

Leonardo A. Datri,* Marcelo L. Gandini**

La teoría de la sucesión en perspectiva de la epistemología genética: análisis metateórico de la complejidad en Patagonia

The theory of succession from the perspective of genetic epistemology: metatheoretical analysis of complexity in Patagonia

Abstract | This paper develops a metatheoretical analysis of succession in the light of the physical and biological sciences to evaluate its predictive capacity in a specific case: the introduction of Eurasian plants to Patagonia. Succession theory is one of ecology's most developed and consistent bodies of knowledge. With almost a century of development of statements that have strengthened its predictive power, it has not yet been a wholly accepted tool for understanding research problems in ecology and the environment. The richness of observations and empirical statements shapes both the robustness and the deficiency due to the low argumentative coherence between them. Succession does not escape the context of the epistemological debate of biological theories and evolution by natural selection, in particular, as complex and challenging to postulate in taxative or "elegant" statements as in physics and classical chemistry. Nevertheless, the history of succession from a "Piagetian" perspective keeps advances and setbacks that contrast satisfactorily with the observations and with other progress in theoretical fields of systems theory, probabilistic physics and without discounting the epistemological evolution of biological theories, which consolidate it with significant predictive power and field of development of ecology at different scales from populations to landscapes.

Keywords | ecological theory | succession | complex systems | Patagonia.

Resumen | En este trabajo se desarrolla un análisis metateórico de la sucesión, a la luz de las ciencias físicas y biológicas, con el objeto de evaluar su capacidad predictiva en un caso concreto: la introducción de plantas euroasiáticas a la Patagonia. La teoría de la sucesión es uno

Recibido: 2 de noviembre, 2021.

Aceptado: 31 de agosto, 2023.

* Laboratorio de Ecología de Bordes (Universidad de Flores, sede Comahue) Cipolletti, RN. Argentina.

** Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Azul, BA. Argentina.

Correos electrónicos: leodatri@gmail.com | mgandini@gmail.com

Datri, Leonardo A., Marcelo L. Gandini. «La teoría de la sucesión en perspectiva de la epistemología genética: análisis metateórico de la complejidad en Patagonia.» *INTER DISCIPLINA* 12, n° 33 (mayo-agosto 2024): 171-195.

doi: <https://doi.org/10.22201/ceiich.24485705e.2024.33.88244>

de los cuerpos de conocimientos más desarrollados y consistentes del campo de la ecología. Con casi un siglo de desarrollo de enunciados que han robustecido su poder predictivo, no es aún una herramienta del todo aceptada para alcanzar la comprensión de los problemas de investigación en ecología y medio ambiente. La riqueza de observaciones y enunciados empíricos configuran tanto la robustez como la deficiencia por la escasa coherencia argumentativa entre ellos. La sucesión no escapa del contexto del debate epistemológico de las teorías biológicas y de la evolución por selección natural en particular, tan complejas como de difícil postulación para enunciados taxativos o “elegantes” como en la física y la química clásica. Pero la historia de la sucesión en perspectiva “piagetana” guarda avances y retrocesos que contrastan satisfactoriamente con las observaciones y con otros progresos en campos teóricos de la teoría de sistemas, la física probabilística, y, sin descontar la propia evolución epistemológica de las teorías biológicas, que la consolidan con gran poder predictivo y campo de desarrollo de la ecología, a distintas escalas desde poblaciones hasta paisajes.

Palabras clave | teoría ecológica | sucesión | sistemas complejos | Patagonia.

Introducción

En todas las ficciones,
cada vez que un hombre se enfrenta con diversas alternativas,
opta por una y elimina las otras; opta por una y elimina las otras;
en la del casi inextricable Ts’ui Pên, opta “simultáneamente” por todas.
Crea, así, diversos porvenires, diversos tiempos,
que también proliferan y se bifurcan.
El jardín de senderos que se bifurcan
Jorge Luis Borges

LOTKA (1925) CONCEPTUALIZÓ LOS ECOSISTEMAS como “mundos orgánicos e inorgánicos funcionando como un solo sistema”. En el año 1935, Arthur Tansley propuso un ecosistema como la unidad fundamental ecológica definida como un “complejo de organismos junto con los factores físicos de su medio ambiente”. Ambas ideas de ecosistema, aún con delimitaciones espaciotemporales, expresan mejor su definición más por sus funciones que por sus partes. Y esto es coherente con su tiempo, en el cual la relatividad y la mecánica cuántica desafiaban las leyes euclidianas de, precisamente, esos mismos mundos. Este concepto evolucionó luego junto con el de sistema dinámico, interpretando que su dinámica incluye estados que avanzan hacia otros, en un nivel de mayor equilibrio. El desarrollo de los ecosistemas, entonces, requería de explicaciones y teorizaciones, y allí surge la teoría de la sucesión ecológica (Odum y Barret 2006; Margalef 2002; Gribbin 2004; Kandus 1999; Lewin 1992).

La teoría de sucesión ecológica explica que la energía de esos ecosistemas se particiona, dirige, redirige y organiza la estructura y las relaciones entre las especies y de estas con su medio. El medio físico al que pertenece la comunidad ecológica determina el patrón y la velocidad de los cambios. Pero no es el medio sino la organización de la comunidad, la cual controla la dirección de la sucesión porque impulsa los cambios del entorno físico y las relaciones de competencia y coexistencia: los llamados factores organizadores de las comunidades (Connell y Slatyer 1977). Por eso, cuando los procesos de sucesión están dirigidos por la comunidad se denominan “endógenos” y cuando los ingresos de energía son externos al sistema y controlan el desarrollo se llaman “exógenos” (Odum y Barret 2006). Cuando el flujo de energía no es alterado o redirigido por fuerzas externas al ecosistema, el flujo tiene una dirección relativamente predecible. Esta teoría, integrada por conceptos de física y biología, posibilitó la consolidación de un cuerpo de explicaciones sólidas, permitiendo predecir la trayectoria de los ecosistemas en el tiempo, especialmente a escalas de paisajes y en tiempos más acotados (Margalef 2002).

La teoría de la sucesión ecológica se construye sobre unos fundamentos teóricos biológicos básicos, basados en que el desarrollo de los ecosistemas, implica un proceso de múltiples escalas espaciales y temporales. La flecha del tiempo establece una sucesión dirigida por la selección natural a largo plazo y otra más corta dirigida por procesos de cambio en alguna característica estructural de cada comunidad. De esta manera, la teoría queda comprendida por una de las premisas de la complejidad a partir de la cual Rolando García (2006b) llama “estructuras imbricadas” en las cuales operan procesos y factores de un sistema sobre otro (García 2000 y 2006b). En esta perspectiva los ecosistemas se desarrollan en procesos ocurriendo a tiempos y espacios geológicos y biológicos globales, con comunidades y metacomunidades modeladas y remodeladas, frecuentemente, en periodos temporales más breves y espaciales específicos (Carrara *et al.* 2014; Alexander *et al.* 2012; Amarasekare *et al.* 2004). Otra característica de la complejidad de la teoría implica la consideración de ideas no necesariamente biológicas provenientes de la termodinámica, el análisis de sistemas y la física probabilística, marcando, en la segunda mitad del siglo XX, el debate acerca de la sucesión. Este debate iniciado en parte en la ecología vegetal de Clements (1916) nos permite, más de un siglo después, evaluar la pertinencia de la teoría con su gran capacidad predictiva, a través de su contexto histórico.

