ALGUNAS CONTRIBUCIONES DE LA LIMNOLOGIA AL DESARROLLO DE LA ECOLOGIA TEORICA

Ramón MARGALEF

Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona.

INTRODUCCIÓN

En un artículo que ha sido frecuentemente citado, S.A. FORBES escribía en 1887: "El lago aparece como un sistema orgánico, en equilibrio entre la síntesis y la descomposición, en el que la lucha por la existencia y la selección natural han producido un equilibrio". Y, tanto esta cita, como el título del trabajo: "El lago como microcosmos", han servido para subrayar la contribución de la Limnología a una visión de síntesis, a desarrollar dentro del área de la ciencia ecológica. Es una visión que trata de superar la descripción del comportamiento de poblaciones consideradas separadamente y afirma la necesidad de entender a los ecosistemas como sistemas físicos, con lo que esto comporta de capacidades y limitaciones.

Con frecuencia se suele calificar a la visión sintética de ecología holística, o de punto de vista holístico en ecología, lo cual no resulta muy acertado, si se piensa que holismo es una denominación inventada por el militar sudafricano J. SMUTS, en 1920. Es frecuente considerar como una de las notas más características del holismo la afirmación de que el conjunto (en su caso el ecosistema), es más que la suma de sus componentes, lo cual es dudoso y, en todo caso, no podría servir de base para la ecología teórica. A mi manera de ver, el problema es muy diferente.

Si tuviera que exponer brevemente, a mi juicio, cuales son los problemas mayores en la concepción y el modelado de los ecosistemas, lo haría en los siguientes términos, partiendo de una analogía con la ciencia atmosférica y la predicción del tiempo. La mejor predicción, local e inmediata, del tiempo, es anticipar para mañana el mismo tiempo que hace hoy: el número de aciertos es significativamente mayor que lo esperable al azar. Tratando de mejorar la predicción, podemos basarnos en la deriva general de la situación atmosférica hacia el Este, calculando que en un día recorre, aproximadamente, la dimensión de nuestra península. Pero, durante sus desplazamiento, la situación evoluciona o cambia. Existe cierta regularidad en estos cambios, que puede utilizarse para mejorar el conocimiento y la predicción. Los cambios se parecen a las perturbaciones que la vorticidad introduce en una corriente marina que, por otra parte, tiene también propiedades de flujo laminar. Pero no hay que olvidar que la progresiva mejora de predictibilidad, a lo largo de este proceso de estudio, implica también el convencimiento de que la predicción es imposible, si se desea extender hasta los menores detalles. Lo mismo ocurre con los ecosistemas y con la biosfera en general, así como con su evolución. Aceptamos que sea posible estudiar de manera relativamente sencilla al sistema formado por un depredador y una presa o cualquier otro sistema considerado como binario, que puede ser ¿por qué no? epilimnion e hipolimnion, o agua y sedimento. Pero los componentes de interacción no permanecen indefinidamente iguales a sí mismos, lo que se suele olvidar; aunque no siempre, pues hoy, por ejemplo, se acepta que depredador y presas pueden estar implicados en una evolución paralela (principio de la Reina Roja). Pero yo añadiría que las presiones que actúan a la vez sobre depredador y presa, no sólo los mueven paralelamente, sino que también ambas especies han de disminuir su tasa de renovación (principio de Tom y Jerry). Y no sólo es es-

to, porque la adquisición y uso de información se manifiesta de manera diferente en las dos especies, con una participación mayor de la "cultura" (lo aprendido), y de la base genética para aprender, en el depredador que en la presa. Tradúzcase esto, cambiando lo que haga falta, al terreno propio de la ecología, donde la predicción es aún más imposible que en la meteorología. Pero, en ambos casos, nos movemos en terrenos vecinos de la termodinámica o en la pura termodinámica, de manera que hay límites predecibles a la impredecibilidad. Ser consecuente con estos principios generales, obliga a dejar de lado la fe en los ciclos regulares y en formas muy sencillas de modelar sistemas, y atacar su complejidad con plena conciencia de las propiedades de los sistemas biológicos. Y, tengo para mí que la asimetría de cambio en la serie eutrofia-oligotrofia, y la irreversibilidad en el movimiento de las aguas del río son una inspiración para el limnólogo y pueden serlo para todo ecólogo, empeñado en una aproximación más realista a la problemática natural.

