

# Margalef y la sucesión ecológica

L.R. Walker

Department of Biological Sciences, University of Nevada, Las Vegas. Box 454004. 4505 Maryland Parkway. Las Vegas, 89154-4004. USA

[Versión inglesa](#)

La sucesión constituye uno de los conceptos fundamentales de la ecología, aunque, paradójicamente, apenas la comprendemos. Ramón Margalef trató este tema extensamente, por lo que, en la actualidad los estudiosos de la sucesión se pueden beneficiar de sus originales y a veces provocativas contribuciones. Los escritos de Margalef sobre sucesión coinciden con un periodo de cambios espectaculares en la manera de enfocar este tema, desde el holismo neo-clementsiano de la primera mitad del siglo XX, hasta el reduccionismo dominante hoy en día. Pese a que Margalef compartía muchas de las ideas de holistas como Eugene Odum y Howard Odum, reconocía también el valor de la aproximación reduccionista. Relacionando sucesión con cibernética, teoría de la información y evolución, Margalef proporcionó una perspectiva diferente sobre este tema.

En este ensayo reviso algunas de las contribuciones del Profesor Margalef que han permitido mejorar nuestro conocimiento sobre la sucesión ecológica. En él, sostengo que Margalef proporcionó una visión de la sucesión extraordinariamente amplia, alejada de la que domina en nuestros días. Proporcionó una teoría integradora y abierta del desarrollo de los ecosistemas, en evidente contraste con el dogma actual. Nuestro desconocimiento de la sucesión es tan profundo, que resulta prematuro descartar cualquier aproximación. Margalef iluminó una parte de la ecología particularmente confusa, y sus trabajos tal vez contribuirán a que podamos interpretar correctamente los procesos sucesionales.

## Marco histórico

La clásica dicotomía entre holismo y reduccionismo constituye un marco adecuado desde el que estudiar el desarrollo de la teoría de la sucesión, siempre que no se emplee con excesiva rigidez (Walker & del Moral 2003). Los holistas concentran su atención en cambios en la diversidad, la productividad, la biomasa, la eficiencia en el reciclado de nutrientes, y otras características del ecosistema, así como en la direccionalidad y la predictibilidad de las trayectorias sucesionales que conducen a un *clímax* único. Clements (1916) creía que, en una región climática determinada, el punto final de la sucesión constituía un *clímax* vegetal predecible. Los reduccionistas enfatizan las perturbaciones, los fenómenos estocásticos, las historias de vida e interacciones entre especies, convencidos de que la sucesión supone la consecuencia impredecible de la interacción de cada una de las especies con su entorno biótico y abiótico (Gleason 1926, Glenn-Lewin et al. 1992). Las dos aproximaciones se pueden integrar, de manera secuencial o simultánea, como cuando se empieza estudiando las respuestas de una especie concreta, y se acaba fusionando estos detalles en un marco energético de validez general (McIntosh, 1985). Sin embargo, la mayoría de autores plantean las preguntas e interpretan los resultados desde sus propias perspectivas.

Los escritos de Margalef reflejan la influencia de la incipiente ecología de sistemas, a su vez enraizada en los primeros trabajos de Clements. Sin embargo, Margalef evitó la plétora de conceptos desarrollados para explicar *clímax* alternativos, sugiriendo, de esta manera, que el concepto de *clímax* debía ser ignorado (Margalef 1997a). Además, Margalef recibió importantes influencias de Lindeman (1942), que relacionó sucesión y dinámica trófica en medios acuáticos, y de Hutchinson (1957), que contribuyó a desarrollar el fundamento matemático de la ecología. Patten (1959) compartió el intento de Margalef de contemplar los ecosistemas como sistemas cibernéticos en los que la información o *neguentropía* se relacionaba con procesos biológicos como la acumulación de la biomasa y la sucesión (McIntosh 1985). La búsqueda de tendencias generales de la sucesión fue compartida por Margalef y Eugene Odum (1969). Finalmente, Margalef y Howard Odum coincidían en considerar el control que la energía procedente de fuentes no biológicas (exosomática) ejerce sobre la energía interna (endosomática) como uno de los generadores de cambio en el ecosistema. Algunas de estas ideas se pueden percibir en discusiones recientes sobre reglas de ensamblaje, o sobre especies que poseen determinados atributos funcionales o que actúan como ingenieras del ecosistema.

Como han señalado Margalef (1968) y otros autores (por ejemplo, McIntosh 1985), el paisaje que estudiamos condiciona nuestra perspectiva intelectual de la sucesión. Los terrenos abiertos, naturales que caracterizan vastas extensiones de Rusia y América del Norte (Clements 1916) favorecieron las generalizaciones basadas en el clima y los gradientes, mientras que los ambientes europeos, muy modificados y ampliamente estudiados, suscitaron estudios sobre plantas raras (Braun-Blanquet 1932) y medidas detalladas de determinadas partes de las plantas (Harper 1977). Contrariamente, la perspectiva de Margalef, predominantemente holística y acuática, destacó las transferencias de energía y los marcados contrastes existentes entre estados maduros e inmaduros. Mi sesgo personal se dirige más hacia el reduccionismo en el contexto de comunidades vegetales terrestres, pero comparto con Margalef la pasión por encontrar tendencias generales en la sucesión.

## Margalef y la sucesión

Margalef escribió mucho sobre principios teóricos de la sucesión, en busca de una manera de predecir este fenómeno tan común. Irónicamente, su preparación como planctólogo le predisponía a desarrollar una visión más bien estrecha de la sucesión. Este sesgo estimuló, y a la vez frustró, su búsqueda de generalizaciones. La relativa simplicidad de la sucesión en comunidades acuáticas, en comparación con comunidades vegetales terrestres, le permitió concentrarse en dos estadios: menos maduro y maduro. Este enfoque le permitió dejar de lado las cuestiones relacionadas con el *clímax*, y concentrarse en las transferencias de energía a través de una única frontera: desde las comunidades menos maduras de superficie, hasta las comunidades bentónicas, de mayor madurez. En un contexto acuático, Margalef tuvo que considerar la turbulencia, y con ello la posibilidad de que un exceso de ésta permitiera el reinicio de la sucesión (Margalef 1997b). Ilustró la idea de que la información incrementa a lo largo de la sucesión a partir del incremento de la diversidad de pigmentos en comunidades fitoplanctónicas.

