MEMORIAS

DE LA

REAL ACADEMIA DE CIENCIAS Y ARTES

DE BARCELONA

TERCERA ÉPOCA. NÚM. 688 VOL. XXXIV. NÚM. 5

MODELOS FISICOS SIMPLIFICADOS DE POBLACIONES DE ORGANISMOS

POR EL ACADÉMICO NUMERARIO

RAMÓN MARGALEF

Publicada en febrero de 1962

BARCELONA

1962

Depósito legal, B. 2020 - 1959

Imprenta Juvenil - *Doctor Rizal, 14* *Teléf. 227 58 25* - *Barcelona (6)*

MODELOS FISICOS SIMPLIFICADOS DE POBLACIONES DE ORGANISMOS

por el Académico numerario

RAMÓN MARGALEF

Sesión del día 16 de marzo de 1961

INTRODUCCIÓN

La naturaleza nos ofrece múltiples ejemplos de conjuntos o sistemas de muy diverso grado de complejidad. Este trabajo se dedicará a examinar algunos aspectos de los sistemas constituidos por combinaciones de seres vivos en el seno del ambiente inanimado. Tansley (1935) propuso el nombre de *ecosistema* para el sistema entero —en el sentido de sistema físico— que incluye el complejo de organismos y el complejo de factores físicos que forman su ambiente. Esta designación ha sido bien acogida, es sinónima de holoceno de Friederichs (1930) y de biosistema de Thienemann (1939) y quizá más apropiada que cualquiera de éstas. El ecosistema representa, pues, la suma del biótopo o ambiente y de la biocenosis o comunidad.

Todos estos conceptos pertenecen, desde luego, al dominio de la ecología. La ecología empezó como el estudio de la influencia de las características del ambiente sobre la distribución y las actividades de los organismos; pero hoy se la podría definir mejor como la ciencia de los ecosistemas, destacando de este modo cuál, de los sucesivos planos de organización del universo, centra su estudio. En este orden de ideas se está progresando a ojos vistas y la ecología adquiere rápidamente principios generales y ordenadores. Una obra preparada con tanto esmero y erudición como los «Principles of animal ecology» de Allee y colaboradores ha quedado francamente anticuada en doce años.

Estas líneas se encaminan a analizar diversos problemas generales de la ecología actual, prescindiendo adrede de datos concretos, cuyo lugar está en otro tipo de publicaciones. Algunos de los temas que aquí se tocan brevemente, se han tratado con mayor extensión en otros trabajos. La presente sección sobre la sucesión se basa en un artículo actualmente en prensa; en las discusiones sobre organismos, ecosistemas y evolución, se compendian ideas que han sido desarrolladas con más detalle en dos comunicaciones que

se incluyen en la lista bibliográfica del final. Conviene insistir desde ahora en el interés que tiene el estudio de las relaciones entre ecología y evolución; cada ser vivo es como una pieza de un mosaico o un hilo de un tapiz y está ligado por todas partes en relación con sus actividades presentes y futuras,

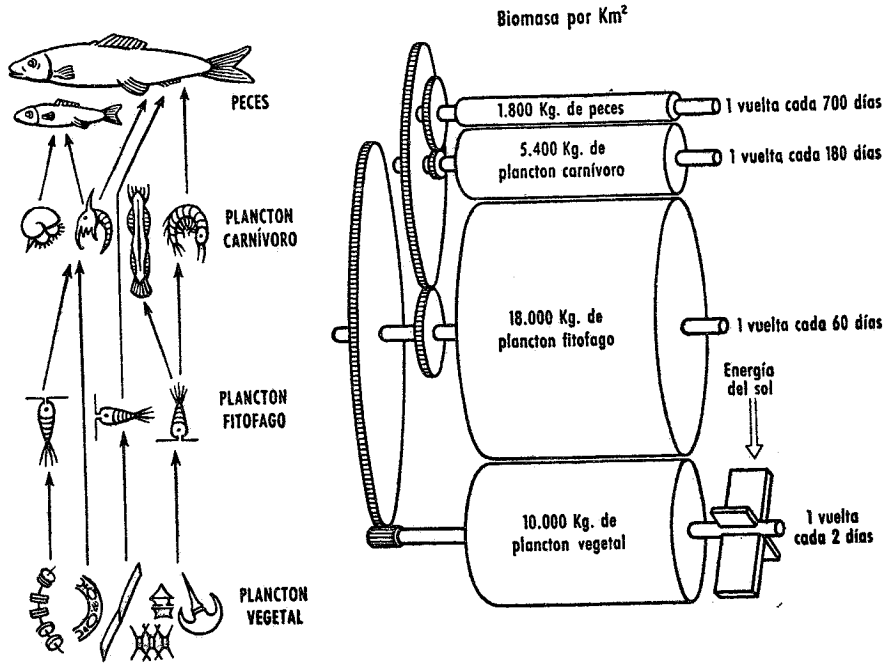
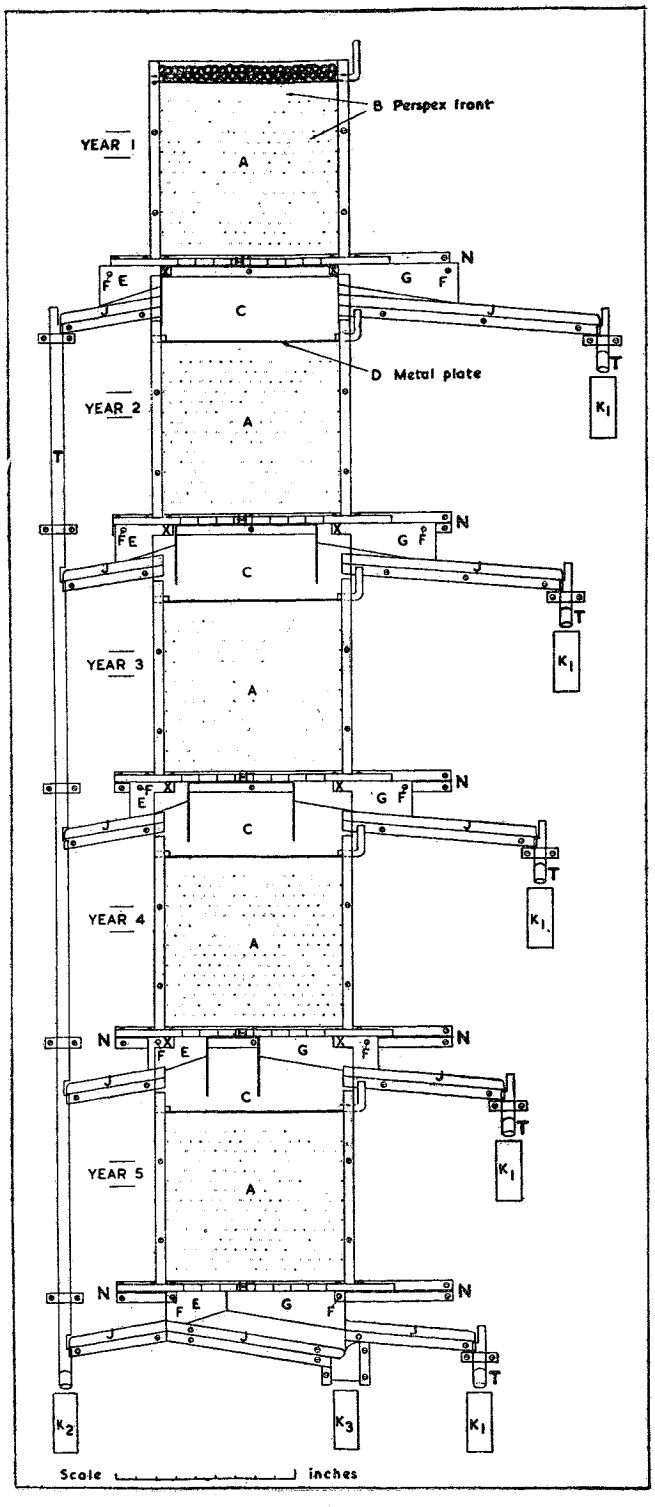


FIG. 1. — Representación mecánica de las relaciones de biomasa y producción entre los distintos niveles tróficos de un ecosistema pelágico, empleada en un texto elemental de biología.

FIG. 2. — Modelo destinado a ilustrar la dinámica de las poblaciones explotadas de peces, en una exhibición del laboratorio de Lowestoft (Inglaterra). Los peces están representados individualmente por bolitas de acero; cada caja *A* corresponde a un año en la edad del pez. Los peces nacidos (caja superior) o que han sobrevivido durante el año precedente (otras cajas) se acumulan encima de la chapita metálica *D*, que puede hacerse bascular mediante un mango exterior. Entonces las bolitas caen entre el fondo de madera y la tapa de plexiglás de la caja, chocando con una serie de clavitos dispuestos a tresbolillo que determinan lleguen al fondo de la caja distribuidas al azar. Llegadas a dicho fondo, se distribuyen proporcionalmente a la extensión de tres compartimentos cuya longitud respectiva puede variarse por medio de las clavijas *F*. Los compartimentos de la izquierda, *E*, representan la mortalidad natural; los peces que mueren van a parar a *K*2. Los compartimentos de la derecha, *G*, representan la mortalidad debida a la pesca; los peces pescados se distribuyen, según su edad —y peso— en los depósitos *K*1. Finalmente, los últimos sobrevivientes, si los hay, se recogen en *K*3. A través de la sección *C* pasan los peces que sobreviven cada año. Variando las tasas de mortalidad natural y de pesca se pueden estudiar los rendimientos en distintas condiciones de explotación. Según Richardson y Gulland.


B Perspex front
YEAR 1
A
N
F E
G F
C
J
T
D Metal plate
YEAR 2
K1
YEAR 3
YEAR 4
YEAR 5
K2
K3
Scale
inches

aún más que el hombre a su estructura social: su evolución queda restringida y orientada por las propiedades generales de los ecosistemas. Las presentes páginas compendian y ordenan, hasta donde pueden, una serie de tentativas y especulaciones sobre el tema que se han ido reuniendo desde hace tiempo, al compás de los ensayos de llevar al laboratorio, en cultivos mixtos apropiados, situaciones simplificadas que retengan las características fundamentales de los ecosistemas naturales. Como ocurre en estos casos, el orden seguido en la exposición siguiente no refleja la marcha sinuosa y frecuentemente extraviada de la investigación. Numerosas discusiones con los hermanos Odum, y especialmente con Howard T. Odum, durante el verano de 1960, condujeron a la resolución de ordenar las notas, excluir lo superfluo y estructurar lo que pareció utilizable.

El tratar de estas cuestiones generales con referencia a modelos físicos sencillos puede interpretarse, si se quiere, como un ardid para disponer de mayor libertad en la exploración, empleando más la imaginación que si uno se viera constreñido a no perder de vista los ecosistemas reales con toda su complejidad. Esta manera de proceder es casi indispensable en los momentos de rápido desarrollo de una disciplina; confiando que, con el tiempo, se desvanecerán los problemas falsos o mal planteados, pero que algunas de las ideas aportadas se conservarán en el edificio de la nueva ecología. Pero existen otras razones para comparar los ecosistemas con sistemas físicos más simples.

Los ecosistemas forman una categoría más en la multitud de sistemas físicos del universo, que van del universo entero hasta el átomo. Los organismos, a su vez, constituyen sistemas de otro orden. En los ecosistemas, la regulación y la estabilidad están basadas en mecanismos más simples que en los organismos y, por ello, se prestan más que los organismos a ser comparados con sistemas análogos constituidos por artificios o máquinas reales o imaginarios. La comparación se encamina a ayudar la marcha exploradora del pensamiento, a exponer didácticamente o a divulgar los resultados de la investigación y a tantear las posibilidades de predicción de estados futuros de los ecosistemas.

No es de extrañar, por tanto, que los ecólogos hayan hecho uso, con más frecuencia que los otros biólogos, de los artefactos referidos; dejando aparte las aplicaciones de calculadoras electrónicas a problemas específicos de la ecología (Crosby, 1960; Doi, 1960; Fraser, 1960; Gregg, 1959; Williams y Lambert, 1960). Los modelos van desde el instructivo —aunque no totalmente adecuado— esquema móvil a base de engranajes, para representar las relaciones de masa —biomasa— y producción entre los distintos niveles tróficos de un ecosistema (fig. 1), introducido en los manuales de ecología al parecer por Clarke, hasta los aparatos a base de bolitas (= individuos), como el cons-

truido en el laboratorio de Lowestoft (fig. 2) para el estudio de los problemas de la explotación pesquera, o el propuesto por Pearson (1960) con el fin más general de imitar la dinámica de la población de cualquier especie. H. T. Odum (1960) ha proyectado un modelo de ecosistema que, a diferencia de los anteriores, no es mecánico, sino eléctrico. Algunas de sus propiedades y características (figs. 3 y 4) serán discutidas más adelante.

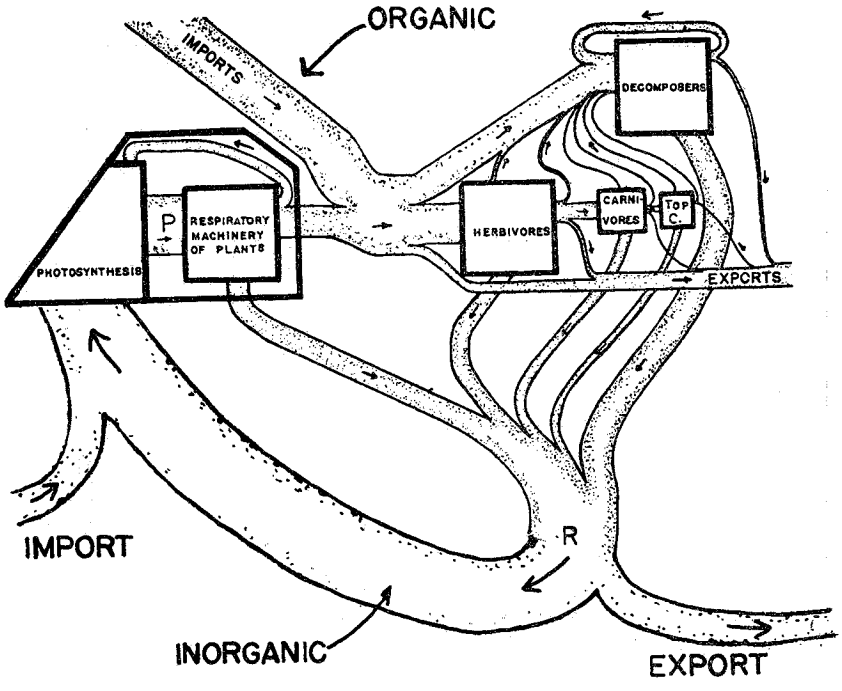


FIG. 3. — Diagrama del flujo de materia en un ecosistema. Según H. T. Odum.

La construcción de dispositivos materiales se confunde, al fin y al cabo, con la de modelos matemáticos, pero tiene algunas ventajas sobre éstos. Prestan plasticidad a los modelos matemáticos, lo cual constituye beneficio muy apreciado para las personas que carecemos de un genuino instinto matemático. Al permitir realizar en poco tiempo un número muy elevado de posibilidades, funcionando como un calculador analógico, permiten contrastar la adecuación de los modelos.

Entre sus ventajas principales, se halla probablemente la de que la construcción de modelos físicos o materiales implica una serie de propiedades o limitaciones que vienen introducidas por las características de los elementos

constitutivos o partes materiales empleadas; los organismos están sujetos a limitaciones idénticas o análogas, pero ellas no se manifiestan adecuadamente en los modelos matemáticos. En otras palabras, al proyectar o construir un modelo material, aunque ello se haga partiendo de una serie de expresiones matemáticas que nos señalen las funciones que debe realizar, pronto se añaden, por la misma naturaleza de las cosas, una serie de restricciones suplementarias en las que no se había caído y que, por fortuna, suelen encon-

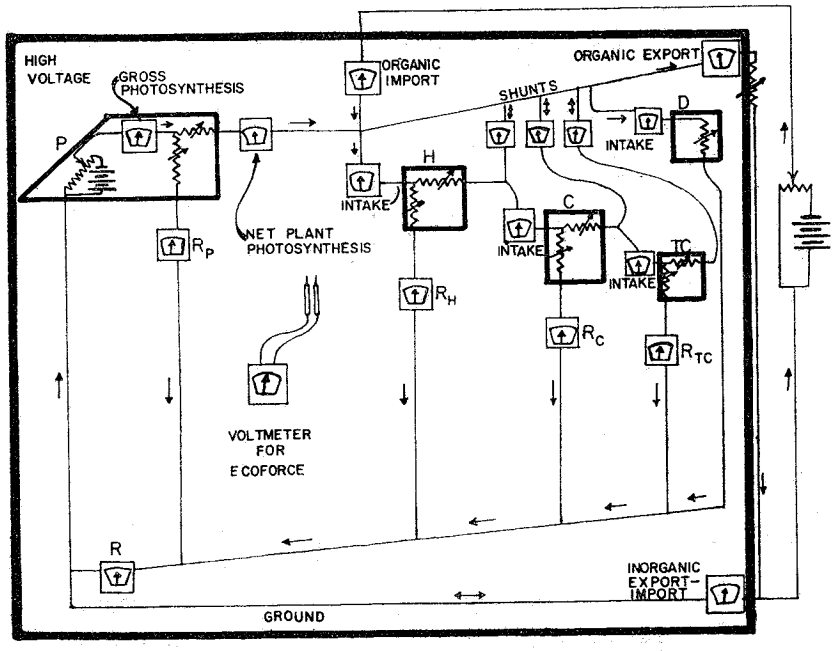


FIG. 4. — Circuito eléctrico análogo de un ecosistema como el esquematizado en la figura 3. El flujo de electrones corresponde al flujo de carbono en el ecosistema natural. Según H. T. Odum.

trarse también en los organismos. Otro de los no pequeños beneficios del empeño en construir modelos físicos de ecosistemas, es que ello obliga a pensar y a formular con mayor claridad los principios o leyes básicos que informan al ecosistema, con el descubrimiento de nuevos puntos de vista. Así, por ejemplo, el modelo eléctrico construido por H. T. Odum no sólo destaca algunas propiedades importantes de los ecosistemas, sino que permite discutir la conveniencia de introducir nuevos conceptos, como el de «ecofuerza», que sería el análogo de la diferencia de potencial (voltaje) entre cada nivel trófico del ecosistema y el neutro. Y ésta es sólo una de las inte-

resantes sugerencias que derivan de la consideración atenta del expresado modelo.

Aunque, afortunadamente no a modo de excusa o justificación, que no la piden ni nuestro país, ni el Instituto de Investigaciones Pesqueras en el que trabajo ni esta Academia —pese a su lema—, no está de más señalar la importancia de los nuevos puntos de vista más dinámicos que informan la moderna ecología y que han inspirado estas páginas, en las aplicaciones prácticas de la ciencia ecológica. Los problemas planteados por el transporte y la acumulación de elementos e isótopos radiactivos requieren forzosamente dicho enfoque. La explotación humana de los recursos naturales, de los bosques a las pesquerías, está ligada íntimamente a los problemas de la sucesión y de la madurez de los ecosistemas. La intervención humana lleva a las comunidades naturales siempre hacia un estado menos maduro, porque la explotación de aquéllas se basa en tomar de los ecosistemas una parte de su producción: el equilibrio se consigue sólo con ecosistemas que dan un exceso de producción exportable que, de no intervenir el hombre, se invertiría en aumentar la organización y en alcanzar un estado de madurez más avanzada. La intervención humana, además, implica el establecimiento de fluctuaciones notables en las condiciones de vida, lo cual favorece la expansión de especies y ecosistemas de carácter poco maduro, adecuados a mantener un flujo de energía estable en aquellas condiciones. Es posible prever siempre, en sus rasgos generales, la tendencia al cambio impuesta por el hombre a los ecosistemas y la construcción de modelos más exactos nos ha de permitir una predicción algo más precisa.

La discusión sobre las relaciones y los respectivos méritos de la ciencia pura y de la aplicada va perdiendo oportunidad y significado. En su lugar aparece otro problema, quizá relacionado con algunos puntos de vista que alimentaron aquella discusión. La creciente complejidad de la ciencia moderna en su actividad concreta lleva a canalizar las nuevas mentes que se reclutan, por rutas definidas por otros investigadores o por la situación actual de aquel campo científico, menoscabando la tradicional libertad de exploración del científico. Conviene estimular el desarrollo de aquellas áreas en las que esta libertad de exploración es todavía fácil; nuevos desarrollos en estas áreas pueden ejercer un saludable contagio sobre territorios vecinos más anquilosados. El estudio de los ecosistemas cae de lleno dentro del área de lo que ha dado en llamarse «sistemas generales», con conexiones en muy diversos campos científicos y esto puede excusar mi empresa de traerlo ante una asamblea que conserva el espíritu de síntesis científica, cuya necesidad vuelve a dejarse sentir de modo particular en la ecología actual.

CUESTIONES FUNDAMENTALES RELACIONADAS CON LA REPRESENTACIÓN DEL FLUJO DE ENERGÍA

Naturaleza de los sistemas vivos. — Unos autores científicos son simplemente informativos, meticulosos, eruditos y fríos. Otros, gozan además de creatividad contagiosa, pues sus escritos tienen la virtud estimulante de poner en marcha por veredas de exploración y posible descubrimiento el pensamiento de sus lectores. Entre estos últimos se cuenta ciertamente Szent-Györgyi, la importancia de cuya labor en el desarrollo de la biología moderna sería tan ocioso como prematuro ponderar. En lo que al tema de la presente comunicación se refiere, interesan las ideas originalísimas que ha expuesto en diversas publicaciones recientes (Szent-Györgyi, 1957, 1960), así como en varias conferencias, especulando sobre la forma íntima que deben revestir las manifestaciones de la vida.

