

Asimetrías introducidas por la operación de la energía externa en secuencias de sedimentos y de poblaciones

Ramón MARGALEF

Dept. Ecología, Universidad de Barcelona

SUMMARY

Asymmetries dues to the operation of external energy in sequences of sedimentary layers and of populations.

Many paleontologists have been led to accept directionality both in succession and in evolution, probably because they have been impressed by the observation of repeated regular patterns in the stratigraphic record. But actual biologists are skeptically puzzled by the lack of evidence of directionality at a small scale. Even succession, an ecological concept implying some direction, does not resist a serious criticism, since all directions of change are materialized in the present biosphere. Molecular biology and genetics do not explain satisfactorily transpecific evolution, and a number of ancient theories, often dignified with new clothes, lurk in the minds of paleontologists. In my opinion, this uneasiness is a consequence of the asymmetry of natural changes. Unpredictable and high inputs of energy create discontinuity and allow life to *make* history. Gradual decay of energy, cascading through an organization, allows life to *record* its own history.

The dynamics of plankton populations offers a paradigm of the alternative operation of both kinds of energetical regimes. Production and life forms are strongly determined by the way energy is put to do work in the system. Ecological succession can only be recognized in a regime of decaying turbulence. But this is only half the history, and the rest is made of sudden, and unpredictable from inside, changes. Recognized divergent ecological strategies can be associated with the different modes. The complexity of the actual distributions in nature is based on different local successions, going at different speeds and often interrupted at different stages.

The sedimentary sequences or sedimentary cycles can be compared with the model of plankton. The difference between coarse sediments deposited in an environment rich in energy and the finer materials settled in a regime of decaying turbulence, has more than formal analogies with the different dynamic aspects of plankton. The decrease in the size of materials is more gradual than the usual discontinuity associated with the establishment of high energy conditions. Moreover, the final terms of a sedimentary cycle contain more biogenic materials and a more detailed record, or memory, of past events. Quantitative expressions can be worked to be used, indistinctly, both in the study of successions, and in the study of sequences of materials.

Evolution has a component that is necessarily adherent to succession. The colonization process moves populations from one environment to another, and in each one of them, the populations can experience some evolution bound to local successions. More generalized and opportunistic populations can survive as such, moving away to new environments, but affording the seed for some local specialization. The asymmetry in evolution, that manifests itself in the scarcity of evidence for the origin of new lines, is essentially another manifestation of a bias introduced by the very structure of the world. It records and tells only «one side of the story».

RESUMEN

Mientras que muchos paleontólogos reconocen o aceptan direcciones preferentes en los procesos de sucesión y de evolución, los biólogos y ecólogos que estudian organismos actuales, al enfrentarse con un gran número de posibilidades de cambio, suelen ser más escépticos. En mi opinión, la diferente actitud tiene que ver con la escala de los fenómenos, pero también con la asimetría de los cambios naturales. Una disponibilidad

de energía alta e imprevisible determina discontinuidades y permite a los organismos *hacer* historia; un régimen de energía previsiblemente degradada a través de una organización, permite a la vida *escribir* historia.

La dinámica de las poblaciones planctónicas es un ejemplo ideal de la operación alternada de los regímenes energéticos. La productividad y las formas biológicas dependen de cómo la energía disponible realiza trabajo en la matriz física del ecosistema. La sucesión sólo se puede reconocer en régimen de degradación de energía; pero ello es solamente la mitad de la historia. Las secuencias o ciclos sedimentarios se pueden comparar con este modelo de plancton. También aquí aparecen discontinuidades que empiezan con la deposición de materiales gruesos en un ambiente de alta energía y pasan gradualmente a materiales más finos, cada vez con mayor influencia de la vida en su composición y segregación.

La evolución tiene un componente que procede de su adherencia necesaria a la sucesión. Las especies evolucionan colonizando distintos ambientes, uno tras otro, pero en todos y cada uno de ellos, están sometidos a presiones paralelas, dependientes de la sucesión. Otras poblaciones de características más oportunistas y generales saltan continuamente entre ambientes de gran energía, donde su evolución puede ser rápida, pero deja naturalmente pocos indicios. El registro fósil sólo nos cuenta la mitad de la historia y la evolución nos parece tener dirección, simplemente como consecuencia de la asimetría fundamental en los cambios de los ecosistemas.