El sistema de referencia de Margalef, basado en comunidades planctónicas, funcionaba correctamente en este contexto, pero limitaba su contribución a la construcción de una teoría general de la sucesión. Margalef, como muchos otros ecólogos acuáticos, restaba importancia al efecto de especies o interacciones concretas, más allá del contexto trófico general. Se ponía así de manifiesto la innegable separación entre sus trabajos y los de la mayoría de los estudiosos de la sucesión en comunidades vegetales terrestres. En ecosistemas terrestres, las cuestiones relativas a flujos de energía quedan a menudo subordinadas al estudio de la influencia de especies concretas sobre la sucesión. Por el contrario, fenómenos como la dominancia, la longevidad relativa, la competencia por luz o nutrientes, o las interacciones substrato-planta reciben mucha menos atención en sistemas acuáticos. Las perturbaciones constituyen el nexo más evidente entre ambos medios (siendo los huracanes un símil de la turbulencia acuática), pero las diferencias debidas a perturbaciones previas, escalas espaciales y temporales de las perturbaciones, o al impacto de la interacción entre múltiples perturbaciones, contribuyen a destacar la mayor importancia de éstas en sucesiones terrestres que en acuáticas. La sucesión en lagos a menudo se centra en escalas de tiempo estacionales, aunque también puede contemplar cambios seculares o a más largo plazo (ontogenia de lagos). El estadio inmaduro estudiado por Margalef se circunscribe a dinámicas estacionales del plancton, mientras que el estadio maduro integra cambios a más largo plazo de comunidades bentónicas. La inclusión de escalas temporales diversas complicaba, aún más, la comparación con sistemas terrestres. Es posible que existan analogías entre sucesiones en medios acuáticos y sucesiones microbiológicas, o entre dinámicas heterótrofas húmedas y secas, pero los estudios de la sucesión microbiana o heterótrofa son escasos (Walker & del Moral 2003). Margalef intentó establecer puentes entre la teoría de la sucesión en medios terrestres y acuáticos repetida, y en la mayoría de casos, fallidamente. Desgraciadamente, esfuerzos análogos, por parte de ecólogos terrestres que hayan intentado incorporar ejemplos procedentes de medios acuáticos en sus modelos de sucesión, han sido infrecuentes. El resultado de todo ello es que los esfuerzos de Margalef no se incardinan fácilmente en las principales cuestiones planteadas en sistemas terrestres.

Margalef vio la sucesión como un proceso de auto-organización, que conllevaba una disminución gradual de la entropía paralela a la paulatina disminución de la influencia del ambiente y al progresivo aumento de las interacciones bióticas (Margalef 1968). La auto-organización se detiene cuando las fluctuaciones del ambiente devienen impredecibles o insuperables. Su ejemplo de la tundra recuerda a Clements, asociando la ausencia de árboles con un *disclímax* o un *proclímax*, en lugar de aceptar que los árboles no pueden tolerar fisiológicamente este tipo de ambientes. Actualmente el concepto de auto-organización es discutido, de la misma manera que lo son las normas de ensamblaje o los factores que regulan el establecimiento de especies en un lugar concreto (Weiher & Keddy 1999, Walker & del Moral, 2003).

Una de las contribuciones más señaladas de Margalef fue la idea de que la cantidad de información, viva e inanimada, incrementa durante la sucesión. La información puede ser definida como energía, biomasa o estructura, y es transferida desde estadios iniciales de la sucesión a estadios posteriores a través de un proceso que Margalef llamó explotación (Fig. 1). La explotación se produce porque las fases tardías de la sucesión acumulan una mayor cantidad de información, gracias a un menor nivel de perturbación, que las iniciales. Paradójicamente, las fases tardías son más resistentes a la perturbación gracias al flujo de energía o transferencia de información. Una alteración en cualquier estadio provoca cambios rápidos, catastróficos, caracterizados por una disminución de la madurez (*retrogresión*). La agricultura es un ejemplo de la persistencia de estadios iniciales de la sucesión como consecuencia de la constante explotación de la energía (información) del sistema.

Margalef relacionó cambios evolutivos y sucesión, destacando los paralelismos existentes entre ambos procesos y manifestando su convencimiento de que la sucesión es tan relevante para la ecología como la evolución lo es para la biología. La evolución conlleva, según su opinión, la disminución del cociente producción:biomasa, el incremento de la eficiencia de los ciclos de nutrientes, y el aumento de la especialización de un individuo en su ambiente, en clara similitud con trayectorias sucesionales secuenciales. Esto supuso un distanciamiento respecto a las creencias lamarckianas de Clements, en línea con la mayoría de ecólogos (especialmente Hutchinson), que consideran la evolución un fundamento de la ecología (McIntosh 1985). Sin embargo, la particular relación entre evolución y sucesión que Margalef propuso tiene escasos defensores hoy en día, tal vez ninguno. Una vía muy diferente de enlazar evolución y sucesión fue la propuesta por Pickett (1976): las especies eran seleccionadas por procesos evolutivos a lo largo de gradientes ambientales, una selección que conducía a la sucesión.