Una manera de expresar sencillamente, más que sus ideas, la interpretación que sus escritos me han sugerido y que quizá no estuviera totalmente avalada por la autoridad del citado científico, podría ser la siguiente:

La moderna técnica electrónica, utilizando las propiedades del estado sólido manifiestas en los semiconductores, permite construir, miniaturizados, complicados circuitos o sistemas, yuxtaponiendo simplemente materiales con adecuadas configuraciones de los respectivos retículos atómicos. Son conocidos los recientes trabajos sobre propiedades eléctricas de ácidos nucleicos y proteínas, sobre la transferencia de electrones en el seno de cuerpos orgánicos, sobre las peculiares propiedades estructurales del agua que forma parte de la materia viva, etc. Todo ello lleva a considerar seriamente la posibilidad de interpretar al organismo como el análogo de una máquina electrónica montada con moléculas orgánicas. Los fenómenos que estudia la bioquímica serían una manifestación —o el fundamento si se quiere— de los cambios ininterrumpidos que experimenta la base molecular de dicha máquina electrónica. Con las reacciones que estudia la bioquímica se alteran las propiedades submoleculares —electrónicas— del sistema y es en este nivel, es decir, en el submolecular, donde se situaría por ahora el último en la jerarquía decreciente de los niveles de organización en los seres dotados de vida.

Estos distintos niveles se relacionan unos con otros y actúan unos sobre otros, en uno u otro sentido. Los cambios en las configuraciones en el nivel cuyo estudio corresponde a la química, gobiernan el flujo electrónico; pero éste, a través de mecanismos amplificadores, rige los movimientos del organismo entero, que se efectúan en un nivel de organización cuyo estudio corresponde a la anatomía macroscópica.

Así como esta anatomía a gran escala, interpretable en términos de pa-

lancas, cables, tubos y válvulas, inspiró la concepción cartesiana del organismo como una máquina rudimentaria, la idea del ser vivo como complejo sistema bioquímico ha informado la concepción de la vida que hoy prevalece. Se apoya sólidamente en los avances de la bioquímica y ve al organismo como una máquina quimodinámica. Desde luego, esta base química de la vida debe ser forzosamente tenida en cuenta, de la misma manera que son inescapables todas las restricciones que plantea la estructura anatómica; pero en el panorama de la biología actual todos los indicios permiten anticipar que el centro de atención de esta ciencia se moverá en los años próximos hacia otro nivel, hacia el submolecular. Con ello el organismo ya no se considera como simple máquina «mecánica», ni química, sino electrónica o submolecular o, mejor dicho, como una síntesis armoniosa de las tres.

Algunos principios básicos de la representación de ecosistemas. — Las ideas expuestas en el apartado precedente se aplican lo mismo a ecosistemas que a organismos individuales. Quizás es más fácil derivarlas del estudio de los ecosistemas, por cuanto en éstos se manifiesta una mayor laxitud en las relaciones recíprocas entre los diversos planos de organización (macroscópico, molecular y electrónico), consecuencia del menor grado de integración de un ecosistema en comparación con un individuo. El flujo de energía —electrónico si así se quiere— en un ecosistema puede conservar características similares con una mayor riqueza o variedad de configuraciones macroscópicas que en el caso de un organismo. Para decirlo de otro modo: pueden existir ecosistemas de propiedades «funcionales» muy parecidas, es decir, de productividad o flujo de energía comparable; pero formados por conjuntos de individuos muy diferentes, con distintos atributos «estructurales».

Imaginemos un ecosistema reducido a su más simple expresión. Muchas de sus propiedades serán coincidentes, como es natural, con las de otros sistemas bióticos, por ejemplo, con las de organismos. Podríamos añadir que el ecosistema es un sistema orgánico completo, como algún día pudo existir coextensivo con el organismo. Sin embargo, en la naturaleza reciente, con la creciente división del trabajo manifiesta a lo largo de la evolución orgánica, el ecosistema nos aparece compuesto e integrado por individuos de distintas especies que se complementan.

En cualquier modelo simplificado debemos incluir un mecanismo capaz de absorber impactos de energía (fotones en el caso de los ecosistemas reales). Esta energía puede invertirse en mudar de órbita a electrones, por ejemplo. Dicha energía se convierte más tarde en energía química potencial o se disipa en diversos procesos y es característica esencial de los sistemas dotados de vida la transferencia espacial de la energía siguiendo un puente o camino organizado y de manera que dicha transferencia resulta «barata». Un organismo *completo* o un ecosistema es, en su última expresión, la manifestación

material y persistente del puente o ruta de energía que media entre la captura de fotones y lo que podemos designar como «sumidero» final de la energía.

El modelo físico más sencillo de semejante sistema estaría constituido por una célula de selenio o de silicio, con el circuito cerrado por un alambre que da «forma» al sistema —ecosistema u organismo—. El flujo de electrones en una sección del circuito corresponde a la *producción* del sistema. Si el alambre es muy fino o de un material de elevada resistencia, la producción será baja. Este modelo ilustra un ecosistema incompleto, con muy pocos animales para consumir la producción primaria de la vegetación; la escasez de animales viene a representar un freno que retarda el ciclo de los diversos elementos. Tal sistema puede prepararse en el laboratorio con un cultivo puro de alguna especie de alga. Es claro que la conductividad del alambre que cierra el circuito viene a ser, hasta cierto punto, una analogía de la *biomasa* en los distintos niveles tróficos del ecosistema.

El modelo eléctrico de H. T. Odum (1960, fig. 4) es una simple complicación del que se está comentando, con la diferencia de utilizar una pila electroquímica en vez de un generador fotoeléctrico. Representa, por tanto, un ecosistema cuyos productores practican la quimosíntesis en vez de la fotosíntesis. Además dispone de diversas resistencias variables que permiten regular la corriente representativa del flujo de producción que circula a nivel de cada biomasa, y la intensidad de lo que se pierde en la respiración. Conviene considerar atentamente este esquema, porque proporciona una idea apropiada de la naturaleza fundamental de un ecosistema típico.

La intensidad de la corriente representa el flujo de energía en cualquier sección del ecosistema; la conductividad representa la medida en que cualquier nivel trófico del ecosistema está en condiciones de dejar fluir la energía, lo cual obviamente depende de la biomasa y de su mortalidad; el voltaje sería análogo de alguna función del gradiente de concentración de materia organizada capaz de suministrar energía a los dos lados del nivel trófico que se considera. Si la caída total de «voltaje» (cuyo análogo en el ecosistema Odum llama *ecofuerza*) es siempre la misma desde el nivel de los vegetales fotosintentizadores, la caída de voltaje a través de un nivel trófico será menor cuando las cadenas alimentarias son largas, es decir, cuando la materia pasa sucesivamente por un gran número de eslabones de una cadena, desde que es asimilada hasta que los organismos no pueden ya obtener más energía libre para mantener su actividad. Finalmente, la consideración de este sencillo modelo, nos permite escribir una expresión de importancia fundamental para relacionar diversas propiedades del ecosistema o de partes de ecosistema:

$$\text{producción} = \text{biomasa} \times \text{mortalidad} \times \text{ecofuerza}$$

$$P = B \cdot R \cdot F$$

de la que se hará uso frecuentísimo. Conviene añadir que puede ser aconsejable separar en el modelo B y R, haciendo, por ejemplo, la biomasa proporcional a la sección —o a la longitud— de las resistencias, y comparar la mortalidad con la conductividad específica del material empleado en tales resistencias, que puede variarse de intento si se utiliza uno que tenga un elevado coeficiente de variación térmico.

Consideraciones sobre los modelos electrónicos. — Existe la tentación de contentarse con modelos matemáticos de un ecosistema, introducibles en calculadoras electrónicas existentes mediante una programación adecuada. Aunque semejante proceder puede servir para resolver algunos problemas bien estudiados y planteados, en busca de una solución concreta, mi impresión es que tiene escaso valor heurístico. Cuando en esta comunicación se habla de modelos físicos no debe entenderse que se preconizan como tales modelos matemáticos que se pueden programar dentro de la capacidad de una calculadora, realizando ciertas operaciones que corresponden a relaciones comprobadas o supuestas entre parámetros del ecosistema. La pretensión es aproximarse más a la esencia del ecosistema, y de manera más sencilla, como hace el modelo de Odum y otros parecidos que pueden imaginarse, los cuales han de encerrar en una forma invariable de actuar más bien propiedades que características de los ecosistemas. Las características reales o su expresión cuantitativa han de ser introducidas en el aparato posteriormente. El pasar de un ecosistema real a una máquina que reúna las condiciones dichas lleva consigo una especie de clasificación: la máquina sopesa las propiedades históricas del ecosistema, inferidas por su estructura, y así define las operaciones a realizar sobre sus características cuantitativas presentes y si éstas se aprecian e introducen con la precisión suficiente, el artefacto debería ser capaz de predecir con aproximación el estado futuro del sistema. Como se comentará más tarde, una máquina de este tipo, para ser eficaz, ha de poder tener en cuenta, al tomar sus decisiones, alguna función representativa del estado general del sistema, comparable, por ejemplo, con la entropía de los sistemas físicos.

Una calculadora adaptada a problemas biológicos ha de ser mucho menos especializada y, probablemente, más sencilla que las calculadoras corrientes. Ha de tener características que la conviertan en algo más que en un simple medio de cálculo o un juguete; ha de reflejar las propiedades básicas de un ecosistema —o de un organismo—, aunque sea de manera simplificada y, podemos decir, esquelética; ha de comportarse esencialmente como un ecosistema, no imitar a un ecosistema por haber sido programado sobre un sistema concreto de expresiones matemáticas que se considera describen el comportamiento de un ecosistema real.

Problemas semejantes han sido repetidamente tratados en cibernética, en

especial en relación con las llamadas «máquinas de pensar» y otros temas conexos. Pero estas discusiones han sido viciadas y hechas inútiles para el propósito que aquí interesa por dos razones: primero, por el deseo de utilidad o aplicación práctica que está en la raíz de muchas discusiones; segundo, por dirigir los esfuerzos a realizar en el mecanismo una imitación de la lógica que se manifiesta en la forma de actuar el sistema nervioso humano, prescindiendo o pasando por encima de ciertas propiedades más básicas de los sistemas vivos.

El ecólogo se enfrenta con el problema de manera más sencilla y con muchas menos pretensiones. En cierta manera queda expresada por el aforismo: «primum vivere, deinde philosophari». Deja aparte los aspectos sobre los que prefieren especular los teorizantes de la cibernética y declara de antemano que se contenta con un modelo muy simplificado de un sistema organizado, que le ayude a formarse una idea del «brazo de palanca» que une al subsistema que absorbe la energía de la radiación solar con los demás subsistemas donde dicha energía se disipa.

LA ESTRUCTURA DE LOS SISTEMAS FORMADOS POR ELEMENTOS VIVOS

Aspectos complementarios de la naturaleza. — El modelo eléctrico de Odum es un excelente punto de partida y base de discusión. Los comentarios críticos a su respecto antes deben serle atribuidos como mérito que imputados como demérito porque presuponen su adecuación fundamental y, sobre todo, su naturaleza perfectible y estimulante. Una primera crítica que puede hacerse es que el flujo de energía eléctrica, aunque lo consideremos cuantificado en electrones, no puede representar muy bien la cuantificación de la vida, en el nivel que nos interesa, basada en la existencia de individuos discontinuos. La biomasa y la transferencia de energía de unos a otros niveles están cuantificadas: un individuo puede estar vivo o muerto; pero no parte en una situación y parte en otra. Esta cuantificación introduce una especie de discontinuidad o vibración en el flujo de energía. Un modelo eficaz ha de prestar atención al discontinuo y ha de permitir trabajar con «cuantos» (individuos) de magnitud elegible.

En el curso del desarrollo de la ecología hasta su forma actual, ha faltado la necesaria armonía entre dos maneras de enfocar los problemas que se deducen de la consideración de los ecosistemas. 1) Buen número de autores prefieren describir el ecosistema en términos de materia y flujo de energía: el lenguaje empleado por ellos utiliza continuamente los conceptos de biomasa

y producción (o productividad) y prestan atención preferente al ciclo o flujo de los distintos elementos químicos y de sus formas de agregación molecular. Como es obvio, esta manera de enfocar el ecosistema puede emplear sin gran inconveniente magnitudes variables de manera continua y, en su orden de ideas, el modelo eléctrico de Odum resulta casi perfecto. 2) Otros autores prefieren colocar en primer término el aspecto estructural del ecosistema, o, mejor dicho, de la parte del ecosistema constituida por los organismos vivos, o sea, de la biocenosis o comunidad. Se estudia la comunidad como reunión de individuos de distintas especies, se concede gran importancia a los problemas estadísticos de recuento y distribución, al estudio de las fluctuaciones en las tasas de multiplicación de las especies. En la presentación de los resultados del estudio, abundan listas y tablas con la composición de las comunidades en términos de la participación de las distintas especies representadas.

Estos dos aspectos que toman unos mismos fenómenos en las páginas de las revistas de ecología, son, naturalmente, consecuencia de la actitud que adopta el investigador ante los fenómenos, de la forma que reviste su curiosidad científica, según que sea más estimulada por el aspecto continuo o por el atomístico de la naturaleza, respectivamente. El progreso futuro de la ecología requiere intensificar la coordinación entre los dos aspectos señalados y la discusión de modelos físicos nos obliga a considerar los dos y relacionarlos entre sí.

Esta cuestión entronca con el problema práctico de elegir entre dispositivos de tipo analógico o digital. Las propiedades generales de la vida y de los ecosistemas, en términos de materia y energía, se pueden copiar mejor con un modelo analógico. Pero la vida está cuantificada en todos los niveles y la consideración de los ecosistemas en términos de estructura se ajusta mejor, por lo menos formalmente, a la representación digital. En resumen, probablemente es preferible un modelo de tipo analógico; pero con semejanzas externas con uno digital por operar con entidades discontinuas o magnitudes cuantificadas en grado variable.

Espacio y estructura. — Las entidades materiales que reputamos elementales y discontinuas no coexisten todas en un mismo punto. Al disponerse en un espacio, se definen ciertas relaciones recíprocas de posición. Si tenemos una fila de elementos *a, b, c,* dispuestos en línea, por exigencias espaciales, cada elemento (o individuo) sólo puede ser vecino de otros dos, y *a* estará más separado de *c* que de *b*. Ésta es la base topológica de toda estructura.

En casi todas las exposiciones de temas relacionados con sistemas complejos o estructurados, se intercala alguna discusión sobre propiedades aditivas y no aditivas, con el corolario de la eventual «emergencia» de nuevas propiedades para los conjuntos más amplios (Lagerspetz, 1959, etc.). En la ciencia actual la tendencia es no discutir propiedades en sí (por ejemplo, el

imaginar las partículas elementales como minúsculas bolas de billar), sino sólo expresar propiedades que resultan de relaciones y cuando las propiedades son muy complejas, hipotetizar la existencia de elementos cuyas relaciones entre sí las expliquen. Es claro que si nos situamos en este terreno, difícilmente se puede seguir hablando de propiedades aditivas y no aditivas y los conceptos de «emergencia», «Gestalt», «holismo», etc., carecen de utilidad y hasta es difícil encontrarles significado. Cuando la estructura es más amplia, abarcando un mayor número de elementos estructurales, en un sistema orgánico pueden existir más circuitos de regulación y más eficaces y el sistema entero es más estable y esto es todo.

Como ilustración práctica, puede añadirse que en el estudio de los ecosistemas este problema se presenta en una forma muy «a ras de tierra», tanto en el sentido figurado como en el literal, cuando se trata de discutir la homogeneidad o heterogeneidad de las comunidades naturales, por ejemplo, la forma en que se distribuyen las plantas de un bosque. La pregunta que nunca ha sido contestada es: ¿Cómo tendría que ser una comunidad para que su estructura —en términos de la distribución de los individuos— pudiera calificarse de homogénea? Porque la simple ampliación del sistema, el ocupar mayor espacio y aumentar el número de sus elementos, aun cuando se repitan elementos similares y en las mismas proporciones, representa ya un enriquecimiento de la estructura.

Para apreciar cuantitativamente la riqueza estructural de un sistema constituido por elementos de distintas clases, representados en cantidad que se concreta, puede usarse alguna función del número de combinaciones que se pueden formar con dichos elementos. Más adelante se precisará mejor el sentido de «diversidad biótica», expresión que ahora se puede considerar como sinónima de riqueza estructural presente o actual. La diversidad biótica de una comunidad de organismos es algo que depende del número o riqueza de especies y la forma en que se relacionan entre sí los números de individuos de unas y otras especies. Para expresarla he usado la función

$$I = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a!\, N_b! \ldots N_s!}$$

que da la diversidad en bits (unidad de información) por individuo, y en cuya fórmula N representa el número total de individuos en la muestra sobre la que se calcula la diversidad, y N_a, N_b, ..., N_s son los números de individuos de las especies a, b, ..., s, siendo s el número total de especies representadas en la comunidad (Margalef, 1957).

La palabra información se ha usado con sentidos no coincidentes, con las consiguientes confusiones. Aunque la expresión transcrita se ha dicho que representa una información, no expresa el grado de certidumbre que propor-

cionan los datos de que se dispone sobre un parámetro desconocido, que es el primer uso del término información en estadística matemática (Fisher, 1925). La estructura de un ecosistema no es una característica que pueda inferirse del estudio estadístico de una pequeña parte de él, porque es algo único. Es natural que la diversidad biótica, calculada según la expresión indicada, aumente generalmente al ampliar la muestra, o sea al considerar áreas cada vez mayores de la comunidad, aunque ésta pudiera ser calificada, después de una primera impresión, y aún después de cierta forma de estudios estadísticos, como de «homogénea». No veo de manera clara cómo sería posible tratar estadísticamente los datos sobre diversidad biótica. El que un índice de diversidad que pretende expresar una complejidad estructural no se presente junto con una fórmula para calcular su error standard no creo deba considerarse como un inconveniente (Sutcliffe, 1960), sino como algo consubstancial a la naturaleza de un índice cualquiera de estructura.

La rigidez de las estructuras. — Volvamos a meditar sobre las formas muy simplificadas de ecosistemas, suponiendo ahora que el «sumidero de la energía» está junto al dispositivo de captura de fotones, tal como acontece en un sistema formado por moléculas fluorescentes, en el que unas mismas moléculas ceden la energía que han recibido. Un sistema semejante forma una nube de puntos que no pueden actuar unos sobre otros, si no es interponiéndose al paso de la radiación incidente. Sería difícil encontrar a alguien dispuesto a calificar de organizado a semejante sistema. Hasta cierto punto ofrece ciertas analogías con una población planctónica de un agua muy agitada, en la cual, los animales se mueven al azar con los torbellinos del agua, y la distancia entre los animales (consumidores) y las algas (productores) es pequeña, por término medio. La energía que la fotosíntesis acumula se disipa después de haber sido movida en el espacio una pequeña longitud. Las moléculas portadoras de dicha energía describen un camino medio de pocos milímetros y en esta misma escala de dimensiones se cumple el ciclo de los diversos elementos, por ejemplo, en esta escala de dimensiones se asimila y luego mineraliza el fósforo. Pero quizá lo más importante es la mutua semejanza de las estructuras que se observan en pequeñas áreas circunscritas al azar dentro del volumen general que se considera.

Comparemos a este ecosistema con otro que podrá consistir en un plancton de composición comparable, pero suspendido en el seno de una masa de agua que está estratificada, por la existencia de diferencias verticales de densidad. En este caso, la movilidad turbulenta en la dimensión vertical es mucho menor que según las otras dimensiones. En un sistema de este tipo, la energía solar ingresa preferentemente en las capas superiores, más iluminadas. El centro de gravedad de la distribución de los animales fitófagos se sitúa a un nivel más profundo que el de los vegetales; los carnívoros centran su distri-

bución aún más abajo, y las bacterias predominan en los niveles más profundos. En comparación con el sistema discutido antes existe una distancia media mayor entre el punto donde los fotones energizan cierto elemento del sistema y donde lo que queda de este elemento abandona el sistema llegado al límite más bajo de su energía potencial. Esta mayor longitud del trayecto medio corresponde a un grado mayor de estructura. A su vez, el alargamiento de las rutas descritas por los átomos de los distintos elementos químicos determina, por lo regular, una disminución de la velocidad de su ciclo.

Cualquier estructura, si persiste en el espacio, tiene propiedades comunes con los cuerpos rígidos, en lo que se refiere a su adecuación para la construcción de «mecanismos». Puede facilitar la exposición de consideraciones que seguirán, el comparar un gas con una máquina compuesta de partes sólidas. Una fuerza que se aplique al gas, comunica movimientos a sus moléculas; los pequeños torbellinos representan un elemento de estructura, porque implican cierto orden o previsibilidad en el movimiento simultáneo de moléculas próximas o en el de una misma molécula en tiempos cercanos. Pero es un grado ínfimo de organización, porque una parte excesiva de la energía se invierte en promover el movimiento desordenado de unas moléculas contra otras. En otras palabras, se invierte en la producción de calor, que no se puede recuperar en forma notable y adecuada bajo otra forma de energía.

En un mecanismo formado por palancas rígidas, el calor aparece solamente en los límites de las unidades estructurales sólidas, es decir, donde hay rozamiento, que se puede comparar al movimiento poco ordenado de las moléculas de un gas. El cuerpo rígido se caracteriza frente al fluido por la limitación de los grados de libertad en el movimiento de sus moléculas; éstas se mueven ordenadamente, mantenidas en su posición por una energía asociada a la estructura que no se degrada al paso del tiempo. Las distintas partes de un mecanismo formado por piezas rígidas se mueven de manera que se produce una transferencia importante de energía, a bajo coste termodinámico, es decir, con pequeño aumento de entropía, entre partes alejadas en el espacio. Buena parte de las causas determinantes de la circulación atmosférica y oceánica se deben a la naturaleza rígida de la corteza terrestre.

