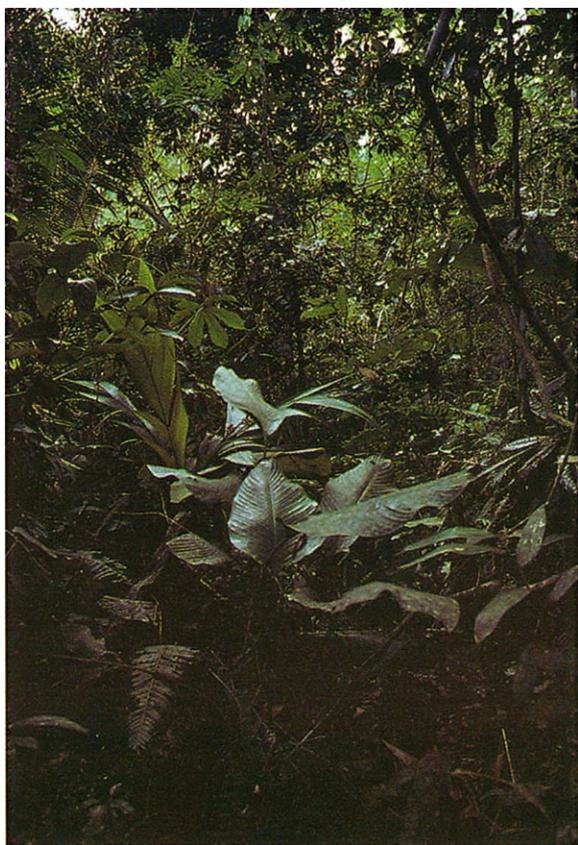
3. CONJUNCIÓN O ACOPLAMIENTO de un sistema disipativo con un sistema autoorganizativo. Ambos sistemas se superponen desigualmente: el sistema digestivo es «más disipativo», el sistema nervioso es «más autoorganizativo»; esta diferencia se extiende a la organización infracelular. El mismo contraste prosigue en los ecosistemas; en el entorno de los individuos, se extiende un espacio en el que son efectivas las energías que llamamos exosomáticas y donde se pueden situar construcciones y artefactos exosomáticos, como los fabricados por nuestra especie, pero también los arrecifes de coral y los termiteros, por ejemplo. Una llama es ejemplo de una estructura disipativa que, por alcanzar alta temperatura, apenas consiente avanzar en la vía de la autoorganización; son dificultades de otro tipo las que quitan poder organizador duradero a un tornado.

imaginarios trueques futuros de entropía por información. Un principio variacional quizás equivalente al de optimización, y aplicable a un ecosistema, podría tomar la forma de describir la trayectoria de que, en un tiempo mínimo, lleva a unas proporciones finales y estables (expresivas de la máxima información global) de las especies componentes. Volterra propuso una elegante fórmula aplicable a la ten-

dencia esperable en la composición por especies de un ecosistema, que se manifestaría a medida que pasa el tiempo.

$$A = \int - \sum_{n=1} a_i N_i \log N_i dt$$

A través de estos razonamientos, u otros del mismo tenor, llegamos a una cuestión fundamental: ¿qué es lo más importante en los procesos de autoorga-



4. FOTOGRAFÍA DE UNA SELVA TROPICAL, sin duda la imagen más representativa de la eficacia de la captación de energía solar para la síntesis química. Pero la energía invertida en la ascensión del agua y de los nutrientes en ella disueltos es aún mayor y procede de la evapotranspiración. Parte del calor absorbido por la clorofila refuerza la evapotranspiración; la acumulación de una gran cantidad de materia verde permite hacer sombra a las plantas de menor altura y competir eficazmente con ellas. El sistema de soporte y transporte está constituido por material duradero (madera) y ha evolucionado en el sentido de hacerse resistente a los múltiples agentes de destrucción prehumanos, aunque no al hacha, ni a la sierra mecánica ni al fuego intencionado.

nización que se realizan en organismos y en ecosistemas? Cada situación demandará su respuesta. En términos generales puede tener valor el modelo o la conjetura que presenté hace muchos años, según la cual la parte que se renueva más rápidamente en un ecosistema sustenta las estructuras próximas que tienen una tasa de renovación más baja. Lo que equivale a decir que la parte con menos información, en relación con la velocidad con que aumenta o se «produce» entropía, alimenta a la parte que ya se caracterizaba por una mayor densidad de información.

Si este principio fuera cierto, aumentaría con el paso del tiempo el gradiente de la densidad de información, desde la periferia o parte de más intenso metabolismo, en organismos y ecosistemas, hasta las partes cuya base material se renueva más lentamente y que forma el centro de acumulación y de reserva de información. En tal caso, el principio de la entropía no es un factor de uniformización del universo, sino todo lo contrario: es garantía de su diferenciación y de su progresiva organización. Esta regularidad que formulé de manera provisional y que ahora me sigue pareciendo aceptable es lo que K. Matsuno llamó en 1978 el «principio de Margalef», con referencia al ecosistema, un honor inmerecido, porque tal especu-

lación surge por necesidad en cualquier intento de explorar la operación de los principios físicos en la vida y en los organismos.

Los organismos que controlan fuertemente el mundo circundante, desde el punto de vista energético, desarrollan una corteza de topografía ideal complicada en la que a las energías exosomáticas se corresponden órganos exosomáticos, desde los utensilios más simples, extensión de los apéndices del cuerpo, hasta los robots y los llamados organismos de segundo orden, con evolución propia (vehículos, instrumentos musicales, máquinas herramientas y ordenadores).