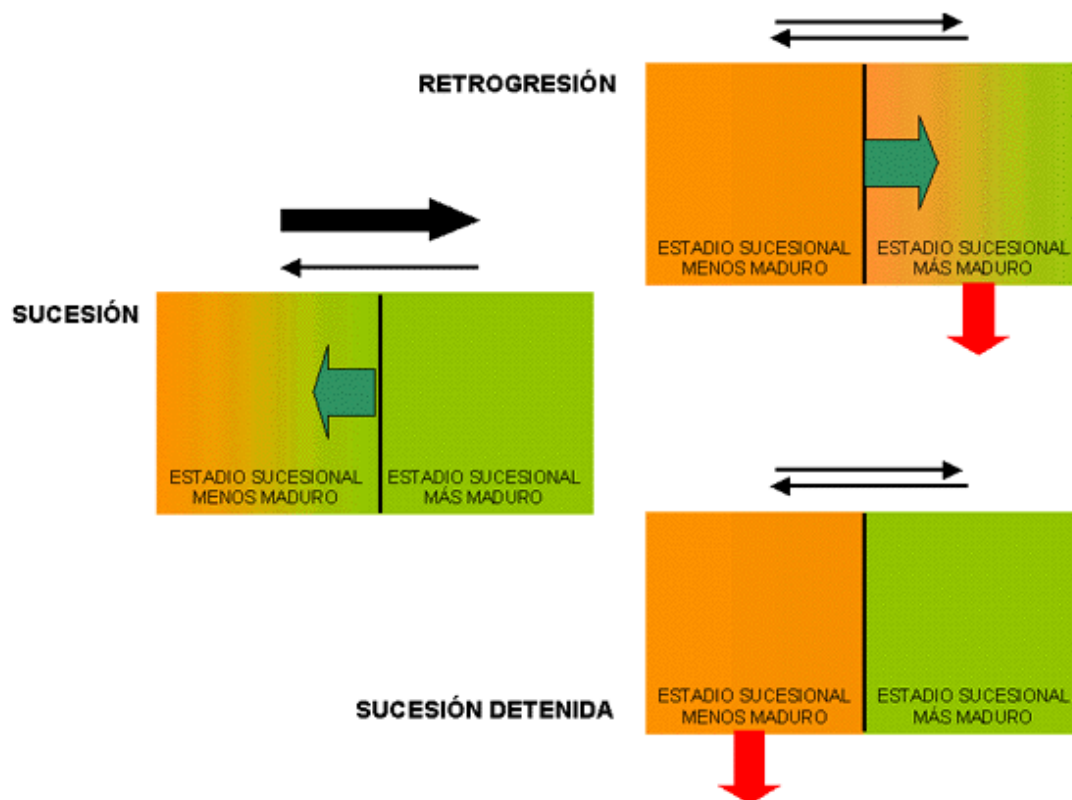
## Tendencias generales

Margalef (1963, 1997a) y Odum (1969, 1992) propusieron un número de tendencias generales para caracterizar cambios en el funcionamiento de los ecosistemas a lo largo de la sucesión. Estas tendencias se han convertido en puntos de desencuentro entre ecólogos de ecosistemas (a favor de estas propuestas) y ecólogos reduccionistas (críticos con las mismas). Margalef (1997a) sintetizó su propuesta en siete argumentos:

1. La biomasa y la producción incrementan a lo largo de la sucesión, pero con tasas diferentes, lo que supone una disminución del cociente entre producción primaria neta y biomasa.
2. La masa de heterótrofos incrementa con relación a la biomasa total.
3. La longitud de las cadenas tróficas incrementa.
4. El número de especies incrementa y, a menudo, también la diversidad.
5. El reciclado interno de nutrientes incrementa y la tasa de renovación disminuye.
6. Los mecanismos de homeostasis devienen más efectivos, en parte gracias a una mayor longevidad de los organismos.
7. La sucesión es, por tanto, un proceso de auto-organización.

Margalef (1997a) confiaba en que alguna de estas tendencias pudiera contribuir a explicar la sucesión, pero creía que era improbable por dos razones. La complejidad de las interacciones entre organismos (conectividad, transferencias de energía) no es fácil de interpretar, y la mayoría de ecólogos muestran un cierto sesgo hacia el estudio de la respuesta de los ecosistemas a la perturbación.

Colinvaux (1973) vio los esfuerzos de Margalef y de Odum para describir tendencias generales, como las anteriores tentativas de Clements, como valiosas, quizás discutibles, descripciones de procesos sucesionales, pero que no inciden en los factores causales. La biomasa y riqueza específica claramente incrementa a lo largo de la sucesión, pero la tendencia hacia una mayor conservación de los nutrientes y otros mecanismos homeostáticos han obtenido escaso apoyo en estudios cuantitativos (Hagen 1992). Estos listados de tendencias son más útiles como sugerencias sobre potenciales vías para explorar la existencia de una explicación subyacente a la sucesión. Buen número de estudios sobre ciclos de nutrientes y otros atributos ecosistémicos se lleva a cabo con independencia de la filosofía holística (Chapin et al. 2002). Margalef se acerca más a una explicación mecanicista de la sucesión con su concepto de explotación (Fig. 1).



**Figura 1.** Modelos de cambios sucesionales definidos por flujos de energía (flechas de línea continua). Las flechas de línea discontinua y las líneas indican desplazamiento de la superficie de igual madurez definida por la línea gruesa. A. El flujo neto de energía e información discurre de estadios menos maduros a más maduros, con el consiguiente desplazamiento de la superficie de igual madurez hacia los estadios menos maduros, y explotación de los menos maduros por los más maduros. Por ejemplo, más animales procedentes de un estadio maduro forestal se alimentan en campos cercanos, menos maduros, que viceversa. El flujo neto de energía se dirige, por tanto, hacia el bosque, lo que permite incrementos suplementarios de la biomasa forestal y una potencial expansión del bosque hacia los campos (a partir de conceptos incluidos en Margalef 1963). B. Flujo neto de energía desde el estadio maduro hacia sumideros externos al sistema (por ejemplo, 'explotación' de bosques por humanos) de manera que el campo podría expandirse hacia el bosque. C. Flujo neto de energía desde estadios menos maduros hacia sumideros externos (por ejemplo, la agricultura), de manera que la sucesión se detiene (no se producen cambios netos en la superficie de igual madurez).