Sólo se puede influir eficazmente sobre acontecimientos venideros actuando a través del espacio, es decir, disponiendo un escenario espacial que ha de tener y conservar una estructura adecuada por lo menos hasta el momento en que debe manifestarse eficaz. En todos los niveles de las organizaciones dotadas de vida o compuestas con elementos vivos es fundamental la existencia de una estructura perdurable, sea en la forma más tosca de palancas sólidas, sea en la forma más sutil de un mecanismo bioquímico que actúa con rigidez funcional. En todos los casos se manifiesta en tales sistemas la

propiedad característica de todo mecanismo de transferir energía a distancia, pagando un escote relativamente insignificante.

Componentes de la estructura: complejidad y orden. — Ahora estamos en situación de discutir dos aspectos o manifestaciones distintas de la estructura. La distinción debe hacerse porque la estructura no sólo se manifiesta en la disposición de sus elementos en el espacio, sino también en la persistencia o en la regularidad de sus relaciones a través del tiempo. Siguiendo a Pringle (1951) y Bray (1958) designaremos a estos dos aspectos como *complejidad* y *orden,* respectivamente; el primero se relaciona más con el espacio, el segundo con el tiempo.

La complejidad se expresa por la información estructural, o el número de parámetros necesarios para definir completamente el sistema. La diversidad biótica, en la forma que se ha expresado antes, es una medidad de la complejidad de un sistema formado por N elementos, N_a de los cuales pertenecen a la clase a, N_b a la clase b, etc. Cualquiera de las muchas combinaciones que puedan formarse con N individuos o elementos pertenecientes a s clases distintas, representa la misma entropía y siempre que averigüemos el estado actual, cualquiera que sea, adquirimos la misma cantidad de información. La complejidad así expresada no atiende a ciertas propiedades que resultan de las relaciones espaciales (topológicas) entre los elementos de distintas clases y que, posiblemente, constituyen una fuente de orden.

El orden de los sistemas de los cuales forman parte organismos, tiene que ver más bien con aspectos dinámicos o de energía e incluye la descripción de la cantidad y forma de energía que entra en el sistema y lo abandona, así como el transporte, disponibilidad y equilibrio de la energía dentro del sistema. En otros términos: el orden expresa el número de estados o posiciones que son posibles, en una situación dada, para una complejidad que se ha definido. Cualquier restricción de las probabilidades de transición que unen un estado con el siguiente, representa un aumento de orden. De manera que el orden es máximo en los sistemas más rígidamente determinados. Hablando de sistemas biológicos, Quastler (1959) aplica el nombre de integración a este mismo concepto y la aprecia por la relación entre el número de estados posibles del sistema y el número de estados que alcanzan efectividad.

En relación con ejemplos utilizados antes, se puede decir que el plancton de un agua estabilizada representa un orden mayor que el plancton de un agua turbulenta, aun cuando ambos tuvieran la misma diversidad (complejidad) total, porque el plancton del agua agitada realiza un número mayor de los estados posibles a causa de las trayectorias al azar que el movimiento del agua imprime a los organismos. Análogamente, el modelo constituido por un sistema de palancas rígidas representa mayor orden que el gas.

En discusiones sobre los conceptos de complejidad y orden de un ecosis-

tema, he empleado en otros artículos (Margalef, en prensa) el símil constituido por un texto escrito. Podemos comparar cada especie en un ecosistema a uno de los símbolos o letras del alfabeto utilizado, mientras que los individuos corresponderán a las letras o símbolos individuales. El ecosistema tiene una estructura actual comparable a la de un texto. En ambos casos se puede calcular una complejidad o diversidad, basada en la representación de cada una de las especies o de las distintas letras, respectivamente.

Si imaginamos que las letras del texto están sometidas a cierta forma de agitación térmica, de manera que mudan de lugar, pero sin variar su naturaleza ni, por tanto, las proporciones en que están representados los distintos símbolos, la complejidad no varía. Pero el texto, probablemente, resultaría ininteligible, y puede decirse que el orden es bajo; en un corto tiempo se realizan muchas de las combinaciones posibles a base de las letras de que disponemos. Esta situación sería análoga a lo que ofrece un plancton en un agua agitada, con un orden también bajo.

Pero la mayor parte de los ecosistemas, incluyendo el plancton, de manera más parecida a un verdadero libro o a una máquina capaz de tomar decisiones, tienen una estructura mucho más persistente, en el sentido que aspectos sucesivos del ecosistema están unidos por probabilidades de transición restringidas. El caso óptimo es el de un libro real, con el texto estable. Entonces el número de estados realizados es uno solo; dentro de un número de estados posibles expresado por la complejidad. El orden es absoluto y, entonces, la complejidad, como información, describe totalmente la estructura. Si C es la complejidad y G el orden, tendremos $C = G$. Las mismas características existen cuando el sistema no permanece fijo, sino que evoluciona hacia nuevos estados, pero de manera perfectamente determinada, de manera que la información no aumenta ni disminuye. Apurando nuestro símil, correspondería a una traducción *perfecta* del texto a otro idioma, o a su transcripción empleando un código o clave bien definidos. Sin embargo, en la generalidad de los casos, $C \neq G$, y, frecuentemente, $C > G$: sólo parte de la estructura expresada como complejidad en un momento dado, se recupera más tarde. En los sistemas con organismos vivos, a la vez que se pierde estructura u organización por un lado, puede adquirirse organización «nueva» por otro. Por esto, expresando la complejidad y el orden en unidades de información, se puede escribir

$$C_1 = G_2 + D_2 \qquad C_2 = G_2 + D'_2$$

simbolizando que la estructura medida como complejidad actual (C_1), al cabo de un tiempo se puede considerar descompuesta en dos partes, un ruido o entropía (D_2) y un orden (G_2) persistente. Pero la complejidad en el segundo instante de tiempo (C_2) no sólo está hecha de elementos estructurales persis-

tentes de momentos anteriores (G_2), sino también, además, de nuevas combinaciones que han aparecido (D'_2) y que enriquecen el sistema, algunas de las cuales serán perdurables o influirán en la persistencia de otros elementos, constituyendo una aportación al orden del conjunto. Quizás es innecesario añadir que al emplear funciones logarítmicas en la medida y expresión de la información, y al expresar la complejidad y el orden de unidades de información, el cociente: número de estados realizados/número de estados posibles, se traduce en una diferencia de informaciones ($G = C - D$).

PROPIEDADES HISTORICAS DE LOS SISTEMAS ORGANIZADOS

Tipos de leyes naturales. — Se pueden distinguir dos tipos de leyes físicas: 1) Las que son independientes del tiempo y de la estructura (como expresión de hechos pasados) y se pueden extrapolar hacia el pasado o el futuro, indistintamente, como las del electromagnetismo, la relatividad, etc., y 2) Aquéllas en las cuales el tiempo adquiere una dirección definida, como son, por ejemplo, la segunda ley de la termodinámica, la ley del mínimo de la energía potencial de un sistema, el principio de Le Chatelier y Braun, las leyes aplicables a los circuitos recurrentes («feedback») negativos. Los principios enumerados en segundo lugar resultan muy interesantes desde el punto de vista que informa estas páginas, puesto que con ellos se relacionan las propiedades más significativas de los seres vivos y de los sistemas en cuya composición intervienen seres vivos.

Es lamentable que los intentos de axiomatización de la biología hayan tomado su inspiración principalmente de las leyes del primer tipo, cuando en realidad la biología concreta y práctica se ocupa de fenómenos en los que las leyes del segundo tipo alcanzan su significado más genuino. Es cierto que se ha discutido sobre la identificación de organismos y sistemas formados por muchos organismos con sistemas abiertos, introduciendo el estudio de los mismos según los principios de la termodinámica. Pero no es menos cierto que muchos intentos de aplicación concreta han seguido por otros derroteros. Para citar un solo ejemplo que, por otra parte, nos interesa especialmente, el estudio de lo que se llama dinámica de las poblaciones —y en realidad las más veces es una cinemática— ha sido tratada de una manera analítica y puramente mecánica. En contados casos se ha intentado incluir en su estudio principios análogos a los de la termodinámica. Una de estas excepciones está constituida por los trabajos de Kerner (1957, 1959) basados en la mecánica estadística. Imagina un elevado número de biocenosis del mismo carácter y gobernadas por el mismo tipo de interacciones entre sus especies componentes, pero diferentes unas de otras, por ejemplo, por su estado inicial. En un es-

pacio cartesiano (espacio de fase), con tantas dimensiones como determinantes del sistema (de manera simplificada podemos considerar como tales el número de especies diferentes en juego), cada biocenosis estará representada por un punto y su conjunto forma una nube de puntos, puntos que se moverán en dicho espacio de fase, según las ecuaciones que describen la cinemática de las asociaciones. Estas ecuaciones son aquellas por las que hasta ahora se ha interesado la «dinámica de las poblaciones». Si las mismas leyes son válidas para todas las biocenosis, el conjunto de los puntos que las representan, puede considerarse como un fluido, sujeto a ecuaciones de continuidad y en el estudio de cuya distribución aplica los métodos de la mecánica estadística. Ello le conduce a llevar al estudio de la dinámica de las poblaciones, conceptos relacionados con el segundo grupo de principios físicos a que me refería al principio, introduciendo, de manera muy interesante, una caracterización global del estado de una biocenosis que llama «temperatura» y que parece debe guardar una relación inversa con el concepto de orden, discutido antes.

Pero tal forma de acercarse a los problemas planteados por las poblaciones mixtas naturales sigue siendo excepcional. La consecuencia ha sido, de una parte, la gran pobreza de resultados en los intentos de convertir la biología en «ciencia exacta» y, de otro lado, una incapacidad notable en el estudio de los ecosistemas, notoria especialmente en los intentos de ordenación (clasificación) y predicción de situaciones futuras.

A mi manera de ver, el estudio de las poblaciones mixtas ha de examinar seriamente las tendencias irreversibles que se manifiestan en los sistemas dotados de estructura, sin limitarse a considerar una simple suma de relaciones causales entre algunos de sus elementos, las más veces expresadas de manera inexacta o inapropiada.

Este tema puede ser introducido por medio de otro comentario sugerido por el modelo eléctrico de H. T. Odum. En dicho modelo, la corriente eléctrica fluye por un alambre buen conductor. Pero podemos prestar especial atención al efecto producido por la pequeña disipación de energía en forma de calor: si el coeficiente térmico de la conductividad del alambre es notable, a medida que fluya energía, aumentará la biomasa y disminuirá la resistencia del sistema.

Es deseable que los cambios derivados del flujo de energía sean grandes, para que el modelo corresponda mejor a un ecosistema natural. Porque en cualquier sistema formado por organismos, el puente que enlaza el dispositivo de captura de fotones y el sumidero final de la energía se altera continuamente. Puede decirse que parte de la energía se disipa, a la vez que van cambiando propiedades de la estructura. Se adquiere organización, pagando el precio en disipación de energía. Con referencia a dicha organización, que ha

de ser algo medible, se puede emplear la palabra información. Se alcanzan nuevos estados por decisión resuelta entre varios posibles y cada nuevo estado tiene efectos sobre el futuro, canalizando más o menos energía en uno o en otro sentido, o sirviendo de base a ulteriores complicaciones.

Si el canal, en el modelo de Odum, está constituido por un conductor idealmente perfecto, no absorberá energía, sino que la transferirá toda y, por ello, no puede cambiar de estructura. Análogamente, los ecosistemas que trabajan con una gran eficiencia, varían muy poco con el paso del tiempo; mientras que aquellos en cuyo seno una gran proporción de la energía potencial no resulta recuperable, están sometidos a cambio más intenso con el paso del tiempo. En general, cualquier sistema del que forman parte organismos es más bien comparable a un semiconductor, donde se presenta cierta disipación de energía que se invierte en alterar ciertas propiedades del mismo semiconductor relacionadas con la estructura del mismo.

En un ecosistema, el flujo de energía que circula del nivel de los productores o vegetales al de los animales fitófagos, se relaciona obviamente con la biomasa de los fitófagos presentes. Esta biomasa corresponde a la conductividad de la resistencia que representa dicho nivel trófico en el modelo de Odum. En la realidad, si la biomasa de los herbívoros es baja (poca conductividad = gran resistencia) su población se multiplica rápidamente, todo lo que permite la propia tasa de incremento y la cantidad disponible de vegetales, significando así que la resistencia debe bajar. De manera que, para ajustarse mejor a la realidad, el modelo de Odum debiera incluir un dispositivo tal que, cuando se tuviera una gran diferencia de potencial entre dos puntos, situados uno antes y otro después de la correspondiente resistencia representativa de un nivel trófico, se moviera el mando controlador de dicha resistencia, disminuyéndola. Se podría encontrar una solución relativamente sencilla a base de válvulas electrónicas. O emplear en la resistencia un material de alto coeficiente térmico (como un «termistor»), de manera que el calentamiento producido por una tensión elevada hiciera aumentar rápidamente la conductividad del elemento.

Las dificultades aumentan rápidamente si se pretende que un modelo eléctrico sea un análogo fiel de un ecosistema. Debería lograrse que las variaciones en el flujo de energía (corriente eléctrica) repercutan en la complejidad y en el orden de cada nivel trófico (paquetes de resistencias de propiedades diferentes montadas en paralelo dentro de cada caja de resistencia del modelo de Odum). Por otra parte, si el flujo de energía permanece constante, con el tiempo varían de manera orientada la complejidad y el orden. Esto debe ser muy difícil de reproducir en un modelo eléctrico.

Sistemas abiertos. — Los sistemas llamados cerrados alcanzan un estado de equilibrio de manera independiente del tiempo y luego permanecen cons-

tantes. La existencia de sistemas cerrados es enteramente imaginaria. Los sistemas abiertos, que se definirán luego, *pueden alcanzar* un estado estacionario o de equilibrio con un determinado flujo de materiales. Es obvio que los sistemas vivos son de este segundo grupo y su propiedad de aproximarse a cierto estado estacionario va unida a la posesión de cierto poder de regulación. Es obvio también que semejantes sistemas abiertos han de poseer alguna estructura.

Lagerspetz (1959) presenta algunas propiedades de los sistemas abiertos en forma de la siguiente serie de definiciones (1 a 3):

1. Un sistema material S es abierto si y sólo si para dos instantes de tiempo, t_1 y t_2, existen elementos del sistema S en t_1 que no son elementos del mismo sistema en t_2 y existen elementos del sistema S en t_2 que no lo eran en t_1.

2. Una característica variable de un sistema abierto se dice regulable si y sólo si existe un valor de la variable p_a tal que, después de ocurrir en el tiempo t_1 un cambio Δp en el valor de esta variable, inferior a un valor definido $\Delta_m p$, existe un instante subsiguiente t_2 en el cual su valor vuelve a ser p_a o aproximadamente p_a. La regulación de cierta característica en un sistema abierto A_1 es más eficaz que en otro sistema abierto A_2 si y sólo si se cumplen una o varias de las siguientes condiciones: Que el valor máximo $\Delta_m p$ después del cual se retorna al valor p_a sea mayor en el sistema A_1 que en el A_2. Que el intervalo de tiempo t_2-t_1 después de un cambio de la misma magnitud $\Delta_1 p$ sea menor en el sistema A_1 que en el sistema A_2. Que cuando los dos sistemas experimentan cambios de la misma magnitud $\Delta_1 p$ en el valor de la variable, y se consideran otros cambios adicionales también de la misma magnitud en ambos sistemas $\Delta_2 p$, siendo $\Delta_1 p > \Delta_2 p$, el valor de la variable en t_2 después de los cambios de magnitud $\Delta_1 p$ se desvía menos del valor en t_2 después de los cambios de magnitud $\Delta_2 p$ en A_1 que en A_2.

3. Un sistema es un todo o conjunto (whole) con respecto a cierta característica, si y solo si aquella característica del sistema es regulada. Puesto que la eficacia o grado de regulabilidad de cierta característica es distinto en diferentes sistemas, existen conjuntos de diverso grado con respecto a la característica mencionada. Puesto que el número de características reguladas y relativamente independientes unas de otras es distinto en diferentes sistemas, existen conjuntos de diverso grado en relación con la suma de las características de cada sistema.

Un sistema abierto se caracteriza por las entradas y salidas de ciertos elementos y determinadas velocidades internas de reacción. Si esta velocidad es baja en general, lo cual significa que la capacidad de regulación es baja, porque tarda más tiempo en recuperarse al estado de equilibrio si éste ha sido perturbado, el estado del sistema puede depender más de los ingresos y sali-

das que de la velocidad de reacción o de los mecanismos de estabilización. Entonces el sistema presenta fluctuaciones y su estado actual dice poco acerca de estados pasados, si lo que rodea al sistema varía. Un sistema con estas características puede permanecer estacionario en condiciones externas (ingresos y salidas) poco variables. Si en el sistema abierto las velocidades de reacción o la capacidad de regulación son mayores —comparable a la adición de un catalizador o fermento—, la importancia relativa de estas propiedades internas del sistema puede sobrepasar a la de las fluctuaciones de flujo, consiguiéndose un estado próximo al estacionario aún con notables fluctuaciones de las condiciones que rodean al sistema. Tales sistemas son apropiados para mantener sus características esenciales aún en el seno de ambientes variables. Los ecosistemas se ajustan exactamente a lo que es de esperar, en relación con las afirmaciones precedentes: en un ambiente rápidamente fluctuante sólo se puede conseguir cierto grado de estabilidad con una enorme velocidad de reacción de los constituyentes orgánicos del sistema. En ambientes fluctuantes —dunas, plancton— sólo conservan estabilidad (en el sentido de MacArthur) los ecosistemas formados por organismos dotados de elevadas tasas de multiplicación e intensa interacción mutua. En ambientes muy estables —bosque tropical, arrecifes de coral— movimientos y tasas de multiplicación de las especies se desligan de la interacción o dependencia de otras especies, para desarrollar una determinación interna, termodinámicamente más económica.

La emergencia de nuevas propiedades para conjuntos más extensos, resulta simplemente del poder de regulación que acompaña al aumento de la estructura y de las dimensiones de los sistemas. La superficie de los sistemas, por la que se efectúan los cambios con el exterior, crece menos rápidamente que su volumen y probablemente muchas de las propiedades reguladoras se hallarán en relación con dicho volumen.

Desarrollando más la idea que aparece en formas de expresión usadas últimamente, puede ser útil considerar un sistema abierto vivo —la comunidad o biocenosis— inmerso en un sistema no vivo —ambiente o biótopo—, o, dicho de otra manera, un sistema más regulable en otro menos regulable, y formando los dos juntos un sistema cerrado o aproximadamente cerrado, a condición de que el biótopo se extienda hasta el sol, fuente de la energía. Un ecosistema en nuestro planeta puede ser un sistema casi cerrado, por lo menos en lo que se refiere a la materia; pero los organismos que forman parte de él son evidentemente sistemas abiertos. Podemos hablar de subsistemas componentes de un sistema más amplio. Corresponde al caso teórico que se estudia en termodinámica (Prigogine, 1955) de un sistema cerrado compuesto por dos fases abiertas.

La persistencia de un sistema vivo en el seno de un ambiente inanimado

presupone la conservación parcial o total, o incluso el incremento, de la estructura del primero y esto sólo es posible si existe una desigual partición del general aumento de entropía, es decir, que la entropía aumente más en el subsistema no vivo o envolvente que en el subsistema vivo o envuelto. Como es natural, esto sólo puede ocurrir mediante transferencia de materiales o de energía entre ambos subsistemas abiertos.

No es necesario detenerse aquí y se puede imaginar una ulterior complicación del mismo sistema. Si el sistema se considera formado por dos subsistemas, el *A* y el *B*, el subsistema *B* puede estar, a su vez, integrado por otros dos subsistemas, el *C* y el *D*, este último subdividido análogamente en *E* y *F* y así sucesivamente. En cada par de subsistemas (*A* y *B*, *C* y *D*, *E* y *F*) se manifiesta la desigual partición de entropía, que aumenta más en el sistema envolvente (*A*, *C*, *E*) que en el envuelto (*B*, *D*, *F*). Puede ser oportuno, aunque no siempre se ajustará a la realidad, considerar a estos subsistemas como capas o estratos sucesivos alrededor de un núcleo central de máxima organización (fig. 5). Tal configuración que protege o conserva adecuadamente la organización, sólo puede conseguirse por medio de una transferencia activa en los límites que separan a unos subsistemas de otros. Es lo que Schroedinger significa al decir que los organismos se alimentan de «entropía negativa» (Schrödinger, 1945).

Tendencias más probables en sistemas complejos. — En un sistema con muchas fases, la energía libre tiende a disminuir. En un sistema que se considere formado por un conjunto de subsistemas abiertos, la realización de tal tendencia representa la adquisición de una estructura tal, que en ella el gradiente de energía (potencial) se haga por saltos lo más pequeños posibles. Un sistema con estas características puede ser localmente poco irreversible; pero, en conjunto, resulta más irreversible que cualquier otra disposición y comparable con el conjunto de subsistemas encajonados unos dentro de otros que se acaba de considerar (fig. 5). Es un tipo de estructura perfectamente previsible, es decir, hecha probable por las leyes físicas. En el ejemplo del plancton que se ha utilizado repetidamente, un plancton estratificado, con el centro de gravedad de la distribución de consumidores y reductores situado a un nivel inferior al centro de gravedad de la distribución de los productores, representa un gradiente menos intenso en la energía potencial y una menor energía libre que un plancton turbulento y, si no existen factores perturbadores, representa una situación a la que se llegará fatalmente.

La adquisición y el aumento del grado de heterogeneidad o estructura que acompaña al desarrollo de los ecosistemas, en situaciones próximas al equilibrio, puede, tal vez, ponerse en relación con la teoría de la nucleación en la condensación y en los cuerpos sólidos. Cualquier inclusión requiere energía para formar su límite o frontera, energía proporcional a la superficie de la

misma. Si la fase o subsistema que se considera como una inclusión, tiene menor energía libre —es el caso de los subsistemas más organizados frente a los menos organizados— a partir de cierto punto, al que debe llegarse contraviniendo las leyes de la termodinámica en alguna microconfiguración al azar, se ha conseguido un radio mínimo y entonces se tiene un núcleo que puede crecer espontáneamente o cuyo crecimiento no representa dificultad teórica para la termodinámica.