En mi opinión, la contribución de la limnología a la síntesis ecológica ha sido mayor que la que pudo venir de la ciencia marina y, por supuesto, del estudio de los ecosistemas terrestres, que sólo en fecha relativamente reciente ha introducido medidas globales como la de la clorofila, de la producción primaria, etc.. Queda todavía mucho por andar hasta conseguir renovar totalmente los modelos matemáticos que actualmente se usan.

DOS GIGANTES

Para evaluar y dar más énfasis a la contribución de la limnología al desarrollo de la ecología general, salvando la injusticia que ello pudiera representar para tantos trabajadores de la ciencia, elegiré como típica la aportación de dos personas descolantes, August THIENEMANN (1882-1960) y G. Evelyn HUTCHINSON (1903 -).

Esta elección no es casual y no se debe sólo a una apreciación que creo justa de sus respectivas contribuciones, más también a la circunstancia de haber tenido la suerte de conocerlos y tratarlos personalmente y ser testigo de su capacidad de influir intelectualmente sobre el colectivo científico. Entré en simpatía o resonancia con ellos y siempre me es agradable volver a insistir, cosa que, por otra parte, nos gusta hacer a todos los que vamos siendo mayores. Pero, creo que ambos ecólogos y limnólogos tienen todavía mucho que decir a los limnólogos actuales. Rendir tributo a estas dos personalidades me sirve de excusa, también, para airear recuerdos personales.

THIENEMANN es, ante todo un ecólogo, en 1918 (a los 36 años de edad), publica sobre "Lebensgemeinschaft und Lebensraum" (Biocenosis y Biotopo) y toda su actividad está inspirada por una preocupación constante por los principios que deben vertebrar una ciencia ecológica. Es la época de las disquisiciones acerca del significado de las relaciones entre ambiente y organismos que, entre otras cosas, se manifiestan en la preocupación por señalar unidades de extensión correcta para su estudio, un tema que ocupa a la ecología centroeuropea, asociado a mucha especulación filosófica.

THIENEMANN lleva esta preocupación, propia de la época, a la limnología y en el primer volumen de la serie *Die Binnengewässer*, publicado en 1926, distingue varios niveles o pisos en la aproximación al estudio de las aguas continentales, reconociendo que al tercer nivel, propiamente limnológico, le compete la tarea de estudiar biotopo y biocenosis en su interacción recíproca, formando una unidad nueva a otro nivel. La tesis doctoral de THIENEMANN, publicada en 1913, se ocupa de las aguas corrientes de una región montañosa silícea, y posi-

blemente es esta etapa de su vida de investigación lo que le ayuda a distanciarse del modelo tradicional de ver en la limnología una réplica de la oceanografía, en el lago, el ecosistema epicontinental típico, como si fuera una miniatura del océano. Mas tarde, THIENEMANN se ocupa intensamente de la tipología de los lagos, de la llamada limnología regional, fundamentada principalmente en el estudio comparado de los lagos oligotróficos escandinavos (un tema preferente de investigación de Einar NAUMANN, 1891-1934) y de los lagos eutróficos de la llanura báltica. THIENEMANN relaciona claramente el suministro de nutrimento, la productividad y la estructura vertical del lago, perfectamente expresada en el perfil vertical de la concentración de oxígeno y en la naturaleza del sedimento y de la fauna del fondo. Estas contribuciones de Thienemann son muy importantes si queremos ver en el lago eutrófico, como diré luego, un modelo de la biosfera o, por lo menos, de la biosfera primitiva y, en el río, un tipo de ecosistema de propiedades únicas que ilustra mecanismos ecológicos fundamentales.

Conocí al profesor THIENEMANN en el Congreso de la Sociedad Internacional de Limnología en Zürich, el año 1948. Este era el décimo congreso de la S.I.L., organización creada por el propio THIENEMANN, juntamente con NAUMANN. THIENEMANN me impresionó profundamente por su amabilidad y buena disposición de ánimo, generosidad intelectual y capacidad de organización, sin excluir las dotes diplomáticas que pedía poner de nuevo a flote la limnología internacional después de la guerra, y hacerlo viniendo de Alemania. Los americanos BIRGE y JUDAY, prácticamente de una generación anterior a la de NAUMANN, THIENEMANN y HUTCHINSON, utilizaron de manera muy constructiva las nuevas posibilidades de análisis; pero, para mi ver, les faltó la penetración, la posibilidad de comparar y de sintetizar que les hubiera permitido adelantarse a su época. Paralelamente a sus trabajos limnológicos, THIENEMANN fué publicando artículos sobre ecología básica, como sus Principios de Ecología General en 1939. THIENEMANN se ocupó también de la limnología aplicada; el título completo de la S.I.L. la incluye específicamente, y fué de los primeros en referirse al Rhin como al urinario (en alemán, "Pissrinne" es mucho más gráfico) de Europa, pero se mantuvo en los límites razonables, dentro de la obsesión por la contaminación que ha degradado determinadas escuelas hidrobiológicas.