## Aproximaciones modernas

El último intento de Margalef de abordar conceptos relacionados con la sucesión (1997a) adoptó una perspectiva algo más amplia que la que caracterizaba sus trabajos previos. Margalef reconoció que las variaciones en la respuesta inicial a las perturbaciones podían provocar la aparición de puntos de partida diversos y trayectorias sucesionales diferenciadas. También reconoció la diversidad de papeles que puede jugar la competencia y las historias de vida, destacando el contraste en la respuesta de individuos jóvenes y adultos frente al cambiante ambiente sucesional. Esta variedad puede conducir a la aparición de lo que él denominó *microsucesiones* inmersas en un paisaje cambiante. Estos detalles se aproximan a la visión reduccionista imperante de la sucesión, que enfatiza la respuesta a las perturbaciones, los fenómenos estocásticos, y las respuestas propias de cada especie (Walker & del Moral 2003). Sin embargo, Margalef mantenía que la disminución del cociente producción:biomasa probablemente era el principal motor de la sucesión y enfatizó el vínculo existente entre evolución y sucesión.

El éxito en la sucesión, según apuntó Margalef (1997a), consiste en disponer de unas características adaptadas a condiciones futuras. Este punto de vista filosófico, a primera vista trivial, enfatiza la direccionalidad y la integración, y, quizás, la noción clementsiana de que una comunidad tiene propiedades emergentes. Es esencialmente un plan de futuro. El reduccionismo actual destaca el valor de las interacciones pasadas y presentes. En lugar de una sustitución secuencial de comunidades con propiedades emergentes, la sucesión resulta de la mezcla estocástica de perturbaciones y respuestas

individuales de las especies (dispersión, establecimiento, supervivencia, reproducción) a lo largo de un paisaje espacialmente dinámico. El enfoque basado en mecanismos que regulan cambios locales en especies (competencia, facilitación, herbivoría, dispersión y otros; Pickett et al. 1987, Walker & Chapin 1987), reemplaza al determinismo de amplio espectro de la aproximación holista. Las microsucesiones de Margalef devienen dinámicos parches del paisaje (Pickett & White 1985). Un excesivo énfasis en la mera distribución espacial, no obstante, entorpece la exploración del componente esencialmente temporal de la sucesión (Walker & del Moral 2003).

No faltan actualmente defensores del holismo (Patten & Jorgenson 1995, Jorgenson 1997). Tenemos una tendencia natural y una necesidad urgente de generalizar. Al mismo tiempo, el reduccionismo está profundamente enraizado en la cultura científica y popular (Matthews 1992, McIntosh 1999). Buena parte de la comprensión de la sucesión se basa en detalles característicos de cada lugar y de las especies implicadas. ¿Existe alguna manera de congeniar ambas perspectivas? Quizás la solución radique en el estudio de aplicaciones prácticas de la sucesión. Parafraseando a Margalef (1997a), cuando se comprende un proceso, las explicaciones prolijas sobran.

## Aspectos aplicados

Propongo que la razón más importante para el estudio de la sucesión no es la satisfacción intelectual y estética de interpretar los enigmas de la Naturaleza, sino la aplicación práctica de este conocimiento a la restauración de hábitats dañados. Frente a cuestiones relativas a cómo estabilizar una ladera erosionada o cómo limpiar un suelo contaminado, las disquisiciones intelectuales suponen un lujo. La restauración, y sus diversas manifestaciones, como la rehabilitación o la revegetación, se basan esencialmente en la manipulación de sucesión (Luken 1990). Aunque aún tenemos una escasa capacidad para predecir trayectorias sucesionales, nuestros esfuerzos para dirigir las hacia un determinado estado proporcionan datos experimentales de gran valor sobre los mecanismos que controlan la dinámica sucesional. Si la plantación de una especie facilita a otra; si establecer aglomeraciones locales de animales, plantas o nutrientes permite la colonización de determinadas especies; si la siembra de gramíneas y la fertilización intensa inhiben la sucesión; hemos incrementado simultáneamente nuestro conocimiento aplicado y básico.

Dos lecciones procedentes de los primeros trabajos de restauración apoyan una visión holística de la sucesión. Disponemos de ciertas evidencias de la existencia de normas de ensamblaje o, al menos, de filtros ambientales que condicionan el éxito de los colonizadores (Díaz et al. 1999, Weiher & Keddy 1999); y algunas especies, como las fijadoras de nitrógeno (Walker 1993), proporcionan funciones críticas para la sucesión (por ejemplo, acumulación de nutrientes). El énfasis en atributos como el contenido de nitrógeno foliar proporciona un vínculo entre organismos y procesos ecosistémicos como la sucesión (Vitousek & Walker 1989, Garnier et al. 2004). Sin embargo, variaciones en la características fisiológicas pueden tener impactos significativos en los procesos ecosistémicos (Elvinder 2004), lo que nos recuerda de nuevo que el reduccionismo no puede ser ignorado.

Margalef aludió frecuentemente a las implicaciones culturales de la ecología. Explicó correctamente la agricultura como explotación de la energía en estadios iniciales de la sucesión (*sucesión detenida* en la terminología actual). Margalef (1968) reconoció que la conservación (con relación a la no-intervención humana) y la explotación eran necesarias, y debían coexistir de alguna manera en un mismo paisaje. Con sus trabajos contribuyó a construir un marco para comprender y contrastar diferentes usos del territorio, basado en el flujo de energía a través de la producción y la acumulación de biomasa.

## Conclusión

Margalef proporcionó una visión propia de la sucesión. Claramente imbuido en la tradición holista de Clements y E. Odum, intentó explicar la sucesión como variación en la transferencia de energía (información) desde estadios menos maduros y presumiblemente con pérdidas, hasta estadios más maduros y eficientes en el almacenaje de energía. Las ideas de Margalef sobre relaciones entre sucesión y cibernética, teoría de la información y evolución han encontrado poco soporte empírico o teórico. Las ideas de Margalef han ido acompañadas de la misma decepción que ha experimentado la perspectiva holista, pese a que Margalef reconoció influencias reduccionistas en la sucesión. A falta de un esquema general que nos permita explicar la sucesión, algunas de las ideas que conforman la amplia concepción que Margalef tenía sobre este tema deberían ser objeto de mayor atención.

## Agradecimientos

Los comentarios de Peter Starkweather, Stan Smith, Alan Walker, Margery Walker y Michael Willig ayudaron a mejorar sustancialmente el texto. Mi trabajo está siendo parcialmente financiado por las ayudas NSF BSR-8811902 y DEB-9411973 al Long Term Ecological Research Program de Puerto Rico.