La ventaja del superviviente no está en que pueda dejar más descendientes, sino en que puede mantener mayor información efectiva sobre el tiempo, asociada a una «producción de entropía» relativamente menor, lo cual puede significar producir menos descendientes. El principio que L. van Valen denominó en 1973 de la Reina Roja toma su nombre de un personaje de *Alicia en el país de las maravillas*, quien declara que hay que correr todo lo posible para mantenerse en el mismo sitio. Este correr más significaría generar mayor entropía. Pero concuerda mejor con los datos disponibles aceptar que la evolución en condiciones relativamente

estables y persistentes de competencia intensa conduce a una gran parsimonia en el metabolismo y en la procreación. El correr solo se justifica en cancha abierta, es decir, cuando es posible desarrollar mucho trabajo y no hay competidores. Cuando el aumento de entropía contribuye muy poco a la competencia, porque hay muchos recursos, se manifiesta la estrategia del despilfarro. Que puede tener también otro sentido: impedir que otros utilicen el recurso. Globalmente parece razonable admitir que la vida elige el camino de la parsimonia.

Existen condicionamientos que a menudo se olvidan. La adición de la misma cantidad de información a sistemas distintos enriquece más a aquellos sistemas que, para empezar, ya contenían mayor información. Las informaciones no se suman, sino que se multiplican. El habernos acostumbrado al uso de ordenadores y de sus programas nos convence fácilmente de que una «unidad» de información vale más si se introduce en un programa ya muy complicado que si se introduce en otro más simple. De manera que los sistemas —organismos— mayores disfrutaban de ventaja.

Estos últimos párrafos conducen a proponer que los sistemas físicos heterogéneos, y probablemente todos lo son, están diferenciados a lo largo de un gradiente entre una parte más disipativa, que realiza trabajo y, por tanto, contribuye a un aumento general de entropía, y una parte autoorganizativa, mantenida o pagada por aquélla. Una llama, un tornado, son sistemas disipativos, cuya estructura es fugaz. La alta temperatura que existe en la llama no es propicia para la acumulación de estructura o información. Si recordamos la expresión de la entropía, en ella entra la temperatura absoluta: una acumulación progresiva de información solo es posible a temperatura relativamente baja.

La noción de sistema termodinámicamente abierto, que intercambia materia y energía con el mundo exterior, de manera que adquiere y mantiene estructuras, idea desarrollada por Ilya Prigogine y su escuela, resulta perfectamente aplicable a los sistemas vivos. Lejos del equilibrio termodinámico, se crean nuevos estados de organización. Complementario de este aspecto disipativo es su aspecto autoorganizativo o autopoyético, capaz de recuperar, en información persistente, una fracción *progresivamente* creciente —y esto puede ser lo más característico de la vida y de su evolución— del equivalente de la entropía producida. Quizás es mejor

hablar de aspectos de un mismo sistema que de sistemas diferentes, porque se hallan íntimamente superpuestos, aunque es indudable que en ciertos territorios de los organismos predomina el aspecto disipativo y, en otros, el autoorganizador.

A pesar del adverbio subrayado antes, creo que es difícil decidirse a favor de un progreso en el sentido de mera complejidad morfológica creciente que se le ha venido concediendo a este concepto desde la *Naturphilosophie* alemana y que es usual en los escritos de Hegel, Spencer, Bergson, Teilhard de Chardin y otros.

El estudio de los ecosistemas proporciona muchas imágenes del acoplamiento entre un sistema disipativo y un sistema acumulador de información, aunque sus fronteras, en la medida en que existan, no estén muy definidas. Esto explica las dificultades que han tenido los ecólogos en su deseo de contabilizar las partidas que deben introducir en sus modelos.

Tradicionalmente, los ecólogos han contabilizado las energías y el trabajo a través de la fisiología. Por ejemplo, puede medirse el metabolismo, o bien apreciar en un calorímetro el trabajo realizado en joules en un material sintetizado. Si hablamos de las plantas vasculares terrestres, conviene pensar no solo en la energía luminosa, sino también en la energía de la evapotranspiración. Igualmente, en la humanidad actual, a la energía de los alimentos ingeridos hay que añadir la exosomática que mantiene nuestra civilización y permite una gran acumulación, también exosomática, de información, en forma de la reorganización del paisaje y de la creación de miríadas de artefactos.

La esperanza de desarrollar modelos energéticos correctos y sencillos se esfuma, en parte, porque, como saben los ingenieros, la conversión de la energía útil varía según la calidad inicial de la energía disponible y las características de la máquina en la que se desarrolla el trabajo. Existen grandes dificultades para calcular la energía invertida en los procesos ecológicos e integrarla sobre el tiempo. Pero así son las cosas.

Parece indiscutible la propensión a recuperar, como información, en el lado autoorganizativo de la maquinaria de la vida, una fracción del equivalente a la entropía asociada con el proceso disipativo periférico, que proporciona la energía para todo cambio. Siempre debe darse esta recuperación o conversión de entropía en información, aunque la tasa

de conversión varíe según el tipo de máquina y haya razones para creer en la existencia aquí de un sentido profundo de la evolución.

Ello nos lleva a profundizar en el significado de la selección natural biológica. Ofrece la oportunidad de maximizar la recuperación de entropía en términos de información. Lo que se manifestaría tanto en la sucesión ecológica como en la secuencia de generaciones en una especie. Puesto que la evolución se da, las especies no pueden existir sin evolucionar. Me atrevería a añadir que, si la sucesión existe —y ello parece fuera de toda duda—, los ecosistemas tampoco pueden permanecer a la vez activos y de composición constante. Las sucesiones en el plancton pueden representarse por aceleraciones o deceleraciones, gobernadas por un sistema disipativo externo y un sistema de covariaciones que expresa el grado de autoorganización interna del sistema.

La manifestación de secuencias sucesionales o de desarrollo es como una *vis a tergo* que mueve a los sistemas según direcciones que no se pueden recorrer en sentido inverso: el crecimiento individual acaba con la muerte, pero no con un decrecer, y la sucesión ecológica suele rematarse por alguna catástrofe —fuego, clima, etc.— pero raramente por una reorganización desorganización gradual. Por supuesto, la alternancia entre la modificación gradual y la relativa brusquedad de cambios irreversibles no es exclusiva de los sistemas que llamamos vivos, como prueban la dinámica de fluidos y, a una escala más lenta, la historia de la corteza terrestre. La combinación de transmisión de información, autoorganización, copia y selección natural asimila constructivamente la muerte.