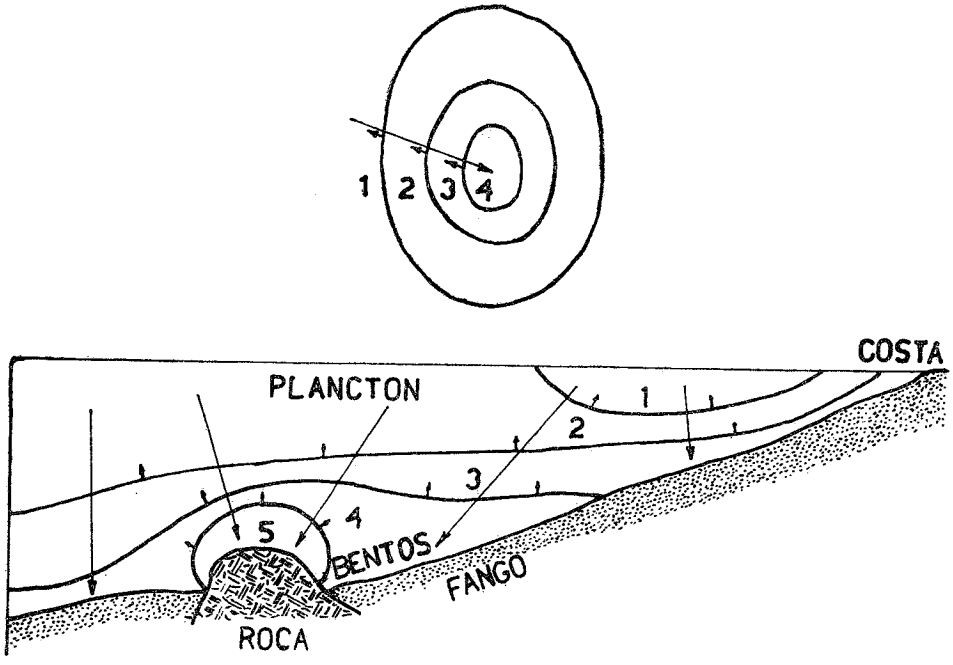


FIG. 5. — Arriba, esquema de un sistema constituido por diferentes subsistemas de organización creciente (1 a 4) incluidos unos en otros. La energía fluye siguiendo la flecha continua. Las pequeñas flechas indican la tendencia a moverse de las superficies que unen los puntos de igual organización, como causa del incremento local en el grado de organización mientras se mantiene el flujo señalado de energía. Abajo, ejemplo de una situación real, constituido por una área costera —en sección vertical— que corresponde al modelo de la parte alta; el plancton produce en exceso y exporta materia energizada hacia el bentos o población del fondo, que permanece más organizada, especialmente sobre fondo compacto (roca).

En parecido orden de ideas se puede señalar otra analogía, cuyo desarrollo, que aquí no se hace, podría ser interesante. La energía libre de configuración en sólidos tiene una expresión que recuerda estrechamente a la usada para la complejidad o diversidad en poblaciones mixtas de organismos. Si es permitido pasar de uno a otro campo las expresiones análogas, podriamos decir que las comunidades de alta diversidad tienen una energía de configuración

más baja y representan estados más probables. Un obstáculo que se opone a seguir semejantes disquisiciones, consiste en que los sistemas vivos son altamente dinámicos, con una transferencia activa en todas sus fronteras.

Flujos opuestos de energía e información. — Consideremos, una vez más, dos subsistemas en contacto, cada uno de los cuales se comporta como un sistema abierto frente al otro. Los dos juntos pueden constituir un sistema cerrado o un sistema abierto ante otros supersistemas. Si uno de los subsistemas es capaz de ceder energía al otro, cualquier nueva situación que represente un incremento en la magnitud del segundo subsistema respecto al primero, corresponde a una situación más probable. Los estados de menor energía libre son particularmente resistentes o estables.

En un nivel fino de la estructura podemos suponer que existe un intercambio —podemos hablar de cuantos de energía o de moléculas energizadas— y que existen mayores probabilidades para la trayectoria *A* a *B* que *B* a *A*, es decir, aquélla se recorre con mayor frecuencia, cosa de esperar si la energía libre del subsistema *A* supera a la del subsistema *B*. Cuando el subsistema *A* cede al *B* un cuanto de energía, lo hace en forma «inconsciente» (perdónese esta forma de expresión) pues su emisión no deja huella y no enriquece la estructura de *A*. La existencia de un flujo neto de energía de *A* a *B* es señal que el subsistema *B* está en condiciones de recibirlo, lo cual quiere decir que va cambiando su estructura de manera progresiva, con cierto aumento de heterogeneidad. El subsistema que cede energía es más homogéneo que el que la recibe. La heterogeneidad que *B* consigue, significa que este subsistema adquiere una estructura que le permite influir sobre *A*, aunque sea de manera tan elemental como puede ser el canalizar el flujo de ulteriores impactos que, como es natural, sólo serán asimilables en la porción de la frontera entre *A* y *B* donde quedan todavía elementos de *B* capaces de experimentar una transformación. Si se trata de estructuras muy pequeñas, los impactos procedentes de *A* pueden establecer centros de organización en *B*, cuando los elementos transformados tienden a agruparse en complejos, por razones termodinámicas (disminución de la energía libre en las interfases).

Este modelo es ciertamente tosco y puede prestarse a críticas, pero representa las relaciones o el tipo de relaciones entre subsistemas acoplados en cualquier organización en la que intervienen seres vivos. La exposición anterior viene a ser una extrapolación hacia una escala pequeñísima de lo que se observa corrientemente en los sistemas complejos de gran tamaño. En todos los casos análogos, la transferencia de energía de un subsistema *A* a otro *B* significa para este último un aumento de la estructura, organización o información. En los sistemas con elementos vivos, aquella transferencia de energía tiene la forma de una contracorriente de sustancias químicas: con mayor energía potencial de *A* a *B* y con más baja energía potencial de *B* a *A*.

La diferencia entre las dos energías potenciales puede descomponerse, en los sistemas vivos, donde la presión y el volumen no parecen tener importancia, en una energía libre y en un término donde entra la entropía. Existen razones para pensar que el aumento de organización conseguido corresponde a esta producción de entropía. Información y entropía pueden expresarse en unidades análogas o idénticas. En el intercambio material y energético entre los dos subsistemas, *A*, que puede representar el biótopo, más organismos de un nivel trófico más bajo, y *B* que puede representar un nivel trófico más alto (carnívoros, por ejemplo), el subsistema *A* se queda con un balance desfavorable de energía y, proporcionalmente al mismo, aumenta la organización en *B*. Este aumento de organización o información, permite al subsistema *B* ejercer cierto control sobre el subsistema *A*, el cual, a pesar de su exceso de energía, que exporta, se comporta de manera pasiva frente a la organización que crece en su seno o a su lado. Cuando los límites se multiplican (fig. 5), por yuxtaposición de sistemas encajados unos en otros, resulta una organización compleja con un gradiente doble: un gradiente decreciente de energía utilizable, opuesto a un gradiente creciente de organización.

En cada límite o frontera, que puede fijarse arbitrariamente en unos casos, pero que normalmente tiene existencia definible objetivamente (límite de los organismos), puede comprobarse cómo el subsistema con mayor complejidad y orden (más estructurado) es más estable, con una mayor proporción de información fija en sistemas sólidos o virtualmente sólidos, poco sometidos a los efectos de agitación térmica destructiva, y trabaja con mayor eficiencia, en el sentido que el flujo de energía a su través se manifiesta a lo largo de un gradiente menos brusco que en el mismo límite. El subsistema con estructura más pobre es más dinámico, puede producir más trabajo, pero con menor eficiencia, en su seno se manifiestan más fricciones, más turbulencia, aunque dispone de mayor energía potencial, una mayor proporción de la misma resulta inaprovechable; la información está contenida en estructuras más inestables o que se mantienen a más elevado coste (termodinámico), en forma de torbellinos o de circuitos recurrentes. Los pequeños elementos de turbulencia existen en cierto punto a expensas de la energía de los grandes, como los subsistemas más organizados a expensas de la energía de los menos organizados que los envuelven.

La consideración de la figura 5 y de los párrafos precedentes permite establecer una serie de restricciones en la organización de los sistemas vivos, sean organismos (participación cuantitativa de los diferentes tejidos en el cuerpo de un ser), sean ecosistemas (participación cuantitativa de distintos niveles tróficos o grupos funcionales, expresada en las pirámides de Elton, o en la distribución de individuos en especies de acuerdo con series logarítmicas). Otra limitación viene impuesta por las dimensiones: Un sistema pe-

queño no puede alcanzar un grado de organización muy elevado. Una organización necesita espacio para realizar determinado grado de estructura. Una comunidad de organismos que se extienda sobre un área mayor, aunque conserve cierta congruencia de motivo —lo que se llama homogeneidad en ecología—, puede alcanzar y alcanza propiedades (por ejemplo, en la regulación o regeneración de partes perdidas) que indican un grado mayor de organización que otra comunidad similar, pero menos extensa. Por esto no es indeseable que los índices expresivos de alguna propiedad estructural (como los de diversidad) sigan aumentando con las dimensiones de la parte muestreada.

Como contracorriente del flujo de energía, se manifiesta un flujo de influencia organizadora. Sabemos que el subsistema más organizado y estable dirige y encauza de manera creciente el devenir del subsistema menos organizado. Esto significa que los subsistemas que podemos llamar «menos maduros» en anticipación a un concepto que se desarrollará en relación con la sucesión pierden preeminencia y van siendo progresivamente «esclavizados» por los subsistemas más «maduros» o más organizados, con lo cual el conjunto del sistema adquiere un grado medio de organización o madurez superior. Si fuera posible dibujar sobre la representación de un sistema complejo superficies que unieran los puntos de igual grado de organización, tendriamos que el flujo neto de energía sería normal a dichas superficies y que, a la vez, dichas superficies se trasladarían paralelamente a sí mismas en dirección contraria a la del flujo de energía. Este fenómeno se observa fácilmente en los ecosistemas complicados y heterogéneos espacialmente, como se explicará luego, y puede condensarse en dos frases muy sencillas. 1) En cualquier acoplamiento de sistemas, o subsistemas, los que producen menos tienden gradualmente a gobernar a los que producen más, al convertir parte de la energía que de aquellos reciben en información. 2) Con el aumento de la información u organización media de todo el complejo, marcha paralelamente una disminución de la producción total exportable.

Quizá pueda contribuir a la expresión de estas ideas, haciendo ver cómo es posible generalizarlas a sistemas de características muy diversas, la siguiente presentación paralela de muchos pares de subsistemas asociados en el sentido que se viene discutiendo (a veces con otros subsistemas intermedios).

En el cuadro adjunto se usa también el concepto de «madurez» [8] para clasificar los ecosistemas, de la misma manera que otras entidades se ordenan por su grado de organización. Se prefiere emplear la palabra madurez a otra cualquiera, porque parece que compromete menos. Quizás alguien preferiría hablar de menos estables y de más estables; pero en realidad todos son estables a su manera, aunque alcanzan la estabilidad de manera distinta. Los sistemas menos maduros consiguen estabilidad (*sensu* MacArthur) por poseer

elevadas velocidades de reacción (natalidad y mortalidad) y la posibilidad de emplear canales alternativos para el flujo de energía; esta estabilidad es termodinámicamente cara, pero es la única posible en el seno de un ambiente que fluctúa de manera imprevisible. Los ecosistemas más maduros tienen poca estabilidad cuando se sacan de sus condiciones normales.

Sistema	Subsistema con menor organización o estructura. Menor eficiencia. Misión «trófica»	Subsistema con mayor organización o estructura. Mayor eficiencia. Misión «directiva»
[1]	gas	diablillo de Maxwell
[2]	conductor eléctrico	semiconductor o soldadura de conductores
[3]	atmósfera	hidrosfera
[4]	substrato	fermento
[5] célula	citoplasma	núcleo
[6] organismo	mesénquima	sistema nervioso
[7] ecosistema	vegetales autótrofos	carnívoros
[8] complejo de ecosistemas	plancton (ecosistemas menos maduros)	bentos (ecosistemas más maduros)
[9] organizaciones humanas	agrícolas, con menor integración social	industriales, con organización política más rígida

Los tipos de organización realmente renovadores o creadores aparecen siempre con características que los aproximan a los de la primera columna, aunque en el desarrollo subsiguiente la tendencia sea siempre hacia una preeminencia de los subsistemas de la segunda columna. Este hecho impide aplicar una idea de valoración al calificar respectivamente a los distintos subsistemas, llamando, por ejemplo, superiores o más progresivos a los de la segunda columna. No pueden llamarse superiores, sino que representan un tipo de organización que se adquiere fatalmente con el tiempo, en virtud de propiedades generales de los sistemas complejos. Por esto prefiero quedarme con las designaciones, posiblemente menos comprometidas, de más o menos maduros.

Variaciones de volumen. — En los ecosistemas naturales se pueden manifestar los efectos de una expansión o de una compresión general del conjunto. La difusión de un plancton en una masa de agua extensa es un ejemplo de expansión; la segregación de organismos nadadores en un sistema de células de circulación convectiva (en casos de «purga de mar», por ejemplo) es un ejemplo de contracción. Semejantes cambios de volumen pueden variar la estructura de manera ordenada o desordenada. Si la distancia media entre

dos elementos es l_o en el tiempo o y l_t en el tiempo t, cabe distinguir dos valores que describen el cambio experimentado, $\overline{l_t - l_o}$ es la variación media de contracción y $\overline{(l_t - l_o)^2}$ es una medida del orden o regularidad con que se ha llevado a cabo la expansión o la contracción. Si los cambios de volumen son lentos, es normal que esta segunda medida sea menos elevada que cuando la contracción o la expansión son rápidas. En este punto se podrán encontrar seguramente algunas analogías interesantes entre los ecosistemas y los fluidos compresibles.

La expansión de un ecosistema representa una disminución de los gradientes de caída de energía y de organización, lo cual parece que debe influir retardando la dinámica del sistema. Por otra parte, solamente con la expansión se dan las condiciones necesarias para adquirir ulteriormente mayor organización, si el espacio era limitado. La contracción del sistema, por el contrario, debe acelerar su dinamismo y la consecución de un estado de madurez.

ORGANISMOS Y ECOSISTEMAS

Estructuras copiables. — El modelo más sencillo que podemos imaginar de sistemas análogos a organismos, es el constituido por moléculas fluorescentes. En una etapa ulterior se añade la posibilidad de transferir la energía recibida a través de estructuras más o menos perdurables, aunque modificables por reacciones químicas, de forma que la energía se libera a cierta distancia del punto donde ha sido recibida, constituyéndose así un primer elemento de mecanismo. Semejantes entidades, si es que algún día existieron, pueden calificarse de organismos-ecosistemas y, como es natural, tuvieron que ser únicos, es decir, se organizaron de manera gradual una y otra vez, siguiendo ciertas reglas entre las cuales debían ocupar lugar importante las discutidas en páginas precedentes. Es posible concebir el reiterado origen de núcleos de organización de dicho tipo, así como el aumento de su grado de organización con el tiempo, por diferenciación de subsistemas, con el acoplamiento de flujos de energía e incrementos locales de la organización. Como es natural, todo ello presupone un mínimo de persistencia estructural: los sistemas primitivos precursores de la vida no pudieron tener la estructura de «puré» o «sopa», tan frecuentemente aceptada por los autores que han teorizado sobre estas cuestiones, sino que debieron tener ya propiedades del estado sólido, de «pastel», para seguir con los términos culinarios, caros a los especuladores de la biogénesis.

En general, no se consideran vivos los sistemas, hasta que su organización es capaz de «copiar» estructuras (Lagerspetz, 1959). Hay que reconocer que,

una vez alcanzado este punto, cambian totalmente las premisas del problema del aumento de organización. La forma de incrementar la organización con el paso del tiempo que hasta ahora se ha discutido, carísima desde el punto de vista termodinámico (requiriendo un enorme aumento de entropía en algún sitio) y de extremada lentitud; pudo ser sustituida repetidamente por un mecanismo termodinámicamente barato, basado en la copia, que permitía establecer con todas sus piezas y rápidamente, una organización de grado muy avanzado, adecuada a subsistir en situaciones futuras.

Diversos autores han tratado los problemas de la copia de información en textos y cromosomas. Aunque se requiera otra entidad de nivel superior que haga la copia, es indiscutible que la información copiada capaz de desarrollarse para producir una organización o unos efectos previsibles, es mucho más barata que la información adquirida por ensayo y error o basada en los lentos procesos que tienden a diferenciar y a incrementar la estructura de los sistemas complejos. La única desventaja de la información copiada sobre la adquirida, es que mientras ésta refleja exactamente las condiciones locales que han presidido a su acumulación, aquélla puede resultar menos adecuada para integrarse en el marco del sistema al que ha ido a parar. Pero este inconveniente va perdiendo importancia a medida que los organismos van alcanzando, en mayor o menor grado, elevado poder de regulación y cierta independencia del ambiente, a la vez que la naturaleza dispone cada vez de un mayor número de tipos de organismos para intentar el ensamblado de ecosistemas eficaces.

Desde el punto de vista de la energía invertida en la operación de la copia, cuesta lo mismo copiar cualquier extensión equivalente de información presente (en términos de complejidad). Cuesta lo mismo editar igual número de páginas, sean letras al azar, sean los principios de una concepción del Universo físico, sean las páginas de más elevada espiritualidad. Parece que debe costar lo mismo copiar cadenas moleculares que no lleven a nada aprovechable y cadenas moleculares que conduzcan al desarrollo de un monstruo deforme, o que lleven a buen término un organismo armónico. Análogas consideraciones pueden aplicarse a la memoria, cualquiera que sea su base física. El coste de la copia es proporcional a la complejidad, pero el orden que el esquema encierra, la proyección sobre el tiempo de la complejidad, cifrado en las formas de interacción de los elementos actuantes, es gratuito.

La copia de información representa, pues, un abaratamiento considerable en relación con la adquisición directa y paulatina. La copia es importante, además, porque no sólo permite la simple reproducción de los sistemas, sino su multiplicación (sean libros u organismos), aumentando la frecuencia o densidad de los sistemas capaces de ejercer una función directiva sobre otras entidades de tipo menos organizado. Pero, con costar poco, la copia de in-

formación cuesta algo, y este coste puede ser rebajado espaciando la frecuencia con que se emprende la copia (la frecuencia de la reproducción), que, sin embargo, tiene un mínimo por la deterioración a la que por su naturaleza está sometida la información copiada: mutaciones en las estirpes, desgaste y, eventualmente, páginas cambiadas de sitio al encuadernar un libro.

El mecanismo de la evolución de las especies. — Un organismo desarrollado no sólo contiene información copiada. El organismo adulto contiene más información que el huevo. Para decirlo con Schmalhausen (1958) su información ha venido por dos canales: un canal interno, del germen, con una gran proporción de información copiada, y un canal exterior, que trae información procedente del ambiente, de lo que circunda al ser. Los factores del ambiente influyen en la resolución de una serie de disyuntivas que se presentan sucesivamente en el curso del desarrollo y aportan información nueva. La información que se archiva en la memoria y la eventual facilitación de determinadas conexiones nerviosas se consiguen en el curso de la vida individual y se pierden en cada generación, debiendo ser adquiridas de nuevo. Solamente la civilización humana ha encontrado medios baratos para copiar y transmitir información comparable. En todos los seres en general, la información adquirida durante el desarrollo y en el curso de toda la vida es termodinámicamente cara y dispone de un espacio limitado para ser almacenada.

En el curso de la evolución de las estirpes, la cantidad total de información presente en los organismos aumenta. Simultáneamente, de forma no interrumpida, parte de la información recientemente adquirida o «cara», pasa al registro fijo, con lo cual su dispersión a través del espacio, unida a la multiplicación, se abarata y, a la vez, deja sitio para acumular más información individual «cara».

La modalidad que reviste la conversión de la información adquirida individualmente o «cara», en información copiable o «barata», está en el meollo de la discusión entre lamarckismo y darwinismo. El modelo lamarckista postula su conversión directa dentro de los límites de cada generación. El modelo darwinista postula la fijación de la información por un método que puede ser comparado al de las aproximaciones sucesivas. Este método no sólo puede ser intrínsecamente ventajoso, de la misma manera que en ciertas operaciones de cálculo resulta útil el método llamado de Montecarlo, sino que ofrece la ventaja suplementaria de explorar nuevas posibilidades. Si no hay exploración que, forzosamente, ha de ser un tanto al azar, no se encuentran cosas nuevas sobre las que ejercer la actividad. El teorema fundamental de la selección natural (Fisher, 1930) se enuncia: La tasa de aumento de la adecuación («fitness») de un organismo determinado en un tiempo determinado, es igual a la variancia genética de su adecuación en aquel tiempo. En otros términos: una

mayor variabilidad (igual a posibilidad de exploración) permite encontrar antes el camino adecuado.

La genética actual acepta que las mutaciones (igual a movimientos exploradores) se producen al azar, lo cual significa simplemente que las probabilidades de ocurrencia de aquellas son independientes de las ventajas selectivas que dan, respectivamente, a la organización. Mayor importancia se atribuye al mecanismo en virtud del cual son recogidas, conservadas y propagadas dichas mutaciones, posibilitando así el ensayar la viabilidad de los sistemas modificados o reconstruidos en la misma o en otra diferente constelación de condiciones de vida.

De manera general, nada se opone a suponer que en los comienzos de la constitución de sistemas vivos, se ensayaron distintas modalidades de acumular organización (información) y abaratar su transmisión. No es difícil pensar en la posibilidad de mecanismos estrictamente lamarckianos; pero parece verosímil que los mecanismos de copia que prevalecieron y que actualmente son de uso general en los seres vivos, corresponden mejor a los aceptados por la teoría neodarwinista.

