

# Estructuras disipativas en la organización de los sistemas bentónicos

F. X. NIELL

Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga

## INTRODUCCIÓN

En este trabajo se plantearán ciertos aspectos teóricos que están siendo desarrollados desde puntos de vista confluente por físicos y biólogos. La teoría base que sustenta los desarrollos que se presentarán es bastante reciente (TRINCHER, 1965; PRIGOGINE, 1968, 1972; PRIGOGINE *et al.*, 1977) y llega al autor en un artículo de VELARDE (1978).

Hace un tiempo, la discontinuidad y la brusquedad de los perfiles gráficos de ciertas variables en un estudio sobre la colonización de los sistemas intermareales (NIELL, 1979) me llevaron a relacionar los fenómenos observados en el funcionamiento de los sistemas rocosos intermareales (NIELL, 1977) con las ideas de los autores antes citados en un intento de síntesis (NIELL, en prensa). Por la misma época, WAGENSBERG & LURIE (1979) publican los resultados obtenidos estudiando cultivos bacterianos. MARGALEF (1980) sintetiza y sitúa en su lugar en el seno de la teoría ecológica general los resultados de estos autores. Los resultados obtenidos en

el sistema intermareal coinciden (NIELL, 1979) con los obtenidos por WAGENSBERG & LURIE (1979) y cumplen las previsiones de MARGALEF (1980).

El conocimiento de los mecanismos de disipación energética, parte, pues, en este caso, del estudio empírico de un problema concreto, la colonización de superficies desnudas en el sistema intermareal rocoso; la formación y organización, en resumen, de los sistemas en este medio. El desarrollo teórico se cumple en tres etapas de experimentación: la primera es el estudio de la sucesión entre un mes y el momento en que los sistemas experimentales se confunden, tienen las mismas propiedades estructurales que las comunidades normalmente constituidas que varían según los ciclos estacionales; la segunda es, precisamente, el estudio de las fases de colonización de los sistemas rocosos desde el segundo día de su exposición al agua de mar hasta el trigésimo día, momento en que habíamos realizado la primera muestra en la primera etapa de estudio; esta segunda fase es aún un trabajo inédito (NIELL & VARELA, en prensa); y, por fin, una tercera fase

que nace al pretender ordenar y presentar inteligiblemente esta información a una audiencia compuesta por miembros de la Universidad de Oviedo (marzo, 1980).

Hay, luego, una construcción heurística, un examen y minúsculas reflexiones de coincidencias, y un intercambio de ideas con J. Wagensberg, del Departamento de Termología de la Universidad de Barcelona, que incita a formular esquemas concretos para definir los caminos en que se deben hilvanar las hipótesis a contestar en el estudio futuro de los sistemas bentónicos.

## FLUJO ENERGÉTICO Y ORGANIZACIÓN

Tradicionalmente los índices de diversidad se han usado como medida de organización; el uso de esta variable computada no es la medida más adecuada para dicho fin; las causas están claramente explicadas por FRONTIER (1977) y MARGALEF (1980), teniendo en cuenta que en la teoría de la información (SHANNON, 1948) dicha variable sólo sirve para medir la amplitud (capacidad) del canal por el que se transmite la información, asumiendo que todas las vías por las que ésta discurre son equiprobables. No es éste el caso de los sistemas naturales donde muchas vías de transmisión no son posibles. La proporción de relaciones efectivamente realizadas da lugar al concepto de conectancia (GARDNER & ASHBY, 1970) de difícil si no imposible, medida, a pesar de ciertas aproximaciones conceptualmente satisfactorias (McNAUGHTON, 1978). Por otra parte, y de modo empírico en el

sistema intermareal y en otros sistemas sometidos a condiciones severas (SANDERS, 1968), la relación inversa que se tendría que dar entre diversidad y valor del cociente entre producción y biomasa (P:B), cuyo papel como estimador del flujo energético ha sido sobradamente comentado en la teoría ecológica general (ODUM, 1959; MARGALEF, 1974), no se presenta (NIELL, 1976, 1977). En consecuencia, y apoyándome sólo en parte en el presente razonamiento, no utilicé como medida de estabilidad y madurez el índice de diversidad (NIELL, 1977, 1980 y en prensa), decisión plenamente justificada.