Descendiendo al nivel o escala mínima de los acontecimientos, uno se siente tentado a buscar inspiración en las especulaciones de los físicos, aunque siempre se puede dudar de si las analogías son válidas o simplemente son impuestas por la manera de funcionar de nuestro cerebro, que sin duda evolucionó más como órgano de supervivencia que para resolver los enigmas que nos planteamos. A un científico de especialidad ajena le llama la atención e intenta comprender la insistencia de los físicos en los problemas de la indeterminación. Se formulan en relación con un proceso energético —un fotón que circula— y su manifestación en un momento posterior —el fotón manifiesta su presencia o su paso en un lugar o en otro. El quid del asunto parece estar en

que no se puede afirmar dónde ha ido a parar hasta que un observador adecuado levanta acta.

Una de las ilustraciones divulgadoras de este conflicto se expresa por el experimento imaginario del gato de Schrödinger, que no se puede decir vivo o muerto (o 50 % vivo y 50 % muerto) hasta que no se ha abierto una caja dentro de la cual se hallan, próximos, un sistema disipativo (una fuente de partículas y un amplificador mecánico asesino) y un sistema que a todos los efectos prácticos funciona como receptor de la información: el gato, vivo o muerto. Las consideraciones a que da lugar se pueden desarrollar hasta llegar a postular una base consistente de la teoría de la medición. El punto clave es que se sabe que se ha producido cierto efecto, pues el sistema disipativo ha funcionado, pero el resultado no se conoce y, por tanto, no se puede tratar como información adquirida. Los físicos estiman que no se puede hablar de información hasta que algún observador haya levantado acta. Solo entonces sabremos si el gato está vivo o muerto. Un aumento de entropía en el sistema disipativo puede reflejarse en algún cambio en el sistema autoorganizativo; pero, ¿cuál es la condición para que se considere como un aumento de información?

¿Qué grado de percepción, conciencia o funcionalidad se requiere? La opinión de los físicos indeterministas es que nunca se puede dar por segura la conversión de un acontecimiento energético (disipación de energía) en información, si no hay un observador o no se vislumbra alguna propiedad reconocible en el futuro del sistema que experimenta el cambio. Esta visión moderadamente indeterminista resulta compatible con lo que sabemos de la vida y también con las posibilidades asociables a un mundo abierto, del que todavía se pueden esperar muchas cosas. No sería el menor beneficio el de contribuir a mover algo los programas y las perspectivas de la ecología actual, que de momento parecen oscilar entre lo lúgubre y lo comercial.

PARA SABER MÁS

Evolution of dissipative system: A theoretical basis of Margalef's principle on ecosystem.

K. Matsuno en *Journal of Theoretical Biology*, vol. 70, págs. 23-31, 1978.

Teoría de los sistemas ecológicos. R. Margalef. Universidad de Barcelona, 1991.

Organisms as ecosystem engineers. C. G.

Jones, J. H. Lawton y M. Shachak en *Oikos*, vol. 69, págs. 376-386, 1994.

Termodinámica y ecología

Los cambios que se dan en los ecosistemas son de dos tipos: uno, gobernado por la termodinámica clásica, conduce a distribuciones uniformes; el otro origina sistemas más heterogéneos y es estudiado por la termodinámica de sistemas abiertos

Ramón Margalef

SEA UN ECOSISTEMA PLANCTÓNICO. La radiación solar de las capas de agua iluminadas proporciona energía reductora a los cloroplastos de los productores primarios; en el interior de las células aparecen compuestos reducidos de los elementos biogénicos (C, N, S). Las estructuras materiales del organismo se hunden en el agua y aportan energía reductora hacia las profundidades, donde se liberan la materia orgánica y materiales reducidos (amoníaco, metano, sulfhídrico). La combinación de la luz y la gravedad definen un eje principal de organización, casi vertical, que presenta, entre otras propiedades químicas y bioquímicas, un gradiente de potencial de oxidación-reducción y un flujo de electrones en el agua opuesto al flujo neto de materia orgánica.

También en los ecosistemas terrestres, la luz y la gravedad definen y configuran un eje vertical en la organización. Un árbol es comparable con un ecosistema planctónico. Las unidades de producción, en este caso las hojas, se mantienen en un conjunto y están unidas a un sistema de transporte que aportan los organismos.

Cuando un ecosistema trabaja bajo una presión o estrés foráneo, las respuestas que se generan son de dos tipos: los elementos recorren sus ciclos más deprisa y una fracción de los elementos incluidos en el ciclo quedan fuera de él, o se descargan en los límites, o a lo largo de trayectorias externas, a veces inmovilizados en el interior del mismo sistema. Los lagos eutróficos, los sistemas de surgencias marinas y los propios sistemas agrícolas

sometidos a tensión ceden oxígeno y nitrógeno a la atmósfera y carbono orgánico y fosfato al sedimento o al suelo. Este mismo mecanismo ha funcionado con eficacia a lo largo de la historia entera de la vida, permitiendo la formación de la atmósfera terrestre a partir de la primitiva biosfera.

La luz y la gravedad son dos fuerzas que intervienen en la biosfera. No sólo conducen a una diferenciación vertical, sino que constituyen también la base de un mecanismo de transporte. En este sentido, el conjunto de la biosfera, que podría imaginarse como una película que cubriera el planeta, comparte muchas de las funciones de un modelo general de membrana biológica.

En los ecosistemas acuáticos, la sucesión conduce a la subdivisión de la columna vertical a través de múltiples discontinuidades. El proceso de diferenciación de una termoclina es un excelente ejemplo de estructuras que se autopotencian. En un lago, una situación algo complicada, pero usual, incluiría los siguientes compartimentos: atmósfera, epilimnion, hipolimnion, monimolimnion y sedimento. Esta estructura, a medida que se desarrolla, frena la tasa de recambio general y aumenta la segregación de las especies y la riqueza en detalle de la organización. Probablemente el desarrollo de esta organización frene el cambio de la razón entre el incremento de entropía y la cantidad de información o de organización acumulada para el futuro.

