

El pensamiento evolutivo de Ramón Margalef

Terradas, J^{1,*}

(1) CREA, Universitat Autònoma de Barcelona, edif. C, 08193, Barcelona, España.

* Autor de correspondencia: J. Terradas [Jaume.Terradas@uab.cat]

> Recibido el 01 de diciembre de 2014 - Aceptado el 21 de abril de 2015

Terradas, J. 2015. El pensamiento evolutivo de Ramón Margalef. *Ecosistemas* 24(1): 104-109. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.17

El pensamiento evolutivo de Ramón Margalef. El ecólogo Ramón Margalef desarrolló, a lo largo de toda su vida, una visión global de la Biosfera, lo que le llevó, en muchos de sus trabajos, a hacer propuestas y sugerencias relacionadas con interpretaciones evolutivas. Para ello, se basó de modo especial en la física (termodinámica especialmente) y en la teoría de la información, y buscó un puente entre las concepciones utilizadas por la ecología teórica y la teoría evolutiva en una serie de aspectos de la ecología, pero de modo destacado en la sucesión. Aquí trato de dar una síntesis de las aportaciones de Margalef en este terreno, aportaciones que creo que siguen siendo una fuente de inspiración para los trabajos en ecología y evolución y para forjar conexiones teóricas entre las dos disciplinas, hoy por hoy, si no inexistentes, ciertamente demasiado débiles.

Palabras clave: eco-evo; termodinámica; teoría de la información; teoría ecológica; sucesión; evolución humana

Terradas, J. 2015. The ideas of Ramon Margalef on evolution. *Ecosistemas* 24(1): 104-109. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.17

The ideas of Ramón Margalef on evolution. All along his life, Ramón Margalef developed a global view of the Biosphere, including evolutionary interpretations of Biosphere processes. His proposals were mostly based on physics (thermodynamics) and information theory, and he tried to build bridges between evolution and ecological theories, particularly successional theory. In this paper, I synthesize Margalef contributions in this field, as they can be a source of inspiration for ecological and evolutionary research. Margalef ideas may also contribute to strengthen theoretical connections between both disciplines, connections that currently are scarce and conceptually weak.

Key words: eco-evo; thermodynamics; information theory; ecological theory; succession; human evolution

Introducción

Margalef fue un naturalista con una inagotable curiosidad por todas las manifestaciones de la vida y un pensador que trató de entender la naturaleza y que se arriesgó a sugerir líneas de progreso, a lanzar hipótesis arriesgadas. Él mismo afirmaba sentir más simpatía por los poetas que por los legisladores. Fue un científico que dejó hablar a su intuición y que estuvo imbuido de un ánimo filosófico y sí, poético, lo que no mancilla su valor como científico sino que engrandece su personalidad como ser humano. Dado este afán de comprensión, no debe sorprender que, aunque su campo de investigación fuera la ecología, a lo largo de toda su carrera hablara reiterada y profusamente de evolución, porque la ecología no se puede explicar sin evolución ni la evolución sin ecología y, para un ecólogo, en mi opinión, sus ideas sobre el tema no eran en absoluto banales.

Construyó, de hecho, un armazón intelectual que conecta de un modo extremadamente sugestivo la evolución con una serie de teorías ecológicas, apoyadas en principios físicos, que él mismo también había contribuido a edificar. Y, aunque muchas de aquellas teorías han sido abandonadas desde hace años, lo cierto es que sigue haciendo falta un puente entre ecología y evolución, puente que podría perfectamente situarse muy cerca del lugar que él señaló como el más adecuado. Esta es al menos mi impresión personal y lo que trataré de justificar en este artículo (véase también [Terradas 2014](#)).

Ya en 1958, en el XV Congreso de Zoología celebrado en Londres ([Margalef 1959a](#)), propuso un punto de vista ecológico sobre la evolución bastante atrevido, que pasaría prácticamente desapercibido, y este punto de vista lo desarrolló luego bastante, beneficiándose del intercambio de ideas con los hermanos Odum y otros eminentes ecólogos, pero de un modo muy original, hasta plasmarlo en su *Perspectives in Ecological Theory* ([Margalef 1968](#)). Luego continuaría defendiendo sus opiniones y añadiendo relaciones con otras temáticas en sus trabajos y libros posteriores, y hasta en el último de los que publicó, *Our Biosphere* ([Margalef 1997](#)), que es un testamento apasionado y apasionante de sus ideas sobre los temas que más le motivaron intelectualmente. Todo este libro, al igual que *La Biosfera, entre la termodinámica y el juego* ([Margalef 1980](#)) y *Teoría de los ecosistemas ecológicos* ([Margalef 1991](#)), está impregnado de una perspectiva evolutiva.

Sin embargo, cuando se publicó *Our Biosphere*, escrito al ser galardonado Margalef con el premio Excellence in Ecology, sus trabajos (como los de otros grandes de su generación) apenas eran ya citados y este libro no recibió muchos comentarios por parte de sus colegas. Y es que en los años 1970-1980 la ecología sufrió un cambio hacia el predominio de planteamientos más reduccionistas y menos atentos a la búsqueda de parámetros y regularidades macroscópicas, búsqueda que había dominado durante las décadas de 1950-1970, y los ecólogos que habían tratado de entender la ecología como la biología de los ecosistemas quedaron poco menos que archivados en el baúl de los recuerdos.

Pero ¿hubo un verdadero cambio de paradigma? A mi modo de ver, y pese a que cambiaron mucho los enfoques y los temas dominantes, no se llegó a tanto.