La llamada complejidad estructural podría estar representada por la heterogeneidad en el comportamiento genético de los individuos de una misma especie. Al respecto apoyan esta teoría de modo inequívoco diversos autores (STAIGER, 1954; BATTAGLIA, 1958; STRUHSAKER, 1968; GIESEL, 1970; AVISE & SELANDER, 1972; GRASSLE, 1972; LEVINTON, 1973; demuestran su falta de universalidad SELANDER (1970); DOYLE (1972); AYALA (1974); VALENTINE *et al.* (1974), mientras otros aportan a la vez datos en pro (GOOCH & SHOPF, 1970, 1971; SHOPF & GOOCH, 1971) y en contra (GOOCH & SHOPF, 1972; SHOPF & GOOCH, 1972), datos que aconsejan dejar en meditación este punto que traté en trabajos anteriores (NIELL, 1977 y en prensa).

## DISIPACIÓN ENERGÉTICA EN LAS FASES DE LA SUCESIÓN

En la colonización de superficies rocosas distinguíamos diversas fases: a) fase de diatomeas, estudiada en Vigo

por NIELL & VARELA (en prensa). Esta fase sigue a una etapa de implantación bacteriana y fúngica que se conoce muy superficialmente y, desde luego, no de un modo cuantitativo; b) fase de ulváceas, dominada por Ulva o Enteromorpha según las condiciones ambientales en las costas atlánticas; diversos detalles de esta fase los han dado NIELL (1976, 1979), FERNÁNDEZ (1980) y FERNÁNDEZ et al. (en prensa); al final de ella hay una fase de canalización, en que se fijan las algas no ulváceas que están fértiles en el momento del estudio y cuya composición de una zona a otra es distinta (NIELL, 1975, 1979; FERNÁNDEZ, 1980 y FERNÁNDEZ et al., en

prensa); c) comunidad normalmente constituida (NIELL, 1979).

En la figura 1, tomada de NIELL & VARELA (en prensa) se muestran los valores de distintas variables en o entre las distintas fases de la sucesión. Las conclusiones que con respecto a la disipación de energía se pueden sacar son:

1. En los cambios de fase se da un aumento del flujo de energía a través del sistema.
2. En cada fase hay una rápida caída del flujo energético hasta un nivel mínimo estable (N.M.E.).
3. El aumento del flujo energético es más alto en las fases iniciales de

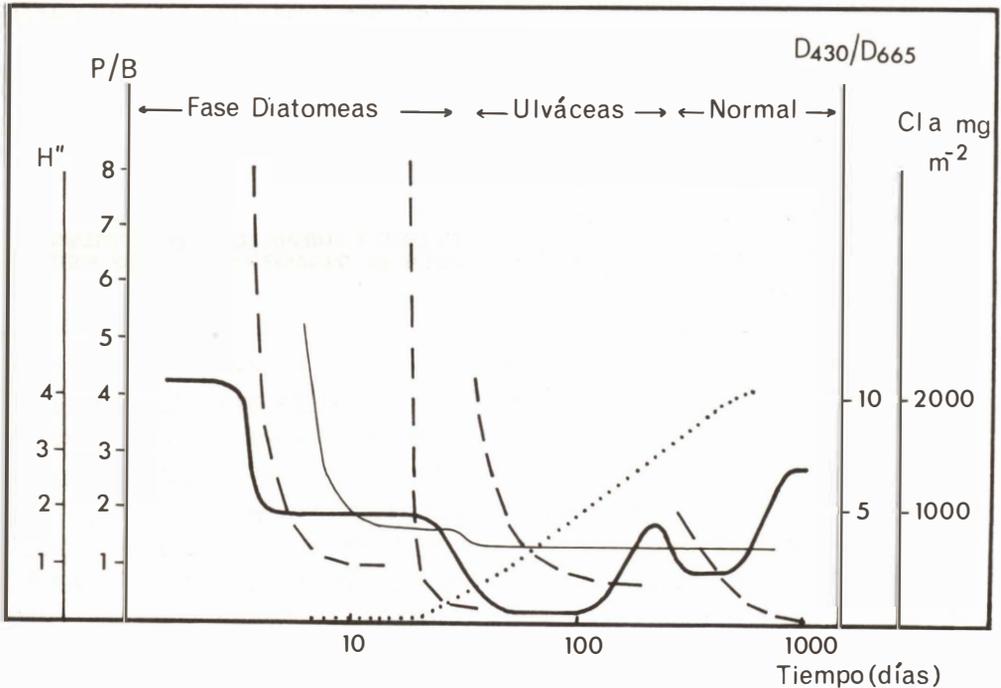


Fig. 1. Variación a lo largo de la sucesión de la diversidad (línea continua gruesa), del índice P:B (línea de trazos) y de los valores del extracto en metanol que relacionan las absorciones a 430 y 665 nm,  $D_{430}/D_{665}$  (línea continua fina) y de una estimación de la cantidad de clorofila (línea de puntos).

la colonización que en las finales; así: fase de diatomeas > fase de ulváceas > fase de canalización.