## Bibliografía

- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzen sociologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer-Verlag, Vienna, Austria.
- Chapin, F.S., III., P.A. Matson y H.A. Mooney. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York, New York, USA.
- Clements, F.E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication 242, Washington, D.C., USA.
- Colinvaux, P.A. 1973. *Introduction to Ecology*. Wiley, New York, New York, USA.
- Diaz, S., M. Cabido y F. Casanoves. 1999. Functional implications of trait-environmental linkages in plant communities. Pages 338-362 in: E. Weiher y P. Keddy, editores. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Eviner, V.T. 2004. Plant traits that influence ecosystem processes vary independently among species. *Ecology* 85: 2215-2229.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M-L. Navas, C. Roumet, M. DeBussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill y J-P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen, editors. 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London, UK.
- Hagen, J.B. 1992. *An Entangled Bank: The Origins of Ecosystem Ecology*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Hutchinson, G.E. 1957. *A Treatise on Limnology*, Volume 1. John Wiley, New York.
- Jorgenson, S.E. 1997. *Integration of Ecosystem Theories: A Pattern*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- Luken, J.O. 1990. *Directing Ecological Succession*. Chapman and Hall, London, UK.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 97: 357-374.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Margalef, R. 1985. Ecosistemi come sistemi fisici, energia esosomatica, verso una nuova generazione di modelli e complessità (Ecosystems as physical systems, exosomatic energy, the way towards a new generation of models and complexity). *Ecologia. Atti 2° Congresso Società Italiana di Ecologia*, Padova, 1984. Tomo 1. Pages 55-58.
- Margalef, R. 1997a. *Our Biosphere*. O. Kinne, editor. Excellence in Ecology Series. Ecology Institute, Oldendorf, Germany.
- Margalef, R. 1997b. Turbulence and marine life. *Scientia Marina* 61: 109-123.
- Matthews, J.A. 1992. *The Ecology of Recently-Deglaciated Terrain: A Geoecological Approach to Glacier Forelands and Primary Succession*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McIntosh, R. P. 1985. *The Background of Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- McIntosh, R.P. 1999. The succession of succession: a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 80: 256-265.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Odum, E.P. 1992. Great ideas in ecology for the 1990?s. *BioScience* 42: 542-545.
- Odum, H. 1983. *Systems Ecology: An Introduction*. Wiley, New York, New York, USA.
- Patten, B.C. 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: The trophic dynamic aspect. *Ecology* 40: 221-231.
- Patten, B.C. y S.E. Jorgenson. 1995. *Complex Ecology: The Part-Whole Relation in Ecosystems*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary perspective. *The American Naturalist* 110: 107-119.
- Pickett, S.T.A. y P.S. White, editores. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins, y J.J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Vitousek, P.M. y L.R. Walker. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: Plant demography, nitrogen fixation, and ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.
- Walker, L.R. 1993. Nitrogen fixers and species replacements in primary succession. Pages 249-272 in: J. Miles and D.W.H. Walton, editors. *Primary Succession on Land*. Blackwell, Oxford, UK.
- Walker, L.R. y F.S. Chapin, III. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50: 131-135.
- Walker, L.R. y R. del Moral. 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Weiher, E. y P. Keddy, editores. 1999. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

## Margalef and ecological succession

### Introduction

Ecological succession is a central concept in ecology yet one that still is understood poorly. Ramón Margalef addressed succession extensively and students of succession can benefit from careful examination of his original and often provocative contributions on the subject. Margalef's writings on succession span a time of dramatic change in the prevalent approaches to succession, from the holism of neo-Clementsian ideas in the first half of the 20<sup>th</sup> century to the dominant reductionism of today. Although Margalef shared many of the ideas of holists such as those of Eugene Odum and Howard Odum, he also recognized the value of the reductionist approach. By linking succession to cybernetics, information theory and evolution, Margalef offered a unique perspective on succession.

In this essay, I address some of the contributions that Professor Margalef made to the understanding of succession. I maintain that Margalef contributed an unusually broad perspective on succession that today is not considered mainstream. He offered an inclusive and open-minded theory of ecosystem development that presents an important contrast to current dogma. Our lack of understanding about succession is so profound that it is too soon to discount any single approach. Margalef shone a strong light onto a murky area of ecology that may help elucidate successional processes.

## Historical framework

The traditional dichotomy between holism and reductionism is a useful structure from which to consider the development of successional theory, as long as the dichotomy is not interpreted too rigidly (Walker & del Moral 2003). Holists focus on changes in diversity, productivity, biomass, nutrient cycling efficiency and other ecosystem characteristics as well as the general directionality and predictability of successional trajectories that end in a single climax. Clements (1916) believed that in a given climatic region, the endpoint of succession is predictable climax vegetation. Reductionists emphasize disturbance, stochasticity, species life histories and species interactions, believing that succession is a largely unpredictable consequence of each species' unique interactions with its abiotic and biotic environments (Gleason 1926, Glenn-Lewin et al. 1992). The two approaches can be integrated, sequentially or simultaneously, as when one begins by focusing on particular species responses but ends by integrating the details into a general energetics framework (McIntosh 1985). However, most authors direct questions and interpret data from their particular perspective.

Margalef's writings reflect influences from the nascent systems ecology movement grounded in Clements' early work. However, Margalef eschewed the plethora of terms developed to explain alternative climaxes, suggesting that the climax concept was best ignored (Margalef 1997a). Other strong influences on Margalef included Lindeman (1942), who linked aquatic succession and trophic dynamics to succession, and Hutchinson (1957) who helped develop the mathematical base for ecology. Patten (1959) shared Margalef's attempts to view ecosystems as cybernetic systems in which information or negentropy was linked to biological processes such as biomass accumulation and succession (McIntosh 1985). Margalef's search for general trends that might explain succession has strong parallels with similar efforts by Eugene Odum (1969). Finally, the control of internal (endosomatic) energy by energy from non-biological forces (exosomatic) as a driver of ecosystem change clearly ties Margalef (1985) to Howard Odum (1983). Refinements of these ideas are now surfacing in discussions of assembly rules, ecosystem engineers and functional attributes.