En primer lugar, la teoría ecológica que habían desarrollado científicos como G. Tansley, G. E. Hutchinson, R. Lindeman, R. MacArthur, E.P. Odum, H.T. Odum, R. Margalef y otros no constituía aún un verdadero paradigma, aplicable a los principales ámbitos de la ecología (o quizás se podría decir que era una suma de paradigmas menores sobre temas parciales) y es indudable que no había logrado establecer patrones generales convincentes y robustos. No había leyes en ecología como las hay en mecánica o termodinámica. En segundo lugar, la rebelión ante las aproximaciones sistémicas de aquellas décadas realizada por D. Simberloff, E. Connor, L.B. Slobodkin, R.H. Peters, W. Drury, I. Nisbet, M. Gilpin, J. Diamond y otros muchos buscaba mejorar el rigor en la selección de variables y medidas, y una óptica más centrada en las poblaciones y la ecofisiología que en los ecosistemas. Pero, más que un nuevo paradigma, la rebelión ofrecía una crítica severa (y en gran parte acertada) de los viejos métodos y propugnaba dejarse de buscar teorías generales de imposible verificación y analizar los mecanismos más elementales con el mayor grado de cuantificación posible.

Posteriormente, la ecología se ha fragmentado en muchos ámbitos crecientemente inconexos, cosa sin duda inevitable en cualquier campo, pero no ha logrado conformar los soportes teóricos potentes con los que abordar problemas como los relacionados con los efectos ecológicos del cambio climático, las invasiones biológicas y otros que, quiérase o no, son de carácter sistémico. De alguna forma, los grandes ecólogos de los años 50-70 nos recuerdan hoy, con cierta nostalgia, al sabio renacentista, mientras que los actuales son el producto de la imprescindible especialización para profundizar en aspectos concretos. Aquellos estaban al corriente de los estudios sobre diferentes medios (terrestres, oceánicos, lacustres, etc.) y sobre distintos grupos de organismos. Hoy, eso ya es imposible para nadie, dada la enorme producción de artículos.

Sólo algunos autores han seguido transitando ocasionalmente los viejos caminos en los que, admitiendo las muchas limitaciones, las vaguedades y las frustraciones por no hallar reglas de validez universal, había muchas ideas interesantes. Un ejemplo de estas miradas hacia atrás con resultado fructífero podría ser la recuperación de la teoría de la selección r/K por Reznick y su equipo (2002) en un proyecto ambicioso al que más tarde nos referiremos. Es preciso reconocer que la situación de la teoría ecológica hoy no es particularmente deslumbrante, excepto quizás en algunos temas en que parece haber más dinamismo en la construcción de teoría de nivel ecosistémico. Es el caso del análisis de redes ecológicas, y no sorprende que uno de sus máximos exponentes, el que fue investigador del CSIC y hoy del Institute for Evolutionary Biology and Environmental Studies de la Universidad de Zurich, Jordi Bascompte, sea un discípulo directo de Margalef. Quizás no sería malo buscar alguna inspiración en actitudes que se habían dado por superadas, aunque las ópticas han de ser ciertamente nuevas, y recordar la llamada al pluralismo en ecología que hizo hace tantos años McIntosh (1987), entendiendo por pluralismo el avance tanto en las aproximaciones reduccionistas como en las sistémicas. Creo, en este sentido, que merece la pena reconsiderar las propuestas de Margalef para buscar un mejor encaje entre las teorías ecológica y evolutiva, tema nada bien resuelto, por cierto, como acaban de señalar Tilman y Snell-Rood (2014).

El punto de vista termodinámico

Margalef tenía un gran interés por la termodinámica, la mecánica estadística y otras ciencias que se enfrentan a sistemas complejos, como la teoría de la información, la teoría de catástrofes, los fractales o el caos, pero la termodinámica y la teoría de la información aparecen de modo continuado en sus trabajos como fuentes de inspiración y como soporte de sus argumentos, mientras que en otros aspectos se mostró prudente o incluso escéptico (véase,

por ejemplo, Margalef (1995), en relación con las posibles aplicaciones del caos determinista en ecología y evolución). Muy pronto, encuentra especialmente relevante la dualidad de los organismos como sistemas auto-organizados y disipativos. De hecho, la organización de la complejidad biológica y ecológica la explica Margalef sobre una base física, por el establecimiento de conexiones o acoplamientos entre unos sistemas más disipativos y otros más eficientes y conservadores, con mayor capacidad auto-organizativa: parte de la energía de los primeros alimenta el funcionamiento de los segundos (sistema digestivo-sistema nervioso, presa-depredador, plancton-bentos, campo-ciudad, sociedades en desarrollo-sociedades ricas, etc.).

Estos pares de sistemas, además de depender de los flujos metabólicos de materia y energía que circulan entre ellos, lo hacen de flujos exosomáticos (transpiración en plantas, afloramientos de aguas ricas en el plancton, combustibles fósiles en las sociedades humanas, etc.) y, por otra parte, generan estructuras complementarias para sus necesidades (telarañas, madrigueras, nidos, sendas, autopistas, ordenadores, prótesis).