G.E. HUTCHINSON es de personalidad probablemente más complicada que THIENEMANN y ha tenido una influencia directa o indirecta, difícil de abarcar en su extensión, sobre el desarrollo de la limnología y de la ecología, en Norteamérica principalmente. Nació en Cambridge, estuvo contratado en una universidad sudafricana, de donde salió por conflictos personales, viajó por Africa y Asia, para recalar en la universidad de Yale en 1928. Ha publicado un primer volumen con sus recuerdos (HUTCHINSON, 1979), y varios volúmenes de ensayos en los que la ciencia, en su nivel más alto y estimulante, empareja bien con una aproximación literaria y artística a las continuas sollicitaciones de nuestro entorno. Con relativamente pocos viajes, medios más bien modestos, no demasiada habilidad ni afición al trabajo de laboratorio, pero principalmente a través de sus discípulos, ha ejercido una gran influencia, a la que, por supuesto, no me siento ajeno. Conocí al profesor HUTCHINSON unos años después que a THIENEMANN, en la efficacísima bolsa de intercambio intelectual que Vittorio TONOLLI supo crear a orillas del lago Maggiore. Compartir la mesa con HUTCHINSON, en el Albergo Nazionale de Pallanza - servidos por la discretísima Rina, el personaje secundario del "drama de la evolución limnológica" que conocí a más limnólogos y mejor sus manías - fué una experiencia inolvidable, aunque un tanto frustrante por el apego, quizás un tanto afectado, de HUTCHINSON a conservar su acento de Cambridge. En el mismo lugar, y en años sucesivos, pude encontrar a varios distinguidos alumnos y continuadores de HUTCHINSON, como DEVEY, EDMONDSON, GOLDMAN, VALLENTYNE, WANGERSKY y aún otros, que más tarde tuve ocasión de tratar más extensamente en América o en otros entornos.

La capacidad de HUTCHINSON para inspirar a las personas que están a su alrededor y moverles a descubrir aspectos insospechados de cualquier fenómeno es realmente admirable. En Pallanza tuve ocasión de leer unos apuntes mecanografiados de las clases de limnología de HUTCHINSON, distribuidos por la Universidad de Yale, con fecha de 1941. En poco más de 200 páginas descubrí la máxima cantidad de limnología que puede darse por centímetro cuadrado, y recuerdo la fruición con que extraje multitud de notas, que todavía deben andar perdidas entre mis papeles. Recuerdo especialmente la cuestiones concernientes a las regiones endorreicas y a los ciclos biogeoquímicos, más infinidad de detalles de los que apasionan a todo naturalista. Por supuesto que HUTCHINSON es criticable por haber preferido no mirarse en los ríos, aunque es de suponer que alguna vez los ha visto; pero su interés por la química del agua se manifestó muy tempranamente y de manera fecunda. Como es natural, muy pronto va a parar a los problemas relacionados con la distribución del oxígeno y la organización vertical de los ecosistemas acuáticos, en todos sus aspectos. Ciertamente, todavía no está agotada la explotación desde el punto de vista de la ecología general, de todo lo que puede dar de sí la consideración atenta de lo que ocurre a lo largo del eje definido por la luz y la gravedad, en los ecosistemas acuáticos. Es uno de los temas que proporcionan incesante inspiración.

Los términos eutrófico y oligotrófico se refieren al lago entero y, desde el punto de vista de los que hacen clasificaciones de los posibles enfoques y tendencias de la ecología, se pueden calificar de holísticos. Esta asimilación la aprovecharon tanto los holistas u holísticos - dentro de su nebulosidad habitual - como los contrarios a connotaciones más filosóficas, supuestas o reales, de la raíz griega *holos*, entero, que corresponde más bien a la "Ganzheit" germánica, dentro de interminables discusiones biológicas, pseudobiológicas y parabiológicas. Sorprende como el simple rechazo de todo lo que olía a holismo conducía también a evitar cuidadosamente toda referencia a eutrófico, oligotrófico y eutrofización, como es el caso del buenazo de T. MACAN, que creo que lo consiguió totalmente, convirtiéndose en un fiel indicador de una actitud que prevalecía y prevalece generalmente en el Reino Unido. Muchos de los trabajos más influyentes de HUTCHINSON se hicieron en aguas de pequeño volumen, como el famoso Linsey Pond.