A lo largo del eje vertical tenemos un gradiente pronunciado, expresión de la energía disponible para crear y mantener una organización más bien rica, en forma

de sistema disipativo. El plano horizontal es esencialmente distinto, y es apropiado modelar o concebir el ecosistema entero como si estuviera formado por una gavilla de columnas paralelas y comparables. En cualquier modelo que pretenda ser realista, la sección de cada columna vertical no puede ser infinitamente pequeña. La entrada de energía externa requiere una superficie mínima, relativamente pequeña en el caso de las olas, mucho mayor en los patrones marinos de la circulación asociada a las surgencias. Quizás ilustre comparar el ecosistema con una batería de tubos de ensayo dispuestos en paralelo en los que se esté llevando a cabo una reacción de Zhabotinskii; el conjunto puede llegar a marcar un ritmo. En el caso del ecosistema oceánico, el ciclo diario da lugar, al menos, a una onda en la intensidad de la producción primaria, que se refleja en la distribución de muchas propiedades en cada una de las columnas. Otra limitación en el tamaño de las columnas unidad del modelo depende de la presencia de animales capaces de migrar horizontalmente, generadores de un transporte y una diferenciación horizontales, entre otros factores.

Podemos asimilar cada columna vertical elemental de un ecosistema a una cuerda tensa y bien afinada. Al vibrar, se propagan las ondas a su alrededor y a través de cualquier plano horizontal. Los ritmos diarios, o anuales, del ecosistema generan ondas con distintas propiedades (químicas, bióticas, etcétera) que se desplazan a su alrededor. Las ondas internas de los ecosistemas acuáticos no se limitan a la temperatura y al movimiento del agua. La heterogeneidad horizontal que

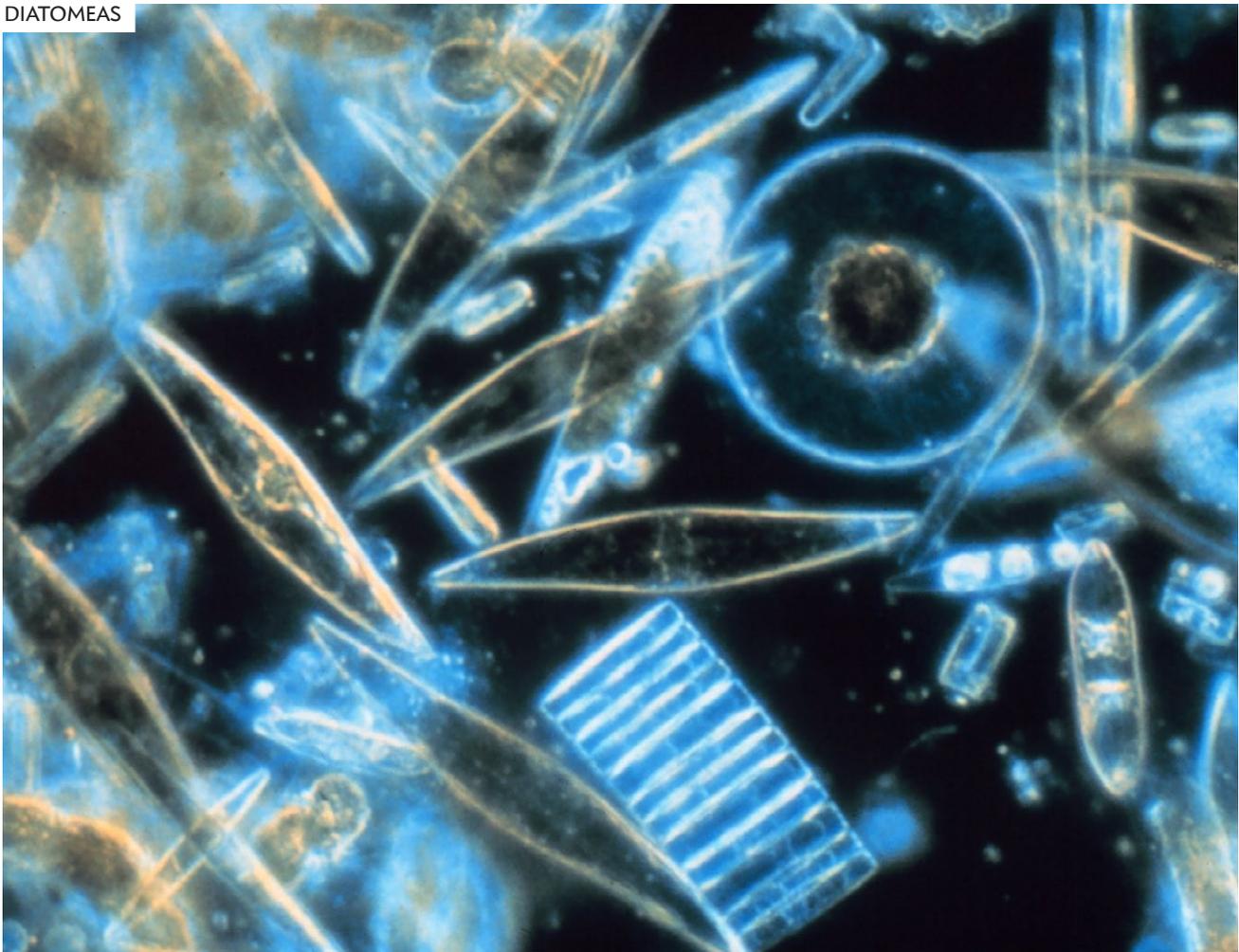
se desarrolla por interacción horizontal se muestra siempre menos clara que la organización vertical. Un ecosistema acuático equivale a un experimento de Zhabotinskii realizado sobre un plato. La falta relativa de determinación a lo largo del plano horizontal, a diferencia de la organización vertical, más rígida, explica los patrones fugitivos y aparentemente estocásticos que hacen tan difícil, y a la vez tan apasionante, el análisis de los transectos horizontales a través de las aguas de un lago o del océano. A menudo, la heterogeneidad que se observa a lo ancho de un plano horizontal permite reconocer un modelo en el que se distinguen dos partes topológicamente diferenciadas. Una parte son manchas discontinuas de agua más mezclada o turbulenta, poblada de organismos oportunistas que podrían considerarse representantes de los primeros estadios de una sucesión. El retículo, o panal, que rodea a estas manchas presenta, respecto al agua, un carácter más estable y, respecto a la sucesión, un carácter más avanzado, con estructuras más ricas

y con movimientos más regulares de los organismos. Como suele ser habitual en la organización de la biosfera, las estructuras de distintos tamaños se combinan y solapan a diferentes escalas, desde la menor de las manchas al mayor de los bucles de la circulación marina.