Una primera idea básica para Margalef en este contexto es que toda disipación de energía deja tras ella un aumento de información. Esta idea se acerca mucho a lo que se ha llamado “cuarta ley de la termodinámica”, que viene a decir que en todo proceso real es imposible disipar una cantidad de energía en un tiempo finito sin crear ninguna estructura, aunque sea efímera. La antigua división aristotélica en materia, energía y forma la recupera Margalef al expresar que en el mundo hay materia, energía e información y que la energía que se disipa deja una huella de información en la materia, lo que implica, en definitiva, algún tipo de evolución de ésta. Incluso puede decirse que los organismos recuperan como información una pequeña parte del equivalente de la entropía que aumenta necesariamente como resultado de la actividad del sistema vivo –tanto en el propio sistema como en el entorno (Margalef 1995).

El punto de vista derivado de la teoría de la información

Margalef busca una conexión con la teoría de sistemas generales de von Bertalanffy (1968), o teoría general de sistemas (Margalef prefería la primera versión). La evolución es un proceso en el que se acumula información, la cual, en los sistemas ecológicos, lo hace no sólo en los genomas de las especies sino también en organizaciones espaciales y estructuras (una idea parcialmente desarrollada en los trabajos sobre ingeniería ecológica del grupo dirigido por Clive G. Jones, véase <http://www.caryinstitute.org/science-program/research-projects/ecological-engineering>), y persiste también en circuitos recurrentes de interacciones que son asimétricas. Para decirlo más llanamente, cuando se añade un nivel trófico superior a un ecosistema, los niveles inferiores, explotados por el nuevo, se “aceleran” (disipan energía más deprisa, a base de organismos menores, de vida más corta, etc.). De este modo se construye jerárquicamente la complejidad ecológica. En el modelo de Tom y Jerry de depredador y presa (Margalef 1980), la coevolución de las dos especies (la carrera entre armas ofensivas y mecanismos de defensa) podría avanzar hacia una mayor eficiencia en las dos especies, pero la distancia entre ambas en este aspecto se mantendría.

Por otra parte, la complejidad y el grado de organización tienen que ver con la diversidad (y con las nociones de orden y entropía). Por tanto, Margalef (1957) propone, en un artículo de bastante repercusión cuando se tradujo al inglés al año siguiente, una medida de la diversidad mediante la fórmula de Brillouin, que es equivalente a la de Shannon para la información (da el mismo resultado numérico, aunque la de Shannon fue la generalmente aceptada; Margalef 1957). Aplicando índices de diversidad, constata, en numerosos trabajos, que los sistemas más disipativos son menos ricos en especies y tienen una distribución de abundancias de estas especies más desigual que los sistemas más auto-organizados. Posteriormente, introduce la noción de espectro de diversidad, al tratar el tema de la complejidad espacial de los ecosistemas. La cuestión

del espacio había sido postergada en los primeros modelos ecológicos de interacción entre especies, como los de Volterra y Lotka (Margalef los citaba siempre por este orden y sentía una especial veneración por el matemático italiano cuya lectura recomendaba vivamente), que, decía Margalef, ponían los ecosistemas a bailar sobre la punta de una aguja (Margalef 1986; Bascompte y Solé 2005).

Evolución y sucesión

Eugene Odum (1969) y Margalef proponen tablas de atributos de las especies en unos y otros sistemas (Margalef habla de estilos de vida): en los primeros, vida más corta, tamaño menor, mayor número de descendientes, menor esperanza de vida, etc., en los segundos propiedades opuestas (de acuerdo con la diferencia expuesta entre sistemas más disipativos y más auto-organizativos). También observan Odum y Margalef diferencias en parámetros macroscópicos como la producción neta o bruta, la respiración, la tasa de renovación, etc. De esto ya habló Margalef en el que fue su segundo artículo más citado (Margalef 1963). Más tarde (véase, por ejemplo, Margalef 1978) explica, en un gráfico que llama irónicamente el mandala del plancton, los cambios que se producen durante el año, a lo largo de los procesos de sucesión, en lagos de regiones templadas. Los atributos de las especies dominantes en cada fase lo relaciona con un gradiente de perturbación-estabilidad del medio. Por tanto, las condiciones del medio y sus variaciones temporales no informan sólo de las características de las especies, sino incluso de su modo de evolucionar. Las especies de los sistemas más disipativos están sujetas a una selección de tipo *r* (vida corta, elevada tasa de renovación, etc.) y las de los más auto-organizados a una selección de tipo *K* (poblaciones estables, próximas a la capacidad de carga del medio).

La tabla de Odum, que fue criticada con dureza, la sustituye en los últimos trabajos Margalef (1997) por un conjunto más sintético de regularidades en las tendencias a lo largo de las sucesiones de las que citaremos las principales: 1) aumento de la biomasa (*B*) y de la producción (*P*), aunque a velocidades diversas e irregulares, y reducción de la relación *P/B*; 2) aumento de la masa de heterótrofos, de los materiales estructurales poco activos (como la madera) y de la longitud de las cadenas tróficas; 3) aumento del número de especies y, a menudo, de la diversidad, sobre todo en los niveles tróficos medios y altos; 4) aumento del control de los ciclos biogeoquímicos por los organismos; 5) aumento de la eficiencia de los mecanismos homeostáticos.

A principios de los años sesenta, en su aproximación termodinámica, Margalef (1959b, 1962) relaciona los dos tipos de sistemas con los extremos de un proceso de sucesión. La sucesión avanza siempre hacia la mínima disipación de energía. Las presiones de selección tienden, a lo largo de la sucesión, a reducir el flujo de energía y a aumentar la complejidad y la homeostasis (Margalef 1974): aumentan las propiedades de madurez, entre otras las relaciones muy complicadas y sutiles entre especies (crisis, mimetismo, etc.). De vez en cuando, hay un reinicio catastrófico y se vuelve a un estadio con más disipación de energía y selección de tipo *r*. Al hablar de madurez, Margalef evita la noción de clímax de la teoría clásica de Clements sobre la sucesión pero preserva el carácter auto-organizativo del proceso.