Un ejemplo de los procesos sumamente dinámicos ocurridos en un paisaje es el de la Patagonia, donde podemos observar un ambiente rico en fuerzas capaces de modelar y remodelar el paisaje recurrentemente, a partir de procesos de cambio recientes. Hacia fines del siglo XIX, la región boreal de la Patagonia fue llamada como “el País de las Manzanas”. Los manzanos llegaron a estas tierras

alrededor del siglo XVII, probablemente en la misión del cura jesuita Nicolás Mascardi. El trágico fin de su vida, a manos de un grupo indígena, retratado en los *vitreaux* de la catedral de Bariloche, no impidió que esta planta se dispersara a la vera de arroyos, ríos y lagos hasta nuestros días. Perduran allí los descendientes de aquellas semillas traídas del viejo continente a las misiones jesuitas de la región del lago Nahuel Huapi. Los pueblos originarios dispersaron los manzanos que luego y con el tiempo llamaron “amargo”. Los manzanos fueron unos de los primeros invasores biológicos llegados a la Patagonia y conquistaron resquicios abiertos del bosque y las riberas (Calvo 2013). Por esta razón y otros procesos que se sucedieron en el tiempo, el más reciente “País de las Manzanas” es la suma de geografías de aquí, Europa y Asia. Especialmente en las planicies de inundación de los ríos del norte de la Patagonia, está estudiado un proceso de sucesión dirigido por sauces y álamos exóticos (López *et al.* 2019; Datri *et al.* 2017b; Datri *et al.* 2016). Este proceso reviste particular analogía con el proceso de sucesión natural de estas especies en los propios paisajes fluviales de donde son originarias las especies de salicáceas y otras leñosas euroasiáticas como los géneros *Acer* y *Fraxinus*, entre otras. Tockner *et al.* (2006), Karrenberg *et al.* (2002) y Richards *et al.* (2002) plantean la sucesión en los ríos Tagliamento y Maggia, entre otros, como una combinación de procesos a distintas escalas de la dinámica fluvial de ríos anastomosados. Sus modelos se basan en datos empíricos tanto geomorfológicos como ecológicos y genéticos.

En el norte de la Patagonia existe un gradiente por el cual los Andes establecen vertientes a ambos lados, las cuales drenan aguas de cuencas atravesando diversas ecorregiones, con distintas velocidades y regímenes hidrológicos conferidos por las pendientes generales y la topografía. Por esta razón, existen también gradientes energéticos y climáticos que, a su vez, configuran paisajes biogeográficos integrados por el flujo de agua, energía y nutrientes a lo largo de sus extensiones, similares a las de los ríos de las regiones de origen de las salicáceas. Con el fin de analizar las ideas que dirigieron los cambios conceptuales de la teoría sucesional dentro del dominio de la ecología, las cuales podemos extraer de su desarrollo histórico (Egerton 2009), se consideraron cuatro aspectos constituyentes de una teoría ecológica en la perspectiva de la epistemología genética (García 2000a; Piaget y García 1982) y los sistemas ambientales complejos (García 2000b):

- la estructura misma de la teoría y los elementos que operan sobre la estructura;
- las relaciones funcionales de los elementos;
- la experiencia ecológica, y,
- la perspectiva de complejidad.

En síntesis, nuestro objetivo es analizar la teoría sucesional mediante la “construcción”, en el sentido piagetiano, de los procesos sucesivos que llevaron de las “concepciones” de los primeros exploradores de estas ideas hasta el actual concepto de la ecología moderna, el cual busca “explicar” su aplicación en el contexto de complejidad. Todo esto, tomando de otras disciplinas distintos conceptos como los de termodinámica, sistemas y caos, entre otros (García 2006a). Con esta información analizaremos la capacidad predictiva de esta teoría, y así poder explicar un proceso sucesional reciente dirigido por especies exóticas de plantas sobre un paisaje que resume funciones analógicas a las de sus ecosistemas de origen.

La estructura de una teoría en perspectiva piagetiana

La asombrosa propiedad de un organismo de concentrar una corriente de orden sobre sí mismo, escapando de la descomposición en el caos atómico y absorbiendo orden de un ambiente apropiado parece estar conectada con la presencia de sólidos aperiódicos, las moléculas cromosómicas, las cuales representan, sin ninguna duda, el grado más elevado de asociación atómica que conocemos (mucho más que el cristal periódico común) en virtud del papel individual que cada átomo y cada radical desempeñan en ellas. Para decirlo con brevedad, somos testigos del hecho de que el orden existente puede mantenerse a sí mismo y producir acontecimientos ordenados. Esto parece bastante razonable, aunque, para encontrarlo así, nos basamos en la experiencia concerniente a la organización social y a otros sucesos que implican la actividad de los organismos.

Conferencia ¿Qué es la vida? (1944)

Erwin Schrödinger

La teoría de la sucesión ecológica posee un marco teórico correspondiente con situaciones objetivas como un conjunto de hechos o de objetos con sus relaciones. En este punto, se hace necesario comprender que la teoría expresa un modelo, definido en objetos de “base empírica” y una “zona teórica” (Klimovsky 1995). El modelo como abstracción de la realidad comprende un sistema axiomático ya interpretado. Un modelo en la teoría ecológica puede ser el de “ecosistema” que, si bien como abstracción reúne demasiados elementos concretos, como seres vivos, minerales, soporte físico o cuerpos de agua no se pueden describir en forma directa y sin mediación de la abstracción las propiedades emergentes de su nivel de integración, o procesos que en este ocurren como: el flujo energético, el ciclo material, una población o la capacidad de carga del hábitat.

En el caso concreto de la teoría de sucesión, estamos frente a un enfoque integrativo (Holling 1998) con las ventajas y desventajas implicadas en este. Por ejemplo, la percepción de una autorganización (propiedad de los sistemas com-

plejos) y de respuestas posibles a múltiples escalas, cruzadas entre sí. Esto nos lleva a tratar otro concepto: el de objeto, y, más concretamente, el de objeto de estudio. La teoría se aplica al objeto ecológico, que adquiere determinadas propiedades observables según el nivel de organización y la abstracción con los cuales se lo analiza. Se asume, en ecología, la disponibilidad de una especie de un hábitat al cual está adaptada, resultando de esta adaptación una forma particular de relación con su medio y los recursos a emplear. Denominamos nicho ecológico a esa relación comprendida en un modo de vida, y aquí podemos plantear: ¿quién pudo “ver” alguna vez un “nicho ecológico”? Las propiedades emergentes de la población (especie) como sus adaptaciones y las características del espacio que habita definen las propiedades observables, pero siempre a la luz de la teoría (abstracción) de los nichos ecológicos. Por esta razón, todos los observables y por extensión todos los elementos (o dimensiones de un hipervolumen según Hutchinson (1957)) del nicho ecológico no representan un problema filosófico en sí mismos, sino que se asumen como tales para la teoría que los analiza (Klimovsky 1995; Chalmer, 1976).

En este punto se torna discutible para la ciencia clásica la idea de que el objeto y nuestro objeto en particular (los ecosistemas) “no nos están dados”. A la luz del marco epistemológico tomado en este trabajo, el objeto de estudio ecológico, como se apuntó anteriormente, pertenece al dominio de los sistemas complejos (Gribbin 2004; García 2006b; Lewin 2002). Los fenómenos analizados en la perspectiva propuesta en el párrafo precedente nos están dados por la teoría *a priori*, porque es la teoría misma la encargada de caracterizarla con precisión. Sin embargo, como sistema complejo, las características de los elementos del sistema son inmanentes y en el caso de los ecosistemas, las relaciones entre objetos resultan de la interacción de distintas variables estructurales y hasta a veces de escalas espaciotemporales diferentes y, en consecuencia, pertenecientes a los campos explicativos de distintas teorías (García 2006b y 1997).

Los conceptos encargados de expresar las relaciones de los diversos elementos del sistema son lo que se definen como “funciones” cuyos parámetros no pueden ser obtenidos sino por aplicación de la teoría a los distintos componentes que pertenecen a un cierto dominio de fenómenos a querer explicar. Estos conceptos pertenecen al dominio de una disciplina que no integran una nueva teoría, sino pertenecientes a sus propios marcos teóricos y son metodológicamente abordados en forma multi e interdisciplinaria. No trataremos aquí la cuestión de las metodologías de las ciencias de la complejidad, pero diremos que, a determinados niveles de complejidad, el abordaje requiere de marcos interdisciplinarios (García 2000 y 2006).

No trataremos aquí la cuestión de las metodologías de las ciencias de la complejidad, pero diremos que, a determinados niveles de complejidad, el abordaje

requiere de marcos interdisciplinarios (García 2000 y 2006). A los fines de este trabajo diremos que estos conceptos son términos “teóricos” de distintos campos y los diferenciaremos de los “observables”, o términos “no teóricos”, pertenecientes a la situación que se analiza y que no nos está dada, porque es el producto de construcciones de distintas teorías (García 2006b).