La época más creativa, tanto de THIENEMAN como de HUTCHINSON, cae entre los 30 y 40 años de edad; en esto los limnólogos no se diferencian sensiblemente de los otros científicos, y los ministros del ramo correspondiente pueden exigir más a los profesores e investigadores que se encuentren comprendidos en dicho rango de edad. HUTCHINSON es bien conocido por su tratado de Limnología, cuyo primer volumen salió en 1957 y cuya edición prosigue, probablemente ya en un dominio de baja energía, como acaece en toda sucesión ecológica normal. Lo mismo que en el caso de THIENEMANN, a su actividad específicamente limnológica, HUTCHINSON ha superpuesto una pasión directa por la ecología general, a la que ha contribuido con sus análisis del concepto del nicho ecológico - con el resultado final de desinflarlo considerablemente - , estudios sobre la demografía, y el tema de la segregación ecológica, inacabable como la selección natural que está detrás y que llevó, nada menos, que a movilizar el patronazgo de Santa Rosalía. Hay un viejo librito publicado en Barcelona, por Don Rosalino ROVIRA, sobre "Santa Rosalía, Virgen Palermitana", muy anterior al homenaje a Santa Rosalía, por HUTCHINSON, que encontró en una alberca no alejada de la tumba de la santa, dos hemipteros acuáticos depredadores que coexistían, según HUTCHINSON, porque eran de tamaños distintos. Mucha tinta ha corrido desde entonces, pero tuvieron que pasar no menos de 25 años hasta que la oposición (muchos autores y, entre otros, SIMBERLOFF y sus seguidores) reaccionara y, no tanto anónimamente, cayera bajo el embrujo de la Santa y saliera a la luz un comentario con el título "Santa Rosalía era una cabra", con

excusa de la naturaleza de los huesos hallados en el sepulcro de Palermo. La ciencia progresa muy lentamente. HUTCHINSON es también autor de un voluminoso tratado sobre la bioquímica de la excreción de los vertebrados, pionero en la materia.

EL LAGO EUTRÓFICO COMO SISTEMA BAJO TENSION Y MODELO DE LA BIOSFERA PRIMITIVA

El adjetivo eutrófico fué aplicado, en primer lugar, a comunidades terrestres o, por lo menos, de zonas húmedas, en su sentido etimológico de fértil o productivo. Con referencia a lagos, NAUMANN y THIENEMANN, distinguen oligotróficos y eutróficos como otros tantos tipos de distribución regional. Todas las clasificaciones son peligrosas, y no se tardó en tener lagos distróficos, siderotróficos, argilotróficos, etc., hasta el punto de que RHODE pudo decir que todo el ejercicio estaba muriendo de elefantiasis. Reconocida la eutrofización de raíz cultural, fué fácil desconectar el esquema de sus adherencias regionales o territoriales y ver en los tipos extremos simplemente situaciones que definían un gradiente continuo. Como en tantas otras ocasiones en ecología, una clasificación pudo generar un proceso de organización, basado en algo de mayor sustancia: en el reconocimiento de un mecanismo general. (Esta es una buena razón para preferir una ordenación a un "clustering" en un tipo de elección que hoy en día se plantea frecuentemente). Al poder cuantificar la concentración de los elementos nutritivos disponibles y averiguar que casi siempre el verdadero limitante era el fósforo, y al reconocer que la intensidad de los procesos de producción y de ciclado tenía una expresión en el perfil vertical de la distribución de oxígeno, se pudo encontrar una expresión cuantitativa al grado de eutrofia o eutrofización, y THIENEMANN fué pionero en la interpretación de la distribución vertical del oxígeno en los lagos.

Más o menos productivos, los lagos de la región templada - los más estudiados - se caracterizan por pulsos en su producción planctónica. Ordinariamente, a cada periodo de mezcla vertical, le sigue un pulso de intensa producción primaria, que luego decrece gradualmente. En lagos tropicales la situación es más estable, de producción relativamente baja, puede perdurar indefinidamente, si no hay periodos regulares de circulación vertical. El mecanismo de amortiguación de la producción, después de cada pulso es bien simple; se debe al transporte de arriba a abajo de materia orgánica en partículas y a la segregación de los factores de producción: al final, donde hay luz hay pocos nutrientes y donde se acumulan los nutrientes, hacia el fondo del lago, no hay luz. Sin el mecanismo del transporte vertical, la productividad se puede mantener si hay entrada constante de nutrientes en superficie, como ocurre, por desgracia, en la mayor parte de los ejemplos de eutrofización cultural.