RESUM

Asimetries que l'operació de l'energia externa introdueix en les seqüències de sediments i de poblacions. Molts paleontòlegs reconeixen o accepten que la successió i l'evolució poden tenir direccions preferents; però els biòlegs i ecòlegs que estudiem organismes actuals som més escèptics. Jo crec que la diferent opinió està relacionada amb l'escala del temps, però també amb la naturalesa essencialment asimètrica dels canvis naturals. L'entrada sobtada de molta energia determina una discontinuïtat i posa els organismes en condicions de *fer* història; un règim d'energia progressivament degradada a través d'una organització, permet a la vida d'*escriure* història.

La dinàmica de les poblacions del plancton és un exemple model·lic de l'operació alternativa d'ambdós règims energètics. La productivitat i les formes biològiques dominants depenen de com treballa l'energia de la qual es disposa en la matriu física de l'ecosistema. La successió es reconeix solament en règim de degradació d'energia; però això és sols la meitat de la història. Les seqüències o cicles sedimentaris poden ser comparats amb el model del plancton. També aci hom topa amb discontinuïtats que comencen amb el dipòsit de materials grollers en un ambient d'energia alta i gradualment passen a materials més fins, que mostren una influència creixent de la vida en llur composició i grau de segregació.

Hi ha un component de l'evolució que procedeix de la seva necessària adherència a la successió. Les espècies evolucionen colonitzant un ambient darrera l'altre, i en tots i cada un d'ells estan sotmesos a pressions selectives que són paral·leles i depenen del fenomen de la successió. Altres poblacions de propietats més generalitzades i oportunistes saltan continuament entre uns i altres ambients de forta energia, en els que llur evolució pot ser ràpida, però escadussera en testimonis. L'arxiu fòssil no ens diu més que la meitat del conte i ens sembla com si l'evolució tingués direcció, com si fos feta de segments paral·lels o que entronquen uns amb els altres. Però això és una conseqüència de l'asimetria fonamental en els canvis dels ecosistemes.

REGULARIDAD EN LA IRREGULARIDAD

La paleontología nos pone en presencia de segmentos de historia, comparables unos con otros por tener caracteres comunes y expresar una tendencia paralela de cambio, pero nunca idénticos. Esta reiteración conduce a la mayoría de los paleontólogos, creo, a una interpretación del pasado, según la cual las comunidades se suceden y las especies evolucionan. Con regularidad ecólogos y biólogos, al tratar de reconocer los mismos procesos en el mundo actual y canalizarlos, con frecuencia quedamos desorientados. Y me parece que no se trata solamente de la falta de una perspectiva adecuada.

El concepto de sucesión, por ejemplo, no es extraño a la ecología, pero actualmente su realidad es controvertida, y no sólo por la tendencia a revisar críticamente todo el legado de una generación anterior, lo cual es un ejercicio necesario en la ciencia. El mosaico de comunidades que cubren la Tierra es, evidentemente, muy heterogéneo, y si nos detenemos a examinar los cambios que ocurren durante períodos conmensurados con nuestra vida activa, hallaremos alteraciones en casi todas las direcciones de cambio posibles. Es más, actualmente, bajo la influencia del hombre, la mayor parte de los ecosistemas se están alterando en un sentido que aparentemente es inverso o contradictorio con la visión tradicional de como debería marchar la sucesión.

Los avances de la biología molecular y de la genética no han aclarado suficientemente el problema de la evolución transespecífica. La visión neodarwinista estricta de la suficiencia del mecanismo mutación-selección, ha adquirido nuevas matizaciones a medida que se conoce mejor la estructura del ADN y su modo de operar. Se añade la preocupación creciente por ciertos alelos, aparentemente neutros ante la selección, que se puede considerar que gozan de una «libertad condicionada» para establecer nuevas combinaciones, que podrán ser probadas cuando vuelva a incidir seriamente la selección. Piénsese en la cantidad de caracteres en el hombre que están adquiriendo la calidad de neutros gracias a nuestro mayor control del ambiente, y la posibilidad de que algún día se restablezcan condiciones de selección más serias. No cabe duda que entretanto se habrán creado condiciones que antes no existían. El ADN repetido, o que no influye por su calidad, el llamado abusivamente ADN parásito, puede influir en la expresión de otros genes, al condicionar, por lo menos, el tamaño de los individuos. Recordaré también la polémica sobre si el concepto de selección solo tiene sentido si se aplica a individuos, o si es posible extenderlo también a grupos de individuos de una misma especie y aun de diferentes especies.