Los conceptos tradicionales que construyen la ecología nos permiten tomar una teoría central de base: la sucesión ecológica. No es necesario aquí construir una teoría de la biodiversidad más específica o una teoría excesivamente holística. En el primer caso se suelen asumir concepciones ontológicamente mal formadas y en el segundo se cae en el riesgo de la confusión metodológica y la simplificación de variables. Para evitar debatir esta controversia acerca del objeto de estudio en esta instancia diremos que aquí asumiremos como teoría de base a la evolución de las especies por selección natural, que brinda el marco para el desarrollo de una teoría de la sucesión como proceso permanente con distintos estados de equilibrio espaciales y temporales. Pero en perspectiva histórica (epistemología genética), la idea de selección darwinista enfrentó (con éxito) y al mismo tiempo incorporó los cambios impuestos por los descubrimientos de la genética mendeliana resumidos en la teoría sintética (Mayr 2006) en la primera mitad del siglo XX. En la segunda mitad del siglo, sin embargo, enfrentó los nuevos paradigmas de cambio (Kuhn 1982) y evolución a los saltos (Jay Gould 2002) que cuestionan básicamente la gradualidad del proceso evolutivo.

En este sentido y en la perspectiva de este trabajo la hipótesis del efecto Reina Roja (Gribbin 2004; Van Valen 1977), por la cual distintas especies coevolucionan ajustando mutuamente sus organismos, nos asiste en la definición de un modelo de evolución en distintas escalas de tiempo y en el dominio del espacio que delimita a una comunidad, con derivaciones hacia una nueva teoría de selección multinivel-multiescala (Bailey *et al.* 2006; Whitham *et al.* 2006). Este concepto plantea una nueva dimensión de las teorías a partir de la cual se desarrolla una “ecología genética” y una “genética del paisaje” (Storfer *et al.* 2007) que nos brinda las herramientas para explicar por qué el fenotipo de especies fundadoras tiene implicancias en un fenotipo de comunidades y ecosistemas. De esta manera una especie modela con sus características fenotípicas, determinadas por su genotipo, la interacción con el medio. El ajuste no solo es de la especie al medio, sino también del medio ambiente mismo y de las especies asociadas. Una suerte de Reina Roja que no puede detenerse en ningún momento para poder permanecer siempre en el mismo lugar (Van Valen 1977) organizando la distribución y la asociación de especies y su medio. Todo mediado a su vez por los cambios ambientales (y el disturbio) sin poder predecir su frecuencia, su dirección y la composición específica de las comunidades presentes en distintas etapas de la sucesión a distintas escalas de tiempo. Las escalas de tiempo a las que hacemos

referencia implican desde las de tiempos geológicos, pero funcionan también a tiempos más acotados y más cortos, si se adaptan las hipótesis de trabajo. Ejemplo de esto es el nivel básico en el que ocurren las iteraciones que con el tiempo definen la evolución a escala mayor, como la adaptación mutua por coevolución de colibríes y flores con sacos polínicos alargados. En este proceso evolutivo de largo plazo que fue adaptando al colibrí y a la flor, se fueron sucediendo distintas comunidades con sus atributos temporales. Pero esta forma de coevolucionar también se aplica a comunidades y metacomunidades con su medio, en periodos de tiempo más cortos, como la de bosques riparios que consolidan la arquitectura de un cauce, de manera tal que comunidad y río se ajustan mutuamente tras cada inundación.

Las relaciones funcionales de una teoría ecológica y sucesional

Andábamos sin buscarnos,
pero sabiendo que andábamos para encontrarnos.

Rayuela
Julio Cortazar

Hasta aquí se planteó a grandes rasgos el contexto teórico que comparten la sucesión y la evolución biológica, pero ahora enfocaremos de manera más próxima al objeto de estudio en cuestión y su contexto histórico, intentando un análisis epistemológico metateórico, donde se analizan, a la luz de los conceptos piagetianos y de los sistemas complejos, los componentes de la teoría de la sucesión.

Tansley acuñó en 1935 el término “ecosistema” en el cual reconoce una **dinámica** conferida por las interacciones de conjunto más que por sus partes y expresó que esta es la idea de avance hacia el equilibrio que nunca se alcanza, pero al que se tiende. Una idea similar a la de adaptación en el contexto de la evolución biológica. Asociado con el concepto de sucesión postuló que:

The fundamental concept appropriate to the biome considered together with all the effective inorganic factors of its environment is the ecosystem, which is a particular category among the physical systems that make up the universe. In an ecosystem the organisms and the inorganic factors alike are components which are in relatively stable dynamic equilibrium. Succession and development are instances of the universal processes tending towards the creation of such equilibrated systems. (Tansley 1935, 306)

Asumiendo a los ecosistemas como objetos de estudio de la ecología, el concepto de Tansley expresa hasta el presente la versión más sintética de lo que es

un ecosistema. Al mismo tiempo y probablemente en forma inconsciente define la unidad de estudio, a una escala biológica poco habitual. El proceso definido como sucesión ecológica postula que a través del tiempo las comunidades cambian su composición y hasta fisonomía, gobernadas por las condiciones del medio. En perspectiva filosófica, Margalef (2002) sostiene que la sucesión se produce por la capacidad de disponer de las características adaptadas a las condiciones futuras del sistema. Estas ideas de tiempo implican tanto en definiciones más actuales de Margalef (2002) y Odum (2006) como las pioneras de Tansley, una idea de objeto de estudio en permanente cambio y transformación, introduciendo lo que Prigogine (1997) llama flecha del tiempo. Esto impone un problema, cuya respuesta implica un desafío a la investigación y la metodología científica: ¿cómo se aborda un objeto de estudio donde los límites temporales son difusos, tan difusos también como sus límites espaciales que, en consecuencia, fluctúan a través del tiempo? Aquí surge entonces nuestro planteo epistemológico, que como “nudo” de conocimientos buscamos esclarecer en tanto cuerpo teórico con alta capacidad predictiva de procesos ecológicos.

Para proseguir es necesario discutir la idea de límite, porque lo que a un nivel de organización de la materia funciona como cambio, en otro nivel opera como fluctuación. En los trabajos pioneros sobre sucesión se discute la idea de *clímax* y en este trabajo nos vamos a referir al campo específico de la sucesión vegetal. Según la visión holística de Clements (1916): “Succession is the universal process of formation development. It has occurred again and again in the history of every climax formation, and must recur whenever proper conditions arise”; la sucesión vegetal constituye una secuencia de remplazos de comunidades de plantas, unidireccional y determinística que lleva a las comunidades hacia un *estado de equilibrio* o *clímax*, o comunidad ajustada al clima regional dominante. Para Tansley (1935), son otros factores de carácter más local como el tipo de roca y la posición topográfica, las variables determinantes de la vegetación *clímax*: “A climax is a relatively stable phase reached by successional change. Change may still be proceeding within a climax, but if it is too slow to appreciate or too small to affect the general nature of the vegetation, the apparently stable phase must still be called a climax” (Tansley 1935, 306). Pero en el otro extremo de las ideas, un contemporáneo a ambos con enfoque reduccionista, Gleason (1939), entendió que el cambio en la composición de especies de una comunidad es el proceso de sucesión vegetal, ya sea este una fluctuación o un cambio direccional. Afirmaba Gleason:

Another objection which may be brought forward is that the argument of a continuously fluctuating or steadily progressing environment, or both, can scarcely be reconciled with the sudden successional transitions from one association to another. This has already been answered in part, when it was stated that mature plants can

withstand conditions impossible for their seedlings. When finally, as the result of cumulative changes, the environmental control of the mature plants is broken, the consequent change in the total vegetation is rapid and profound. In this connection, it must also be remembered that the theory of sudden steps in succession is largely based on the abrupt transitions in space between different associations. As a matter of fact, these narrow transition lines are more apt to indicate a high degree of stability of vegetation than a rapid rate of succession. In each of the adjoining associations variation in vegetational structure is always active, along the lines stated by me already, but the absence of cumulative progressive changes in environment, together with a high degree of environmental control by the plants, leads to narrow and well-defined lines between them. (Gleason 1939, 106)

La idea de Gleason (Gleason 1939; Glenn Lewin *et al.* 1992) destaca la importancia del carácter estocástico del proceso de cambio y de la interacción de las especies con sus entornos bióticos y abióticos, que luego Whittaker (1967), asimilando con los puntos de vista de Tansley, asume como una continua variación en el paisaje, que a su vez también varía en forma continua. Así queda fundada en sus orígenes una teoría sucesional abierta, con distintas corrientes de pensamiento, restringida a la vegetación. En otra escala de análisis, Margalef (2002) vio la sucesión como un proceso de autorganización, 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.