As Margalef (1968) and others (e.g., McIntosh 1985) have pointed out, the landscape that one studies influences one's intellectual approach to succession. The open, largely natural terrain of Russia and North America (Clements 1916) promoted broad generalizations about climate and gradients, whereas the highly modified and well-studied European environments promoted emphases on rare plants (Braun-Blanquet 1932) and detailed measurements of individual plant parts (Harper 1977). In contrast, Margalef's largely holistic aquatic perspective highlighted energy transfers and sharp contrasts between mature and immature stages. My biases are toward reductionism in the context of terrestrial plant communities but I share Margalef's passion to seek generalizations about succession.

## Margalef and succession

Margalef wrote broadly about successional principles, searching for a predictive force that would explain such a pervasive phenomenon. Ironically, his background in plankton research predisposed him to a fairly narrow view of succession. This bias both aided and frustrated his aim for generalization. The relative simplicity of plankton succession compared to terrestrial plant succession allowed Margalef to focus on two stages, less mature and mature. This focus helped him dispense with climax issues and focus on energy transfers across only one boundary, from less mature surface communities to more mature benthic communities. His aquatic context meant that he had to deal with turbulence, and this became his model disturbance, resetting succession when it increased (Margalef 1997b). He illustrated his idea that information accumulates as succession proceeds by the increase during succession of the diversity of pigments in phytoplankton.

Margalef's plankton-based reference system worked well for his internal arguments about succession but limited his contributions to broader successional theory. Like many aquatic ecologists, he de-emphasized species effects or interactions, except in a general trophic sense. This reflected the gap between his writings and those of the majority of scientists studying succession whose research focuses on terrestrial plants. In terrestrial systems, consideration of energy flow often is subsumed by a focus on the successional influences of species-driven phenomena that are given less attention in aquatic systems (e.g., dominance, relative longevities, competition for light and nutrients, and soil/plant interactions). Disturbance provides the clearest link with aquatic systems (hurricanes being a good analog to aquatic turbulence), but differences in legacies of prior disturbances, spatial and temporal scales of disturbances, and impacts of multiple interacting disturbances all result in even more emphasis on disturbance in terrestrial than aquatic succession. Aquatic succession in lakes is often studied at a seasonal scale but can also address changes that occur over 100 or more years (lake ontogeny). Margalef's immature stage of succession addressed seasonal dynamics of plankton whereas his mature stage encompassed longer-term changes in benthic populations. His inclusion of several temporal scales further complicated comparisons with terrestrial succession. Similarities might exist between aquatic succession and microbial succession, or between wet and dry heterotrophic dynamics, but studies of microbial and heterotrophic succession are uncommon (Walker & del Moral 2003). Margalef made frequent but largely unsuccessful efforts to bridge the gap between aquatic and terrestrial succession. The lack of similar effort from terrestrial ecologists to incorporate aquatic examples more thoroughly in their models is unfortunate. The net result is that Margalef's efforts are not easily linked to the more predominant terrestrial themes.



Margalef saw succession as a process of self-organization, in which entropy decreases as each sequential state is influenced progressively less by the environment and more influenced by biotic actions (Margalef 1968). Self-organization stops when fluctuations in the environment become unpredictable or insurmountable. His example of tundra harkens to Clements explaining a lack of trees as a disclimax or proclimax, rather than the view that trees are just not physiologically tolerant of tundra environments. Today, the concept of self-organization is discussed in such guises as assembly rules, or factors that might dictate the establishment of species at a given site (Weiher & Keddy 1999, Walker & del Moral 2003).

One of Margalef's unique contributions was the concept that the amount of information, both living and inanimate, increases during succession. Information can be defined variously as energy, biomass or structure, and gets transferred to later stages from earlier stages in a process Margalef called exploitation (Fig. 1). Exploitation occurs because later stages store more energy at less cost than do earlier stages. Paradoxically, later stages also become more resistant to perturbations because of energy flow or information transfer. Disruption of any stage results in quick, catastrophic change characterized by a reduction in maturity (retrogression). Agriculture is an example of early succession maintained by frequent exploitation of energy (information) from the system.

Margalef linked evolutionary change to a successional framework, seeing parallels in the two processes and stating his belief that succession was as central to ecology as evolution was to biology. Evolution leads, he suggested, to decreased productivity to biomass ratios, increased efficiency of nutrient cycles, and increased specialization of an organism in its environment, much as characteristics of sequential successional stages change. This was a far cry from the Lamarckian beliefs of Clements, but in line with those of most ecologists (notably Hutchinson) who grounded ecology in evolution (McIntosh 1985). However, Margalef's particular linkage of evolution and succession has few if any contemporary adherents. A very different way to link evolution and succession was proposed by Pickett (1976) whereby species sorted by evolutionary processes along environmental gradients and this sorting drove succession.