Pero yo creo que lo más interesante del lago eutrófico es que nos enseña los mecanismos de regulación de los ciclos ecológicos, según cierta tendencia. Es posible construir diversos modelos, en parte alternativos, que nos muestran cómo en la mayoría de las aguas -las que tienen mucho sodio en la reserva alcalina pueden constituir una excepción - la concentración de fósforo en solución no suele rebasar un $\mu\text{g-átomo}$, μM por litro (30 mg/m^3), en la zona iluminada. La intensidad de la mezcla, el volumen del hipolimnion, la composición química del agua entran en los cálculos; pero en la práctica, se puede aceptar que existe la tendencia a llevar hacia abajo la concentración de fósforo. Es una ventaja; para la calidad del agua de muchos lagos, sería mucho peor si el fósforo añadido quedara en solución. Y este fenómeno también ocurre - y entonces resulta indeseable - en los intentos de fertilizar aguas dulces o marinas para aumentar su fertilidad con vistas a la acuicultura: si no se añe-

de un exceso de nutrientes no se fuerza la nutrición; pero una gran parte del material añadido, aún sobrante, no queda a disposición de un segundo ciclo, porque se insolubiliza (fósforo) o desnitrifica y se pierde en la atmósfera (nitrógeno). Y esto también ocurre, por supuesto, en los sistemas terrestres forzados, o sea, en la agricultura.

Es por esta razón que ya hace mucho tiempo llamé la atención sobre el hecho que, en buena teoría ecológica, se debía aceptar que el lago eutrófico, al inmovilizar parte de los materiales, o desembarazarse de ellos de otro modo, tendía a pasar a oligotrófico, un punto de vista que, sólo aparentemente, estaba en contraposición con la tendencia a creer que naturalmente se pasaba de los lagos oligotróficos a los eutróficos, creencia basada en la observación de los que hoy día suele ocurrir bajo la influencia de la civilización y también en la acumulación de sedimentos en los lagos que, al limitar el hipolimnion tiende a convertir los lagos micticos en eutróficos (MARGALEF, 1958).

Más adelante (MARGALEF, 1975) volví a insistir sobre el mecanismo que se puede considerar de regulación o cibernético y que tiende a disminuir todo el exceso de eutrofía. Es cibernético propiamente, porque actúa tanto mas intensamente cuanto mayor es la entrada de elementos nutritivos en el sistema. El fósforo interviene en una serie de procesos que tienen como consecuencia su separación en compuestos insolubles, hacia el sedimento; pero aún más significativa es la intervención de oxígeno. Cuando las capas superiores de un lago muy productivo se sobresaturan en oxígeno y este gas se difunde hacia la atmósfera, puede ocurrir que no pueda retornar de la atmósfera en cantidades equivalentes ("válvula de oxígeno") y que, en consecuencia, la materia orgánica formada no se pueda oxidar completamente en las capas profundas del lago, apareciendo allí un déficit de oxígeno y creandose un gradiente vertical notable en los valores del potencial reducción-oxidación. Por supuesto, este gradiente puede ser más o menos temporal, y afectar diversamente a las capas profundas del lago, del monimolimnion si existe y del sedimento. La consecuencia es la estratificación de fenómenos de reducción y oxidación que pueden ser muy activos, entre ellos la desnitrificación, con liberación del dinitrógeno gaseoso que se comunica con la atmósfera, a través del nitrógeno disuelto en el agua; la reducción de sulfatos y, finalmente, en el nivel inferior, la formación de metano.