Tendencias organizadoras y selección natural. — El éxito que ha acompañado a la teoría de la selección natural ha sido excesivo, porque la ha hecho mirar como algo primario y fundamental en la evolución de los sistemas orgánicos, y no como una de tantas posibilidades de alcanzar ciertas situaciones, que ha sido «seleccionada» simplemente porque permite ir más aprisa.

La misma naturaleza de los sistemas complejos (o sistemas generales) permite aceptar la existencia de tendencias hacia el aumento del grado de organización. La selección genética, tan eficaz en acelerar la evolución de las estirpes, ha prevalecido sobre otros posibles métodos de evolución posiblemente porque permite un rápido crecimiento del grado de organización de los ecosistemas y los ecosistemas más organizados ejercen una función directiva.

Un ecosistema es una estructura que se desarrolla por una sola vez, evolucionando hasta conseguir mantener un grado elevado de orden con un flujo dado de energía. No ha tenido que hacerse una selección de todos los sistemas posibles, sino que el ecosistema, a través de la *sucesión* ha ido alterando su organización de manera decidida y orientada. Puesto que los seres vivos son entidades sujetas a todos los principios organizadores que operan en los sistemas complejos, es de imaginar que en ellos se presentan análogas tendencias organizadoras. Por ello, el modelo neodarwinista no necesita explicar totalmente ciertos procesos de organización del tipo del desarrollo, de la mitosis, de la regeneración, etc. La existencia de una parte más organizada, «explota» y mantiene en un estado más «juvenil» al resto del sistema acoplado. Si no existe aquella parte más organizada (y que inhibe en cierto modo el aumento de organización en el resto), el sistema en estado «juvenil» evoluciona local-

mente convirtiéndose en más organizado. Estos principios son aplicables a ecosistemas, a la ontogenia y a la regeneración. Como es obvio, estos y otros fenómenos de incremento «espontáneo» de organización se relacionan más con el grupo de principios físicos que tratan de fenómenos irreversibles y, por ello, es de imaginar que no encontrarán un buen marco en las tendencias modernas de la genética que, por ejemplo, hacen un uso general de métodos estadísticos poco adecuados a abarcar aquellos fenómenos irreversibles. En este punto vuelve a aparecer la insuficiencia de los métodos estadísticos y analíticos, a la que ya se ha aludido a propósito del estudio de las poblaciones.

Organismos y ecosistemas. — Muchas de las consideraciones estampadas en las secciones precedentes de esta comunicación eran aplicables, a la vez, a organismos y ecosistemas; tanto unos como otros entran dentro de la rúbrica de sistemas generales de elevado grado de estructuración. En esta sección se ha llegado a establecer, dentro del mismo orden de ideas, una distinción entre ambos tipos de sistemas. Los organismos son sistemas que se desarrollan de acuerdo con un plan interno; son poco influidos por las circunstancias periféricas, de donde la gran semejanza que tienen entre sí los de cada especie, aun cuando se desarrollen en lugares diferentes. El desarrollo de su organización es relativamente muy rápido, por ser barato, gracias al mecanismo genético de copia y multiplicación de información.

Los ecosistemas son entidades que se van componiendo paulatinamente por agregación de piezas (organismos), cuyas proporciones cuantitativas se regulan de acuerdo con las condiciones del ambiente y con las reglas —intrínsecas al ecosistema— de aumento de organización que vamos estudiando. Son entidades únicas, perfectamente o, por lo menos, mejor adaptadas que los organismos, de desarrollo lento, sin que, al ir formándose, sea necesaria una selección en cada momento de todos los ecosistemas posibles entonces.

Como se ha dicho en otro lugar, es posible que en los comienzos de la vida, los protoorganismos tuvieran ciertas características de los ecosistemas actuales, por lo que resultarían «poco manejables», por la dificultad de conseguir la reproducibilidad de piezas de estructura muy grandes e infinitamente variadas (adaptadas a multitud de condiciones diferentes). La solución obvia en el próximo paso de la evolución era fragmentar estas organizaciones en piezas sueltas (los organismos) de multiplicación barata y que pudieran ensamblarse de las maneras más diversas para ajustarse a los requerimientos especificados. Por estas razones, aun cuando los ecosistemas pueden imaginarse como sistemas aproximadamente cerrados, los organismos, como partes de aquellos, han de ser forzosamente abiertos. Mientras que los ecosistemas se constituyen en estrecha adaptación a una constelación única de circunstancias ambientales, los organismos se estructuran gobernados fundamentalmente por un determinismo interno.

Puede ser oportuno trasladar a otro terreno una parte de estas consideraciones. Las organizaciones humanas, las «civilizaciones», se han comparado repetidamente con sistemas orgánicos. No encuentro explicación a un hecho general: a la preferencia por establecer la comparación entre una cultura o civilización y un organismo, o, mejor dicho, una estirpe o especie. Esta tendencia impregna hasta las obras más recientes sobre estas cuestiones (por ejemplo, *Evolution and Culture,* 1960). Quizá no sea más que el resultado de un excesivo entusiasmo de antropólogos y sociólogos por el darwinismo. En realidad, la comparación se establece mucho mejor, sin forzar las cosas, entre una civilización y un ecosistema. Como los ecosistemas, las civilizaciones humanas son realizaciones únicas, gobernadas por las mismas reglas enunciadas de flujos contrarios de energía e influencia organizadora, cuyo desarrollo es lento y termodinámicamente caro y que están integradas básicamente por organismos. Se puede hablar de evolución refiriéndose a la humanidad; pero debe hablarse de sucesión con referencia a las civilizaciones, si se desea mantener un mínimo de propiedad en las analogías. La evolución no es la sucesión, aunque formas de civilización que tienen el valor de distintas etapas de la sucesión constituyen marcos diferentes para la evolución de los tipos humanos, como las distintas etapas de la sucesión de un ecosistema constituyen marcos diferentes para la evolución de las especies. Una nota característica de la «sucesión humana» (desarrollo de una civilización) es la importancia creciente de la transmisión de información, cada vez más barata, de una generación a la siguiente, por canales no genéticos, lo cual es algo genuinamente humano y uno de los pocos caracteres discordantes en el parangón que puede establecerse entre sucesión en un ecosistema y civilización. Ciertas concepciones de la Historia, por ejemplo, la de Toynbee, se podrían ilustrar y enriquecer comparando de manera más ceñida el desarrollo de cada civilización a la sucesión de un ecosistema.

Rutas abreviadas para la energía en el ecosistema. — Vegetales, fitófagos y carnívoros, es decir, los sucesivos niveles tróficos de un ecosistema, se pueden considerar como si fueran distintas capas, cada vez más organizadas y menos extensas, en el esquema de la figura 5. Pero es obvio que en la naturaleza, aquellos componentes del ecosistema no están encajados unos en otros, conforme a aquél modelo sencillo. Por el contrario, se encuentran más o menos dispersos, a veces sin regularidad aparente, en un espacio indefinido. El ecosistema difiere del individuo por la falta de rigidez de su estructura.

Sin embargo, en su efectividad, esta estructura dispersa es equivalente a la teórica estratificada, en virtud de la especificidad de las fronteras. El contacto material de un carnívoro con una planta no representa la formación de una frontera franqueable, porque el carnívoro no la come. En cambio, cuando el carnívoro toca a otro animal, por obra y gracia de los

dientes de aquél se establece una frontera eficaz o, en otros términos, se abre la espita que permite el flujo de energía, de la presa al depredador, y el flujo contrario de organización: la acción de los depredadores conduce a las presas a convertirse en más ágiles.

La forma real de distribuirse los organismos en el espacio, permite la posibilidad de establecer numerosas fronteras ocasionales, que no son todo lo

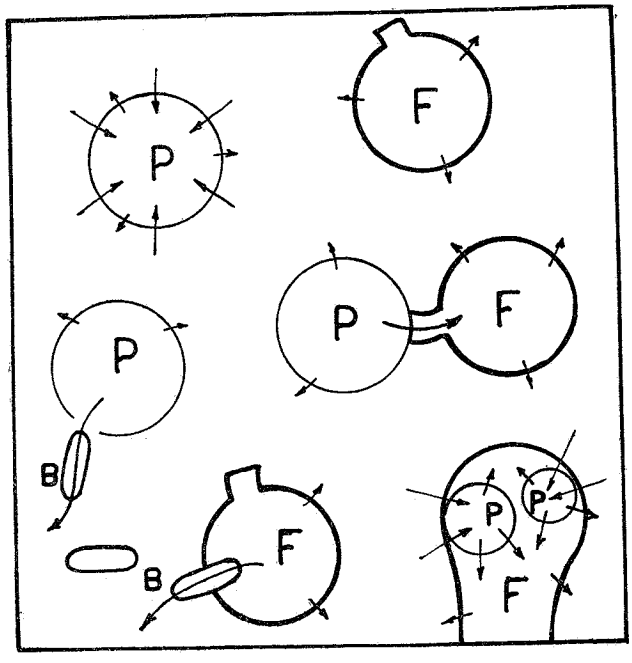


FIG. 6. — Los sucesivos niveles tróficos (plantas - fitófagos - carnívoros) se comportan como subsistemas de organización creciente comparables al esquema de la figura 5, aunque no ocupen en el espacio una posición fija, encajados e incluidos unos dentro de otros. Ello se debe a que el intercambio de materia y energía sólo se hace en fronteras específicas y eficaces —cuando un animal se pone en conatcto con un vegetal, por ejemplo—. En el ángulo inferior derecho se esquematiza un caso de simbiosis, por ejemplo, un coral. *P*, plantas; *F*, animales; *B*, bacterias; las flechas indican flujo de energía.

eficientes que pide el modelo ideal (fig. 6); pero, que, sin embargo, funcionan, como cuando un animal come algo que no es su alimento más adecuado. Este hecho debe ser tenido en cuenta, para llevar a términos más realistas nuestro modelo teórico de ecosistema. Desde luego, un ecosistema tiene la máxima organización y funciona con la máxima eficiencia, cuando las fronteras son muy específicas, por ser muy estrictos los instintos o las actividades de los seres que lo constituyen. Entonces el modelo más real de la figura 6 se aproxima funcionalmente al ideal de la figura 5.

La energía utilizable (la ecofuerza de Odum) decrece paulatinamente desde los productores primarios hasta el más alto nivel trófico. El aprovechamiento más eficiente, para el conjunto del ecosistema, pide que la ecofuerza caiga por saltos lo más pequeños posibles, lo cual lleva consigo una gran longitud de las cadenas alimentarias. Las tendencias organizadoras implícitas en todos los sistemas organizados llevan fatalmente a este estado, es decir, a una especialización alimenticia y a un elevado número de niveles tróficos.

De todas formas, resulta inevitable la presencia de escapes o «cortocircuitos» en los distintos niveles. Son utilizados —o provocados— por seres que trabajan con un enorme salto en la energía potencial, es decir que transforman compuestos muy complejos y de alta energía en otros muy sencillos y que no pueden ceder ya prácticamente energía a otros miembros del ecosistema. Como es de imaginar, el cociente producción: biomasa en estos seres es muy elevado. Actúan sobre masas de sustancia desproporcionadamente grandes en relación con la biomasa propia. Son, fundamentalmente, bacterias. En categorías funcionalmente próximas se sitúan parásitos de diversos tipos.

En la manera habitual de estructurarse los ecosistemas, se tiende a reducir al mínimo la actividad de estos seres, que normalmente queda confinada a actuar sobre materia en la que ya no perdura la capacidad de organización, o sea, materia muerta, en cadáveres, secreciones y excrementos. La sucesión natural de los ecosistemas trata de eliminar las vías por las que la energía disipada se convierte en organización de manera poco eficiente. Quizás en esta última frase se vislumbra una buena definición de la enfermedad.

LA SUCESIÓN

Cambios históricos en los ecosistemas. — Se ha dicho antes que las especies están sometidas a la evolución y los ecosistemas a la sucesión. Podemos prever que los ecosistemas no pueden ser estáticos más que si alcanzan un estado de inactividad total, incompatible con la vida. Los cambios manifestados con el paso del tiempo, expresión de tendencias internas, constituyen la sucesión.

La estructura básica de un ecosistema incluye la existencia de varios niveles tróficos. El flujo de energía que los atraviesa en un sentido, de los vegetales a los carnívoros de más alto nivel, corresponde a un gradiente de organización en sentido inverso, de tal forma que los niveles tróficos superiores están formados por organismos de mayor tamaño, más independientes respecto al medio, de vida más larga, que trabajan con mayor eficiencia y que contienen una mayor proporción de información copiada y copiable. Todo

ecosistema tiende a aumentar su madurez, pero en este proceso, sus niveles tróficos superiores se mantienen siempre más maduros que los inferiores. En parte, el aumento de madurez a través del tiempo, se consigue por un aumento creciente de la participación de los niveles tróficos superiores en la biomasa total, a cuyo aumento fija un límite la dimensión total del biótopo considerado. En las comunidades poco maduras, el alimento se utiliza peor y una gran parte de la energía acumulada por los productores primarios se degrada prematuramente a través del escape constituido por las bacterias. Las bacterias, por tanto, pueden cumplir una misión relativamente más importante en los sistemas poco maduros. El nivel de los productores primarios, cuando existen otros niveles tróficos, no puede aumentar su grado de madurez más allá de cierto límite. De hecho, puede ser y es más maduro en un ecosistema sin otros niveles; la adición de animales, por ejemplo, a un cultivo mixto de algas, determina una pérdida de madurez o «rejuvenecimiento» del nivel constituido por las algas. En definitiva, la sucesión es un proceso que marcha a velocidad distinta y con diferentes características en los distintos niveles tróficos de un ecosistema.

La sucesión ofrece crecientes oportunidades a los organismos para pasar de una función más generalizada a otra más especializada, lo cual lleva consigo un aumento del número de especies que integran el ecosistema, reflejado en la complejidad o diversidad específica. La tendencia general es, pues, a un aumento de la complejidad o diversidad a lo largo de la sucesión. El incremento de la riqueza estructural se manifiesta igualmente en otros planos, no sólo en la distribución de individuos en especies, sino también, por ejemplo, en la diversidad de los sistemas fotosintetizadores de los vegetales. Al avanzar la sucesión, aumenta la variedad de pigmentos que conducen al aprovechamiento de un más amplio espectro de la radiación incidente, con la participación creciente de pigmentos más estables que la clorofila *a*. La clorofila *a*, a pesar de su posición clave en la fotosíntesis, tiene una labilidad grande, como lo prueban los ritmos diarios en su concentración, mucho más amplios que los de los carotinoides. Es de imaginar que su resíntesis diaria consume una energía considerable.

La anterior comparación entre lo que les ocurre a las especies y a los pigmentos sirve para generalizar el concepto de sucesión a los diversos planos del ecosistema. Los individuos son sistemas reproducibles de dimensiones y propiedades adecuadas para ocupar rápidamente las extensiones libres. Idealmente, no es obligado considerar al ecosistema descompuesto en individuos, sino que puede analizarse en entidades de otro tipo, aunque de hacerlo así, los límites entre unas y otras clases no coincidan con los límites del individuo o de la especie. De la misma manera que puede ser ventajoso estudiar la vegetación por sus pigmentos, nada se opone a estudiar los animales o todos

los organismos de un ecosistema distribuidos por compuestos o por sistemas químicos. El progreso de la sucesión se caracteriza por una participación creciente de compuestos de tiempo de renovación o ciclo lento, muy estables, cuyo mantenimiento en el seno de la biomasa total va ligado a una disipación baja de energía. De acuerdo con la experiencia, las comunidades más maduras han de contener proporciones crecientes de celulosa, pectina, madera, quitina, caliza, etc.

Estas regularidades se pueden describir por medio de las tasas de incremento netas, tomadas sobre largos períodos de tiempo, de las distintas especies o de los distintos compuestos químicos. Como principio general puede establecerse que las especies de conversión de energía más eficiente, los compuestos químicos más estables, van acumulándose a tasas superiores o, por lo menos, no negativas.

Las relaciones entre las distintas tasas se pueden expresar de manera semejante a como se describe el crecimiento desproporcionado de las distintas partes de un organismo, por medio de funciones alométricas. Como regla empírica, las «constantes alométricas» son positivas o más altas para los elementos de la estructura que se renuevan más despacio o que disipan menos energía en su mantenimiento, y negativas para los que se sintetizan y descomponen con mayor rapidez o que consumen más energía en su conservación. Se da la aparente paradoja que estas tasas efectivas de incremento son menores para las especies cuyas tasas de natalidad y mortalidad son, ambas, elevadas, que para aquéllas que mantienen mucho más bajos dichos valores. En otras palabras, si r es la tasa de reproducción y m la de mortalidad, la diferencia neta $(r - m)$ suele estar en razón inversa a los valores absolutos de r o de m que, en todo ecosistema más o menos en equilibrio, se mantienen cercanos uno al otro.

Principios semejantes se manifiestan en los tipos más diversos de sistemas análogos y, naturalmente, en las organizaciones humanas. Para éstas, la ley principal de Parkinson, muy seria, aunque expuesta en broma, expresa simplemente que los elementos de un sistema que acumulan mayor información con menor despliegue y exportación de energía y más lenta renovación, muestran una tasa neta de multiplicación mayor que los elementos más productivos y de existencia más independiente, exactamente lo mismo que en la sucesión.

Transporte dentro del sistema. — Los individuos de un ecosistema están más o menos separados entre sí y la materia organizada debe fluir de unos a otros. En el curso de la sucesión, la reserva de elementos nutritivos libres en el medio tiende a reducirse, tanto en el plancton —reserva de fosfato mínima y constante en ecosistemas muy maduros, como los de aguas tropicales— como en las comunidades terrestres —mínima reserva en el suelo de

los bosques tropicales—. El máximo invernal de fosfato en los mares templados ha sido considerado como una medida de la ineficiencia del ciclo de producción (Cushing, 1959), concomitante de una menor madurez.

En los ecosistemas acuáticos la turbulencia es importante. Un plancton nunca podrá alcanzar un grado avanzado de madurez en agua turbulenta. Existe una continua pérdida de individuos con los torbellinos periféricos al sistema, y esta pérdida ha de compensarse con una mayor capacidad de síntesis, una mayor producción, un estado menos maduro. Sistemas de este tipo, con exceso de producción, se hallan acoplados a otros deficitarios, por ejemplo, a un plancton de aguas profundas o a un bentos, al que va a parar parte del alimento producido. La turbulencia aumenta el flujo de agua sobre los organismos, permitiendo una más rápida absorción de elementos nutritivos a los vegetales y una mayor frecuencia de los encuentros entre los animales y sus presas. La turbulencia hace inútiles los movimientos de seres microscópicos y así favorece indirectamente a los desprovistos de órganos locomotores. Éstos, por el contrario, se hallan en peores condiciones en un medio sin movimiento, donde se hunden y van a parar a condiciones de producción desfavorables. En las diatomeas, la tasa de incremento y la pérdida de individuos son función directa del coeficiente de difusividad turbulenta («Austausch»); en las dinoflageladas sólo lo es la pérdida de individuos, lo cual explica el efecto selectivo de las condiciones de turbulencia que presiden sobre el desarrollo de las poblaciones de unos u otros organismos.

En un medio turbulento, los movimientos de los animales son al azar, lo cual corresponde a comunidades poco organizadas. En las más organizadas dichos movimientos son estrictamente dirigidos por información archivada en la especie. Al aumentar la madurez, se manifiesta la tendencia a sustituir la forma automática de comer (filtración, recolección de sedimento) por el empleo de información copiada, que aumenta la probabilidad de encontrarse con las presas. A medida que progresa la sucesión, se incrementa la función de pistas, centros de agregación de organismos, etc., estructuras que son comparables a las ciudades y vías de comunicación en relación con el poblamiento humano de un país. Se pueden describir sus efectos en términos de circuitos recurrentes positivos.

A medida que un ecosistema adquiere mayor orden, se hace más previsible y es posible emplear proporciones crecientes de información copiada, barata. A lo largo de la sucesión, se manifiesta, pues, sucesivamente, un predominio de respuestas directas, indirectas y ritmos internos, en las actividades de todos los seres vivos. Quastler (1959) ha tratado este punto de manera más general y cuantitativa: en el seno de un sistema que muestra una mayor integración u orden, que otro, los individuos —o cualquier otro tipo de entidad constituyente— pueden conservarse adaptados con igual eficacia, a

pesar de restringir la amplitud del muestreo de características externas («feature sampling»).

Lo que se ha dicho en relación con la turbulencia del agua, vale para la movilidad de un suelo, tanto si es un sedimento subacuático como si es el suelo de un desierto o de un sistema de dunas. La movilidad mantiene siempre a los respectivos ecosistemas en una forma poco madura, con exceso de productividad —que en parte ha de compensar la destrucción de organismos por el efecto mecánico y abrasivo de las partículas del suelo— y, en los movimientos de los animales, dificulta la utilización de información copiada.

Las poblaciones de animales ejercen un efecto selectivo sobre las de sus presas, animales o vegetales, favoreciendo indirectamente a las especies más voluminosas, con apéndices o envolturas que dificulten la ingestión en el caso del plancton, a las plantas incrustadas, tóxicas o espinosas en la vegetación arraigada y a los numerosos dispositivos de defensa del tipo del mimetismo, presencia de venenos, etc., en los animales. Semejantes adaptaciones defensivas son especialmente frecuentes, como es de esperar, entre los seres de comunidades muy maduras (arrecifes de coral, bosques tropicales), no sólo por tratarse de ecosistemas de un elevado grado de integración y previsibilidad que da eficacia a tales recursos, especialmente si se asocian a instintos complicados, sino también por el largo tiempo de que han dispuesto para evolucionar en el seno de dichos ecosistemas, muy antiguos. El resultado general de todos estos dispositivos es siempre el mismo: un retardo en el flujo de energía a través los distintos niveles del ecosistema, cuyo retardo conduce a un aprovechamiento más eficiente.