4. Del mismo modo, el N.M.E. es menor a medida que avanza la sucesión.

5. Los valores de disipación energética en un cultivo bacteriano, supuestos previos a las fases estudiadas en este ensayo, confirman los cuatro postulados anteriores (WAGENSBERG & LURIE, 1979).

6. Cada fase es un stable point, sensu SUTHERLAND (1974), y la duración de las fases es menor al principio que al final de la sucesión. Diatomeas (2 puntos estables en 1 mes), ulváceas (de 6 a 8 meses); la fase C.N.C. presenta fluctuaciones estacionales pero es definitivamente estable en ausencia de perturbaciones ajenas al sistema.

7. La diversidad es muy alta al principio (niche preemption model, descrito por BAZZAZ, 1975; WHITTAKER, 1975; McNAUGHTON & WOLF, 1973; POOLE, 1974, en la vegetación terrestre) como demostraron NIELL & VARELA (en prensa), para mantenerse alta en la fase de diatomeas. Esta fase no se superpone con la de ulváceas; una excluye a la otra.

8. La diversidad crece en el sentido clásico al pasar de la fase de ulváceas a la C.N.C., existiendo un máximo por solapamiento de las dos fases en el momento de canalización hacia la comunidad normalmente constituida.

9. El índice  $D_{430}/D_{665}$  se mantiene constante desde la fase de colonización y al final de la fase de diatomeas la clorofila aumenta y la comunidad se estratifica en tres dimensiones a partir del valor de  $300 \text{ mg.m}^{-2}$ , corroborando la deducción de MARGALEF (1974) sobre

el carácter máximo-eficiente de clorofila en un sólo estrato que dicho valor tiene.

10. Efectivamente, como se prevé en teoría, a mayor diversidad, más se minimiza el flujo energético a través de la comunidad.

### MOMENTOS DE TRANSICIÓN Y DE DESARROLLO

Usando la semántica adecuada (TRICHER, 1965; PRIGOGINE, 1977; VELARDE, 1978) hay en la sucesión una alternancia de momentos de transición entre fases y momentos de desarrollo que coinciden con la disipación energética y la minimización del flujo de energía, aparte de que los momentos de desarrollo se dan simultáneamente a la diversificación (fig. 1). Diversas puntualizaciones de detalle se encuentran en un trabajo anterior (NIELL & VARELA, en prensa).

### SÍNTESIS Y FORMULACIÓN DE HIPÓTESIS SOBRE LA ORGANIZACIÓN DE LOS SISTEMAS

La colonización sigue tendencias inequívocas de organización que pasan por: a) Estructuras homogéneas, son ejemplos las fases iniciales y los cultivos bacterianos; b) Estructuras disipativas espaciales, ocupación del nicho, formación de pattern, y c) Estructuras disipativas espaciotemporales, fenómenos de competencia, oportunismo, que retraen y amplían las zonas de ocupación en el espacio al pasar el tiempo. En la fig. 2 se esquematiza el fenómeno con un modelo gráfico que representa las fases de la sucesión en sistemas