Margalef introduce la idea, clave en su concepto de las relaciones entre ecología y evolución, de que existe una adherencia entre los procesos de sucesión y de evolución. La evolución siempre es coevolución y tiene lugar en el seno de los ecosistemas, pero estos son dinámicos, están en constante cambio sucesional (lento, de construcción de complejidad, o rápido, de simplificación). El cambio sucesional empuja o tira de la evolución de las especies (Margalef 1968, 1997): funciona como una cinta transportadora que introduce cierta direccionalidad en la evolución, lo que explica que diferentes líneas filogenéticas progresen en paralelo, aunque a ritmos diversos. No es que se dirijan ortogenéticamente a objetivos finales, sino que el teatro ecológico cambiante arrastra y condiciona parcial-

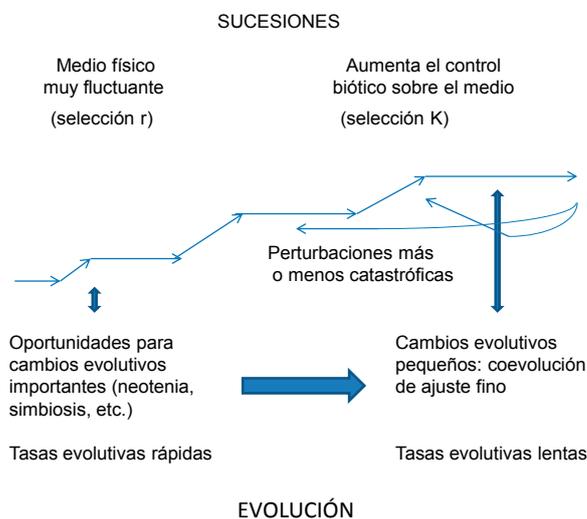


Figura 1. La sucesión es un proceso autoorganizativo a lo largo del cual las comunidades bióticas tienden a aumentar su control sobre el medio físico-químico. No obstante, de vez en cuando se producen perturbaciones que devuelven el sistema a condiciones más fluctuantes. Las adherencias entre sucesión y evolución se traducen en cambios en el tipo de selección de *r* a *K* al progresar la autoorganización y en sentido opuesto como resultado de las perturbaciones. En las fases iniciales de la sucesión, hay más oportunidades para cambios evolutivos importantes. En las fases más maduras, los cambios evolutivos tienden a ser de ajuste cada vez más finos entre los componentes del sistema.

Figure 1. Succession is a self-organizing process. Along this process, biotic communities tend to increase their control on the physico-chemical environment. However, from time to time disturbances occur that reset the system to more fluctuating conditions. When self-organization proceeds, adherence between succession and evolution determine changes in the type of selection from *r* to *K*, whereas as a consequence of disturbances changes occur in the opposite sense. In the early successional stages, there are more opportunities for relevant evolutionary changes. In the mature stages, evolutionary changes produce finer and finer adjustments between system components.

mente su evolución, sin determinarla del todo. Las especies pueden saltar de unos ecosistemas a otros y mantenerse en estadios sucesionales iniciales en vez de adaptarse a condiciones más maduras. Pero si se mantienen en la cinta de la sucesión, y en un medio constante, se produce entonces siempre una canalización hacia una ontogénesis más determinada y hacia una fenogénesis que pierde sentido adaptativo. A medida que esto ocurre, las posibilidades evolutivas se cierran y sólo se puede escapar de la canalización por neotenia y por algún otro mecanismo más excepcional. Aquí hay, creo, un campo insuficientemente explorado por los estudiosos de la evolución (vease Fig. 1).

En los sistemas más maduros, la tasa de renovación es más lenta, y aumenta la interdependencia (intercambio de sustancias ectocrinas, especies más estenófagas, paso de la alimentación por filtrado no selectivo a captura selectiva, etc.). Los ambientes heterogéneos, en cambio, favorecen la plasticidad en especies pequeñas y de vida corta, una plasticidad necesaria para sobrevivir ante las fuertes fluctuaciones ambientales. Esta es una cuestión muy significativa. Para Margalef, las propiedades del ecosistema dependen, desde luego, de los organismos que lo componen, pero la evolución de estos está controlada por el proceso de auto-organización a otro nivel de complejidad, que está regido por unas reglas de carácter termodinámico. Es decir, Margalef apunta a que existe un proceso evolutivo complejo, con influencia de cambios sistémicos auto-organizativos sobre los que ocurren en poblaciones y especies, una propuesta poco ortodoxa en su época y aún hoy. La interdependencia entre la evolución de las especies y el cambio que ellas mismas provocan en el medio, el cual retroactúa sobre el proceso evolutivo, es más contemplada actualmente gracias a conceptos como el de construcción de nicho. Margalef nunca se mostró

muy proclive a la idea de nicho, que juzgaba probablemente innecesaria, pero es que los primeros conceptos de nicho respondían a una visión demasiado esencialista: el ecosistema estaba “a priori” dividido en nichos que las especies competían por ocupar. La realidad es que las especies construyen sus nichos (desde luego, bajo constricciones ambientales) y, al hacerlo, cambian las condiciones para su evolución posterior.