Fluctuaciones. — Las variaciones en las entradas y salidas de un sistema abierto limitan la estabilidad del mismo. La tendencia general en la sucesión de los ecosistemas y en la evolución de las especies es ajustar su capacidad de regulación a la mínima disipación de energía, perdiéndose la capacidad de seguir fluctuaciones que ya no se producen. De los principios generales y de la observación directa se deduce que la intensidad de las fluctuaciones ambientales pone un límite al grado de madurez que se alcanza en la sucesión. Los ecosistemas poco maduros están sometidos a fluctuaciones mucho más amplias que los ecosistemas más maduros y una manera de provocar un aumento inmediato de la madurez consiste en reducir la amplitud de las fluctuaciones ambientales. Los ecosistemas propios de países desérticos, de las aguas libres, son esencialmente fluctuantes, con acumulación periódica de elementos nutritivos en el medio, rápida degradación bacteriana de una proporción importante de la materia orgánica sintetizada, mayor importancia de los factores llamados «abióticos» sobre los «bióticos» en la regulación de los números de las distintas especies y pobre integración de todos los elementos del sistema. El bosque tropical y el arrecife coralino con ecosistemas de ca-

racterísticas completamente diferentes, contrarias u opuestas a las enunciadas. No es de extrañar que autores formados en el estudio de ecosistemas de uno u otro tipo, si no son capaces de abstraer y sintetizar las notas esenciales de todos ellos, lleguen a puntos de vista diferentes y aun contradictorios sobre la naturaleza de los ecosistemas y aun sobre los fines de la ecología. Por ejemplo, basta comparar los libros de Bodenheimer y de Andrewartha y Birch, autores inspirados en ecosistemas fluctuantes y poco maduros, con el de Beverton y Holt, que se funda en el estudio de poblaciones de peces de entre las más maduras que se pueden encontrar en el mar.

Un sistema organizado artificialmente permitirá precisar algunos aspectos de las fluctuaciones. Consiste en un recipiente de 2 m de altura, con agua de mar, sometido a un gradiente vertical de la temperatura y otros factores, de manera que imite las condiciones en un espesor considerable de una masa de agua natural. Si el agua permanece tranquila, de manera que la irradiación de las capas superiores determine una estratificación térmica, se observa una sucesión típica: Primero se desarrolla una población mixta de diatomeas y algunos otros seres que van siendo gradualmente sustituidos por seres nadadores flagelados (dinoflageladas, por ejemplo), aumentando la segregación vertical, de forma que los organismos fotosintetizadores (el dispositivo de capturar fotones) se distribuyen hacia las capas superiores más iluminadas, mientras que los animales y bacterias (el último sumidero de la energía) se concentra hacia capas más profundas. Existe un transporte neto de materia energizada de arriba abajo, y el retorno, por difusión principalmente, de los elementos biogenéticos a las capas altas es muy lento, lo cual frena la producción total, que llega a alcanzar valores muy bajos en relación con la biomasa.

Si el mismo sistema se agita, provocando una mezcla vertical del agua, el ciclo de los elementos se facilita y la dimensión sobre la que se extiende el gradiente de energía disponible se acorta, en el seno del ecosistema. Es posible aumentar la producción y pierde utilidad la locomoción propia de las células de las algas. Las dinoflageladas, o la mayor parte de sus especies, además de esta pérdida de adaptación, contienen una proporción demasiado baja de clorofila *a*. Se desarrollan rápidamente diatomeas y pequeños flagelados con una proporción más elevada de pigmentos y, principalmente, del más lábil, la clorofila *a*. La población, en presencia de un suministro constantemente alto de elementos nutritivos, muestra una productividad notable, más alta que en la situación precedente y parecida a la que fue observada al principio de la primera sucesión. El ecosistema puede decirse que se ha rejuvenecido, es decir, las fluctuaciones del ambiente lo han retornado a un estado que la marcha de la sucesión en el agua quieta había tendido a superar. En el agua agitada, la producción ha de ser elevada en las capas superiores, porque,

como consecuencia del movimiento turbulento del medio, las algas pasan parte de su existencia en las capas bajas peor iluminadas y deben aprovechar el tiempo durante el cual permanecen a plena luz: sólo prosperan, pues, células con alta concentración de pigmento. Pero es obvio que las fluctuaciones no permiten componer un sistema tan eficiente como si las condiciones permanecieran más estables. Producción o trabajo realizado y eficiencia no marchan paralelamente, ni aquí ni en los sistemas físicos (Odum y Pinkerton, 1955). El ecosistema es homogéneo y el flujo de energía por unidad de biomasa es mucho mayor que en la situación estratificada. La distancia media entre el punto donde se absorbe la radiación y el punto donde se disipa la energía se ha acortado; el gradiente de energía potencial es mayor y se aprovecha menos eficazmente. En la naturaleza la tendencia es a alargar dicha distancia media, pero ello no es posible en un medio agitado.

Ahora los animales deben coger sus presas al azar de los choques y pierden su ventaja las especies dotadas de taxis u otros mecanismos internos que les permitían situarse en los niveles más favorables para comer. Por otro lado, estos animales tan pronto comen poco como con exceso y, en este último caso, sus excrementos contienen todavía abundante energía, que es degradada casi toda por bacterias. La relación entre producción bruta y neta es mayor ahora, como lo es también en el mar durante los pulsos de mayor producción de fitoplancton (Menzel y Ryther, 1960).

La complejidad muestra diferencias claras en ambas situaciones. En el agua estratificada, la complejidad (o diversidad biótica) local puede ser pequeña, por segregación por niveles de las especies; pero la complejidad del conjunto es elevada y en el ecosistema se encuentra un número elevado de especies. También es grande la complejidad del ecosistema cuando se considera descompuesto en otras categorías, por ejemplo, en pigmentos fotosintetizadores, cuya diversidad es elevada. Cuando el ecosistema queda sujeto a la agitación, con incremento de la capacidad de producir, son pocas las especies que se multiplican rápidamente y llegan a constituir la mayor proporción de la población mixta total, con el consiguiente decrecimiento de la diversidad biótica. Estas especies son las de tasa potencial de incremento muy alta (r), que habían quedado relegadas a último término en un ecosistema maduro, donde es más importante tener una mortalidad baja o una resistencia y eficiencia mayores. Un fenómeno análogo se manifiesta a nivel de los pigmentos: la clorofila *a* aumenta más rápidamente que los otros y la complejidad del sistema fotosintetizador disminuye. El ecosistema así rejuvenecido tiene exceso de producción. Si el ambiente permanece en reposo, el exceso de producción se va convirtiendo en organización y se retorna al estado estratificado y de mayor complejidad que corresponde a la forma más madura de este ecosistema. Sin embargo, debe recordarse, que el estado de madurez máxima alcan-

zable en estas condiciones, queda aún muy por debajo de otros tipos de ecosistemas susceptibles de alcanzar un grado mayor de organización, como son, por ejemplo, los implantados sobre un sustrato sólido.

Sucesión y evolución. — Los ecosistemas de diversa madurez ofrecen marcos o escenarios no equivalentes para la evolución de las especies. No es posible convertir la información adquirida en información barata, fijándola en el sistema genético, si el ecosistema está sometido a fluctuaciones imprevisibles que harían inútiles las adquisiciones para una generación futura. En estas condiciones es mejor conservar una tasa de multiplicación elevada, para aprovechar las oportunidades que ofrezcan temporalmente dichas fluctuaciones. Entonces es mejor ser prolífico que adquirir adaptaciones demasiado ajustadas para servir en condiciones cambiantes.

Por el contrario, ecosistemas más maduros, más organizados, de estructura futura más previsible (en el área de acción de la selección natural), permiten la evolución de las especies en el sentido de una determinación genética del desarrollo, con especializaciones extremas, ritmos internos, instintos complicados y reducción al mínimo indispensable de la tasa de multiplicación. Aumenta la información acumulada y copiable, así como el tamaño de los individuos y la duración de su vida, características que contribuyen a aumentar la eficiencia en la conversión de energía. Estas especies tienen notable capacidad para influir sobre acontecimientos futuros y algunas llegan a adquirir una capacidad de regulación tan grande que, más tarde, podrán subsistir en sistemas pobremente organizados, liberándose de las fluctuaciones de los mismos (aves y mamíferos).

En el curso de la sucesión, la «dinámica de las poblaciones» establecida sobre la base de circuitos recurentes, tiende a ser sustituida por una mayor estabilidad fundada en un ajuste preciso de las tasas de multiplicación.

Complejos de ecosistemas. — Varios ecosistemas pueden estar acoplados en un sistema más amplio, como el plancton y el bentos en una masa de agua o diversas manchas de vegetación (con sus respectivos pobladores animales) en la superficie de un país. En todos estos casos se cumplen las reglas generales entre sistemas adyacentes de desigual madurez. El sistema menos maduro exporta producción al más maduro. Esto significa que cada unidad de materia que va del primero al segundo conduce por término medio más energía potencial que una unidad de materia que circule del segundo al primero. La madurez o grado de organización del ecosistema más maduro aumenta aún más que en el menos maduro. El ecosistema más maduro va extendiendo e incrementando su organización por la periferia, hasta que se alcanza un estado de equilibrio, definido generalmente por la existencia de fluctuaciones demasiado violentas a partir de la frontera donde empieza ya el ecosistema menos maduro.

Kerner (1957) estudia el intercambio entre dos asociaciones relacionadas de manera laxa, que vienen a corresponder al complejo de ecosistemas considerado. Según dicho autor, se produce una especie de flujo de lo que llama «temperatura» y probablemente está siempre en relación inversa con la «madurez» y de una constante de movimiento en el espacio de fase (G). Por término medio, de dos asociaciones acopladas, en la que tenga una «temperatura» más alta, bajará el valor de G y disminuirá la temperatura. En la otra asociación los cambios serán contrarios.

Puesto que la adaptación perfecta de un ecosistema a las condiciones (topográficas) complejas, se hace por desarrollo local de la organización, en la mayor parte de los casos es de prever que un ecosistema en estado avanzado de madurez muestre un grado considerable de heterogeneidad. La adquisición de la misma puede describirse parcialmente como si fuera debida a diferencias locales en la velocidad de sucesión y en el límite hasta el que ella puede llegar. En todos los casos se puede, por lo menos idealmente, trazar líneas o superficies que unen los puntos con igual grado de organización o madurez y recordar que perpendicularmente a ellas se tiene el doble flujo de producción y de información.

EXPRESIONES CUANTITATIVAS

Conceptos relacionados con la materia y la energía. — Cada uno de los elementos vivos de un ecosistema, como son los individuos, o cada conjunto de elementos vivos agrupados por ciertos rasgos comunes, como los individuos de una misma especie o de un conjunto de especies que pertenecen a un mismo nivel trófico, se puede caracterizar por su masa, su contenido de energía potencial y su grado de organización. Por constituir sistemas abiertos, sus características pueden permanecer o no constantes con el paso del tiempo; pero siempre se podrán distinguir flujos, por lo menos de energía y materia, en dos sentidos: del exterior hacia el elemento que consideramos y de dicho elemento hacia el exterior. La figura 7 es un esquema de semejante elemento de estructura, tal como ha sido concebido por los diversos autores que se han ocupado de este aspecto, que se ha llamado trófico-dinámico de la ecología, entre ellos: Clarke (1946), Hutchinson (citado por Lindeman), Lindeman (1942), MacFadyen (1949), Maucha (1942), Odum y Odum (1959), Odum y Pinkerton (1955), Patten (1959) y otros, cuyos puntos de vista se pueden estudiar en las referencias bibliográficas indicadas. En la presente exposición que, como es natural, se apoya en lo que ya ha sido escrito con anterioridad por los autores citados, se señalan las dimensiones físicas de cada magnitud, para conseguir una mayor coherencia del conjunto.

Debe advertirse lo siguiente: 1) La temperatura y la presión se consideran constantes. 2) Aunque el flujo se exprese como si fuera continuo no lo es: las plantas sólo asimilan a las horas de luz y la transferencia de energía entre unos y otros organismos está corrientemente sujeta también a periodicidad muy marcada. Esta discontinuidad —y ocasional inversión— en el flujo de energía sólo es posible porque los organismos funcionan como acumuladores

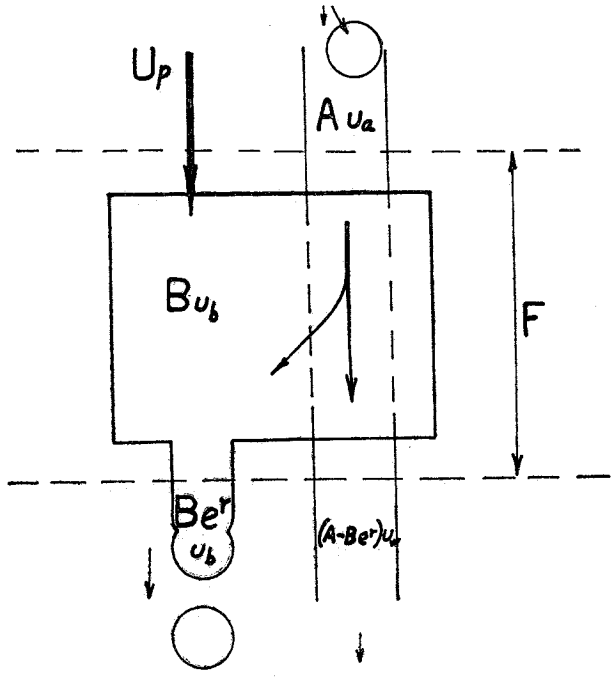


FIG. 7. — Esquema de la circulación de materia y energía a través de un elemento —individuo o nivel trófico— de un ecosistema. *Up*, energía recibida del sol (sólo en plantas); Au_a, energía recibida con los alimentos; $Be^r u_b$, energía acumulada en el crecimiento o reproducción (cuantificada); $(A\text{-}Be^r)u_w$, energía perdida con las excreciones (sensu lato). La ecofuerza (*F*) sería una magnitud proporcional a la diferencia de energía en dos niveles, uno antes y otro después del elemento de ecosistema que se considere.

de energía potencial. 3) No se ha creído necesario considerar aparte la respiración: Cuando no hay crecimiento, la masa de materia que abandona el cuerpo es equivalente a la que entra en él, pero es inoperante en nuestro caso determinar qué parte de la energía potencial perdida corresponde a la respiración y qué parte se puede distribuir en otros capítulos. 4) El concepto de ecofuerza (Odum, 1960), de elevado interés, presenta algunas dificultades de interpretación. 5) La multiplicación se considera como una simple continuación del crecimiento.

Símbolos	Designación o definición ecológica	Análogo o definición física	Dimensiones (M, L, T)
B	biomasa	masa	M
B/l^2	biomasa por unidad de superficie		ML^{-2}
B/l^3	biomasa por unidad de volumen	densidad	ML^{-3}
r	tasa instantánea de aumento de la biomasa ($dB/dt = rB$)		
e^r	aumento de la unidad de biomasa por unidad de tiempo		T^{-1}
m	tasa instantánea de mortalidad		
e^m	disminución de la unidad de biomasa por unidad de tiempo		
R	velocidad de traslación de una biomasa de densidad definida	velocidad	LT^{-1}
Be^r	producción, productividad, en términos de masa	flujo de una masa [corriente eléctrica	MT^{-1} QT^{-1}]
Be^r/l^2	producción por unidad de superficie	flujo de masa por unidad de sección	$ML^{-2}\,T^{-1}$
BR/l^3	traslación perpendicular a la superficie de referencia [así se puede expresar la sedimentación de un plancton o el transporte aguas abajo de un río de una forma sumable o restable a la producción efectiva]		
A	masa de alimento (sensu lato) ingerido por unidad de tiempo	flujo de masa	MT^{-1}
u_a	energía potencial media asociada a cada unidad de masa del alimento		
u_w	energía potencial media asociada a cada unidad de masa de las excreciones (sensu lato)	energía por unidad de masa	$L^2\,T^{-2}$
u_b	energía potencial media asociada a cada unidad de biomasa		
U_p	producción básica, energía que pasa a energía potencial química por unidad de tiempo por la fotosíntesis		
Au_a	energía potencial ingresada con los alimentos	potencia	$ML^2\,T^{-3}$
$Be^r u_b$	energía potencial acumulada en la biomasa (crecimiento) o cedida a otros niveles tróficos		
$(A\text{-}Be^r)\,u_w$	energía perdida con las excreciones		
P	producción, en términos de energía		
P/l^2	producción, en términos de energía, por unidad de superficie	potencia por unidad de superficie	MT^{-3}

Símbolos	Designación o definición ecológica	Análogo o definición física	Dimensiones (M, L, T)
P/B	producción, en términos de energía, por unidad de biomasa	potencia por unidad de masa	$L^2 T^{-3}$
F	ecofuerza	energía por unidad de masa [fuerza electromotriz	$L^2 T^{-2}$ $Q^{-1} ML^2 T^{-2}$]
$\Delta S/\Delta t$	aumento de entropía por unidad de tiempo, «producción de entropía»		$\theta^{-1} ML^2 T^{-3}$

Las siguientes expresiones son obvias y dimensionalmente correctas:

$$P = B\, e^r F,\ P/l^2 = [(Be^r/l^2) + (BR/l^3)]\, F \qquad [1]$$

$$u_b > u_W < u_a \text{ (en animales)} \qquad [2]$$

$$u_b > u_a \qquad \text{(en vegetales autótrofos)}$$

$$U_p + A\,(u_a - u_W) - Be^r\,(u_b - u_W) = \theta \Delta S/\Delta t \qquad [3]$$

La forma de la expresión [3] varía de unos a otros niveles tróficos. Sólo en los productores primarios (plantas) aparecerá el término U_p, y en este nivel trófico, u_W es frecuentemente superior a u_a (especialmente en las algas del plancton que expulsan al medio una fracción importante de los glúcidos y otras sustancias que han sintetizado), de manera que el segundo término será negativo. En muchos parásitos se tendrá $u_b < u_a$. Algunos ejemplos se esquematizan en la figura 8, donde la altura del cuadrado que representa la masa sobre la base del gráfico corresponde a la energía potencial asociada por unidad de masa, por término medio.

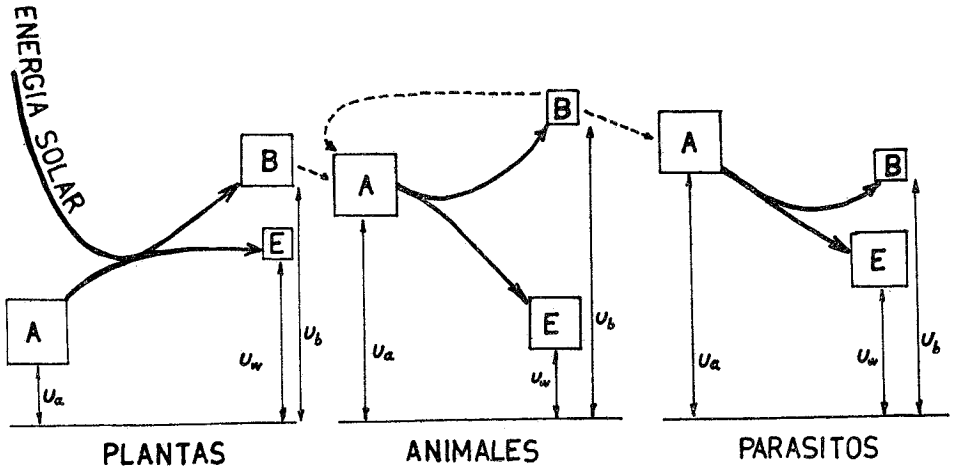
En un ecosistema estacionario, con cadenas alimentarias totalmente eficaces, Be^r de un nivel trófico representa A para el siguiente. De esta forma se pueden simplificar las expresiones correspondientes a los distintos niveles tróficos, lo que tiene poco interés, pues ya de antemano se puede prever que toda la energía U_p se desvanece en el mantenimiento de la biomasa total.

Mientras que e^r es una característica de los organismos, como expresivo de un gradiente interno de efectividad organizadora, F es una característica del ecosistema, expresiva de un gradiente externo a los organismos. De [1] resulta:

$$F = \frac{P}{Be^r} = \frac{\text{flujo de energía}}{\text{flujo de materia}} \qquad [4]$$

El concepto de ecofuerza, introducido por Odum, resulta muy interesante. Conviene no considerar a P en términos de la energía de la biomasa produ-

cida ($P \neq Be^r u_b$); de hacer $P = Be^r u_b$, $F = u_b$, y el concepto resulta superfluo. Es mejor que P designe el flujo total de energía, que además de la energía que se conserva en forma potencial incluye una parte que no se recupera, $F = u_b + \theta S$. Entonces, la eficiencia H con que trabaja la especie o nivel trófico que se considere es $H = u_b/F$. Obviamente, la eficiencia es tanto mayor cuanto más pequeña sea la ecofuerza, como también se deduce de [4], donde



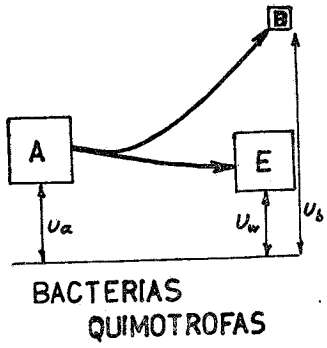


FIG. 8. — Esquema de las relaciones de materia y energía en distintos constituyentes de un ecosistema. En todos los casos, el proceso va de izquierda a derecha. A, masa de los alimentos (sensu lato); B, biomasa; E, masa de las excreciones (sensu lato). La altura de los cuadrados sobre las líneas de base expresan las respectivas energías potenciales por unidad de masa (u_a, u_b, u_w). Las líneas de trazos expresan que la biomasa de los vegetales sirve de alimento a los animales y que la biomasa de éstos sirve de alimento a otros animales y a parásitos en general.

la ecofuerza aparece como la potencia invertida en producir una cantidad de biomasa. En ecología se calculan también otras formas de eficiencia, por ejemplo, en la conversión del alimento en biomasa ($H' = Be^r/A$), o en la relación que existe entre las producciones de niveles tróficos consecutivos.