Los cambios que se dan en los ecosistemas son de dos tipos. Uno discurre por medio de importantes entradas de energía procedente del exterior y conduce a distribuciones más bien uniformes, un resultado que podría predecirse a partir de la termodinámica elemental. En otros senderos de cambio, la energía también se degrada, pero, al mismo tiempo, la segregación de los reactivos, o de lo que quede de ellos, va en aumento, y el sistema se hace más heterogéneo. Los biólogos se fascinan ante esta modalidad de cambio, relativamente lento y en deceleración. Curiosamente han asociado este tipo de cambio con la idea de progreso. Quizá porque discurre en contra de ciertas tendencias atribuidas a los sistemas físicos. En cualquier caso,

se encuadra en el área de estudio de la termodinámica de sistemas abiertos lejos del equilibrio. La forma principal de estar fuera de equilibrio es dividir cualquier organización en individuos y poblaciones discontinuas, algo que la vida ha efectuado desde un principio. El estudio del plancton ofrece ejemplos muy instructivos y sugiere aproximaciones positivas. Muestra también que las dimensiones vertical y horizontal no son comparables en cuanto concierne a la organización de los ecosistemas. La organización vertical puede responder al estrés por medio de un comportamiento oscilatorio. Si el ecosistema se descompone idealmente en numerosas columnas verticales adyacentes, el cambio horizontal se propaga de una columna a la otra en forma de ondas. La tendencia natural se orienta hacia la segregación local a lo largo del plano horizontal. Sin embargo, las entradas de energía pueden discurrir en contra de esa tendencia, pueden potenciar el transporte horizontal y dar lugar a sistemas altamente reactivos

DIATOMEAS



PROF. GORDON T. TAYLOR, STONY BROOK UNIVERSITY, DOMINIO PÚBLICO

De la complejidad en la ciencia

Reseña de lo tratado en el simposio celebrado en Montpellier, del 9 al 11 de mayo de 1984, bajo el lema de «La ciencia y la práctica de la complejidad», organizado por la Universidad de las Naciones Unidas.

Ramón Margalef

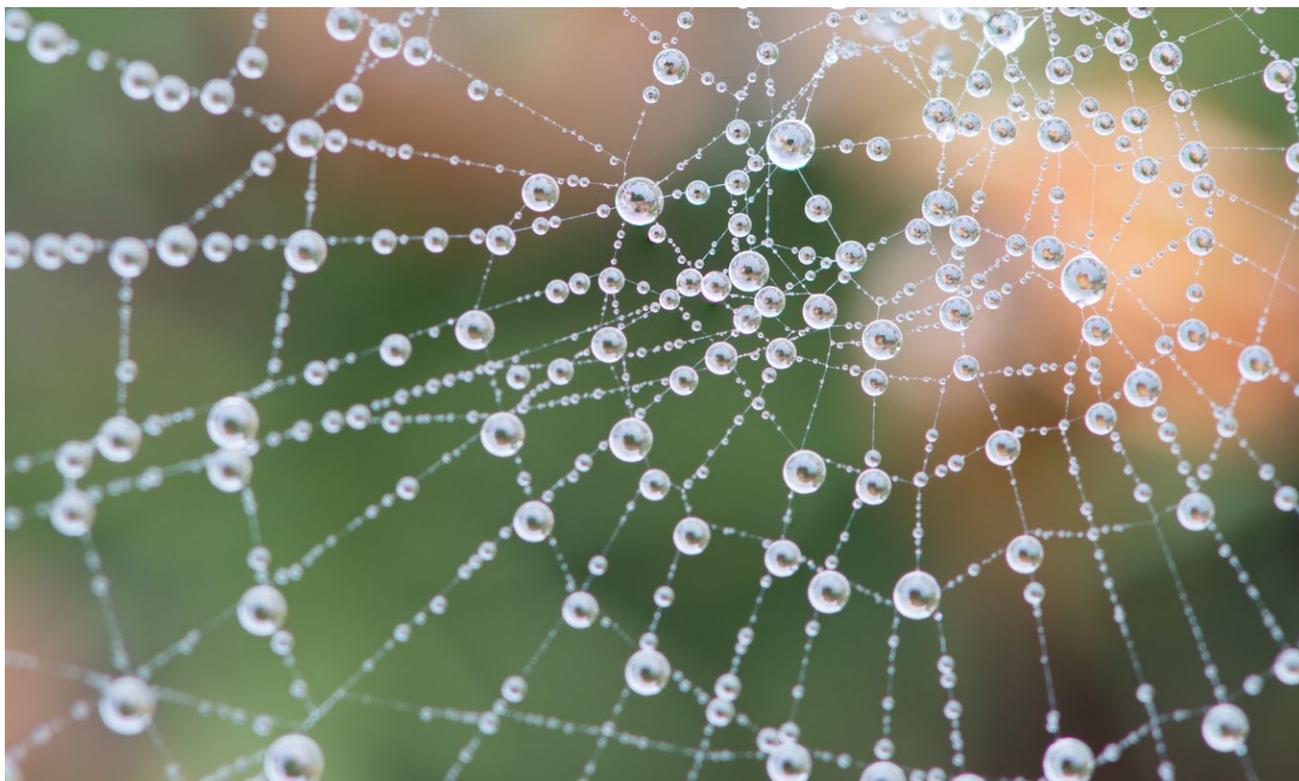
BAJO EL LEMA «LA CIENCIA y la práctica de la complejidad» se desarrolló en Montpellier, del 9 al 11 de mayo de 1984, un simposio organizado por la Universidad de las Naciones Unidas, cuya oficina central radica en Tokio. Intervinieron directamente veintitantas personas de diferentes especialidades, aunadas por un mismo interés en el tema enunciado. La diversidad de enfoques puso de manifiesto la preocupación común por un complejo de cuestiones, más o me-

nos filosóficas, que aparecen en distintas disciplinas. Sin embargo, esta misma aproximación pluridisciplinar impidió el examen profundo de algunas cuestiones fundamentales y las obvias preconcepciones filosóficas dificultaron a veces la comunicación.