El éxito evolutivo, añade Margalef (1997), no se logra sólo construyendo un ambiente más favorable para la propia especie, sino también más desfavorable para posibles competidoras o depredadoras, y en esto los humanos somos muy buenos aunque de ningún modo únicos. A veces, sin embargo, puede ocurrir al revés, que, a la larga, la transformación que una especie hace de su medio acabe por resultarle perjudicial (véase Jones et al 1997), y esto es algo que los humanos deberíamos tener bien presente, como comentaremos al final. Incluso nos recuerda Margalef, sin rechazarla, la idea ya antigua de que la sucesión podría progresar hasta un estadio climático que acabaría por perjudicar su propio medio físico, forzando el cambio (Wardle et al 2004).

Al tratar de estas capacidades para transformar el medio, Margalef reconoce seis picos evolutivos particularmente destacados: estromatolitos, corales, hongos, árboles y animales (en dos categorías, animales eusociales y humanos). Con la manipulación del entorno, estos organismos, a menudo con ayuda de artefactos periféricos, manipulan energías exosomáticas que, ciertamente, facilitan la entrada de energías metabólicas, pero que les dan muchas otras ventajas (Margalef 1997).

Sucesión y equilibrios puntuados

A partir de la idea de adherencia sucesión/evolución, Margalef puede proponer una reinterpretación de la teoría de los equilibrios puntuados. El cambio evolutivo significativo se produce, afirma, sobretudo en coincidencia con sucesos mayores de especiación, por ramificación –más próximos a los estadios iniciales de la sucesión– y está, en cambio, mucho menos ligado a los productos evolutivos de los estadios avanzados de la sucesión (Margalef 1997). Elude, con acierto a mi modesto entender, el debate entre microevolución y macroevolución. Los medios fluctuantes o que han sufrido cambios importantes recientes son oportunidades evolutivas, y las innovaciones se propagan hacia los sitios más estables. En estos, hay tendencia a alargar la duración de la vida y a aumentar el tamaño del cuerpo, con modificaciones sólo de detalle, de especialización.

Frente a la demanda de Maynard-Smith de una teoría de los ecosistemas en la que las especies evolucionen por selección natural, Margalef dice que claro que lo hacen, pero que el contexto define quien pasa la prueba, y el contexto cambia a lo largo del proceso histórico de sucesión. Por tanto, propone poner la sucesión en el centro de la reflexión ecológico-evolutiva, situar la evolución en el teatro hutchinsoniano considerado como marco dinámico, en constante proceso auto-organizativo, que impone orientaciones y restricciones a las especies (lo que, por cierto, también explica por qué se llegó a creer en la existencia de nichos preexistentes). La evolución tiene lugar en un entorno anisotrópico definido por el cambio en la selección (en las presiones selectivas) durante la sucesión. Este es el núcleo más esencial de la propuesta margalefiana sobre cómo hay que relacionar ecología y evolución.

Sucesión, perturbaciones, evolución

La regularidad más importante en las sucesiones es la alternancia de periodos de cambio rápido, catastrófico, a otros de cambio lento, constructivo. Hay perturbaciones pequeñas, muy frecuentes, y otras grandes, muy raras (Margalef 1968), de manera que, en el espectro de perturbaciones, la frecuencia se correlaciona inversamente con la magnitud o intensidad (de lo contrario, no habría vida posible).

Las perturbaciones muy grandes, como caídas de meteoritos, episodios de gran actividad volcánica o súbitas liberaciones de gases del fondo del mar, han provocado grandes extinciones y, por

tanto, han tenido un papel muy destacado en la historia de la vida; pero son fenómenos raros, ocurren cada muchas generaciones, y las especies no pueden evolucionar para defenderse de ellos. En cambio, las perturbaciones con frecuencias del orden del año o del día sí que actúan selectivamente y generan respuestas adaptativas. La mayoría de especies muestran adaptaciones a los ciclos día-noche o estacionales, es decir, a fluctuaciones en las condiciones ambientales que se producen reiteradamente con una frecuencia cercana o mayor a la duración de la vida de los individuos. Se puede decir que las internalizan.

Margalef (1991) acepta, para el efecto de las perturbaciones, una regla enunciada por Sagan (1975) que establece que, si la energía del pulso perturbador es mayor que la energía que liga al más débilmente conectado de los componentes de un sistema, se producirá una pérdida neta de organización y, al revés, si el pulso es menor que el enlace más débil habrá una ganancia neta de orden. Y añade que, en el curso de los procesos de acumulación y asimilación de información, lo que era peligroso se convierte al final en útil, aunque queda abierta, naturalmente, la puerta para una perturbación ocasional catastrófica. Un proceso parecido de asimilación se da en las relaciones coevolutivas entre pares de especies (p.e., huésped-parásito que puede acabar en simbiosis).