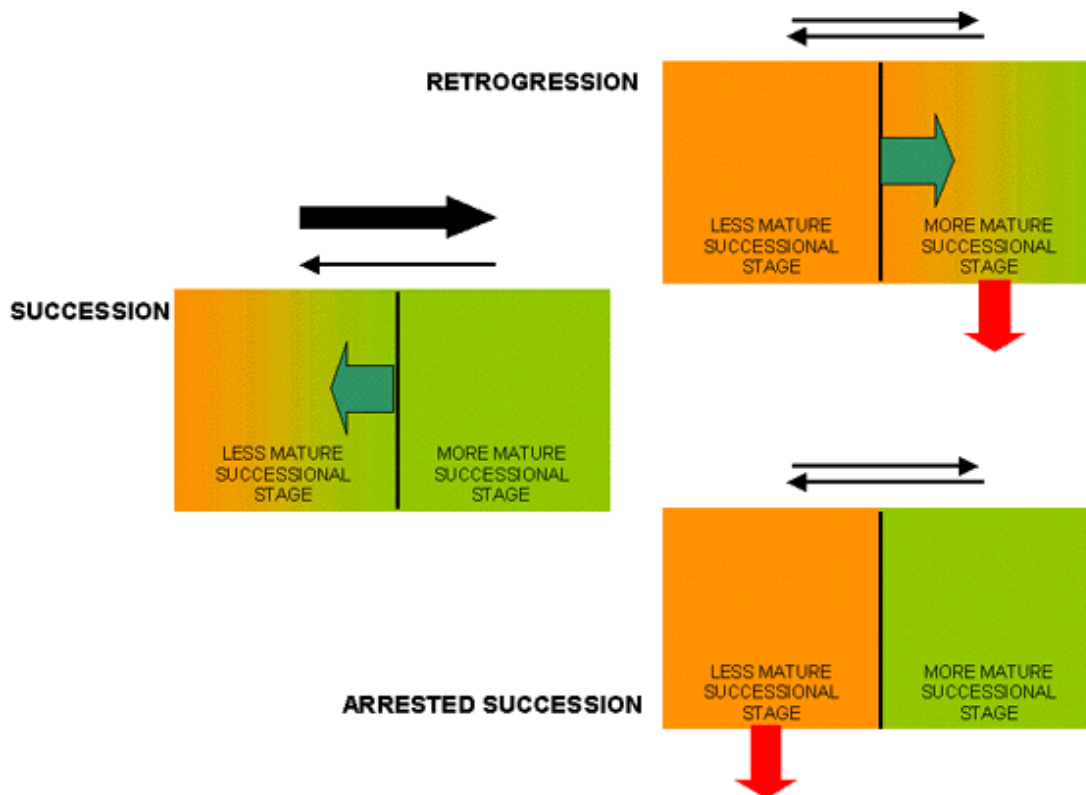
## General trends

Margalef (1963, 1997a) and Odum (1969, 1992) proposed a number of general trends to characterize changes in ecosystem function during succession. These trends have become rallying points for both supportive ecosystem ecologists and critical reductionist ecologists. Margalef (1997a) summarized his views in seven points:

- 1- Biomass and productivity both increase but at different rates, leading to a decrease in the ratio of net primary productivity to biomass (P/B).
- 2- The mass of heterotrophs increases relative to total biomass.
- 3- The length of food chains increases.
- 4- The number of species increases and diversity often increases.
- 5- Internal cycling of nutrients increases and nutrient turnover decreases.
- 6- Homeostatic mechanisms of ecosystems become more effective, in part due to longer-lived organisms.
- 7- Succession is thereby a process of self-organization.

Margalef (1997a) hoped that some of these trends would help explain succession but recognized that it was unlikely for at least two reasons. The complexity of linkages between organisms (connectivity, energy pathways) is not interpreted easily and the bias of most ecologists is to focus on ecosystem responses to disturbance.

Colinvaux (1973) viewed Margalef's and Odum's efforts to describe general trends, like Clements' earlier attempts, as valuable, albeit contentious, descriptions of successional processes that do not address causal principles. Biomass and species richness clearly increase but increased internal conservation of nutrients and other homeostatic mechanisms have found little quantifiable support (Hagen 1992). Such lists of trends primarily function as suggestions for potential avenues to pursue in the search for an underlying explanation of succession. Much useful analysis of nutrient cycling and other ecosystem attributes occurs without reliance on a holistic philosophy (Chapin et al. 2002). Margalef comes closest to a mechanistic explanation of succession with his concept of exploitation (Fig. 1).



**Figure 1.** Models of successional change as determined by energy flow (solid arrows). Dotted arrows and lines indicate displacement of the surface of equal maturity shown by the dark vertical line. A. Net energy and information flow is from less mature to more mature stages, resulting in the displacement of the surface of equal maturity toward the less mature stage and exploitation of the less mature by the mature stage. For example, more animals from a mature forest stage feed in a less mature field nearby than field animals feed in the forest. The net energy flow is thereby into the forest, allowing future increases in forest biomass and potentially expansion of the forest into the field (developed from concepts presented in Margalef 1963). B. Net energy flow is from the mature stage to sinks outside the system (e.g., forest ?exploitation? by humans) so the field might expand into the forest. C. Net energy flow is from the less mature stage to outside sinks (e.g., agriculture) so succession is arrested (no net change in surface of equal maturity).

## Modern approaches

Margalef's last major effort to address successional concepts (1997a) took a somewhat broader view than did his earlier contributions. Margalef recognized that variations in initial responses to disturbance could result in several starting points and initiate various trajectories for succession. He also acknowledged the variable roles competition and species life histories have in successional dynamics, noting the different responses of young versus old individuals to the changing successional environment. This variety can lead to what he called micro-successions within a changing landscape. All of these details begin to sound like the prevailing reductionist view of succession that emphasizes disturbance responses, stochastic events and species-specific responses (Walker & del Moral 2003). However, Margalef maintained that decreasing productivity to biomass ratios were the most likely drivers of succession, and emphasized the strong link between evolution and succession.

Success in succession, Margalef (1997a) noted, is having characteristics that are well adapted to future conditions. This philosophical viewpoint, while superficially self-evident, emphasizes directionality and integration, and, perhaps, the Clementsian notion that a community has emergent properties. It is essentially forward-looking. Current reductionist thinking emphasizes past and current interactions. Instead of sequential replacement of communities with emergent properties, succession results from the stochastic mix of disturbances and individual species responses (dispersal, establishment, survival, reproduction) across a spatially dynamic landscape. A focus on mechanisms that drive local species shifts (competition, facilitation, herbivory, dispersal and others; Pickett et al. 1987, Walker & Chapin 1987) replaces the broader determinism of a holistic approach. Margalef's micro-successions become dynamic, spatially distinct patches in the landscape (Pickett & White 1985). Too much purely spatial emphasis, however, hinders the pursuit of our understanding of the essentially temporal focus of succession (Walker & del Moral 2003).

Holism and its advocates are not going away (Patten & Jorgenson 1995, Jorgenson 1997). There is both a human desire and an urgent need to generalize. At the same time, reductionism is entrenched thoroughly in scientific and popular culture (Matthews 1992, McIntosh 1999). Much understanding of succession lies in site- and species-specific details. Is there a way to link these two approaches? Perhaps the route lies in tackling practical applications of succession. To paraphrase Margalef (1997a), when a process is understood, verbose explanations are not needed.