Sería muy largo proceder a un análisis más detallado y comparado de esta y otras respuestas a la eutrofización cultural, respuestas que son más evidentes en un medio estratificado. Cuando el agua se mezcla verticalmente, la inversión de energía externa conduce a una aproximación de los diversos reactivos y a una aceleración de los procesos, en vez de llevar a la segregación que se manifiesta principalmente en los gradientes verticales. Si se desea dar una visión general y sinóptica de todo este conjunto regular de acontecimientos se podría decir que el sistema eutrófico se caracteriza por su tendencia a pasar a un régimen menos apresurado, lo que es el resultado - o se manifiesta a través de - de una tendencia irrefrenable a descargarse de una fracción de materiales que circulan por el sistema, materiales que se depositan o se expelen por los límites del ecosistema; en el caso que se ha presentado, el oxígeno y el nitrógeno por la interfase agua/aire y el fósforo y la materia orgánica por la interfase agua/sedimento. Los nuevos ciclos funcionarán con menos carga - a no ser que persistan entradas del exterior - y es de suponer que, en ellos, la propensión a excretar materiales sea menor; se trataría, pues, de un proceso que decrece de manera exponencial negativa, como proporcional a la diferencia entre la carga de nutrientes que contiene el sistema y cierto valor ideal; este límite es difinible en términos de su capacidad de generar un "feedback" o mecanismo de respuesta. Y la pregunta que se plantea inmediatamente es si dicho nivel de referencia virtual existe o no: probablemente no, puesto que los lagos más oligotróficos siguen expulsando cierta fracción - desde luego pequeña - de los elementos

en su ciclo, como lo prueba la evidencia de toda clase de sedimentos lacustres que, cualesquiera que sean las condiciones de su deposición, raramente contienen menos de un uno por mil de fósforo.

El lago eutrófico es, pues, un paradigma, como se dice ahora, de un sistema ecológico que funciona bajo tensión y que responde a ella con la eliminación de una fracción de los materiales de su ciclo. La imagen de tensión o "stress" es adecuada y nos recuerda el depósito de materiales sobrantes en las paredes de las arterias o, en general, en los límites del sistema. es un concepto que aumenta de valor cuando se piensa en los que la biosfera ha hecho realmente, desde el principio de la vida, no ha sido otra cosa, como atestigua la composición de nuestra atmósfera actual y los depósitos de fosfatos y de compuestos reducidos de carbono acumulados en la corteza terrestre.

Hay aspectos complementarios, que no pueden ser deslindados o desconectados de los anteriores, y que contribuyen a proporcionar una imagen más generalizada de los ecosistemas. Se ha mencionado ya el gradiente vertical de potencial de reducción y oxidación, que genera todo ecosistema, y que sólo puede ser contrarrestado parcialmente - cortocircuitado - por una mezcla intensa. A este gradiente, que se refiere a la actividad de los electrones, se asocia otro gradiente que concierne a la de los protones. Se manifiesta no sólo en gradientes de pH, más también en los ciclos de los elementos, como el calcio, que precipita en la zona fótica y se redisuelve en profundidad. Los gradientes en la actividad de electrones y protones no tienen que corresponderse plenamente y, entre ellos, median funciones de transporte exactamente como en la membrana biológica. Hay una diferencia significativa: El agua es fluida, tiene un elevado coeficiente de difusión; la membrana biológica tiene una estructura más compacta y estable. Las escalas, por tanto, son diferentes. Un atisbo de esta relación de escala se puede tener si comparamos el agua con el sedimento. En el sedimento, el agua tiene menor movilidad, con coeficiente de difusión vecino a los físicos; por tanto, el sedimento se aproximaría más a un análogo de la membrana biológica. Por supuesto, la notable estratificación en las actividades microbianas en el sedimento y su quimismo son, a la vez, un aserto de esta semejanza, y una muestra del interés extraordinario de la biología y bioquímica de los sedimentos, también como ayuda para dilucidar los problemas, siempre interesantes y de interés práctico creciente, de la eutrofización.

SUCESIONES TRUNCADAS Y PERPETUAMENTE RECOMENZADAS

Quiero insistir sobre dos afirmaciones estampadas en la sección anterior y que no pueden ser nuevas al limnólogo observador: las sucesiones de plancton empiezan con un pulso de producción primaria, ordinariamente después de un proceso de mezcla, y prosiguen perdiendo actividad. Y luego, cualquier sistema elimina una fracción de los materiales en su ciclo; pero elimina una fracción mayor si es muy productivo, o se encuentra en los comienzos de una sucesión o de un proceso de organización. Es fácil reconocer cuan general es la aplicabilidad de estas afirmaciones. Por mi parte he desarrollado modelos correspondientes inspirado principalmente por lo que ocurre en el mar (MARGALEF, 1978) y es seguro que pueden aplicarse también a los ecosistemas continentales, donde, a lo más habrá ciertas diferencias de escala, fácilmente salvables - un árbol puede vivir un tiempo de como 10^4 veces la vida de un alga planctónica -, y una mayor rigidez de localización.