Como se puede observar, la posibilidad de cambio o fluctuación, tanto de orden biótico como abiótico, opera en la resolución de este conflicto (nudo) epistemológico. Esto torna al objeto de estudio en permanente cambio, por lo cual nuestra primera aproximación a una respuesta nos dice que la sucesión se restringe a una unidad de tiempo y espacio en proceso de cambio; así, nuestro análisis se reduce a un segmento de la transición (o a un conjunto de segmentos, según la escala) que nos dan una idea probabilística de uno o varios estados posibles para el sistema completo, entendiendo el sistema como un objeto que trasciende su límite temporal. La perspectiva que intentamos defender es que estos procesos tienen las mismas características de un extremo al otro de la escala de espacio y tiempo del ecosistema. De este modo, las especies de una comunidad y su entorno físico configuran propiedades emergentes de una estructura donde la ubicación física (hábitat) y función (nicho ecológico) operan dialécticamente para construir nuestras explicaciones más desde un principio funcional que por sus partes.

El ecosistema propiamente dicho como unidad funcional de la sucesión y el ecosistema con sus estados y transiciones

La construcción del conocimiento acerca de la complejidad del ecosistema y sus procesos, entonces, trata de un mismo proceso dividido en etapas donde en cada nivel, ciertas construcciones anteriores quedan como ya aceptadas, al mismo tiempo que tiene lugar la elaboración de nuevas construcciones (Piaget y García 1982). Este proceso de construcción en perspectiva epistemológica consiste en aceptar que, en cada nivel de estudio del ecosistema y sus procesos, se retorna al plano de la experiencia en términos epistemológicos. En cada estado se define un momento ecológico, pero también epistemológico, porque construye una idea basada en la experiencia según la teoría de información (Walker 2005), la cual se proyecta en la comprensión de las teorías y su posterior relación. Sobre este debate, podemos marcar un punto de inflexión en la aparición de la complejidad en Margalef (2002) junto a Odum (1969), quienes redefinen al proceso de sucesión vegetal en términos de funcionalidad del sistema, con características de relativa regularidad en todos los ecosistemas, a partir de ciertas generalizaciones empíricas. El análisis de Margalef basado en la teoría de la información y las estructuras disipatorias de calor de la Escuela de Bruselas (Prigogine 1997) considera el proceso de sucesión como de autorganización de los elementos, tendiendo a un incremento de la información. De la experiencia resultan nuevos esquemas interpretativos enriqueciendo y aumentando las ideas iniciales con lo cual se elabora el nuevo nivel.

En este punto y según el punto de vista asumido en este trabajo, el paradigma de la complejidad opera como factor de cambio en las raíces de comprensión de la historia de esta teoría de la sucesión. Sin embargo, no creemos necesario reconocer una ruptura desde Clements hasta el presente, sino más bien un “desarrollo evolutivo” de ideas que cada vez explican con mayor precisión cada estado en particular de los ecosistemas en diferentes escalas de tiempo y espacio, con implicancias en la misma concepción teórica de base (la misma evolución darwinista). En palabras de Schrödinger (1944), de la biología ya no tendremos que esperar más explicaciones fundadas en la física, sino más bien de su propio desarrollo (Denegri 2003). En el mismo sentido Dobzhansky (1982) afirma que “nada tiene sentido en la biología si no es a la luz de la teoría de la evolución”.

Piaget y García (1982) llegaron a comentar alguna vez que su epistemología genética encontraba en la idea de paradigma de Kuhn (1982) cierta similitud, por lo cual el proceso de construcción de conocimiento reconoce etapas de cambio, asimilación y equilibrio. Y este proceso se volvía a repetir cuando el equilibrio se rompe por alguna nueva interpretación y comienza a andar hacia otra serie de etapas de construcción del conocimiento. Retomando la perspectiva ecológica, Eugene Odum, en el mismo sentido, reconoce tendencias sucesionales en los pa-

rámetros que definen a las comunidades y a los ecosistemas a partir de la biomasa y la diversidad, lo cual describe en el tiempo una tendencia al cambio hacia situaciones de máxima homeostasis. Es más, se define la “sucesión secundaria” en un ecosistema, cuando hubo otra comunidad anteriormente, o sea ya existe información “sucesional” en el sistema. Según Odum:

Ecological succession may be defined in terms of the following three parameters:

1. It is an orderly process of community development that is reasonably directional and, therefore, predictable.
2. It results from modification of the physical environment by the community; that is, succession is community controlled even though the physical environment determines the pattern, the rate of change, and often sets limits as to how far development can go.
3. It culminates in a stabilized ecosystem in which maximum biomass (or high information content) and symbiotic function between organisms are maintained per unit of available energy flow. (Odum 1969, 262)

Esto se corresponde con los enfoques termodinámicos de Glansdorff y Prigogine (Sobrinó 1975) y con las teorías más modernas acerca del caos, que acepta cambios en paralelo y simultáneo de la tasa de renovación de dos especies relacionadas (Lewin 2002; Gribbin 2004).

Aunque contemporáneos a la visión holística de Odum y Margalef, prosperaron a partir de la década de los años 70 dos tendencias conceptuales reduccionistas muy fuertes, las cuales, hasta hoy, promueven cierta discrepancia en el debate acerca de la teoría de la sucesión ecológica (Walker 2005). Estas tendencias hacen referencia y se vinculan con las visiones reduccionistas de la ecología de poblaciones y al remplazo del paradigma del “equilibrio” por aquellos de “no” equilibrio o sistemas alejados del equilibrio (Prigogine 1997). En función de la primera perspectiva, los procesos poblacionales determinan el patrón de las comunidades, dependiendo de la capacidad de colonización, la competencia y la interacción entre especies, que definen modelos de facilitación, inhibición y tolerancia (Connell y Slatyer 1977). Las predicciones se derivan empíricamente del conocimiento del mecanismo que interviene en los cambios de la vegetación local:

The sequence of species observed after a relatively large space is opened-up is a consequence of the following mechanism. Opportunist species with broad dispersal powers and rapid growth to maturity usually arrive first and occupy empty space. These species cannot invade and grow in the presence of adults of their own or other species. Several alternative mechanisms may then determine which species replace these early occupants. Three models of such mechanisms have been proposed. (Connell y Slatyer 1977, 1139)

Sin embargo, para Turner (Turner *et al.* 1998; Glenn Lewin *et al.* 1992) una teoría ecológica sobre la sucesión plantea que los procesos e interacciones poblacionales solo explican algunos patrones de sucesión y no todos, y considera al espacio físico como un factor central de cambio. La idea más aceptada de los cambios de la vegetación es más dinámica y abandona la perspectiva de estabilidad a largo plazo o de existencia de una etapa final del proceso o clímax de la sucesión, desde una posición de crítica severa a los principios clementsianos (Glenn Lewin *et al.* 1992; Veblen *et al.* 2004).