## Applied aspects

I suggest that the most important reason to study succession is not the intellectual or aesthetic satisfaction of interpreting Nature's puzzles but the practical application of such knowledge to the restoration of damaged habitats. Faced with issues such as how to stabilize eroding slopes or clean polluted soils, intellectual gyrations become a luxury. Restoration, and its various manifestations such as rehabilitation or revegetation, is essentially the manipulation of succession (Luken 1990). Although we are still poor predictors of successional trajectories, our efforts to direct it to a desired state provide remarkable experimental data on the mechanisms that drive successional dynamics. If planting one species facilitates another; if establishing clusters of animals, plants and nutrients enables species colonization; if planting and heavily fertilizing grasses inhibits later stages; then we have gained both applied and basic insights.

Two early lessons from restoration support a holistic view of succession. There is some evidence for assembly rules or at least environmental filters that determine successful colonizers (Diaz et al. 1999, Weiher & Keddy 1999) and certain species, such as nitrogen-fixers (Walker 1993), provide critical functions for succession (e.g., nutrient accumulation). An emphasis on attributes such as leaf nitrogen offers a link between organisms and ecosystem processes such as succession (Vitousek & Walker 1989, Garnier et al. 2004). However, large variations in the ecosystem impacts of physiological traits of different species (Eviner 2004) remind us that reductionism cannot be ignored.

Margalef frequently alluded to the cultural implications of ecology. He correctly explained agriculture as the exploitation of the energy of early succession (arrested succession in today's parlance). Margalef (1968) recognized that conservation (implying non-intervention by humans) and exploitation were both necessary and had to somehow coexist on the landscape. He contributed a framework to understand and contrast different land uses based on energy flow through productivity and biomass accumulation.

## Conclusion

Margalef offered a unique perspective on succession. Clearly embedded in the holist tradition of Clements and E. Odum, he sought to explain succession by variation in the movement of energy (information) from presumably leaky, less mature stages to more mature stages that were presumably more efficient at storing energy. Margalef's ideas about linkages between succession and cybernetics, information theory and evolution have found little theoretical or empirical support. Margalef's ideas have suffered from an increasing disillusionment with holism, although Margalef did recognize some reductionist influences on succession. With no underlying scheme to explain succession, aspects of Margalef's wide-ranging ideas on succession nevertheless merit further evaluation by ecologists.

## Acknowledgements

Comments by Peter Starkweather, Alan Walker, Margery Walker and Michael Willig greatly improved the manuscript. I am partially supported by NSF grants BSR-8811902 and DEB-9411973 to the Long Term Ecological Research Program in Puerto Rico.

## Bibliography

Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzen sociologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer-Verlag, Vienna, Austria.

Chapin, F.S., III., P.A. Matson and H.A. Mooney. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York, New York, USA.

Clements, F.E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication 242, Washington, D.C., USA.

Colinvaux, P.A. 1973. *Introduction to Ecology*. Wiley, New York, New York, USA.

Diaz, S., M. Cabido and F. Casanoves. 1999. Functional implications of trait-environmental linkages in plant communities.

- Pages 338-362 in: E. Weiher and P. Keddy, editors. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Eviner, V.T. 2004. Plant traits that influence ecosystem processes vary independently among species. *Ecology* 85: 2215-2229.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M-L. Navas, C. Roumet, M. DeBussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill and J-P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet and T.T. Veblen, editors. 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London, UK.
- Hagen, J.B. 1992. *An Entangled Bank: The Origins of Ecosystem Ecology*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Hutchinson, G.E. 1957. *A Treatise on Limnology*, Volume 1. John Wiley, New York.
- Jorgenson, S.E. 1997. *Integration of Ecosystem Theories: A Pattern*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- Luken, J.O. 1990. *Directing Ecological Succession*. Chapman and Hall, London, UK.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 97: 357-374.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Margalef, R. 1985. Ecosistemi come sistemi fisici, energia esosomatica, verso una nuova generazione di modelli e complessità (Ecosystems as physical systems, exosomatic energy, the way towards a new generation of models and complexity). *Ecologia. Atti 2° Congresso Società Italiana di Ecologia*, Padova, 1984. Tomo 1. Pages 55-58.
- Margalef, R. 1997a. *Our Biosphere*. O. Kinne, editor. Excellence in Ecology Series. Ecology Institute, Oldendorf, Germany.
- Margalef, R. 1997b. Turbulence and marine life. *Scientia Marina* 61: 109-123.
- Matthews, J.A. 1992. *The Ecology of Recently-Deglaciated Terrain: A Geoecological Approach to Glacier Forelands and Primary Succession*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McIntosh, R. P. 1985. *The Background of Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McIntosh, R.P. 1999. The succession of succession: a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 80: 256-265.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Odum, E.P. 1992. Great ideas in ecology for the 1990's. *BioScience* 42: 542-545.
- Odum, H. 1983. *Systems Ecology: An Introduction*. Wiley, New York, New York, USA.
- Patten, B.C. 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: The trophic dynamic aspect. *Ecology* 40: 221-231.
- Patten, B.C. and S.E. Jorgenson. 1995. *Complex Ecology: The Part-Whole Relation in Ecosystems*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary perspective. *The American Naturalist* 110: 107-119.

Pickett, S.T.A. and P.S. White, editors. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York, New York, USA.

Pickett, S.T.A., S.L. Collins, and J.J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.

Vitousek, P.M. and L.R. Walker. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: Plant demography, nitrogen fixation, and ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.

Walker, L.R. 1993. Nitrogen fixers and species replacements in primary succession. Pages 249-272 in: J. Miles and D.W.H. Walton, editors. *Primary Succession on Land*. Blackwell, Oxford, UK.

Walker, L.R. and F.S. Chapin, III. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50: 131-135.

Walker, L.R. and R. del Moral. 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Weiher, E. and P. Keddy, editors. 1999. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.