La consecuencia más importante, que he señalado ya varias veces (MARGALEF, 1987, en prensa) es que no es posible concebir modelos ecológicos a base

de ciclos que den vueltas de manera indefinida o con cierta constancia o fluctuación periódica en las propiedades de los descriptores, como en los famosos ciclos del lince y las liebres del Canadá, que, al parecer sólo tienen existencia real y, si no ponemos remedio, interminable, en los manuales de ecología. Las sucesiones se inician por la entrada de energía externa que, generalmente, aproxima unos a otros los factores de producción (luz, nutrientes, células); siguen por la pérdida de actividad o degradación de dicha energía, que acompaña a la estratificación del agua y a la segregación entre los factores de producción, fundamentalmente entre la luz (arriba) y los nutrientes (abajo). Los lagos, con su mezcla vertical una o dos veces por año, y con mezclas verticales parciales, bajo los efectos de un golpe de viento, por ejemplo, constituyen un material muy apreciable para la investigación de estas sucesiones.

Sería inoportuno en este momento tratar de los nuevos modelos que sugiere el análisis de estas sucesiones. Basta decir que el plancton de los lagos es ideal para su estudio en condiciones naturales. De manera creciente, diversos autores, como REYNOLDS, HARRIS y otros, van aceptando estas ideas, pero quedan muchos seguidores de los modelos tradicionales estilo mecanismo de relojería (STRÁSKRABA y GNAUCK, 1983). Debe tenerse en cuenta la coexistencia de sucesiones a distintas escalas: El fitoplancton puede ponerse en marcha sobre periodos de semanas y mostrar una variación considerable, empezando por diatomeas y continuando con organismos nadadores y, tal vez, clorofíceas y cianofíceas; pero el zooplancton, si sus individuos viven más tiempo, se puede extender sobre varias sucesiones. En estos casos, la perturbación externa, como el viento, lo único que hace es alterar la distribución del zooplancton que, más tarde, recupera su localización habitual y, eventualmente, sus migraciones en un agua relativamente estratificada.

EL ECOSISTEMA FLUVIAL

El río es un ecosistema de características únicas, cuyo estudio corresponde naturalmente a la limnología. No hay nada parecido en el mar. Los sistemas de corrientes marinas resultan de formas de circulación sostenidas en una gran masa fluida, pero poco definidas y con formación de torbellinos periféricos y, en todo caso, lejos de una superficie sólida que encauza el agua y puede servir de soporte a organismos; falta también la característica confluencia de afluentes para dar cauces progresivamente mayores. Nunca debe olvidarse que el río es el ecosistema epicontinental más característico, el que pone en relación la superficie de los continentes con el mar, y esto lo hace a través de un sistema de canales progresivamente convergentes, cuyo conjunto cubre, de una manera aparentemente al azar, pero en la que se descubren muchas regularidades, la superficie de los continentes. La geometría del río es un ejemplo más de las magnitudes fractales (MANDELBROT, 1933). ¿Cuál es la longitud total de todos los cauces en una cuenca? ¿Y si vamos añadiendo los pequeños segmentos por los que escurre el agua después de una lluvia, puesto que es imposible cortar en un punto definido a los afluentes?. El agua del suelo forma parte del mismo sistema y la cuenca hidrográfica es un sistema de transporte o interacción de extensión indefinida o indefinible. Esto da un sentido muy particular a la limnología, como ecología de unas aguas que establecen una conexión entre los continentes y el océano y, a través de los cuales, por lo menos el uno por ciento de la producción primaria de los ecosistemas terrestres va al mar. Los lagos y las aguas "estancadas", en general, son simples divertículos intercalados en el sistema, donde se ejerce a lo más, una función de segregación de materiales, como hemos contemplado antes: una especie de pincocitosis a escala geológica.

Es probable que una de las razones por las que el río apenas seduce a los limnólogos es la dificultad de su concepción y de su modelado. No vale la división tradicional - y, por supuesto, eurocéntrica - de segmentos caracterizados por los salmónidos o por los criprínidos, o por los guijarros y por el limo, respectivamente. Por supuesto, el río es una unidad continua, un hecho sabido desde mucho antes de que se pusiera de moda hablar de ellos con el nombre de teoría del continuo (VANNOTE y otros, 1980). Por otra parte, el río puede imitarse fácilmente con sistemas de laboratorio (cultivos de flujo, quemostatos) lo cual puede contribuir poderosamente a clarificar las ideas sobre su funcionamiento (MARGALEF, 1967).