La frecuencia de las fluctuaciones ambientales está vinculada al proceso sucesional, ya que en éste, justamente, el ecosistema se organiza minimizando de modo progresivo el impacto de las fluctuaciones de intensidad “normal”, que son “interiorizadas” por los organismos. Es decir, que estos adquieren ritmos internos y otros mecanismos para protegerse de este tipo de perturbaciones. De vez en cuando, sin embargo, una perturbación mayor reinicia el proceso desde unas condiciones que dependen de la intensidad, duración y extensión del evento. Lo esencial es que los diversos procesos sucesionales reproducen, a grandes líneas, unos recorridos similares que implican cambios en las presiones selectivas que actúan en cada estadio, y lo hacen según pautas también similares aunque los ritmos puedan variar mucho. Esto es la famosa adherencia entre sucesión y evolución y el mecanismo de cinta transportadora (que Margalef llama *vis a tergo*, es decir, una fuerza de empuje o arrastre de la evolución por la sucesión). Para Margalef, era evidente que un planteamiento de la teoría evolutiva basado en la genética poblacional tiene dificultades para integrar el dinamismo ecológico en sus modelos basados en cambios en la frecuencia de alelos, aunque no imaginaba una alternativa más abierta; el hecho de que reinterpretara los equilibrios puntuados como una consecuencia del vínculo evolución/sucesión indica una simpatía hacia la polémica teoría de Eldredge y Gould, considerada heterodoxa por muchos neodarwinistas con una visión estrictamente gradualista de la evolución, pero pasa rozando el debate probablemente porque le basta con aceptar que en la evolución hay periodos en que las tasas de cambio son elevadas y otros (en general más largos) en que las tasas son muy bajas, algo reconocido incluso por neodarwinistas tan relevantes como Richard Dawkins. Usa, para describir esta situación el símil de la guerra, largos periodos de aburrimiento profundo rotos por breves momentos de pánico.

El ser humano y la Biosfera

La posición humana en la naturaleza le interesaba mucho a Margalef. Los humanos tienen un efecto “rejuvenecedor” sobre la Biosfera (en el sentido sucesional), provocan en ella una regresión a sistemas más sencillos, menos estructurados (Margalef 1973). Ello se debe, sobre todo, a que los humanos hacemos un uso enorme de energía no alimentaria (exometabolismo). El tema del exometabolismo conduce enseguida al del transporte horizontal y sus consecuencias y al de la tendencia humana a la agregación en ciudades, y sus efectos por retorno de contaminantes, así como a las consecuencias políticas y económicas del aumento del metabolismo total (más población y más consumo individual de energía y recursos, diferente reparto entre países ricos y pobres de la proporción de consumo meramente demográfico y de consumo asociado a la riqueza).

Reconoce que la cultura surge en la evolución de grupos diversos de animales, como es natural, y que tiene la ventaja en los humanos de que la transmisión de información por el habla y la imitación permite un proceso evolutivo en muchos casos más rápido que el biológico, aunque no siempre tan rápido como sería deseable, por ejemplo, a la hora de percibir el límite superior de población *K* o las consecuencias nocivas de la reestructuración del paisaje, y con el inconveniente de que a menudo somos fáciles de adoctrinar y de llevar a guerras con otras poblaciones humanas (Margalef 1997). Las habilidades manuales y mentales y la transmisión cultural permiten el desarrollo de organismos de segundo orden (herramientas, vehículos, ordenadores...) que, a su vez, evolucionan según regularidades parecidas a las que se dan en los linajes biológicos. Los artefactos tienen sentido ecológico y evolutivo, pueden completar nuestro cuerpo para interactuar con el entorno con nuevas y más poderosas capacidades, o restaurar capacidades perdidas (prótesis), como lo tiene la domesticación de plantas y animales, pero todas estas novedades inciden en las presiones selectivas y nuestro genoma sigue cambiando también.

Un papel especial en la organización de las sociedades humanas lo tiene el dinero, pero Margalef cree esencial, para aproximar economía y ecología (y así abordar problemas prácticos de gestión a cualquier escala), que se halle la manera de traducir el significado del dinero en un contexto biológico-informacional (Margalef 1997), sin lo cual ve los intentos de valoración económica de lo que hoy llamamos servicios ecosistémicos con mucho escepticismo. Sobre este tema sólo llega a apuntar que el dinero tiene algunas características del territorio: se obtiene, se regula y se defiende, y ve con preocupación que el poder se concentra y queda fuera de control. Un tema que el economista francés Thomas Piketty ha tenido mucho éxito en popularizar muy recientemente y que se relaciona con el principio de San Mateo, tantas veces aludido por Margalef. Pero esto nos lleva hacia principios de evolución social más que biológica. Lo pertinente a nuestro tema aquí es determinar si el comportamiento humano en relación con el importantísimo invento cultural del dinero tiene una base biológica (y por tanto evolutiva), si transferimos a nuestro comportamiento en relación con el dinero los que tenemos en relación con el territorio, como apunta Margalef.

El éxito de la especie humana tiene que ver con la conservación de características de organismo no especializado ¿Cómo se compatibiliza esto con la tendencia sucesional hacia sistemas más estables, más auto-organizados y, evolutivamente, más proclives a cambios menores de especialización? Hay que pensar en lo que ya hemos comentado sobre el hecho de que algunas especies, entre ellas la nuestra de modo relevante, tienen una gran capacidad para organizar el medio, lo que les ha permitido triunfar. No recuerdo que Margalef establezca de un modo claro un vínculo entre el tema de las especies organizadoras o ingenieras y su papel en la sucesión, aunque sí considera en algunos comentarios que actuamos como la adición de un nuevo nivel trófico sobre el ecosistema, simplificando y acelerando el conjunto de la Biosfera. Hemos intentado (Terradas y Peñuelas 2011) aproximarnos a estas cuestiones desde otra óptica, la del papel de especies o grupos omnívoros en las redes tróficas. La anticuada costumbre de representar las relaciones tróficas en los ecosistemas mediante pirámides culminadas en águilas, leones o cachalotes ha hecho que no se apreciara siempre debidamente el papel especial de las especies que, en vez de especializarse en ciertas presas, optan por una estrategia que multiplica sus interacciones con muchos otros componentes del ecosistema. Usar recursos de tipos y tamaños muy diversos sólo se puede hacer aumentando las habilidades individuales (lo que tiene que ver con la inteligencia) y las de grupo (lo que tiene que ver con la sociabilidad). Los organismos de este tipo son difíciles de situar en la pirámide trófica, pues se mueven a diversos niveles. En una red, son núcleos con muchos enlaces. Esto les convierte en posibles controladores del conjunto del sistema y explica que el conjunto de especies de hormigas pueda representar más de la mitad de la biomasa animal en una selva y que los humanos hayan extendido su dominio a tantos ecosistemas de todo el planeta. Al sustraernos de la fidelidad a un tipo de ecosistema, lo hacemos también de las cintas