La historia está llena de asimetrías de cambio, y los linajes de organismos (Eldredge 2001) no escapan a esta realidad de estabilidad general, deriva gradual y cambio verdadero. El estudio del cambio debe incluir alguna aproximación estadística al comportamiento de osciladores estocásticos, siguiendo las líneas de Wiener (Abramson 2014) o lo que se podría ordenar en general por medio de la frecuencia media y también de la función logística de Verhulst (May 1977). Esto resultaría en una síntesis de corrientes de pensamiento y permitiría realizar por medio de modelos estadísticos una comprensión probabilística del proceso de sucesión, en forma secuencial o simultánea, fusionando en un marco de validez energética las respuestas concretas de cada especie, superando la clásica dicotomía existente respecto al debate de la teoría sucesional entre holismo y reduccionismo (Margalef 1992).

Dado el actual estado del conocimiento e integración entre las ciencias ambientales y el proceso evolutivo, sería relevante cambiar de escala temporal y espacial. En ese caso subsistemas como el “clima”, por ejemplo, y tal como lo conocemos, es la representación actual del estado energético de la atmósfera. Pero la gran cantidad de evidencias recogidas científicamente, nos aseguran que, a escala de milenios (fluctuaciones de calentamiento y glaciación), cientos de años (fluctuaciones de estados húmedos y sequías), y también decenas (como ocurre con los ciclos solares) no existe tal estabilidad climática. Por este motivo, es necesario agregar al concepto de sucesión, y como una manera de crear un puente con el proceso evolutivo, a las escalas nombradas. Esto es válido especialmente cuando el proceso de sucesión se considera influenciado por variables a la escala del clima o la geomorfología.

Desde una escala más básica como el complejo genotipo-fenotipo de especies fundadoras y su correlación con el de especies asociadas en la comunidad, se puede configurar un patrón para el análisis a las escalas de espacio y tiempo consideradas. Al iterar y proyectar la relación, se podría obtener una medida estadística de cambio de corto plazo con implicancias en el análisis de la evolución de largo plazo (selección multinivel). Si la adaptación de una especie es el resultado de su plasticidad fenotípica y ajuste en largo plazo a las condiciones ambientales y sus interrelaciones; ¿por qué no pensar en forma inversa?: la adapta-

ción de la especie dirige una adaptación “del” medio ambiente incluyendo las especies asociadas, y produciendo un ajuste mutuo en el corto plazo. El almacenamiento de información en el sistema en cualquiera de los sentidos, comprende una medida de la información de lo que ocurre/ocurrirá/ocurrió en el otro sentido de la evolución temporal.

El espacio como otro factor de consideración, actuando como atractor (Lewin 1992), configura las condiciones de disponibilidad, distribución y estructuración de nutrientes y alimento. La mayor aproximación a la realidad del espacio basada en modelos simples en ecología (Margalef 2002) llega cercana a los principios de la teoría del juego, donde cada parte del sistema actúa como “parche” o “isla”, de la dinámica establecida por una o varias poblaciones. Cuando la población es capaz de migrar hacia parches o comunidades vecinas (MacArthur y Levins 1967) queda establecido un flujo y la conectividad entre comunidades, haciendo del parche en el tiempo una unidad de cambio según la intensidad, los ciclos de flujos y las condiciones ambientales. Esta forma de exploración permite reconocer la dinámica de una población influenciada por el espacio y formular una teoría “elegante” en términos popperianos. También por la geometría en la medida que la cantidad de bordes, establezca mayores posibilidades de acceso al parche. Una extensión en el sentido de este trabajo sería la incorporación de una idea “temporal” de parche, en el cual las poblaciones tienen un flujo constante entre parches, que van cambiando su forma y conectividad en el tiempo, formando una “red” informacional, y manteniendo la entropía del sistema.

A través de estos modelos queda en evidencia el componente espacial que hace a las condiciones de la coexistencia de la diversidad, la evolución y persistencia en escalas de tiempo relativamente reducidas, de la comunidad en el espacio. La continuidad temporal de ciertas poblaciones en condiciones de competencia, aun cuando localmente puedan operar algunas extinciones, otorga cierto equilibrio a la diversidad y a las relaciones interespecíficas. A escalas mayores, como explica el modelo de biogeografía insular de Mac Arthur y Wilson (Wilson 2009), se da una coexistencia geográfica por medio de compensaciones entre recolonizaciones de poblaciones con capacidad migratoria suficiente, pertenecientes a comunidades y parches vecinos (Wilson 2009). De esta manera, existen parches (y nichos ecológicos) para todas las necesidades, en tanto existan variantes físicas, del espacio, para todas las expresiones de la diversidad.

Como respuesta a este segundo problema derivado de pensar mutuamente las adaptaciones especie/espacio, podemos afirmar, dependiendo de la escala espacial, que el proceso de sucesión funciona como un modelo predictivo basado en parámetros climáticos mientras, a escalas más pequeñas o locales, las variables definitorias de los procesos se ajustan más a parámetros propios de la escala como el régimen de disturbio, variables meso y micro climáticas, proce-

Los geomorfogénicos o características de las plantas (dispersión, colonización y adaptaciones) que organizan los cambios. A escala temporal, se reconocen distintos procesos: a corto plazo o fluctuaciones, a largo plazo o patrones de vegetación en milenios, y rangos de mediano plazo de décadas o unas pocas centurias, entre los cuales actualmente está acotado el concepto de sucesión (Glenn Lewin *et al.* y Van der Maarel y Sykes 1993). En este sentido, lo que a menor escala funciona como fluctuación, en otra dimensión puede ser parte de un proceso, como la dinámica del paisaje, del mosaico de parches que lo conforman, o de los procesos evolutivos. Este principio viene a asistir a la interpretación de los procesos con una visión más funcionalista, basada en rasgos de las especies y condiciones ambientales como par dialéctico fundamental, donde la diversidad funcional es más explicativa que la riqueza o la diversidad estructural y, con ello, un recurso fundamental para la predicción científica y la toma de decisiones basadas en datos para la gestión de los ecosistemas.

La sucesión del bosque ripario (Datri *et al.* 2013), por ejemplo, opera en una escala acotada a los lechos fluviales o lacustres, pero la dispersión de una o varias especies puede estar condicionada por variables de macro escala como puede ser la extensión de la cuenca y el clima. En este sentido, se cumple aquella premisa de cambio global inducida por pulsos estocásticos asociados con el clima, la regulación de ríos y los cambios de uso del suelo, con implicancias en fluctuaciones locales a nivel de comunidades de bosque ribereño.

La experiencia ecológica: la Patagonia como campo experimental de la sucesión

La reina se paró delante de ella, recargada en el tronco de un árbol, y le dijo:

- ¡Vamos, más de prisa! Alicia no entendía nada y miró a su alrededor, como buscando la explicación de aquella actitud.
- ¡Pero si hemos estado bajo este árbol todo el tiempo!; ¡todo se encuentra en el mismo sitio de antes!
- ¡Claro que sí! —dijo la reina—. ¡Pues que te creías!
- Bueno, lo que pasa es que en nuestro país —dijo Alicia, interrumpiéndose por el jadeo—; si uno corre mucho, y tan rápido como lo hemos hecho, generalmente se termina por llegar a un lugar distinto.
- ¡Pues qué país tan lento! —dijo la reina—; aquí como ves corremos a toda marcha con el objeto de permanecer en el mismo sitio.

Fragmento de *Alicia a través del espejo*

Lewis Carroll

Karrenberg *et al.* (2002) y Richards *et al.* (2002) plantean la sucesión para los ríos Tagliamento y Maggia, entre otros, como una combinación de procesos a distintas escalas de la dinámica fluvial de ríos anastomosados y de procesos de sucesión. Sus modelos se basan en datos empíricos tanto geomorfológicos como ecológicos y genéticos. En estos sistemas de sucesión dirigida por salicáceas la instalación, persistencia y remplazo de las plantas en las etapas iniciales depende principalmente de la deposición de sedimentos, la topografía y la dinámica de los regímenes hidrológicos. Esto ocurre a su vez en un contexto de variables que controlan el sistema a escalas más amplias, como el clima. Esto determina la heterogeneidad ambiental dentro de las zonas activas de planicies de inundación, pero también el rol de plantas con sus adaptaciones, especialmente a nivel de esta familia botánica ampliamente distribuida en los cinco continentes. La composición inicial de la vegetación en barras laterales y transversales, bancos de arena y grava y otras zonas de depositación, contribuye en forma significativa al recambio florístico y a la persistencia de determinadas especies en el proceso de sucesión. Esta zonificación debida a la topografía y morfología de cauces se origina en la distribución diferenciada de nuevos recursos o recursos que se aprovechan en forma diferente, quedando disponibles, aunque también de la frecuencia del disturbio debido al régimen hidrológico (Gurnell 2014, Karrenberg *et al.* 2002).