Puede tener interés considerar la forma de expresión

$$Be^r u_b = P \cdot H$$

a la que se pueden aplicar las consideraciones de Odum y Pinkerton (1955) sobre las relaciones entre trabajo y eficiencia. La eficiencia es máxima cuan-

do P es mínimo y va disminuyendo a medida que aumenta P. Por esto la producción máxima, en términos de potencia, representada por el miembro de la izquierda, se consigue para valores intermedios de P y H.

De la expresión [3] se deduce que un alimento muy rico en energía o del cual ésta se separa «a fondo» [$(u_a - u_W)$ alto] necesita ser ingerido en menor cantidad. Si la energía potencial por unidad de biomasa es igual o poco superior a la energía potencial por unidad de masa de lo que puede considerarse como excreciones (virus y quizá bacterias se aproximan a este caso), la tasa de multiplicación, por alta que sea, no influye en la «producción» de entropía por el subsistema o elemento que consideramos.

Cuando la ecofuerza no se considera por unidad de masa, sino en el conjunto del ecosistema, la ecofuerza que corresponde al nivel trófico constituido por las plantas autótrofas es igual a la suma de las ecofuerzas de los restantes niveles tróficos, por lo menos. Si se tiene en cuenta que químicamente son de signo opuesto (la fotosíntesis es una reducción; la respiración es una oxidación) se justifica considerar como producción básica solamente la de los vegetales, tal como se viene exponiendo en todos los textos de ecología.

Conceptos relacionados con la historia y la organización. — Se emplearán los símbolos C, G, D y D', discutidos ya en páginas anteriores. Es oportuno recordar el paralelismo

$$\text{energía} \quad \underset{\text{potencial}}{U} = \underset{\text{cinética o recuperada}}{E} + \theta S \text{ en unidades de energía}$$

$$\text{información } C = G + D \quad \text{en bits por individuo}$$

En el apartado precedente ha aparecido un término θS, y, en [3] una «producción» de entropía por unidad de tiempo. Este «algo» no se pierde totalmente, sino que en parte puede reaparecer en forma de «información». Cuando el segundo miembro de la igualdad [3] tiene valor elevado, es de esperar que la organización pueda aumentar rápidamente, aunque no es obligado que así ocurra. Son, por tanto, condiciones que permiten el rápido aumento de la organización, o sea, una considerable velocidad de sucesión, las siguientes: fotosíntesis intensa, consumir gran cantidad de alimento, gran diferencia entre la energía potencial contenida en el alimento y en las excreciones, baja biomasa, tasa de multiplicación reducida, baja energía potencial de la materia constituyente del cuerpo. También se puede decir que la acumulación de organización o la velocidad de sucesión es más rápida si la ecofuerza es elevada, todo lo cual es confirmado por la experiencia.

Estas últimas consideraciones nos llevan a considerar la posibilidad de establecer una relación entre la velocidad de acumulación de organización y

la ecofuerza. Pero ésta representa un gradiente de energía a través del elemento del ecosistema que se considere, de manera que podríamos poner

$$dG/dt \leqslant -adU/dx$$

siendo x positivo y creciente en el sentido de la flecha de la figura 5.

Puesto que cuando el flujo de energía está sometido a fluctuaciones, el gradiente de organización se mantiene elevado, ya que esta organización no se extiende o propaga centrífugamente y que el mantenimiento de un grado de organización constante va ligado a un flujo decreciente de energía, parece que se podría escribir otra expresión simétrica de la anterior

$$dG/dx \geqslant bdU/dt$$

Es posible que estas relaciones puedan servir de punto de partida para ulteriores consideraciones. Antes de abandonar las presentes, quisiera señalar las analogías entre la corriente eléctrica y el flujo de energía en un ecosistema, por un lado, y entre la magnetización de un cuerpo y la adquisición de orden por un ecosistema. Las fluctuaciones en la energía que circula en un ecosistema se reflejan en el orden del mismo, de la misma manera que las fluctuaciones en la corriente que circula por un solenoide afectan al estado magnético de una pieza magnetizable.

SUGERENCIAS PARA LA CONSTRUCCIÓN DE MODELOS FÍSICOS

Modelos mecánicos. — Los modelos de Richardson y Gulland (1958) y de Pearson (1960) para poblaciones unispecíficas podrían quizá servir de fundamento para otros más complicados, representando poblaciones de muchas especies, con interacción mutua. La figura 9 representa el proyecto de otro sistema mecánico que combina la sencillez y carácter general del modelo de figura 1, con sugerencias de diversos autores (Odum, MacConnell y Abbott, 1958) de representar la discontinuidad del flujo de energía por medio de bolitas «cuantificables». Las bolitas se deslizan por un plano inclinado y su camino descendente representa una energía o ecofuerza, que se emplea en hacer girar unos molinetes o torniquetes a los que las bolitas van a parar. Cada serie de molinetes representa un nivel trófico: la velocidad de giro puede representar la tasa de renovación de la biomasa (tasa de incremento, igual a la de mortalidad en un ecosistema en equilibrio) y el número de molinetes en acción, la biomasa. Si funcionan pocos molinetes, por hallarse cerrado el acceso a la mayor parte de ellos y bajan muchas bolitas, aunque los molinetes giren a la máxima velocidad, las bolitas deben esperar, perdida la energía

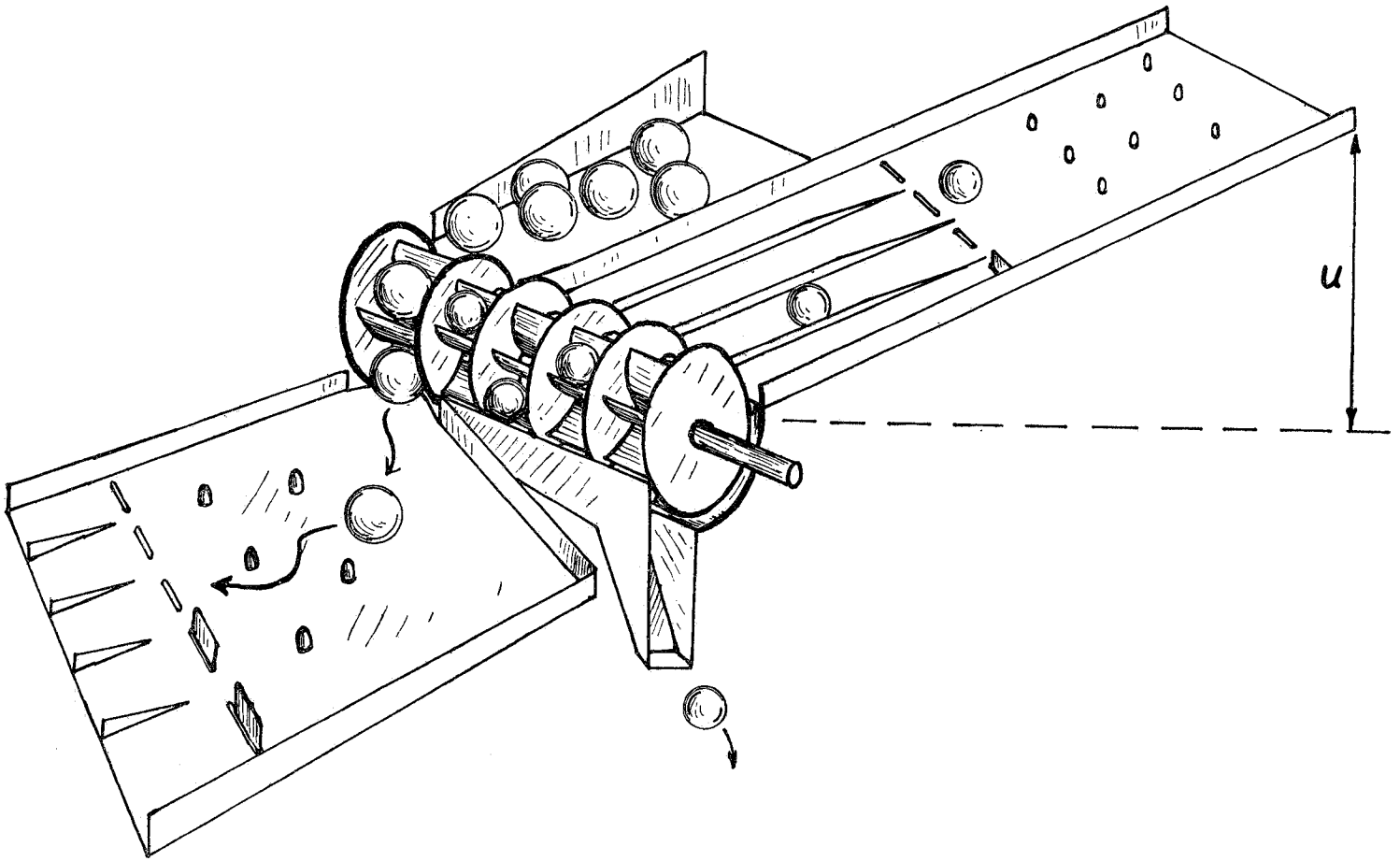


FIG. 9. — Otro modelo mecánico de ecosistema comparable al ilustrado en fig. 1. La energía potencial de las bolitas que caen por un plano inclinado de altura u mueve un sistema de molinetes, cuyo número —que aumenta a medida que caen sucesivamente las planchitas que cierran sus vías de entrada— indica la biomasa y cuya velocidad de giro corresponde a la tasa de renovación de la biomasa. Un sistema en giro va soltando bolitas de mayor tamaño —mayor biomasa individual— que deslizándose por el siguiente plano inclinado actuarán sobre el nivel trófico siguiente. Este y otros dispositivos parecidos que pueden imaginarse son susceptibles de gran complicación y notable propiedad en la ilustración de ecosistemas reales.

potencial que habían acumulado: la eficiencia es baja. En estas circunstancias un mecanismo va dejando sucesivamente el paso libre a otros molinetes paralelos: la biomasa aumenta. El máximo rendimiento se consigue cuando funcionan paralelamente muchas ruedas de paletas, giran despacio y, en general, todas atrapan oportunamente las bolitas que van cayendo: alta biomasa y baja mortalidad.

Es conveniente que las bolitas que han sido utilizadas para activar un nivel trófico, desaparezcan y caigan a un depósito, y que el trabajo efectuado por los molinetes se manifieste en liberar otras bolitas de mayor tamaño, correspondiendo al aumento de la biomasa media individual que se observa en niveles tróficos sucesivos, bolitas que, a su vez, caerán por un nuevo plano inclinado para actuar sobre un segundo sistema giratorio. La producción primaria (fotosíntesis) viene representada por el trabajo que se emplea —en algún sistema de cangilones, por ejemplo—, para elevar las bolitas caídas a un nivel bajo de energía potencial a la parte alta del plano inclinado primero.

Modelos eléctricos. — Los modelos eléctricos ofrecen muchas posibilidades. Consecuentes a lo dicho en otro lugar sólo se tratará de los modelos más sencillos aptos para comportarse «espontáneamente» como ecosistemas naturales: Repito que estas líneas no tienen la pretensión de conducir realmente a la construcción de semejantes artefactos, sino más bien derivar del esfuerzo mental destinado a imaginarlos, una mejor comprensión de la naturaleza de los ecosistemas.

Una forma sumamente sencilla es la representada en la figura 10, que apenas necesita mayor aclaración.

Otro modelo no tan simplificado podría tener la forma de la figura 11. Este modelo recuerda efectivamente a cultivos mixtos de organismos acuáticos en largos tubos iluminados por la parte superior y constituye un sistema con bastantes propiedades comunes con los ecosistemas reales. Fundamentalmente se compone de una serie de paquetes de resistencias en paralelo separados unos de otros por soluciones electrolíticas. Cada paquete representa un nivel trófico y el superior, que corresponde a los productores primarios, lleva una cubierta de material fotoeléctrico. La iluminación determina el funcionamiento del sistema, como en un ecosistema natural. En los electrolitos se representa el carácter peculiar que tiene el flujo de energía entre dos niveles tróficos inmediatos, con la existencia de pérdidas y cortocircuitos (bacterias). El circuito representado por la pila de

material fotoeléctrico — conductores o semiconductores — electrolito — conductores o semiconductores — electrolito...

se cierra por medio de un conductor que es atravesado por una corriente que se puede medir y representa el flujo de energía igual, por un lado, a la

producción básica y, por otro, a la suma de las producciones de los otros niveles tróficos más eventuales pérdidas de energía.

En este modelo, cada paquete de elementos conductores paralelos representa un nivel trófico y ha de cumplir la condición de que con el paso del tiempo y flujo de energía —corriente eléctrica— constante, varíe la distri-

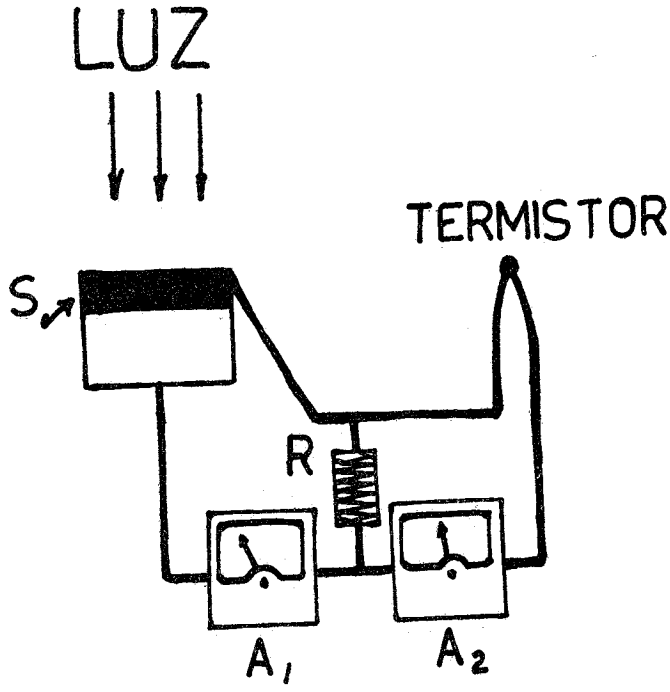


FIG. 10. — Modelo eléctrico, sumamente sencillo, de ecosistema. El elemento fotoeléctrico de la izquierda representa los productores primarios (plantas); el termistor de la derecha representa los consumidores (animales). Puesto que la corriente es demasiado débil para calentarlo efectivamente, haciendo disminuir su resistencia y representando el aumento de la biomasa animal, en este modelo escolar el termistor debe calentarse externamente —con los dedos—. *R* es una resistencia que representa la respiración de los vegetales y otras pérdidas. Los amperímetros *A*1 y *A*2 miden el flujo de producción a nivel de las plantas y a nivel de los animales.

bución de la corriente en los diversos conductores, aumentando en aquellos elementos que representan las especies cuya biomasa aumenta y disminuyendo eventualmente en otras. En todos los casos, la disipación local de energía, en forma de calor, tendría que alterar localmente las propiedades del sistema, de forma que pudiera interpretarse como la adquisición de un más elevado grado de organización. La distribución del flujo entre los diversos elementos sólo puede permanecer constante cuando existan fluctuaciones en

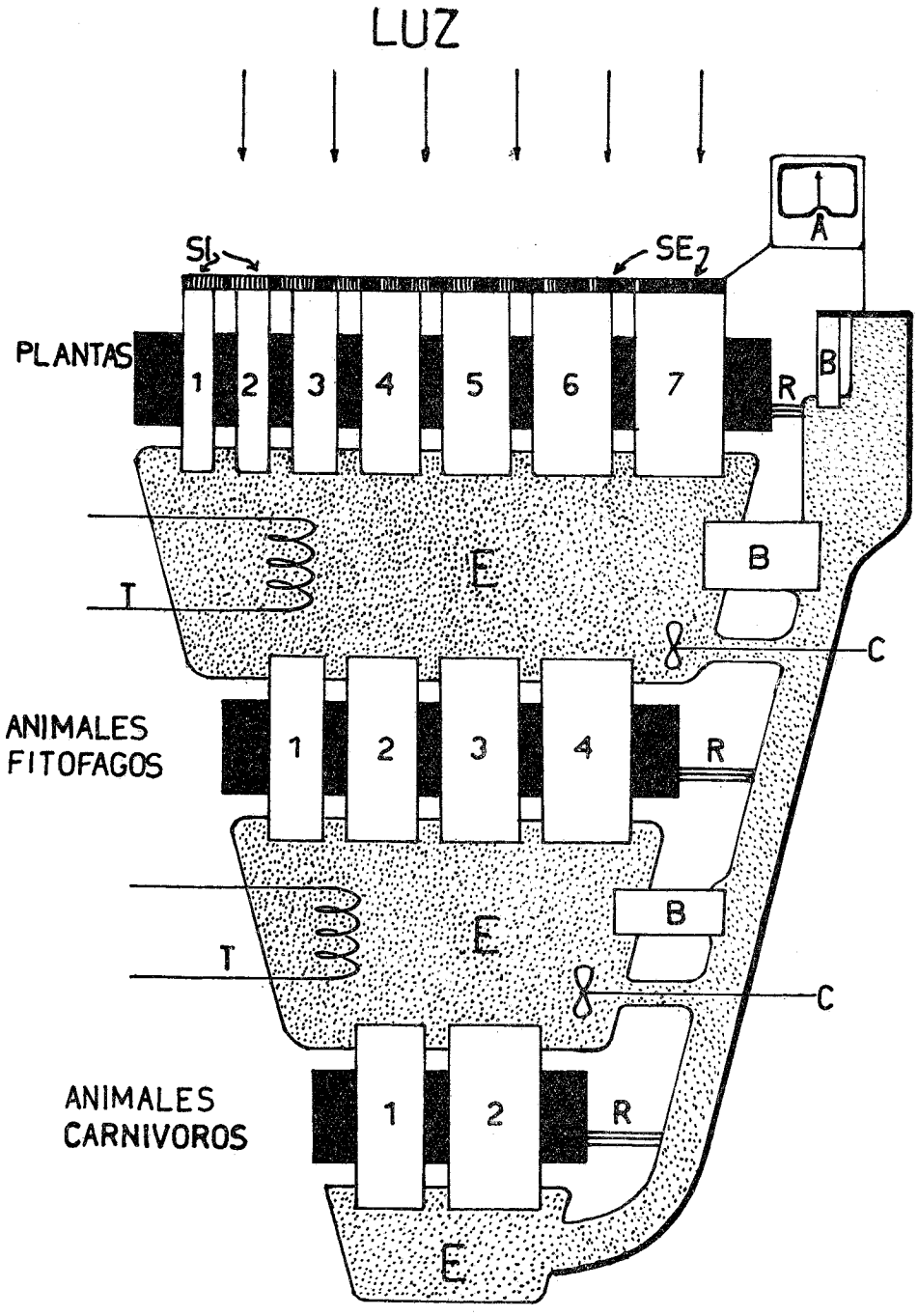


FIG. 11. — Modelo eléctrico de ecosistema que se describe en el texto. *A*, amperímetro que mide la producción básica; *B*, «bacterias»; *C*, agitadores; *E*, soluciones electrolíticas; *R*, «respiración»; *Si*, silicio; *Se*, selenio; *T*, calentadores. En cada nivel trófico, los distintos elementos 1, 2, 3, ... tienen carácter semiconductor creciente —mayor capacidad para convertir la energía que se disipa en cambio de propiedades conductivas—.

la intensidad total de corriente o cuando se haya llegado a un estado máximo de «madurez» en relación con la naturaleza de los conductores disponibles.

Se pueden imaginar varios procedimientos, más o menos complicados, para conseguir estas propiedades. Fundamentalmente se puede pensar en varios circuitos paralelos de distinta resistencia. Los de resistencia más alta (menor biomasa) se cerrarán rápidamente después de alcanzarse una diferencia de potencial alto entre los dos baños electrolíticos que limitan los extremos opuestos del sistema. Los conductores de menor resistencia (mayor biomasa) se conectarán con cierto retraso y para que se conecten no hará falta una caída de potencial tan grande. Si se emplean como resistencias lamparillas, las más brillantes representarán una mayor biomasa. Puede ser ventajoso introducir mecanismos electromagnéticos: de esta manera la corriente eléctrica (= flujo de energía) influye sobre el magnetismo (= organización) y la magnetización de ciertas piezas varía resistencias y distribuye de otro modo el flujo de corriente a través del sistema de resistencias en paralelo. Los dispositivos electromagnéticos permiten, además, introducir efectos específicos entre especies de distintos niveles tróficos: por ejemplo, conseguir que la presencia de determinado «depredador» (mayor intensidad de corriente en un elemento del nivel trófico siguiente) pueda actuar, a través de un solenoide, sobre la pieza magnética que regula la resistencia que simboliza la biomasa de la «presa». Con procedimientos semejantes se pueden representar multitud de circuitos recurrentes negativos o estabilizadores (entre nichos ecológicos diferentes) o positivos (competencia entre especies de un mismo nicho). Como es natural la técnica electrónica ofrece medios adecuados para representar todas estas derivas irreversibles y las interacciones entre unas y otras «especies».

El empleo de dispositivos electrónicos es obligado, además, si se tiene en cuenta que los elementos fotoeléctricos suministran una corriente demasiado débil para que sus efectos puedan ser eficaces y medibles. Se pueden emplear distintos elementos fotoeléctricos, con distinto espectro de acción, en forma de mosaico, de manera que empleando luz de distinta composición espectral, circule más corriente debajo de unos elementos o en otros, simulando las partes heterogéneas de un sistema fotosintetizador compuesto por muchos pigmentos o por muchas especies. Es natural asociar los elementos que utilizan una longitud de onda más larga (por ejemplo, el silicio), y que pueden simbolizar a la clorofila *a*, a conductores más perfectos y los elementos cuyo espectro eficaz se centra sobre una longitud de onda más baja (selenio) y que representarán, por ejemplo, a otros pigmentos y principalmente a carotinoides, con elementos que tengan más carácter semiconductor, o sea, que experimenten más alteraciones en su conductividad con el paso de la corriente.