transportadoras de la sucesión: obligamos a muchas de ellas a retroceder, con el fin de aprovechar los estadios más disipativos y dirigir la energía en beneficio nuestro. La consecuencia es una simplificación del conjunto de los sistemas naturales y un aumento de complejidad en el tejido social y en los artefactos culturales, lo que constituye una experiencia evolutiva de resultados inciertos.

En este sentido, en sus últimos años, Margalef estuvo obsesionado con la inversión en las pautas de usos del suelo (de la topología del paisaje, decía): la antigua matriz de medios naturales queda reducida a islas o islotes, fragmentada en una nueva matriz agro-urbana, lo que tiene consecuencias importantes para la funcionalidad ecológica en el sentido de la simplificación. Las invasiones biológicas, favorecidas por el aumento del transporte horizontal, vienen a ser el equivalente a un proceso de mezcla homogeneizadora a gran escala, con pérdida de la diversidad del conjunto de la Biosfera. Los organismos más complejos, propios de ecosistemas más organizados, son frágiles ante estos procesos, pero se abren oportunidades evolutivas para organismos más oportunistas y poco especializados.

Margalef y el paradigma neodarwinista

El pensamiento de Margalef sobre evolución no es ortodoxo. Creía que los modelos disponibles para la dinámica de poblaciones no pueden dar cuenta de las complejidades que hemos ido relatando. Ya hemos insinuado que no le satisfacía el neodarwinismo, aunque le costaba imaginar una aproximación más abierta (Margalef 1997). De un modo algo provocativo, escribe (Margalef 1991) que "las catástrofes periódicas han podido pesar más en la configuración de la historia de la vida que la inevitable selección que prosigue en todo tiempo". Reconoce a la selección como el agente esencial de la evolución, pero advierte que el trasfondo de complejidad creciente no debe ser ignorado. No se puede describir completamente una especie o un ecosistema refiriéndose sólo a ellos, pues son determinados desde un marco más amplio que puede ser toda la Biosfera, lo que, dice, viene a ser una extensión a la ecología y la evolución del teorema de Gödel.

Probablemente, a Margalef le habría gustado el planteamiento de Goldenfeld y Woese (2011), según el cual la evolución es un proceso en el que las reglas cambian en función del estado y la historia del sistema, es decir que es auto-referencial, un tipo de procesos que no ha sido nunca estudiado por la física. De hecho, éste era su mismo planteamiento desde hacía décadas y no le hubiera sorprendido.

Uno de los intentos que hace de abrir la perspectiva de la evolución más allá de la genética es fijarse en cómo se vehicula la información hacia el futuro. Habla de tres canales de información: genético, ecológico y comportamental (que incluye la cultura). Así se anticipa a Jablonka y Lamb (2005), con sus cuatro dimensiones de la evolución: herencia genética, epigenética, comportamental (modificación del medio por unas generaciones, heredada por las siguientes) y simbólica (cultural), aunque Margalef no conoció la explosión de la epigenética y por tanto no habló de ella. Estas autoras olvidan, en cambio, la dimensión ecológica, lo que demuestra que el pensamiento evolutivo moderno, ni siquiera el heterodoxo, no ha asumido del todo el punto de vista ecológico (Terradas y Peñuelas 2009): cuando lo haga, tendrá, creo, que incorporar la conexión entre dinámica evolutiva y sucesional, y las anticipaciones de Margalef se mostrarán útiles una vez más.

En cuanto al tema de la selección multi-nivel, Margalef señala que la selección natural trabaja sobre los individuos, pero en un marco de relaciones que contribuyen a la selección que es obviamente más amplio. Este marco, como hemos visto, cambia continuamente, por la naturaleza misma del conjunto de relaciones, y en un sentido que él dice que espera que sea previsible. Pero se trata de algo que hay que considerar, a su juicio, al margen de la selección de grupo y otras ideas parecidas (Margalef 1997). No obstante, Margalef nunca rechazó del todo la selección a otros niveles que el del individuo.

En su último libro (Margalef 1997), dice que el éxito evolutivo consiste en la anticipación, en estar algo más adaptado a un futuro con probabilidades de devenir presente que no al pasado o al presente. Y esto viene posibilitado por el mecanismo de la cinta transportadora o de empuje y arrastre de la sucesión.