La sucesión en paisajes fluviales originada en el ingreso de energía establece procesos alogénicos, y los procesos de facilitación organizan procesos avanzados, autogénicos. Ambos configuran distintos tipos de zonación y gradientes energéticos definidos por el régimen hidrológico del río y las variables ecológicas de la comunidad en etapas posteriores (Kandus 1999). Los procesos de sucesión en paisajes ribereños permiten la observación de una microzonación delimitada por este gradiente. Simultáneamente, permiten definir la influencia del patrón fenotípico en los procesos autogénicos dirigidos por las características de los genotipos de las especies que rigen la sucesión en etapas tempranas (Crutsinger *et al.* 2006). Los estudios experimentales en *Populus angustifolia* y *Populus fremontii* que correlacionaron la variación fenotípica en taninos condensados, permite respaldar el efecto del fenotipo de *Populus*, cuya descripción del genoma ya fue completada (Whitham *et al.* 2006; Brunner *et al.* 2004). Las diferencias en las concentraciones observadas eran aproximadamente cuatro veces superiores entre las dos especies puras de *Populus* y sus híbridos de origen natural. Por otra parte, este rasgo también sugiere significativa heredabilidad en el sentido amplio. Los taninos condensados han sido ampliamente estudiados y son conocidos por su valor ecológico, económico y los efectos inhibitorios en general sobre los organismos que van desde los microbios a los vertebrados (Winder *et al.* 2013). En una serie de estudios en ecosistemas naturales y en jardines, se encontró que el feno-

tipo tradicional de taninos condensados se correlacionó significativamente con fenotipos de la comunidad entre los diversos organismos asociados (Whitham *et al.* 2003). La variación en taninos condensados evidencia estar asociados principalmente con diferentes fenotipos de la comunidad de artrópodos terrestres albergados en la copa de los árboles y hongos endófitos (Whitham *et al.* 2006).

Los efectos de taninos condensados explicaron también el 63% de la variación en la mineralización de nitrógeno neto en el suelo. Por lo tanto, al contrario de la creencia general de que los efectos genéticos serían difíciles de detectar más allá del nivel de la población, estos ejemplos argumentan que un rasgo de base genética podría afectar a toda una comunidad y el ecosistema. A mayor concentración de tanino, menor diversidad en la comunidad terrestre y endófito, pero mayor entre los macroinvertebrados acuáticos y menor mineralización de nitrógeno en suelo (Whitham *et al.* 2006). Pero a esto hay que añadir los efectos analizados a nivel estrictamente ecológico. Las raíces de plantas riparias, además de sus adaptaciones ecofisiológicas a la inundación, confieren al lecho de un río estructura y estabilidad. La arquitectura de un río y su fluidez está determinada por el nivel de colonización de sus riberas, por plantas con un desarrollo radicular, tal como el de salicáceas en general está condicionada por los procesos de sucesión cuando son dirigidos por estas especies. En Patagonia, la reciente colonización masiva de planicies de inundación y las estabilizaciones de riberas y geoformas inestables es el resultado del establecimiento de distintas especies de salicáceas y vegetación leñosa, entre ellas del género *Populus* de origen euroasiático. En consecuencia, una sucesión dirigida por especies leñosas implica un efecto fundador con efectos en la riqueza y abundancia de especies asociadas (Richards *et al.* 2002), pero también en la configuración de nuevas asociaciones funcionales con efecto en una de las propiedades emergentes fundamentales a nivel de los ecosistemas y paisajes: la biodiversidad. Dado en estos términos, nuestro objeto de estudio, entonces, es importante en considerar si este indicador explica mejor el devenir del proceso tanto en su fase estructural o funcional. Nuevamente, una perspectiva dialéctica que explique un sistema de relaciones basadas en rasgos de especies y condiciones, nos asiste en comprender las bases del neoeosistema gestado en el último medio siglo (Datri *et al.* 2016).

Estas hipótesis acerca de la sucesión de salicáceas en paisajes fluviales del hemisferio norte aportan a una idea de sucesión abierta en dos secuencias sucesionales en la Patagonia, basado en los trabajos realizados en las planicies inundables de los ríos Trafal, Azul y Limay (Datri *et al.* 2017a, 2017b y 2013). Por un lado, se describió un proceso de sucesión dirigido por comunidades de salicáceas, abierta hacia un estado clímax en sentido clementsiano y estable, dependiendo de las interacciones de especies. Este es el caso de las comunidades del complejo *Salix alba* – *Salix euxina* y su híbrido *Salix x fragilis*, que colonizaron

planicies inundables tanto de ríos regulados como de ríos con descarga directa de las aguas de deshielo al cauce, gracias a su capacidad bioingenieril de colonizar tanto por estrategias sexuales como asexuales. Esto aporta evidencias de que los cambios globales como podría ser, por ejemplo, el proceso de sequía en la Patagonia afectándola durante las últimas décadas, estableciendo un patrón común de liberación de barras y nuevas superficies libres del disturbio frecuente por disminución de los caudales promedios de los ríos, con independencia del manejo de las represas existentes sobre el río Limay. El complejo *Salix*, traído de Europa, opera en el proceso de sucesión en forma análoga al descrito anteriormente, sobre superficies relativamente estables en etapas pioneras, hasta configurar comunidades más diversas y estratificadas. En su etapa clímax, por introducción de árboles ornamentales como *Acer* sp. y *Fraxinus* sp. a los espacios urbanos de las cuencas, completan el proceso de sucesión de manera similar a la de ríos centroeuropeos conformando bosques de maderas más duras (Gurnell 2014; Karrenberg *et al.* 2002).

Por otro lado, se desarrolla otro proceso de acuerdo con una secuencia cerrada, hacia una comunidad de pocas especies e inestable debido a las actuales intensidad y frecuencia de disturbios tanto hidrológicos como antropogénicos (Datri *et al.* 2013). Es el caso de *Populus nigra*, la cual construye macizos forestales densos, otorgando estabilidad con el tiempo a geformas fluviales inestables luego de periodos extensos de sequía dentro del lecho fluvial. López *et al.* (2019), Hortobágyi *et al.* (2017) y Corenblit *et al.* (2014) describieron el proceso de colonización de la misma especie en ríos de Francia, con la misma capacidad de autorganizar comunidades simples y regular y estructurar la arquitectura fluvial.

La modelación de la comunidad abierta está sujeta a la ponderación de relaciones interespecíficas, incrementándose con la riqueza de especies. En este sentido, las comunidades evolucionan conforme a un modelo de biogeografía de islas de Mac Arthur y Wilson (1967), mientras el disturbio no modifique y reorganice el sistema. Esto pudo ser demostrado en las secuencias organizadas por el complejo *Salix x fragilis*, en los ríos Azul y Trafal, donde se facilitó y promovió la expansión de coihues, cipreses y maitenes, nativos de maderas más duras en etapas clímax (Datri *et al.* 2017a y b).

En el río Limay, en cambio, se detectó una asociación en los fenotipos de comunidades de bosques de álamos (*Populus nigra*) con coberturas herbáceas de *Cynodon dactylon*. Ambas especies poseen características similares, tolerantes a largos periodos de sequía, oportunistas con disponibilidad de agua y capacidad de enraizar y fijar suelos (Datri *et al.* 2016). En el río Azul, en forma análoga al Limay, *Salix x fragilis* y *Rubus* sp. (reconocidas especies heliófilas), en condiciones de disturbios frecuentes, suelos aluviales, configuran parches densos con evidencia de efecto fototrópico y muy baja riqueza específica de especies.