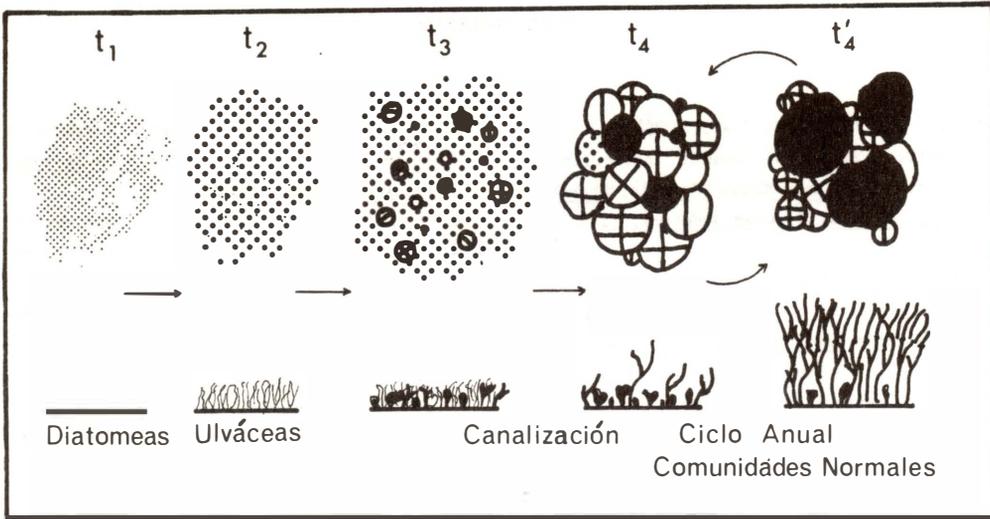


Fig. 2. Esquema de la organización bidimensional de las comunidades intermareales durante la sucesión (arriba) y de su estratificación (abajo). La trama fina se usa para estados iniciales (diatomeas); los puntos gruesos representan ulváceas (*Ulva* o *Enteromorpha*) y los círculos y manchas distintos, el espacio ocupado por varias especies. La sucesión va de izquierda a derecha. El tercer esquema representa la fase de canalización, el cuarto y el quinto la comunidad normalmente constituida dominada por *Himantalia elongata* (en el esquema, la especie más larga) y compuesta por varias especies, sin especificar en el esquema.

intermareales como los descritos y además comprende las dos fases alternantes de diversificación y producción estudiadas en comunidades normalmente estructuradas en los horizontes inferiores en la Ría de Vigo (NIELL, 1975, 1977, 1980).

Con esta concepción que se presenta aquí, se matizan las teorías clásicas de ODUM (1959) y MARGALEF (1974), explicando la razón de ciertas desvia-

ciones a las mismas, se tiende más a justificar el "cómo" que el "porqué" de los fenómenos que constituyen estructuras y organizan las comunidades, y en todo caso se inutilizan concepciones ajedrecísticas del fenómeno de la sucesión que propician modelos markovianos sumamente desajustados de la realidad (HORN, 1976).

#### SUMMARY

##### DISSIPATIVE STRUCTURES IN THE ORGANIZATION OF BENTHIC SYSTEMS

Behavioural performances of structuration in rocky, benthic communities are synthesized in basis to a several experiments carried out using different strategies.

The deviations related to general ecological theory have been stated, and reexplained using some current theories on energy dissipation in self-organizing systems.