Precisamente, si se consiguiera salvar la dificultad que representa la poca intensidad de corriente suministrada por los elementos fotoeléctricos, la forma ideal de cada paquete de resistencias paralelas representativas de un nivel trófico, sería una especie de «órgano» formado por sustancias con coeficientes térmicos de la conductividad crecientes, es decir, empezando por un buen conductor que se alteraría muy poco con el paso de la corriente, y terminando por un termistor, cuya resistencia iría bajando paulatinamente a medida que se calentase. El conjunto formaría una especie de mosaico, que podría tener alguna forma regular —concéntrica o en cuña—, dando mayor longitud o menor sección a las resistencias de conductividad específica más baja. De esta forma, la disipación de energía en forma de calor altera constantemente las propiedades del sistema —su organización— y, con ello, la corriente eléctrica se va redistribuyendo de otra forma entre los distintos elementos. Es posible evitar o facilitar el intercambio de calor entre las distintas resistencias paralelas: acelerar el intercambio de calor «favorece» a las resistencias de coeficiente térmico bajo y «perjudica» a las de carácter más parecido a los termistores, que representan a las especies «superiores», capaces de ir acumulando más organización. Semejante facilitación del intercambio de calor puede compararse a una agitación del medio, que mezcla y confunde individuos de distintas adaptaciones, en detrimento de los más especializados o propios de condiciones más maduras.

En este modelo, entre dos niveles tróficos consecutivos, el circuito se cierra por medio de sendas soluciones electrolíticas, cuyas propiedades pueden mudarse variando su composición y su temperatura. El modelo, por tanto, corresponde a un ecosistema acuático, con un medio líquido y posiblemente turbulento que separa unos organismos de otros. Para la representación de ecosistemas fijos sobre un sustrato y dotados de mayor organización debería emplearse, para separar los paquetes de resistencias sólidas, algún medio de consistencia gelatinosa, en el que pudiera producirse un retículo o tela de araña de precipitados conductores. La posible destrucción de esta estructura simbolizaría, por ejemplo, un viento muy intenso que altera el ecosistema de una duna o un incendio que perturba el de un bosque.

Otra característica que debería introducirse en el modelo de la figura 11 o en cualquier perfeccionamiento del mismo basado sobre los mismos principios, es la posibilidad de acumular energía en alguna forma, posiblemente en los límites de las soluciones electrolíticas. De esta manera, cuando se interrumpe la iluminación de los elementos fotoeléctricos —al llegar la noche en el ecosistema imitado—, no cesaría totalmente la corriente eléctrica, sino que continuaría; su sentido se invertiría en el nivel correspondiente a las plantas (respiración).

Posibilidades de control y registro y manera de representar la disconti-

nuidad. — El modelo precedente ofrece el inconveniente de que es difícil intervenir en él para apreciar unas características momentáneas sin perturbar la marcha. También presenta ciertas dificultades iniciar una experiencia con una situación fija, que requiere dar valores determinados a todo el sistema de resistencias. Según la forma que se adopte, esto podría hacerse calentándolas a una temperatura determinada. Existe también la posibilidad de emplear resistencias variables por la acción de la luz (por ejemplo, a base de sulfuro de cadmio) y, entonces, gobernar el flujo del sistema iluminando adecuadamente las distintas partes, tanto del sistema fotoeléctrico que corresponde al primer nivel, como los elementos de los otros niveles. Este método ofrece, al parecer, ciertas posibilidades interesantes.

Aparte de la medida constante de la corriente eléctrica total, pueden apreciarse voltajes e intensidades de corriente en distintos puntos del circuito. La distinta intensidad de corriente en los diferentes elementos en paralelo de un paquete de resistencias que representa un nivel trófico puede apreciarse quizá de manera sencilla comparando simplemente la primera resistencia con la última. En un estado inicial, la mayor parte de la corriente pasa por la primera, lo que corresponde a una situación de baja diversidad biótica en el ecosistema. Más adelante, la corriente se distribuye más uniformemente, llegándose a una situación que corresponde a una diversidad biótica elevada. Finalmente, después de transcurrir más tiempo, la tendencia es a que la mayor parte de la corriente circule por el elemento de carácter más semiconductor —más organizable—, correspondiendo a otra fase de poca diversidad, hacia el final de la sucesión, en que cada nicho está ocupado por una sola especie.

Los modelos discutidos hasta aquí representan una simple mejora del primitivo de Odum, por su posibilidad de copiar cambios espontáneos o sucesionales en la organización del ecosistema, pero la corriente eléctrica en la forma en que se emplea no es adecuada para representar la discontinuidad de la biomasa fundada en la existencia de individuos. Tampoco se ofrecen posibilidades para ir aumentando el número de niveles tróficos de manera automática, ni para representar adecuadamente los distintos nichos de un mismo nivel (si no es en la forma rudimentaria de superponer circuitos recurrentes basados en un mecanismo accesorio electromagnético o electrónico). Su capacidad, en resumen, es muy limitada y presenta dificultades empezar una experiencia colocando al modelo en una situación exactamente definida e ir siguiendo con detalle los cambios que va experimentando su estado.

Probablemente no será posible progresar en este sentido si no se acopla a un dispositivo de tipo analógico, como el de los modelos discutidos, otro dispositivo de tipo digital, cuyo elemento más importante podría estar constituido por memorias de núcleos magnetizables.

Fundamentalmente se podría pensar en un sistema tridimensional de estos núcleos, dos dimensiones se utilizarían para representar la posición de los individuos y la tercera para las especies. Cada «celdilla» podría estar ocupada por una u otra especie o por ninguna. En la dimensión de las especies, la memoria se podría subdividir en paquetes superpuestos, cada uno correspondiendo a un distinto nivel trófico, tomando en consideración el mayor tamaño de los individuos de las especies de nivel trófico más alto y su menor densidad (retículo más laxo en las dimensiones de espacio). Parte esencial del mecanismo sería disponer de dos memorias iguales, sometidas alternativamente a un barrido (scanning) periódico que pasara su contenido a la otra memoria, a la vez que lo leyera y registrara de alguna forma. Como es natural, este barrido representa una generación y sería más frecuente para los niveles que corresponden a especies de vida más corta que para los niveles tróficos más altos, es decir, el signo de la magnetización de los núcleos en cada memoria tendría una vida media proporcional a la de la especie simbolizada. En el proceso continuado de trasegar los datos de uno a otro almacén, se intercalaría el dispositivo destinado a operar con ellos y modificarlos. Es decir, los datos procedentes de una memoria constituirían la entrada de una máquina analógica, semejante al modelo discutido antes, cuyo estado definirían. Unos momentos después el nuevo estado a que hubiera pasado se recogería y se pasaría a la segunda memoria. Estos datos, a su vez, constituyen la entrada de la siguiente operación de la máquina analógica, y así sucesivamente.

Recuérdense, una vez más, las operaciones que debería realizar la máquina analógica interpuesta: *a*) si el flujo de energía utilizable permanece constante, modificar la composición por especies de cada nicho ecológico en el sentido de una mayor representación de las especies de mayor biomasa y menor mortalidad; *b*) mantener circuitos recurrentes positivos o negativos entre pares de especies definidos; *c*) efectos espaciales, como tendencia a desaparecer de las presas que estén cerca del depredador, imitación de migraciones rítmicas de animales o movimientos hacia los lugares donde el alimento es más abundante; *d*) cambios al azar, representando muertes accidentales, introducción de nuevas especies, cambios de lugar determinados por la circulación o turbulencia del medio; *e*) mecanismos para tomar una resolución cuando una celdilla tiende a ser ocupada por dos individuos, resolución que dependerá del valor de una suma de funciones, en la que entre la proximidad de individuos de la misma u otras especies, el azar, etc. Ciertamente, un aparato que cumpliera estas condiciones resultaría tan complicado para imitar pobremente al más simple de los ecosistemas que, una vez cumplida su misión de hacernos pensar más sobre las características de los ecosistemas naturales, uno se pregunta si sería realmente sensato intentar su construcción.

Aparatos auxiliares. — Para introducir datos tomados de los ecosistemas

naturales en una complicada máquina como la esbozada, a los efectos, por ejemplo, de predecir una situación futura, hace falta algún aparato que ponga nuestras observaciones de la naturaleza en una forma asequible a la máquina. Mientras que la monstruosa máquina es, por ahora, algo impracticable y, posiblemente, sería de muy poca utilidad, estos aparatos auxiliares pueden servir para otras finalidades más simples y ser de real utilidad para el ecólogo.

Estos aparatos han de poder registrar la estructura de la población mixta, permitir atribuir cada uno de los individuos que se van abservando a su correspondiente especie y conservar la forma en que se distribuyen en el

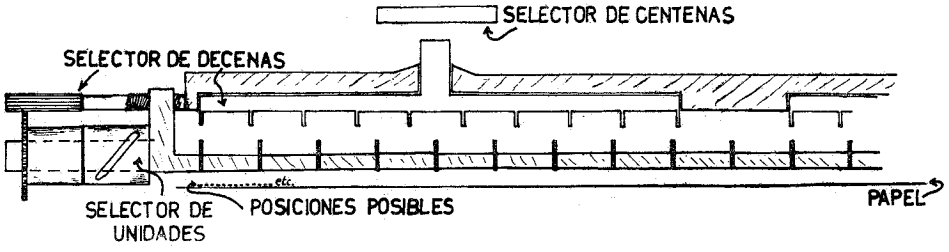


FIG. 12. — Esquema del mecanismo fundamental de un aparato para registrar la estructura de poblaciones naturales, en perforaciones sobre una cinta de papel o cartulina que avanza en sentido perpendicular al plano de la página. Cada taladro (en negro) puede ocupar una de 10 posiciones mediante el selector de unidades; los selectores de centenas y de decenas definen uno entre los 20 taladros que tiene el aparato.

espacio. La figura 12 representa en esquema un aparatito construido con este fin y que ha dado excelentes resultados. A cada especie se le asigna un número (de 1 a 200 en nuestro modelo, empleado en el análisis de fitoplancton mediterráneo) y, al marcar dicho número en un teclado, se abre una perforación en el lugar correspondiente de una banda de cartulina. Esta banda tiene una anchura suficiente para admitir 200 columnas, una para cada especie, más otra columna de control, en la que se registra el número total de individuos contados. Las muestras de plancton se estudian después de agitarse y mezclarse, de manera que la estructura primitiva sólo se conserva parcialmente en la agregación de células para formar colonias; pero para una comunidad cuya estructura se mantiene (por ejemplo, la población fija sobre una lámina de cristal sumergida) es posible identificar los individuos siguiendo una pauta fija de barrido (scanning), conservándose así la estructura en el registro de papel perforado. El aparato descrito proporciona un gran ahorro de tiempo sobre el método habitual de marcar trazos a lápiz en el lugar correspondiente de una lista de especies que, por lo menos, obliga a sacar el ojo del microscopio. Para la lectura y recuento ulterior se emplea un dispositivo muy sencillo: la banda de cartulina se coloca sobre una lámina

de cobre unida a un conductor eléctrico y se recorre cada columna con un punzón metálico que cierra un circuito, en el que se intercala un contador de impulsos eléctricos. Este equipo ha sido construido con ayuda de una subvención de la fundación «Pro Limnología».

Con la experiencia adquirida se podría construir otro modelo más perfeccionado. En lugar de emplear una perforación para cada especie, se puede utilizar un código de otro tipo, por ejemplo, tres orificios para cada especie (centenas, decenas, unidades), lo cual permite abarcar hasta mil especies en una banda de papel de 7-8 cm. El teclado tendría diez teclas, como el de una sumadora, sería de pequeño tamaño, para poder llevarlo en la mano, y conectado por un cable al aparato con el rollo de papel y los perforadores. La lectura de la banda perforada debería hacerse por medio de células fotoeléctricas. También está en estudio la posibilidad de utilizar una forma de registro fotográfico.

El interés inmediato de un aparato de este tipo subiría considerablemente si, además de mostrar constantemente a la vista el número de individuos que se llevan contados, expresara la complejidad o diversidad media, en bits por individuo y, eventualmente, otros índices descriptivos de propiedades estructurales, que permitieran irse dando cuenta del significado estadístico de la muestra estudiada, interrumpiendo su estudio cuando ya no se añade mayor información, o percibiendo sobre la marcha, cuando la hay, alguna forma interesante de heterogeneidad. Muchas posibilidades se podrían explorar en este sentido, todas ellas, repetimos, de utilidad verdadera e inmediata, entre otras que una misma máquina pudiera comparar dos bandas representativas de sendas muestras, dándonos la diversidad de cada una de ellas y la diversidad del conjunto formado por las dos confundidas, proporcionando así la condición necesaria para un estudio eficaz de la distribución de los organismos en el espacio.

En ciertos estudios, por ejemplo sobre el plancton, aún podría llevarse mucho más allá la automatización, con la posibilidad de contar de manera mecánica el número de elementos por determinado volumen de agua y aun de distribuir los elementos en distintas categorías según su tamaño. La técnica actual ha desarrollado los métodos adecuados, bien por procedimientos ópticos (Nassenstein, 1954) o fundándose en las variaciones de resistencia a través de un conducto muy estrecho y lleno de líquido cuando su luz es parcialmente ocupada en mayor o menor grado por una partícula sólida (Mattern, Brackett y Olson, 1957). Este último principio se ha demostrado muy eficaz en el cuentaglóbulos construido por Coulter Electronics, de Chicago.

BIBLIOGRAFÍA

ALLEE, W. C., A. E. EMERSON, O. PARK, T. PARK y K. P. SCHMIDT. — 1949. *Principles of animal ecology*. Philadelphia, W. B. Saunders and Co., 837 págs.

ANDREWARTHA, H. G., y L. C. BIRCH. — 1954. *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 782 págs.

ASHBY, W. R. — 1960. *Design for a brain. The origin of adaptive behaviour*. 2.ª ed. John Wiley and Sons, Inc., Nueva York y Londres, 286 págs.

BARKER, J. S. F. — 1958. Simulation of genetic systems by automatic digital computers. *Austral. Jour. Biol. Sci.*, 11(4):603-625.

BARTHOLOMAY, A. F. — 1958. On the linear birth and death processes of biology as Markoff chains. *Bull. Math. Biophys.*, 20:97-118.

BEVERTON, R. J. H., y S. J. HOLT. — 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations*, s. 2, vol. 19, 533 págs.

BODENHEIMER, F. S. — 1958. *Animal ecology to-day*. W. Junk, Den Haag, 267 págs.

BRAY, J. R. — 1958. Notes toward an ecologic theory. *Ecology*, 39:770-776.

CLARKE, G. L. — 1946. The dynamics of production in a marine area. *Ecol. Monogr.*, 16:321-335.

— W. T. EDMONDSON y R. E. RICKER. — 1946. Mathematical formulation of biological productivity. *Ecol. Monogr.*, 16:336-337.

CROSBY, J. L. — 1960. The use of electronic computation in the study of random fluctuations in rapidly evolving populations. *Phis. Trans. P. Soc. London*, B, biol. sci., 242(697):551-572.

CUSHING, D. H. — 1959. The control of primary production by grazing. *Intern. Oceanographic Congress, New York*. Preprints, 833-834.

DOI, T. — 1960. On separation of natural and fishing mortality from total mortality by use of an analogue computer. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Labor.*, 25:1-26.

FISHER, R. A. — 1925. Theory of statistical estimation. *Proc. Camb. Phil. Soc.*, 22:700-725.

— 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.

FRASER, A. S. — 1960. Simulation of genetic systems by automatic digital computers, VI. Epistasis. *Austral. J. Biol. Sci.*, 13:150-162.

FRIEDERICHS, K. — 1930. *Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Land- und forstwirtschaflichen Zoologie*. Paul Parey, Berlín.

GESSNER, F. — 1955, 59. *Hydrobotanik, I, II*. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlín. 517 + 701 págs.

GREGG, E. C. — 1959. An analogue computor for the generalized three-compartment model of transport in biological systems. *U.S. Atomic Energy Comm.* [*Rept.*] NYO-2906:1-24.

HAIRSTON, N. G. — 1959. Species abundance and community organization. *Ecology*, 40:404-416.

KERNER, E. H. — 1957. A statistical mechanics of interacting biological species. *Bull. Math. Biophys.*, 19:121-146.

— 1959. Further considerations on the statistical mechanics of biological associations. *Bull. Math. Biophys.*, 21:217-255.

LAGERSPETZ, K. — 1959. Teleological explanations and terms in biology. *Ann. Zool. Soc. «Vanamo»*, 19(6):1-73.

LINDEMAN, R. L. — 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23:399-418.

MACARTHUR, R. H. — 1960. On the relative abundance of species. *Amer. Nat.*, 94:25-26.

MACFADYEN, A. — 1949. The meaning of productivity in biological systems. *J. Anim. Ecol.*, 17:75-80.

MARGALEF, R. — 1957. La teoría de la información en ecología. *Mem. real Acad. Ciencias Artes, Barcelona*, 32:373-449.
— 1959. Ecología, biogeografía y evolución. *Rev. Univ. Madrid*, 8:221-273.
— (inédito). Adaptación, ecología y evolución: Nuevas formas de presentar antiguos problemas. *Coloquio sobre problemas actuales de la evolución biológica, Madrid, 14-19-XII-1959.*
— (en prensa). *Successions of marine populations.*
MATTERN, C. F. T., F. S. BRACKETT, y B. J. OLSON. — 1957. Determination of number and size of particles by electronic gating: blood cells. *J. Appl. Physiol.*, 10:56-70.
MAUCHA, R. — 1942. Das Gleichgewicht des limnischen Lebensraumes. Ein Versuch des Holocoen als Schwingungssystem darzustellen. *Arch. f. Hydrobiol.*, 39:24-62.
MENZEL, D. W., y J. H. RYTHER. — 1960. The annual cycle of primary production in the Sargasso Sea off Bermuda. *Deep Sea Res.*, 6:351-367.
NASSENSTEIN, H. — 1954. *Chem. Ingenieur-Technik*, 26:661 [citado en «Zeiss»].
ODUM, E. P., y H. T. — 1959. *Fundamentals of ecology.* W. B. Sauders Co., Filadelfia y Londres, 2.ª ed., 546 págs.
ODUM, H. T. — 1960. Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem. *Amer. Scientist*, 48:1-8.
— W. MACCONNELL, y W. ABBOTT. — 1958. The chlorophyll «a» of communities. *Publ. Inst. Mar. Science*, 5:65-96.
— y R. C. PINKERTON. — 1955. Time's speed regulator: The optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. *Amer. Scientist*, 43:331-343.
PARKINSON, C. N. — 1957. *Parkinson's law and other studies in administration.* The Riverside Press, Cambridge, Mass. 113 págs.
PATAT, E. — 1953. Makromolekulare Voraussetzungen des biologischen Wachstums. *Naturwiss.*, 40:325-328.
PATTEN, B.-B. C. — 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: The trophic-dynamic aspect. *Ecology*, 40:221-231.
— 1961. Negentropy flow in communities of plankton. *Limnol. and Oceanogr.*, 6:26-30.
PEARSON, O. P. — 1960. A mechanical model for the study of populations dynamics. *Ecology*, 41:494-508.
PRIGOGINE, I. — 1955. *Introduction to thermodynamics of irreversible processes.* C. C. Thomas, Publ., Springfield. 115 págs.
PRINGLE, J. W. S. — 1951. On the parallel between learning and evolution. *Behaviour*, 3:174-215.
QUASTLER, H. — 1959. Information theory of biological integration. *Amer. Nat.*, 93:245-254.
RICHARDSON, I. D., y J. A. GULLAND. — 1958. Description of model used to demonstrate dynamics of exploited fish stocks. *J. Conseil.*, 24:55-61.
RODHE, W. — 1961. Die Dynamik des limnischen Stoff- und Energiehaushaltes. *Verh. Intert. Verein Limnol.*, 14:300-315.
SAHLINS, M. D., y E. R. SERVICE, editores. — 1960. *Evolution and culture.* Univ. Michigan Press, 131 págs.
SCHMALHAUSEN, I. I. — 1958. Regulating mechanism of evolution. *Zool. Zhurnal*, 37:1291-1306.
SCHROEDINGER, E. — 1945. *What is life?* Cambridge Univ. Press.
SLOBODKIN, L. B. — 1958. Meta-models in theoretical ecology. *Ecology*, 39:550-551.
— 1960. Ecological energy relationships at the population level. *Amer. Natur.*, 94:213-236.
SUTCLIFFE, W. H., JR. — 1960. On the diversity of the copepod population in the Sargasso Sea off Bermuda. *Ecology*, 41:585-587.
SZENT-GYÖRGYI, A. — 1957. *Bioenergetics.* Academic Press, Nueva York.

— 1960. *Introduction to a submolecular biology*. Academic Press, Nueva York y Londres, 135 págs.

TANSLEY, A. G. — 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16 : 284-307.

THIENEMANN, A. — 1939. Grundzüge einer allgemeinen Oekologie. *Arch. f. Hydrobiol.*, 35 : 267-285.

UNESCO. — 1960. *Information processing*. Proceed. Intern. Confer. on Information processing, París, 15-20-VI-1959. Oldenbourg, Munich, 520 págs.

WILLIAMS, W. T., y J. M. LAMBERT. — 1960. Multivariate methods in plant ecology II. The use of an electronic digital computer for association-analysis. *J. Ecol.*, 48 : 689-710.

ZEISS. — 1959. *El analizador granulométrico según Endter*. Carl Zeiss, Oberkochen.