En cambio, en las comunidades cerradas, la modelación se ajusta más a los modelos logísticos (May y Oster 1976) y de Lotka (1925) y Volterra (1926), mediados por pocas especies como es el caso de *Populus nigra* en el río Limay. Las fluctuaciones del régimen hidrológico en ríos regulados y la introducción de diversas especies de sauces y álamos a los paisajes ribereños requieren de aplicaciones ajustadas a las condiciones impuestas por los cambios. Para este caso específico, se evaluaron cinco módulos de variables ajustadas a información de campo y teórica: probabilidad de disturbios, estados y transiciones de especies, factor de disturbios, densidades totales de plantas y crecimiento intrínseco de cada especie. Sauces y álamos configuraron escenarios de oscilación de densidades de bosque ripario en la región árida del humedal ribereño del río Limay. Los efectos de las oscilaciones de las densidades consolidaron comunidades que se autorganizan a partir del disturbio, con implicancias en la extinción local de *Salix humboldtiana* (saucedo nativo, y con mayores tasas de reproducción debido a encontrarse en su límite de distribución más austral) y de colapso del sistema con disturbios frecuentes y bajas densidades (Datri *et al.* 2016). En términos de ecología genética, el patrón de asociación de plantas de comunidades cerradas demuestra otro nivel de asociación en las características de sus fenotipos. De esta manera, la teoría predice (y los datos confirman) los mecanismos de autorganización en función de los atributos fenotípicos de las especies, siempre que confluyan en espacio y tiempo (por vía de invasiones o procesos naturales), con implicancias en la estructura del ecosistema. En el caso de sucesiones, comunidades cerradas modelan el suelo o la arquitectura de los cauces de los ríos hasta alcanzar una estabilidad relativa, dependiente de las variables extracomunitarias.

Conclusión

La parte, la función y la complejidad... La complejidad, la función y la parte

Aquello en lo que pensaba al encararse a las olas
era la esperanza de alcanzar una isla que había sido
ayer, y de la que se le aparecía como símbolo la Paloma Naranjada,
inasible como si hubiera huído al pasado
La Isla del Día de Antes
Umberto Eco

Las relaciones que la propia teoría establece son aplicables a múltiples sistemas, por lo cual asume una condición de generalidad con alto poder predictivo. La característica central de la teoría de la sucesión de relacionar valores de fun-

ciones no teóricas pertenecientes a diferentes dominios, la interacción dialéctica con la experiencia y la modificación de conceptos de base expresan que la idea no funciona solo a modo de muñecas rusas, unas imbricadas en otras, sino también lo hace como proceso complejo relativamente abierto, pero con final, con pocas direcciones predecibles basadas en sus observables. Hábitat y nicho ecológico o rasgos y condiciones del ambiente, según la escala, operan como los observables de naturaleza necesariamente interdisciplinaria, y la diversidad funcional como síntesis explicativa y propiedad emergente de los procesos analizados. Se rescata aquí el hecho de que tanto el tiempo como el espacio establecen un patrón o regularidad en el análisis de la sucesión con independencia de la dirección actualmente adoptada hacia un estado clímax, aun cuando la propia definición y por ende la definición del estado de equilibrio mantengan la discusión abierta debido a la falta de estabilidad del clima a largo plazo. Queda claro, entonces, que la mirada reduccionista a una única escala biológica, la poblacional, permanece restringida a respuestas muy acotadas en el campo de la ecología, e insuficiente como cuerpo teórico para expresar procesos ecológicos a escala de ecosistema.

En la construcción aún abierta de la teoría sucesional existe complejidad, pero también una gran regularidad y uniformidad en los mecanismos que, desde la misma formulación de la teoría evolutiva de Darwin al presente, permiten distinguir las etapas tempranas y avanzadas de su construcción. Los niveles de abstracción a los cuales se avance en el futuro y el paso a un nivel distinto serán seguramente a través de los dos enfoques, los cuales podemos resumir en físicos y biológicos, tanto para explicar los procesos exógenos (de gran escala) como endógenos (de autorganización a niveles de comunidades y paisajes). Es de esperar que corrientes teóricas de metapoblaciones, metacomunidades y ecología de paisajes aporten a este cuerpo teórico nuevas técnicas y formas de aproximar la complejidad de la sucesión en su aspecto más funcional, especialmente en un mundo en cambio, natural y antrópico. El cambio de paradigma de la ecología de poblaciones y de la conservación, por otro de paso a nuevos conceptos más operativos para intervenir en este conjunto de cambios que enfrenta el planeta, es un emergente de la historia de la sucesión en su contexto histórico, pero también cultural.

Las reflexiones abstractas de los niveles precedentes del desarrollo de una teoría sucesional, por medio de un proceso de abstracción empírica, identifica ciertas funciones a partir de las cuales se construyen nuevas ideas, como la de clímax o comunidades seriales, aplicables a la realidad. Por medio de la abstracción y modelización matemática se amplían las ideas a otros dominios de la realidad en los cuales opera la diversidad de especies y sus funciones ecológicas. La síntesis genética-ecología comprende un eje de interconexión entre el gen y el

ecosistema, en la medida en la cual los patrones de interrelación de especies y especies con el medio entreguen a través de la experiencia (*empírica*) nuevos datos para lograr una nueva comprensión de cómo evolucionan los ecosistemas en distintas escalas de tiempo y espacio, incluso desde una perspectiva microevolutiva en términos de genética del paisaje (Manel *et al.* 2003), teniendo en cuenta procesos tales como el flujo génico, la deriva genética y la selección (Roser 2015). En este eje de integración de jerarquías de organización gen-ecosistema radica la posibilidad de una teoría de multiescalas espaciales y temporales en las cuales “micro-sucesiones” operan en la sucesión de largo plazo y alcance, y viceversa: un marco evolutivo que opera desde el ambiente y las interrelaciones sobre la especie, por selección natural. El final abierto no solo está dado por los avances que depara el futuro de la teoría, sino también por una necesidad urgente de comprender los cambios impuestos por la sociedad en el presente. La función es más que las partes y el alcance de una sola disciplina. ■

Referencias

- Alexander, H., Foster, B., Ballantyne, F., Collins, C., Antonovics, J., Holt, R. 2012. Metapopulations and metacommunities: combining spatial and temporal perspectives in plant ecology. *Journal of Ecology*, 100: 88-103.
- Amarasekare, P., Hoopes, M., Mouquet, N., Holyoak, M. 2004. Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. *Am. Nat.*, 164.
- Abramson G. 2014. *La matemática de los sistemas biológicos. Clases del Instituto Balseiro*. <http://fisica.cab.cnea.gov.ar/estadistica/abramson/notes/biologicos.pdf>.
- Bailey, J., Schweitzer, J., Úbeda, F., Koricheva, J., LeRoy, C., Madritch, M., Rehill, B., Bangert, R., Fischer, D., Allan, G., Whitham, T. 2009. From genes to ecosystems: a synthesis of the effects of plant genetic factors across levels of organization. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 12, 364(1523): 1607-1616.
- Brunner, A. M., Busov, V. B., Strauss, S. H. 2004. Poplar genome sequence: functional genomics in an ecologically dominant plant species. *Trends in plant science*, 9(1): 49-56.
- Calvo, P. C. (2013). Variabilidad genética en germoplasma argentino de manzano silvestre (*Malus spp*). *Repositorio digital UNS*. <http://repositoriodigital.uns.edu.ar/handle/123456789/3650>.
- Carrara, F., Rinaldo, A., Giometto, A., Altermatt, F. 2014. Complex interaction of dendritic connectivity and hierarchical patch size on biodiversity in river-like landscapes. *The American Naturalist*, 183(1): 13-25
- Clements F. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Cornell University Library, 242-499.