Antiguos temas de discusión retornan vestidos de otra manera. El cladismo tiene raíces muy viejas. Uno de sus elementos más importantes —aunque a menudo no se analiza con la profundidad debida— es la regular heterogeneidad de estrategias en las dos ramas que se separan en cada divergencia. La calificación un poco farragosa de los distintos tipos de estirpes se podría expresar con referencia a conceptos de la ecología actual, especialmente con referencia a la ordenación de las estrategias evolutivas en un campo de posibilidades, una de cuyas dimensiones se refiere a la distinción entre lo que ahora suelen llamarse estrategias de la *r* y de la *K*. Se revisan nociones que se creían superadas. En contraste con el gradualismo usual en el neodarwinismo, se destaca el carácter «puntuado» o discontinuo de la evolución (Gould, 1977; Stanley, 1979), y hasta se retorna a puntos de vista no muy diferentes de los de Rosa y de Goldschmidt, que parecían definitivamente enterrados.

Recientemente (Margalef, 1980) ha intentado colocar a estos y a otros aspectos de la ecología y de la evolución dentro de un marco que, si se quiere, se puede llamar más filosófico. Mi tesis fundamental es que cualquier sistema parcial —un ecosistema en la biosfera, la Tierra en el universo— está sometido a influencias energéticas procedentes del exterior, que conducen a cambios en sentidos opuestos. Ciertos cambios son imprevisibles desde dentro del sistema de referencia, y dependen de la rápida operación de cantidades inusitadas de energía. Otros cambios se pueden calificar de previsibles o de internamente regulados y consisten en la degradación regular de la energía, a través de una estructura, con la posibilidad de aumentar su organización, posibilidad que se realiza o no según las circunstancias, o en función del grado de organización ya alcanzado. La decisión entre lo que debe considerarse como entrada regular de energía y un impacto extraordinario de energía depende de la organización existente.

A mi manera de ver, lo esencial es que la vida puede registrar historia en los cambios del segundo tipo; pero en los del primero suele hacer historia, pero no registrarla en su detalle. Puesto que cualquier sistema experimenta entradas de energía perturbadora que son discontinuas, e imprevisibles desde dentro de la organización del sistema, ellas cortan cualquier secuencia indefinida. Por tanto la evolución y la sucesión ideales, aparecen encarnadas en pequeños segmentos, a cada uno de los cuales podemos superponer flechas marcando el sentido del decrecimiento o degradación de la energía entrada. Pero unos segmentos están desconectados de otros y aparecen aquí y allí de manera caleidoscópica. El paleontólogo puede tratar los segmentos como entidades y estudiarlos colectivamente; el biólogo actual siempre está indeciso ante el cambio que se va a producir, si operará en uno u otro sentido.

ENERGÍA EXTERNA Y BIOLOGÍA DEL PLANCTON

Estos últimos años me ha interesado particularmente la posible relación entre la energía externa o exosomática, es decir, la energía que entra en el ecosistema por fuera de la vía de la fotosíntesis, y las características de producción, estructura y cambio en los ecosistemas del plancton (Margalef, 1978; Margalef y Estrada, 1980). Las cubiertas fluidas de la Tierra constituyen una máquina térmica; sus características son tales, que dicha máquina realiza trabajo de manera heterogénea, más en unos puntos que en otros. El punto de partida fue la constatación que la producción primaria de las aguas es función del trabajo realizado localmente por dicha energía. Si la entrada de energía en el agua aumenta, la mezcla vertical se generaliza y se destruye cualquier estructura espacial previa; cuando la entrada de energía disminuye, la turbulencia va degradándose lentamente hasta el límite de la viscosidad, a lo largo de un tiempo considerable, que sirve de marco a una sucesión planctónica. El análisis de lo que ocurre en el plancton conduce a generalizaciones interesantes. Los tipos biológicos del plancton vegetal son los términos de una evolución divergente de organismos suspendidos, en relación con un régimen de turbulencia alta o aumentando (diatomeas, por ejemplo), o de degradación paulatina de la turbulencia (dinoflagelados, por ejemplo). Sólo en este segundo caso es posible relacionar de manera directa y explicable a unas etapas con las precedentes y el proceso, en su conjunto, es ejemplar del concepto tradicional de sucesión. En este caso, se trata del paso de comunidades dominadas principal-