¿Cómo vamos a enfocar el estudio? ¿Seguir un pequeño volumen de agua a lo largo del cauce? Este sería el enfoque que se podría calificar de Lagrangiano y, si se pudieran describir los cambios que van ocurriendo en el pequeño volumen de agua, tendríamos una sucesión ecológica, desde el momento en que dicho volumen de agua recibe sus primeros colonizadores en la parte alta del cauce, hasta que llega al mar. Sin embargo, sería muy difícil limitar semejantes volúmenes de agua, de manera que fuera efectiva o interesante para su estudio; por otra parte, otros volúmenes de agua de extensión comparable, pero situados más cerca del fondo, se moverían más lentamente, o unos mismos volúmenes de agua acelerarían o decelerarían, según que se alejaran o aproximaran al borde o al fondo del cauce. Y el transporte de los materiales sólidos del lecho, con los pobladores sésiles, sería mucho más lento. Bien pensado, es mucho más oportuno adoptar un modelo Euleriano de río, donde estudiamos entradas y salidas con referencia a una posición geográficamente fija. Esto puede facilitar algunos aspectos del estudio; pero siguen muchas dificultades. Sin embargo, hay que tener presente que cualquier dificultad es una fuente potencial de nuevos descubrimientos.

En 1960 propuse adaptar al río una expresión muy simple, propuesta para entender la biología del plancton, en la que al crecimiento biológico se oponía una sedimentación mitigada o complicada por la difusión turbulenta que tiende a destruir los gradientes. En el caso del río, el eje vertical z , a lo largo del cual se realiza la sedimentación del plancton, pasaba a ser un eje x extendido en la dirección del río, que evacuaba continuamente una parte de la población. La difusión turbulenta jugaba un papel más discreto, frente al predominio de la corriente del río; los remolinos en un río raramente llevan a los organismos aguas arriba de una manera efectiva. Sin embargo, cierta turbulencia en sentido amplio - pudiendo significar retención y aún migración en las orillas - es esencial. AMBÜHL (1960) lo expresa muy bien diciendo que si no hay agua no hay vida, pero si no hay turbulencia, no hay vida en el agua. La adopción de una velocidad de flujo del agua como parámetro decisivo (V) es interesante, porque permite cualificarla en relación con cada especie con un factor expresivo de la probabilidad que tiene cada organismo de ser arrastrado, igual a uno para un organismo flotante y perfectamente suspendido en el agua y casi cero (nunca puede ser cero, obviamente) para un organismo tenazmente aferrado a la superficie de las grandes piedras. De esta manera, el punto de partida para el desarrollo de un modelo tiene la siguiente forma

$$dN_i/dt = rN_i - pV dN_i/dx + A d^2N_i/dx^2$$

para una especie i , donde r es la tasa de aumento neto por causas biológicas, V es la velocidad del agua, p la probabilidad de arrastre y A el coeficiente de difusión turbulenta. Hay una buena posibilidad de entender lo que este coeficiente significa cuando se modela el río como una secuencia de quemostatos, cada uno de ellos bien agitado y mezclado, pudiendo variar el volumen de cada recipiente y el flujo de unos a otros. La importancia del producto pV en la persis-

- STRASKRABA, M., GNAUCK, A., 1983.- Aquatische Ökosysteme. Modellierung und Simulation. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena : 279 pp.
- THIENEMANN, A., 1913.- Der Bergbach des Sauerlandes. Intern. Revue ges. Hydrobiol. Biol. Suppl., 4 : 1-125.
- THIENEMANN, A., 1918.- Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturw. Wochenschr., N.F., 17 : 282-290, 297-303.
- THIENEMANN, A., 1920.- Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien. Festchr. Zschokke, Basel, 4 : 1-14
- THIENEMANN, A., 1925-26.- Das Salzwasser von Oldesloë. Mitt. Geogr. Ges. u. Natur. Mus. Lübeck, 30 : 53-195, 31 : 27-195.
- THIENEMANN, A., 1925.- Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer, 1: 256 pp. Schweizerbart, Stuttgart.
- THIENEMANN, A., 1939.- Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol., 35 : 267-285
- THIENEMANN, A., 1951.- Vom Gebrauch und vom Missbrauch der Gewässer in einem Kulturlande. Arch. Hydrobiol., 45 : 557-583.
- VANNOTE, R.L., y colaboradores, 1980.- The river continuum concept. Canada J. Fish. Aquat. Sci., 37 : 130-137