- Chalmers A. 1976. *¿Qué es esa cosa llamada ciencia?* Madrid: Siglo XXI, 260 pp.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111: 1119-1144.
- Corenblit, D., Steiger, J., González, E., Gurnell, A. M., Charrier, G., Darrozes, J., Voltaire, O. 2014. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L. *Earth Surface Processes and Landforms*, 39(4): 546-563.
- Crutsinger, G. M., Collins, M. D., Fordyce, J. A., Gompert, Z., Nice, C. C., Sanders, N. J. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science*, 313(5789): 966-968.
- Datri, L. A., Maddio, R., Faggi, A. M., Gallo, L. A. 2017a. A dendrogeomorphological study of the local effect of climate change. *Eur Sci J*, 13: 176-192.
- Datri, L., Faggi, A., y Gallo, L. 2017b. Crack willow changing riverine landscapes in Patagonia. *Ecohydrology*, 10(4): e1837.
- Datri, L. A., Faggi, A. M., Gallo, L. A., Carmona, F. 2016. Half a century of changes in the riverine landscape of Limay River: the origin of a riparian neoecosystem in Patagonia (Argentina). *Biological Invasions*, 18(6): 1713-1722.
- Datri, L. A., Maddio, R., Faggi, A. M., Gallo, L. A. 2013. Bosques ribereños y su relación con regímenes hidrológicos en el norte patagónico. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes*, 4(2): 245-259.
- Denegri, G. 2003. Breves reflexiones críticas sobre la utilidad de la epistemología para la tarea del científico profesional. *Nexos*, 10(17): 4-5.
- Dobzhansky, T. 1982. *Genetics and the origin of species*. 3a ed. Nueva York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*, 35(3): 125-129. <http://www.jstor.org/stable/4444260>. (Consultado, junio 28, 2023).
- Eldredge N. 2001. *La vida en la cuerda floja. La humanidad y la crisis de la biodiversidad*. Madrid: Tusquets, 280 pp.
- Egerton, F. N. 2009. Homage to Frederic E. Clements, historian of plant succession studies. *ESA Bulletin*, 90: 43-79. <https://doi.org/10.1890/0012-9623-90.1.43>.
- García R. 2000a. *El conocimiento en construcción. De las formulaciones de Jean Piaget a la teoría de los sistemas complejos*. México: Gedisa, 254 pp.
- García, R. 2000b. Sistemas ambientales complejos. En *Educación en ambiente y desarrollo sustentable*. CTERA – Escuela Marina Vilte – Syndicat National des Enseignantes de Second Degré, 39-66.
- García, R. 2006a. Epistemología y teoría del conocimiento. *Salud Colectiva*, 2(2): 113-122.

- García, R. 2006b. *Sistemas complejos. Conceptos, método y fundamentación epistemológica de la investigación interdisciplinaria*. México: Gedisa, 199 pp.
- García, R. (coord.). 1997. *La epistemología genética y la ciencia contemporánea*. Barcelona: Gedisa.
- Gleason, H. 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*, 21(1): 92-110.
- Glenn Lewin, D., Peet, R., Veblen, T. 1992. *Plant succession. Theory and prediction*. Chapman Hall, 11-44.
- Gribbin, J. 2004. Así de simple. El caos, la complejidad y la aparición de la vida. *Crítica*, 6: 267-303.
- Gurnell, A. 2014. Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms*, 39(1): 4-25.
- Holling, C. S. 1998. Two cultures of ecology. *Conservation Ecology*, 2(2): 4. <http://www.ecologyandsociety.org/vol2/iss2/art4/>.
- Hortobágyi, B., Corenblit, D., Ding, Z., Lambs, L. y Steiger, J. 2017. Above-and belowground responses of *Populus nigra* L. to mechanical stress observed on the Allier River, France. *Géomorphologie: Relief, Processus, Environnement*, 23(3): 219-231.
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. – Cold spring harb. *Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- Jay Gould, S. 2002. *La estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Tusquest Editores, 1432 pp.
- Kandus, P. 1999. El concepto de sucesión primaria en sistemas deltaicos. En *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. Montevideo, Uruguay: Malvárez, A. I. MAB – UNESCO, 169-184. ISBN92-9089-064-9.
- Karrenberg, S., Edwards, P. J. y Kollmann, J. 2002. The life history of *Salicaceae* living in the active zone of flood plains. *Freshwater Biology*, 47: 733-748.
- Klimovsky, G. 1995. *Las desventuras del conocimiento científico*. Argentina: AZ Editora, 210 pp.
- Kuhn, T. 1982. *La tensión esencial*. Madrid: FCE, 384 pp.
- Lewin, R. 2002. Complejidad. El caos como generador de orden. Barcelona: Tusquest, 60-155.
- López, M., Datri, L., Miranda, E., Boyero, L., Faggi, A. 2019. Álamos sensores de cambios en el paisaje fluvial del río Limay. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes*, 9(1): 77-80.
- Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore, Md.: Williams and Wilkins.
- MacArthur, R., Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921): 377-385.
- Manel, S., Schwartz, M., Luikart, G. y Taberlet, P. 2003. Landscape genetics: com-

- bining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 189-197.
- Margalef, R. 2002. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Barcelona: Publicaciones de la Universidad de Barcelona.
- May, R. M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269(5628): 471-477.
- May, R. M., Oster, G. F. 1976. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *The American Naturalist*, 110(974): 573-599.
- Mayr, E. 2006. *¿Por qué es única la biología?: consideraciones sobre la autonomía de una disciplina científica*. Argentina: Katz Editores, 240 pp.
- Odum E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. New series, 164(3877): 262-270.
- Odum, E., Barret, G. 2006. *Fundamentos de ecología*. Boston: Cengage Learning, 336-360.
- Piaget, J., García, R. 1982. *Psicogénesis e historia de la ciencia*. Madrid: Siglo XXI, 252 pp.
- Prigogine, I. 1997. *Las leyes del caos*. Barcelona: Drakontos, 13-43.
- Richards, K., Brasington, J., Hughes, F. 2002. Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. *Freshwater Biology*, 47: 559-579.
- Roser, Leandro Gabriel. 2015. *Genética del paisaje en poblaciones de Prosopis alba de la provincia de Santiago del Estero*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Schrödinger, E. 1944. *What is life? The physical aspect of the living cell and mind*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sobrinho, L. 1975. The Glansdorff-Prigogine thermodynamic stability criterion in the light of Lyapunov's theory. *Journal of Theoretical Biology*, 54(2): 323-333.
- Storfer, A., Murphy, M., Evans, J., Goldberg, C., Robinson, S., Spear, S., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L., Waits, L. 2007. Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity*, 98: 128-142.
- Tansley, A. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16(3): 284-307.
- Tockner, K., Paetzold, A., Karaus, U. T. E., Claret, C. y Zettel, J. 2006. Ecology of braided rivers. *Special Publication-International Association of Sedimentologists*, 36: 339.
- Turner, M., Baker, W., Peterson, C., Peet, R. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1: 511-523.
- Van der Maarel, E., Sykes, M. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science*, 4: 179-188.

- Van Valen, L. 1977. The Red Queen. *American Naturalist*, 111: 809-810.
- Veblen, T., Kitzberger, T., Villalba, R. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. En Frangi, J., Brown, A. (eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. La Plata, Argentina: Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, 1-48.
- Volterra, V. 1926. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. En Chapman, R. N. (ed.), *Animal ecology*. Nueva York: McGraw-Hill, 409-48.
- Walker, L. 2005. Margalef y la sucesión ecológica. *Ecosistemas*, 14(1): 66-78.
- Whitham, T., Bailey, J., Schweitzer, J., Shuster, S., Bangert, R., LeRoy, C., Lonsdorf, E., Allan, G., DiFazio, S., Potts, B., Fischer, D., Gehring, C., Lindroth, C., Marks, J., Hart, S., Wimp, G., Wooley, S. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature*, 7: 510-523.
- Whitham, T. G., Young, W. P., Martinsen, G. D., Gehring, C. A., Schweitzer, J. A., Shuster, S. M., Kuske, C. R. 2003. Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology*, 84(3), 559-573.
- Whittaker, R. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42(2): 207-264.
- Wilson, E. 2009. *Island biogeography in the 1960s. Theory and experiment*. Princeton University Press. <http://press.princeton.edu/chapters/s9096.pdf>.
- Winder, R. S., Lamarche, J., Constabel, C. P., Hamelin, R. 2013. The effects of high-tannin leaf litter from transgenic poplars on microbial communities in microcosm soils. *Frontiers in microbiology*, 4: 290.