Los temas o títulos de las distintas sesiones dan idea de cómo se había concebido la organización interna del simposio, cuyo contenido se puede deducir también de los nombres de los presentadores de las distintas ponencias que configuraron cada sesión: 1) Comprensión de la complejidad (Danzin, Klir, Le

Moigne); 2) La complejidad expresada por relaciones dinámicas (Costa de Beauregard, Hagerstrand, Pribram); 3) El aprender y el significado (Boulding, Luhmann, Atlan); 4) Ecosistemas (Margalef, Holling, Aida); 5) Aplicaciones (Allen, Voge); 6) Estructuras sociales (Dupuy, Zeleny, Giarini) y 7) Aproximaciones a la complejidad (Laborit, Morin, Prigogine). Se presentaron también algunas breves comunicaciones complementarias y hubo amplio tiempo para la discusión.

Bastantes personas reconocen una complejidad en el mundo externo, que se



suele generar por procesos que incluyen bifurcaciones y cierta medida de indeterminación; parece que la posible existencia de esta complejidad es aceptada de buen grado por físicos y naturalistas. Para otros, sin embargo, la complejidad está solo en el observador y guarda bastante relación, con esta forma de concebirla, el aceptar que una buena medida de la misma puede ser el número de símbolos utilizados para describir una situación, generalmente externa. No falta quien ve el mundo como algo irreducible, o considera que es vana ilusión de la ciencia buscar un fundamento simple a la realidad compleja (Morin); punto de vista este que puede ser elocuente, pero muy opuesto a cualquier fe en la coherencia del mundo físico y en la posibilidad de su expresión a través de una ciencia. Las distintas posiciones entroncan con debates filosóficos que duran milenios y, obviamente, nadie esperaba que con las retóricas del momento se desvanecieran las dificultades.

La cuestión fundamental se acota en un área más limitada, si ordenamos en dos columnas cierto número de nombres, conceptos y expresiones que aparecieron, por lo general repetidamente, a lo largo del conjunto de las sesiones [véase *tabla inferior*].

Cualquiera puede continuar esta doble lista de manera más o menos satisfactoria, con lo cual queda claro que se reconoce, de una parte, un proceso generativo de cada situación, que no viene dada arbitrariamente como un capricho de los dioses, y, de otra parte, lo que podemos llamar un producto final, en cuya generación se ha inmiscuido cierta dosis de lo que parece indeterminación, de manera que se llega a una situación prácticamente irrepetible. Aunque las situaciones que caracterizan a la verdadera complejidad no faltan en el mundo inorgánico (pensemos en la superficie de cualquier planeta), son mucho más irreducibles dentro de los dominios de la vida, de sus producciones y de sus epifenómenos. Wittgenstein pudo decir que, en lógica y en matemática, el proceso equivale al resultado; pero en los dominios donde campea lo que llamamos complejidad hay sustancialmente un relleno histórico que impide que la descripción del proceso, limitada, encierre la infinidad de pequeñas variantes que son posibles, introducidas como ruido (¿creador?) y conducentes a lo que me complace llamar lo barroco en la naturaleza.

Desde el punto de vista de empresas concretas como, por ejemplo, el estudio

de los ecosistemas planctónicos, se puede visualizar bien el paso de los procesos hidrográficos y biológicos hacia el estado final representado por una distribución en el espacio en un momento dado. A partir de este motivo de distribución deberíamos o desearíamos poder reconstruir los procesos generadores. Probablemente es inútil empeñarse en utilizar toda la información existente en la distribución final observada, ya que solo podemos aspirar a utilizar el «estilo» de la distribución en la reconstrucción. Dentro del estado actual de la ciencia oceanográfica, el detalle de la distribución no dice gran cosa, quizá por la razón que el lirio atigrado le dio a Alicia: «Hablamos cuando hay alguien con quien merece la pena hablar».

Aún me gusta más otro ejemplo que, creo, profundiza en los temas inherentes a la teoría y práctica de la complejidad: la visión. Nuestro ojo capta más información de la que puede conducir nuestro nervio óptico; una fracción relativamente mayor de la misma procede de áreas donde paramos atención, y el resto se rellena, con más incertidumbre, por la mente. Si hay que fiarse de los sueños, esta interpolación puede ser de mucho detalle, pero en estado de vigilia está continuamente filtrada por su contraste con información

directa, por limitada que esta sea. Este ejemplo presenta, en toda su viveza, los problemas de la complejidad y de la información, como organización y como conocimiento, e incluso como especulación y ensueño.