## BIBLIOGRAFÍA

- AYALA, F.J., VALENTINE, J.W., BARR, L.G. & ZUNWALT, G.S., 1974. Genetic variability in a temperate intertidal Phoronid, Phoronopsis viridis. Biochem.Genetics, 11(6):413-427.
- AVISE, J.C. & SELANDER, R.K., 1972. Evolutionary genetics of cave dwelling fishes of the genus Astyanax. Evolution, 26:1-19.
- BATTAGLIA, B., 1958. Balanced polymorphism in Tisbe reticulata, a marine copepod. Evolution, 12:358-364.
- BAZZAZ, F.Z., 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. Ecology, 56:485-488.
- SANDERS, H.L., 1968. Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. Brookhaven Symp. Biol., 22:71-80.
- DOYLE, R.W., 1972. Genetic variation in Ophiomusium lymani (Echinodermata) populations in the deep sea. Deep Sea Res., 29:661-664.
- FERNÁNDEZ, C., 1980. Estudios de la estructura, dinámica y producción del sistema intermareal de Cabo Peñas. Con especial mención de la Biología de Saccorhiza polyschides La Pyl. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo.
- FERNÁNDEZ, C., NIELL, F.X. & FUENTES, J.M. (en prensa). Remarks on the succession in rocky intertidal systems. Xth International Seaweed Symp. Goteborg, Suecia. 1980.
- FRONTIERS, S., 1977. Reflexions pour une théorie des écosistemas. Bull. Ecol., 8(4): 445-464.
- GARDNER, M.R. & ASHBY, W.R., 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values of stability. Nature, 228:784.
- GIESEL, J.T., 1970. On the maintenance of a shell pattern and behaviour polymorphism in Acmea digitalis, a limpet. Evolution, 24:98-119.
- GOOCH, J.L. & SHOPF, T.J.M., 1970. Population genetics of marine species of the phylum Ectoprocta. Biol.Bull., 138:138-156.
- GOOCH, J.L. et al., 1971. Genetic variability in the marine ectoproct Schizoporella errata. Biol. Bull., 141:235-246.
- GOOCH, J.L. et al., 1972. Genetic variability in the deep sea: relation to environmental variability. Evolution, 26:545-552.
- GRASSLE, J.F., 1972. Species diversity, genetic variability and environmental uncertainty. In: Fifth Europ.Mar.Biol.Symp. (B. BATTAGLIA, edit.).
- HORN, H.S., 1976. Succession. In: Theoretical ecology, principles and application (R. MAY, edit.): 187-204. Blackwell. London.
- LEVINTON, J., 1973. Genetic variation in a gradient of environmental variability: marine Bivalvia (Mollusca). Science, 180:75-76.
- MARGALEF, R., 1974. Ecología. Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R., 1980. La Biosfera. Entre la termodinámica y el juego. Omega. Barcelona.
- MCNAUGHTON, S.J., 1978. Stability and diversity of ecological communities. Science, 191:92-94.
- MCNAUGHTON, S.J. & L.L. WOLF, 1973. General Ecology, Holt, Rinehart and Winston. New York.
- NIELL, F.X., 1975. Estudios sobre la estructura, dinámica y producción del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la Ría de Vigo. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- NIELL, F.X., 1977. Rocky intertidal benthic systems in temperate seas: a synthesis of their functional performances. Helgol. wiss. Meeres., 30:315-333.
- NIELL, F.X., 1979. Structure and succession in rocky algal communities of a temperate intertidal system. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 36(2):185-200.
- NIELL, F.X. (en prensa). Comentarios sobre la estabilidad estructural, constitución genética y uso de la energía en el sistema intermareal. In: NIELL, F.X. & ROS, J.D. edit.: Ir. Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino. San Sebastián.

- NIELL, F.X. & VARELA, M. (en prensa). Initial colonization stages on rocky coastal substrates. Mar.Ecol.,
- ODUM, E., 1959. Fundamentals of Ecology. Saunders, London.
- POOLE, W.R., 1974. An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill. Tokyo.
- PRIGOGINE, I., 1968. Introduction à la thermodynamique des processus irréversibles. Dunot. Paris.
- PRIGOGINE, I., 1972. La thermodynamique de la vie. La Recherche, 24:547-562.
- PRIGOGINE, I., ALLEN, P.M. & HERMAN, R., 1977. The evolution of complexity and the laws of nature. In: Goals in a global community: the original background papers for goals for mankind. A report to the Club of Roma. Lazlo and Bierman: 5-63.
- SELANDER, R.K., 1970. Genetic variation in the horse shore crab (Limulus polyphemus), a phylogenetic relict. Evolution, 24:402-414.
- SHANNON, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. Bull.Syst.Tech.J., 27:379-423.
- SHOPF, T.J.M. & GOOCH, J.L., 1971. A natural experiment using deep-sea invertebrates to test the hypothesis that genetic homogeneity is proportional to environmental stability. Biol. Bull., 141-401.
- SHOPF, T.J.M. et al., 1972. A natural experiment to test the hypothesis that loss of genetic variability was responsible for mass extinctions of the fossil record. J. Geol., 80:481-483.
- STAIGER, H., 1954. Genetical and morphological variation in Purpura lapillus with respect to local and regional differentiation of population groups. Ann. Biol., 33:251-258.
- STRUHSAKER, J.W., 1968. Selection mechanisms associated with intraspecific shell variation in Littorina picta (Prosobranchia: Mesogastropoda). Evolution, 22:459-480.
- SUTHERLAND, J.P., 1974. Multiple stable points in natural communities. Amer. Natur., 108 (964):859-873.
- TRINCHER, K.S., 1965. Biology and Information (elements of biological thermodynamics). Consult. Bur. New York.
- VELARDE, M.G., 1978. Estructuras disipativas y evolución. Bull. Fund. March, 69:1-18.
- WAGENSBERG, J. & LURIE, D., 1979. Termodinámica de la evolución biológica. Inv. y Ciencia, 30:102-113.
- WHITTAKER, R.H., 1975. Communities and Ecosystems. McMillan, New York.