mente por diatomeas a otras en las que predominan organismos nadadores y, principalmente, dinoflagelados. Semerentes sucesiones se repiten en lagos y mares, después de la mezcla vertical que suele ocurrir tempranamente en primavera en nuestras latitudes. La función que relaciona la producción con la energía externa no es monótona ni sencilla. La producción depende, a la vez, de la energía que está realizando el trabajo de mezcla, y de la covariancia en las distribuciones de otros factores de producción, como son, fundamentalmente, la luz y la concentración de diversas sustancias necesarias a la vida. Es claro que la distribución de dichas sustancias puede hacerse uniforme en toda el agua; pero la luz no. Por esta razón la producción no aumenta indefinidamente con la energía disponible.

Las entradas de energía mecánica en una masa de agua son irregulares. Lo mismo se puede decir en general de la energía en relación con todos los ecosistemas. Pero se puede asignar una frecuencia media a las entradas que alcanzan o rebasan una intensidad determinada. Así, por ejemplo, en lagos y bahías, cada invierno hay un período de mezcla vertical muy importante, que representa una discontinuidad de primer orden; después de cada período de mezcla se inicia una sucesión a medida que el agua se estratifica; pero en cualquier momento puede ocurrir una ventolera que detiene la sucesión en aquel punto y aun hace retornar la situación a un estado anterior ya superado. Percibimos bien la asimetría entre el cambio gradual a favor de la degradación de la turbulencia y el cambio brusco en un ecosistema que responde a un aumento de la agitación. Todos los años describimos un ciclo completo y retornamos al mismo punto de partida, de manera que no ha habido cambio global. Pero estudiamos con delectación los cambios sucesionales cuesta abajo, y, a veces, pretendemos ignorar los acontecimientos bruscos o catastróficos que preparan el escenario para una nueva sucesión. Pero incluso los cambios externos bruscos no carecen de regularidad; los impactos energéticos más potentes son menos frecuentes que los más suaves, y el conjunto de todos ellos se puede representar por medio de un espectro que, en el mejor de los casos, tendrá una forma regular o neutra. Las áreas marinas de afloramiento son extensiones donde hay mucha energía disponible y la producción es elevada: tan pronto aflora la ascensión del agua, avanza inmediatamente la sucesión, cuyo término es un mayor enriquecimiento de dinoflagelados y una menor tasa de renovación de las poblaciones.

Desde el punto de vista ecológico, los organismos que se desarrollan inmediatamente después de esta perturbación son de rápida multiplicación, capaces de resistir pérdidas importantes, generalistas, y van siendo substituidos paulatinamente por formas nadadoras, con mayor control interno, multiplicación lenta, desarrollo de dispositivos de defensa frente a los animales, y otras especializaciones divergentes.

La aparente confusión de la distribución del plancton sobre amplias extensiones, es la consecuencia previsible de un mosaico con diferencias locales, donde en cada punto y en tiempos diferentes se inician otras tantas sucesiones que son cortadas más o menos pronto. Todo ello en función del espectro de penetración de energía en el agua. Elegimos hablar de sucesión para referirnos al sentido de cambio más previsible desde dentro; dentro de este marco se pueden construir modelos razonables basados en la utilización del nutrimento, en el desarrollo de la estratificación, etc. En el sentido opuesto, la predicción es más difícil, «the answer is blowing in the wind».

EL REGISTRO ESTRATIGRÁFICO

No es difícil descubrir una analogía entre los cambios asimétricos que se acaban de describir de manera muy abreviada y los que ocurren en la sedimentación. Repetidamente se han caracterizado unidades sedimentarias que empiezan con materiales groseros y que gradualmente van pasando a otros elementos más finos; la transición en sentido inverso es discontinua. Hay, pues, la misma asimetría fundamental; las consecuencias de un aumento de energía son bruscas, las de una disminución de energía son paulatinas. Las secuencias (ciclos de Bouma, 1962, por ejemplo) pueden estar truncadas, es decir, se inician de nuevo antes de haber llegado al término más usual o más natural de un ciclo, exactamente lo mismo que ocurre en una sucesión de plancton. Se pueden mencionar las varvas como ejemplos muy instructivos. En sedimentos lacustres, de los que en España tenemos buenos ejemplos en Hellín y en la Cerdaña, se reconocen perfectamente capas anuales, que reflejan la sucesión planctónica, con un aditamiento de materiales extraños (Hellín) que es mayor en los momentos de mayor entrada de energía externa. Las capas anuales son, pues, asimétricas, con discontinuidad basal.