Otro tema de fondo implícito, y a veces explícito en varios de los debates, es la distinción entre un soporte operador y una memoria, obvia en los artefactos, que se desvanece, no obstante, cuando se pasa a los organismos, de los que puede decirse que son todo memoria. El paso conceptual de una a otra situación se puede explorar aplicando con cierta dosis de imaginación los autómatas o máquinas de Turing. Para el biólogo, los sistemas más interesantes son los formados por elementos reproducibles, de distintas clases (individuos de distintas especies, células de diversos tipos), cuya combinación constituye un sistema de orden superior, dentro del cual aquellos subsistemas cobran significado. Este problema no es específico de la biología: las palabras son elementos reproducibles que forman el lenguaje, dentro del que cobran sentido y que viene a ser el canal, donde «fluye» la información o comunicación. Si el ecosistema se toma como referencia, las especies y los individuos tienen relación con él (adaptación, etcé-

Conceptos relacionados con la complejidad

Proceso	Aspecto final de un desarrollo histórico
Determinismo	Indeterminismo Impredecibilidad Inestabilidad
Orden Newton, Laplace	Desorden
Finitud	Infinitud
Ley física que elimina el tiempo	Temporalidad (eventualmente creadora)
Complicación de artefactos	Complejidad de la naturaleza
Simetría	Asimetría
Simplicidad organizada	Complejidad desorganizada
«Ley» científica	Descripción difícil de abreviar, como los contornos de un mapa
Inteligencia	Redundancia, historia, barroco
Estilo literario	Lo que se dice
Argumento, o como acaba la novela	Estructura de la redundancia en una no vela
Genotipo	Fenotipo
Plancton	Bentos o comunidades terrestres

tera); si el individuo se toma como referencia, toda la actividad mental se puede ver como un canal cerrado, o abierto solo hacia el infinito, pero desconectado de los otros organismos que forman la sociedad o el ecosistema, e independiente de sus procesos de generación y evolución. Tal sobrevaloración del individuo, presente, por ejemplo, en los escritos de Maturana y Varela, y que contrasta con un punto de vista más clásico o biológico, no estuvo ausente en el simposio. Zeleny pasó de comentar sistemas capaces de autoorganización en los dominios de la física y de la química, mencionando incluso las «plantas artificiales» de Leduc y su éxito efímero o reprimido, a tratar de los sistemas humanos más complejos, con muchas citas de precursores diversos. Cuando le pregunté por qué dejaba de lado a Darwin y no consideraba intermediarios más apropiados sistemas genuinamente biológicos, pues el tema, a pesar de las exageraciones del darwinismo social y de la biosociología, no podía ser tabú, ni siquiera para un humanista, me contestó que a él le interesaba solo el individuo, en los términos de autorreferencia de Varela. Disquisiciones semejantes llevaron más de una vez a comparar las actitudes filosóficas del Este y del Oeste, expresando cierta simpatía hacia la actitud oriental, aunque también se hizo notar que la civilización occidental se ha mostrado como la única crítica consigo misma y capaz de renovarse.

Pribram expuso su opinión según la cual ciertas actividades mentales y la memoria compartirían propiedades de los hologramas, especulando que la experiencia mística puede basarse en la proyección de un holograma cerebral total. En su opinión la teoría de la comunicación de Shannon no tiene que ver con la información, sino con señales, que, como voces de mando (se originó durante la guerra), piden obediencia. Todo el mundo está de acuerdo en que hay una explosión de documentos, pero no una explosión de información. Atlan, en una comunicación muy precisa, propone como algoritmo de la complicación el número de instrucciones que hay que dar a una máquina de Turing en relación con artefactos. Hace notar que la observación no puede identificar el paso de información de un nivel a otro, que sería esencial para la autoorganización. Presentó un sistema o modelo reticulado de interacciones, semejante al «juego de la vida», en el que se generan motivos que gozan de cierta estabilidad en su

estilo. Sin embargo, este modelo, como otros semejantes, no tiene en cuenta las relaciones ternarias y su inestabilidad, que resultan esenciales en los sistemas biológicos y ecológicos.

Holling ilustró diferentes conceptos con el estudio de las fluctuaciones de poblaciones de un insecto defoliante en bosques norteamericanos, haciendo ver el papel de la interacción entre diversos conjuntos de variables que característicamente cambian a velocidad diferente. Me interesó vivamente su representación de entidades sobre un plano cuyas dimensiones se definen como velocidad de cambio (rápido, lento) y como intensidad de acoplamiento o interacción (débil, intenso), porque resulta muy comparable con una representación que he usado con referencia al fitoplancton. Las especies que siguen la estrategia evolutiva designada por la r (oportunistas) corresponden a un cambio rápido y a una conexión débil; las estrategias de la K , a velocidad lenta y a acoplamientos fuertes. Estas ideas se pueden extender a sistemas económicos. Allen presentó los modelos suyos y de sus colaboradores sobre la evolución de las ciudades; pero más sugerente es su utilización de las pajaritas de papel como ejemplo de que, partiendo de piezas de papel semejantes, por una serie de dobleces sucesivas (bifurcaciones), se consiguen estructuras cualitativamente distintas y discontinuas. Este modelo es aplicable al desarrollo embrionario y a la evolución.

Para Voge, el modelo de Simon según el cual si hay una jerarquía en el ensamblaje, y la selección es simultánea en los distintos niveles, la evolución se acelera, es aplicable a sistemas económicos. Pero esta estrategia de construcción es menos pertinente en relación con la naturaleza, donde no hay problemas de finalidad ni prisas en el desarrollo de estructuras. Los economistas ven como novedad el riesgo de una vulnerabilidad no asegurable (Giarini) y, aunque se menciona el problema de la rigidez de la oferta y su poder e inflexibilidad como resultado de la organización, quizá no se aprecia la falta de una realimentación (*feedback*) apropiada, ausencia que aumenta exageradamente el poder (y la información) de la oferta en relación con la demanda. Prigogine ofreció una presentación clásica de la generación histórica de sistemas complejos, haciendo ver la intervención de amplificadores en la generación de ciertas regularidades, cuyo reconocimiento no permite, sin embargo, la predicción. A la pre-

gunta de la «oposición» (Zeleny, Morin) de si creía que detrás de la complejidad se hallaba alguna simplicidad que *merezca la pena* investigar, Prigogine contestó que sí; la diferencia entre un sí y un no en este caso define la divergencia más profunda que puedo ver en la aproximación al problema de la complejidad. Cualquier decisión se ve con menos pasión por el naturalista, o por el que practica cualquier ciencia en general, acostumbrado a utilizar instrumentos imperfectos para aproximarse a la comprensión de una realidad exterior, y que sabe que para conocerla no puede fiar totalmente en un órgano seleccionado como factor de supervivencia. A mayor abundamiento, es imposible que una parte de un sistema entienda el sistema más amplio del que forma parte. Toda reseña es parcial y cada uno lo cuenta desde su punto de vista. El simposio tuvo, naturalmente, muchos otros aspectos interesantes sobre los que soy incapaz de opinar.