Se creía hasta hace poco que la evolución necesita una escala de tiempo mucho más larga que la sucesión, pero se está viendo que, frecuentemente, no es así, y aparecen trabajos en este sentido en número creciente. Experimentos como los de D. Reznick y su equipo sobre guppies (Bassar et al. 2013, Reznick et al. 2012) ponen de manifiesto que hay cambios evolutivos en los atributos de las especies relacionados con la sucesión (evolución r/K) que son casi sincrónicos con los cambios ambientales. Esto refuerza el interés de las ideas de Margalef que acabamos de mencionar sobre la adaptación al futuro. Por otra parte, muchas investigaciones recientes parecen señalar hacia la presencia de una variabilidad genética y epigenética que facilita la rápida respuesta adaptativa a partir de la activación de capacidades que permanecían en reserva en los organismos: un mecanismo de adaptación al futuro.

También creo que se refuerza la propuesta margalefiana de aprovechar las alteraciones producidas por la acción humana, como la construcción de infraestructuras, para analizar sus consecuencias evolutivas. Hoy, las técnicas moleculares facilitan este tipo de estudios y sería sensato seguir el consejo del sabio.

Referencias

- Bascompte, J., Solé, R. 2005. Margalef y el espacio, o por qué los ecosistemas no bailan sobre la punta de una aguja. *Ecosistemas* 14(1): 3-6.
- Bassar, R.D., López-Sepulcre, A., Reznick, D.N., Travis, J. 2013. Experimental evidence for density-dependent regulation and selection on Trinidadian guppy life histories. *American Naturalist* 181: 25-38.
- Goldenfeld, N., Woese, C. 2011. Life is physics: evolution as a collective phenomenon far from equilibrium. *Annual Review of Condensed Matter Physics* 2: 375-399.
- Jablonka, E., Lamb, M. 2005. *Evolution in four dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral and Symbolic variation in the history of life*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts and London, Reino Unido.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78(7) 1946-1957.
- McIntosh, R. 1987. Pluralism in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 321-341
- Margalef, R. 1957. La teoría de la información en ecología *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*. 32, (13) 373-449. Publicado en inglés como Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systematics* 3: 36-71.
- Margalef, R. 1959a. Mode of evolution of species in relation to their places in ecological succession". *XVth International Congress of Zoology, London 16-23 July 1958*. Section X, paper 17.
- Margalef, R. 1959b. Ecología, Biogeografía y evolución. *Revista de la Universidad de Madrid* 8: 221-273.
- Margalef, R. 1962. Adaptación, ecología y evolución: nuevas formas de plantear antiguos problemas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 60: 231-246.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* XCVII, 347-374.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, Estados Unidos. 111 pp. Existe una traducción castellana editada por Blume en 1978.
- Margalef R. 1973. Ecological theory and prediction in the study of the interaction between man and the rest of the biosphere. En: Sioli, H. (ed.), *Ökologie und Lebensschutz in internationaler Sicht*, pp. 307-353. Rombach, Freiburg. Traducción al español: Margalef, R. 1982. La teoría ecológica y la predicción en el estudio de la interacción entre el hombre y el resto de la biosfera. En: *Ecología y protección de la naturaleza. Conclusiones internacionales*, pp. 306-355. Blume, Barcelona, España.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona, España. 951 pp.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta* 1:493-509.
- Margalef, R. 1980. *La Biosfera entre la termodinámica y el juego*. Ediciones Omega, Barcelona
- Margalef, R. 1986. Reset successions and suspected chaos in models of marine populations. En *International Symposium Long term changes in marine fish populations*, pp. 321-344, Vigo, España.
- Margalef, R. 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions de la Universitat de Barcelona, Barcelona, España. 290 pp..
- Margalef, R. 1995. Aplicacions del caos matemàtic determinista en ecologia. En: Bascompte, J., Flos, J., Gutiérrez, E., Jou, D., Margalef, R., Simó, C., Solé, R.V. (eds.), *Ordre i caos en ecologia*, pp. 171-184. Universitat de Barcelona, Barcelona, España.
- Margalef, R. 1997. *Our Biosphere*. Excellence in Ecology, Oldendorf/Luhe, Germany. Existe traducción catalana: Margalef, R. 2012, *La nostra biosfera*, PUV, València, España. 220 pàg.
- Odom, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- Reznick, D., Bryant, M.J., Bashey, F. 2002. r-and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* 83(6): 1509-1520.
- Reznick, D.N., Bassar, R.D., Travis, J., Helen, R.F. 2012. Life-history evolution in guppies VIII: the demographics of density regulation in guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 66: 2903-2915.
- Sagan, C. 1975. Hoja suelta distribuida con *Coevolution Quarterly* (según la cita en Margalef 1997)
- Terradas, J. 2014. *Notícies sobre Evolució*. Disponible [on line](#). Descarga gratuita. CREA y UAB. ISBN-10: 84-697-1839-8. Existe una versión en castellano, *Notícies sobre Evolució*.
- Terradas, J., Peñuelas, J. 2009. Evolution: Much More than Genetics. The Need for a Holistic View. *The Open Evolution Journal* 2009, 3, 38-45.
- Terradas, J., Peñuelas, J. 2011. Misleading ideas about top-down and bottom-up control in communities and the role of herbivores. *Polish Journal of Ecology* 59, 4: 849-850.
- Tilman, D., Snell-Rood, E.C. 2014. Diversity breeds complementarity. *Nature* 515: 44-45.
- von Bertalanffy, K.L. 1968. *General System theory: Foundations, Development, Applications*, George Braziller, revised edition. New York. Estados Unidos.
- Wardle, D.A., Walker, L.R., Bardgett, R.D. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305(5683), 509-513.