La existencia de estas regularidades tiene una explicación sencilla. Es fácil asociar la presencia de materiales más groseros, fruto de un transporte horizontal, con una disponibilidad mayor de energía. A su vez, la transición a materiales más finos y el aumento de la «capacidad de memoria» del sedimento, se asocia naturalmente con la fase de energía decreciente. No estoy preparado para entrar en terrenos ajenos a mi especialidad, pero tengo la impresión que los sedimentólogos han avanzado considerablemente en el análisis e interpretación de todas estas relaciones.

Sin embargo, creo que no se ha prestado mayor atención a un aspecto en el que la estratigrafía y la paleontología se relacionan más, aspecto que, de todas maneras, no ha sido completamente olvidado (Degens y Stoffers, 1976). Cuando un sistema acuático está sometido a cierta tensión y adquiere un considerable gradiente vertical en el potencial de oxidorreducción, excreta una mayor fracción de materiales hacia el sedimento. El ejemplo típico es el del lago eutrófico, que exporta carbono orgánico, fosfatos y otros materiales al sedimento. En este caso, tal proceso ocurre en una fase decreciente de energía, pues, como se ha indicado antes, corresponde a una estratificación ya importante o en aumento. En el lago eutrófico contribuye, además, la reducción del volumen de las aguas situadas debajo de la termoclina, por relleno de sedimentos o por descenso del nivel. Los sistemas marinos de afloramiento son más complicados, están forzados por energía externa que determina el ascenso de agua; pero el exceso de producción, en las áreas periféricas más estratificadas, se manifiesta en forma de una elevada sedimentación orgánica y de compuestos con fósforo. A su vez, si el agua contiene poco oxígeno en las inmediaciones del fondo, como es natural en todos los ecosistemas forzados y más o menos estratificados no hay bioturbación y los materiales finos se depositan en capas más regulares. Quizá esté justificado decir que los sistemas con energía decreciente disponen de un registro de memoria tanto mejor, y que, en este caso, su mayor calidad se extiende también a la conservación de los restos de los organismos y de sus actividades; éste suele ser peor en sistemas con más energía. En otras palabras, un sistema más maduro deja más indicios, con una mayor frecuencia de fósiles y de estructuras conservables.

El efecto inverso se puede observar muy bien en lagos. Si se

produce una mezcla vertical con energía suficiente para comunicarla a la superficie del sedimento, diversas capas de ésta se mezclan, perdiendo estructura. La bioturbación producida por los animales contribuye también a hacer perder estructura (externa), pero a ganar posiblemente nuevas estructuras.

No he visto formulada de manera clara una síntesis de sucesiones de sedimentos y de sucesiones de organismos, y me parece que ha llegado el momento de intentarlas, así como de explorar, con prudencia, las implicaciones que puede tener para la evolución. En otras palabras, creo que hay un conjunto de dominios en los que aparecen regularidades que forman parte de una clase más amplia de leyes o acontecimientos ecológicos.

Desde un punto de vista más concreto, se puede proponer el uso de aproximaciones estadísticas para tratar, indistintamente, las sucesiones de comunidades, y las secuencias de capas sedimentarias. En este caso se pueden elegir las variables más convenientes para caracterizarlas; en el caso de las sucesiones, las variables más corrientes serán los números de individuos de cada una de las especies. Si N_i es el valor de la variable i , y z representa el tiempo (en la sucesión) o la dimensión vertical (en la acumulación de sedimento), se pueden calcular expresiones de la forma

$$\frac{\partial}{\partial z} \sum_{i=1} N_i \left[\frac{\partial N_i}{\partial z} \right]^2$$

que tienden a cero durante los períodos «normales» y se desvían precipitadamente en las discontinuidades. Son una buena expresión de las asimetrías en las transiciones.

Cuando el registro fósil incluye una representación proporcional de la densidad de las poblaciones, otras formas más precisas del análisis de secuencias de poblaciones en el tiempo pueden ser oportunas. Los resultados pueden sugerir el predominio de unas u otras estrategias evolutivas (Whittaker y Goodman, 1979). Me limitaré a mencionar que las diferencias en sentido horizontal, en las poblaciones y en su registro fósil, han de ser también tenidas en cuenta.