Boulding, para quien la ciencia es una mutación evolucionista de la cristiandad, además de insistir en la importancia de las diferencias individuales, y criticar la matemática por conducir a un punto de vista reduccionista, se entretuvo poniendo en verso la crónica del simposio. La riqueza de la civilización, verdadero paradigma de la complejidad, estuvo muy presente en la reunión. Los participantes franceses, con su propensión a dejar caer adjetivos muy bien colocados, se dejaron llevar a veces por la inercia retórica, contrastando con la mayor sequedad y aparente falta de imaginación de los anglosajones, sazonado todo por la chispa vienesa (von Förster asistió también al simposio). No sé si el simposio habrá hecho avanzar mucho la ciencia de la complejidad, pero resultó aleccionador para todos y en muchos aspectos.

El tema de la complejidad y de los sistemas que vemos como capaces de conseguirla por sí mismos goza actualmente de popularidad y hay otras reuniones internacionales anunciadas para fechas próximas sobre el mismo asunto. Es posible que el simposio reseñado tenga ciertas consecuencias o continuidad de una u otra forma. Más cerca de nosotros, en Barcelona, hay anunciadas unas jornadas sobre sistemas autoorganizativos, para enero de 1985, de cuya organización cuida la cátedra de termodinámica y fisicoquímica de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Industriales de Barcelona.

PACKS TEMÁTICOS DIGITALES

Minicolecciones de monografías
sobre temas científicos clave

AGRICULTURA Y ALIMENTACIÓN



~~25,60€~~
19,99€

- La dieta humana
- Retos de la agricultura
- Alimentación
- Cultivos transgénicos

EVOLUCIÓN HUMANA



~~25,60€~~
19,99€

- Los orígenes de la humanidad
- Evolución humana
- Evolución. La saga humana
- Neandertales

GENÉTICA



~~20,70€~~
15,99€

- Nueva genética
- ¿Qué es un gen?
- Epigenética

ENFERMEDADES INFECCIOSAS



~~25,60€~~
19,99€

- Epidemias
- Virus y bacterias
- El sida
- Resistencia antibiótica

Y descubre muchos otros packs temáticos digitales y en papel en:

www.investigacionyciencia.es/catalogo

La complejidad, cuantificada

Se ha propuesto la profundidad termodinámica como medida de la complejidad de los sistemas, tales como los objetos y procesos físicos

Ramón Margalef

LA MAYORÍA DE LA GENTE admitirá que las rosas son más complejas que los gases; pero, ¿cuánto más? ¿Qué son más complejas, las rosas o las moscas del vinagre?

En los últimos tiempos se han propuesto varios procedimientos para medir la complejidad de los números, pero ninguna medida de la complejidad de los objetos físicos ha ganado la aceptación general.

Seth Lloyd y Heinz Pagels esbozaron un enfoque prometedor: la profundidad termodinámica, una medida que enlaza complejidad y termodinámica. El parámetro se formuló de tal modo que resulta nulo en los estados totalmente ordenados, como la disposición regular de los átomos del diamante, y en los estados totalmente aleatorios, como las moléculas de los gases. Su valor es elevado en los esta-

dos intermedios. Otra premisa: adquirir complejidad no debe resultar un proceso sencillo; verbigracia: dos bacterias no duplican la complejidad de una sola, pues las bacterias generan fácilmente copias de sí mismas.

Esos requisitos y unas pocas estipulaciones más llevaron a Lloyd y Pagels a una noción basada en el proceso de creación de los objetos. Por ejemplo, la profundidad termodinámica de fabricar un coche a partir de un esbozo equivale a la suma de la profundidad termodinámica de fabricar todos los componentes a partir del esbozo más la profundidad termodinámica de reunirlos. Técnicamente, la profundidad termodinámica actual de un sistema es la diferencia entre dos cantidades. La primera: la entropía (una medida de la falta de exactitud del conocimiento que tiene el observador sobre un sistema). El valor de la segunda cantidad depende de

la cantidad de información necesaria para especificar todas las trayectorias por las que el sistema puede haber alcanzado su estado actual a partir de un estado medido en un tiempo anterior. Son muchas las trayectorias posibles, pues el sistema podía encontrarse en muchos estados, diversos pero difícilmente distinguibles.

Desde una interpretación más intuitiva, la profundidad termodinámica de un proceso es una medida de la dificultad que entraña reunir algo: la diferencia entre la cantidad de información necesaria para describir el sistema ahora y la cantidad precisa para describir todos los estados en que podía hallarse al comienzo del proceso. Consecuentemente, la profundidad termodinámica resulta proporcional a la cantidad de información que ha descartado el proceso.

La medida presenta varias propiedades satisfactorias. La profundidad termodinámica de una bacteria es muy elevada, porque, a lo largo de los eones, la evolución ha descartado gran cantidad de información genética hasta llegar a los ejemplares actuales. La profundidad termodinámica añadida cuando obtiene una copia de sí misma es relativamente pequeña. La medida supera también anteriores definiciones de la complejidad.

¿Para qué sirve medir la complejidad? Si se demuestra que la profundidad termodinámica resulta de aplicación general, podría constituir una herramienta de estudio de los sistemas complejos: la evolución y procesos biológicos como el autoensamblaje de las proteínas, donde la tendencia universal de la materia hacia el desorden sufre una inversión local. El parámetro podría resolver también conceptos que hoy constituyen meras conjeturas, como es el caso de la hipótesis según la cual los sistemas complejos son, por necesidad, termodinámicamente inestables.



Accede a la HEMEROOTECA DIGITAL

TODAS LAS REVISTAS DESDE 1982



Suscríbete a la revista que desees
y accede a todos sus artículos

www.investigacionyciencia.es/suscripciones

Encuentra toda la información sobre
el desarrollo de la ciencia y la
tecnología de los últimos 30 años



Prensa Científica, S.A.