LA EVOLUCIÓN EN EL ESCENARIO ECOLÓGICO

La evolución tiene un componente, a veces principal, a veces menos importante, que resulta de su adherencia a la sucesión. Cada estirpe está sometida de manera natural a una presión de selección porque el escenario ecológico deriva lentamente en un sentido determinado. Es de esperar que se seleccionen las propiedades que, en líneas muy generales, podríamos asimilar a un refuerzo de la estrategia de la K. Este tipo de evolución iría cuesta abajo, a favor de los segmentos de sucesiones que en los párrafos anteriores se han relacionado con una disponibilidad predecible de entradas de energía. El caso inverso, catastrófico, no puede servir de fundamento para una evolución pausada según el puro estilo neodarwiniano. Las especies saltarían de unos a otros segmentos de sucesión, y en cada uno de ellos repetirían una aventura semejante, de manera que la evolución gradual no se podría despegar del proceso de sucesión.

He expuesto este punto de vista desde hace muchos años y está más o menos aceptado o, en todo caso, no ha sido refutado de manera convincente. Creo que es una de las explicaciones parciales del conjunto de regularidades que han llevado muchas etiquetas, entre otras la de ortogénesis. Quizá pueda explicar la alternancia de aceleraciones con períodos de menor variación, tal como postula la evolución «puntuada». Creo que el mismo modelo se podría aplicar a la consideración del origen y diversificación de grupos mayores. No hay más que postular un sistema complicado, pero real, de sucesiones de sucesiones. Ciertas estirpes mantendrían rasgos oportunistas y primitivos y serían capaces de subsistir colonizando siempre las fases iniciales de distintas sucesiones. Cada sucesión puede tener características propias, que conducen a un cauce de especiación que es propio, paralelo, aunque no idéntico, al que se realiza en sucesiones alejadas en el tiempo y en el espacio. Uno podría completar este modelo especulativo suponiendo que los ambientes con gran energía ofrecen oportunidades únicas para el ensayo de formas no ortodoxas de evolución (neotenia, progénesis, etc.; amplios procesos de reconstrucción), con una rápida conversión de la energía en nueva información. Como es natural, tales cambios, que se postulan rápidos, no dejan señales en ambientes de deposición con alta energía. Todo esto ha sido dicho ya muchas veces. Lo único que deseo añadir ahora es que la asimetría subyacente no es privativa de la evolución, sino que su existencia en ésta refleja asimetrías análogas en el comportamiento de todos los ecosistemas.

No han faltado intentos de relacionar evolución y sucesos sobre el substrato de la paleontología (Tappan, 1971; Valentine, 1973, y lugares allí citados), pero opino que, en general, adolecen de confusión de escalas. Creo que sería muy fructífero analizar, o mejor dicho explorar, desde los puntos de vista indicados, las secuencias de restos de organismos fósiles bien conocidos, en ciclos repetidos y comparables de sedimentación.

BIBLIOGRAFÍA

- BOUMA, A. H., (1962): «*Sedimentology of some flysch deposits.*» Elsevier, Amsterdam, 169 págs.
- DEGENS, E. T. y STOFFERS, P., (1976): «Stratified waters as a key to the past». *Nature*, 263: 22-27.
- GOULD, S. J. (1977): «*Ontogeny and phylogeny.*» Harvard Univ. Press., Cambridge, 501 págs.
- HALLAM, A. (edit.) (1977): «*Patterns of evolution as illustrated by the fossil record.*» Elsevier, Amsterdam, 591 págs.
- MARGALEF, R., (1978): «Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment», *Oceanologica Acta*, 1: 493-510.
- MARGALEF, R., (1980): «*La Biosfera entre la termodinámica y el juego.*» Edic. Omega, Barcelona, 236 págs.
- MARGALEF, R. y ESTRADA, M., (1980) en prensa: «On upwelling, eutrophic lakes, the primitive biosphere, and biological membranes», *IDOE International Symposium on coastal upwelling*, Los Angeles.
- STANLEY, S. M., (1979): «*Macroevolution: Pattern and Process*», Freeman & Co., San Francisco, 332 págs.
- TAPPAN, H., (1971): «Microplankton, ecological succession and evolution». *Proc. N. Am. Paleont. Conv.*, Pt. H., págs. 1058-1103.
- VALENTINE, J. W., (1973): «*Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*», Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 511 págs.
- WHITTAKER, R. H. y GOODMAN, D., (1979): «Classifying species according to their demographic strategy», *Amer. Natur.*, 113: 185-200.