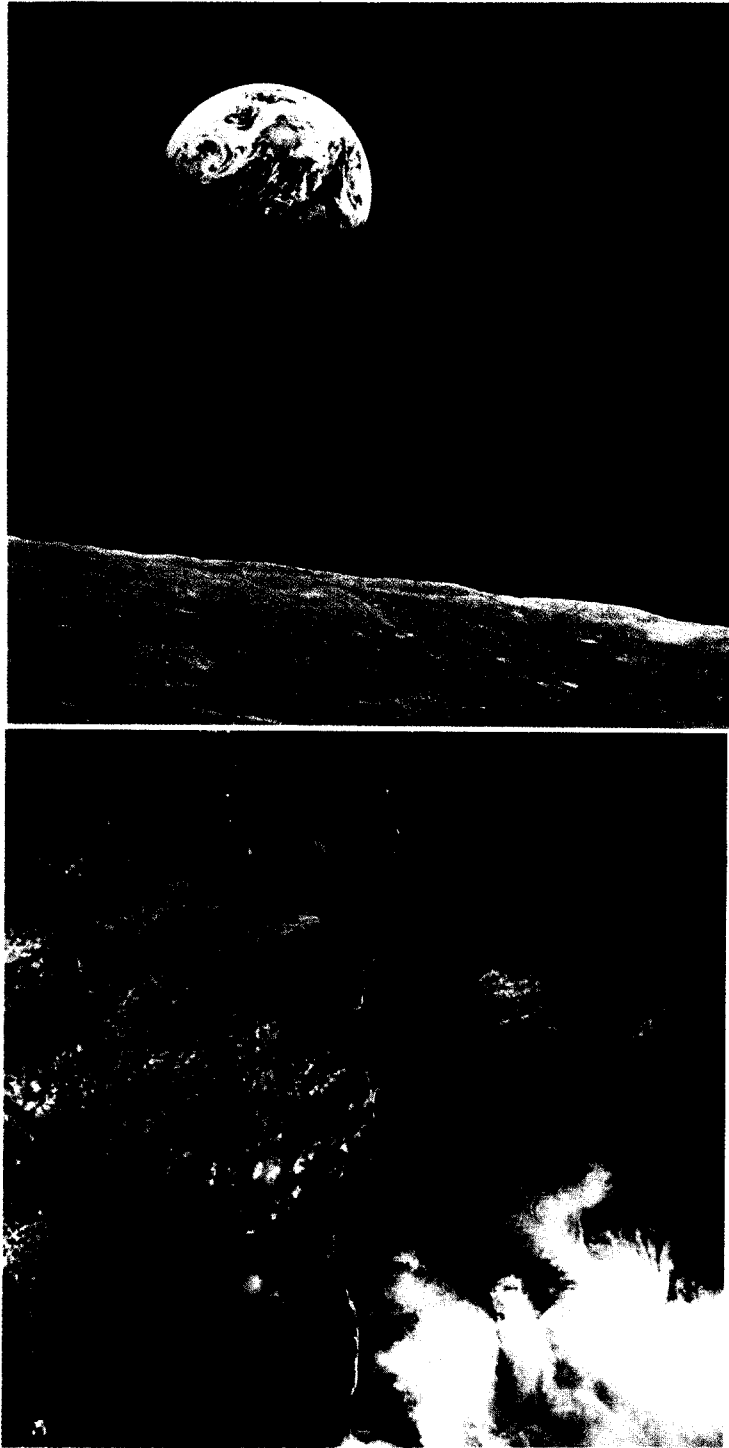
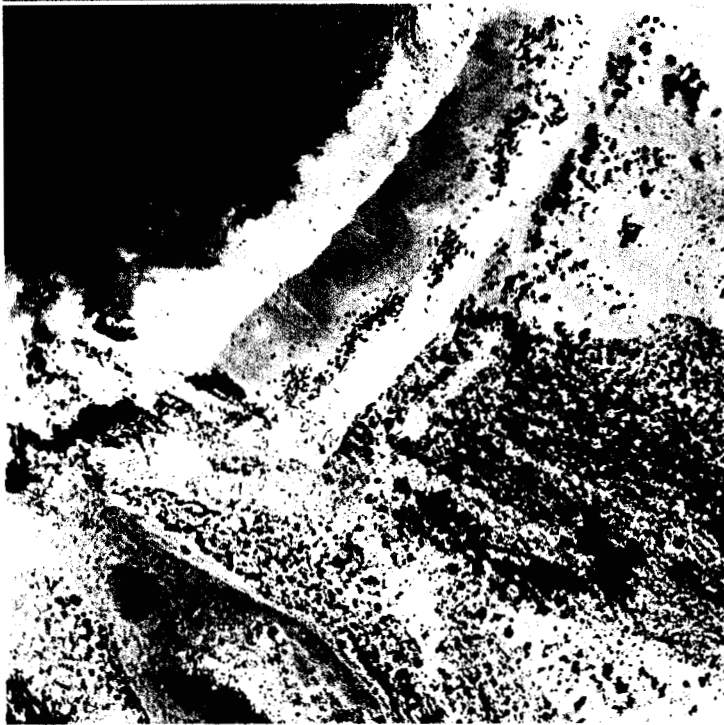
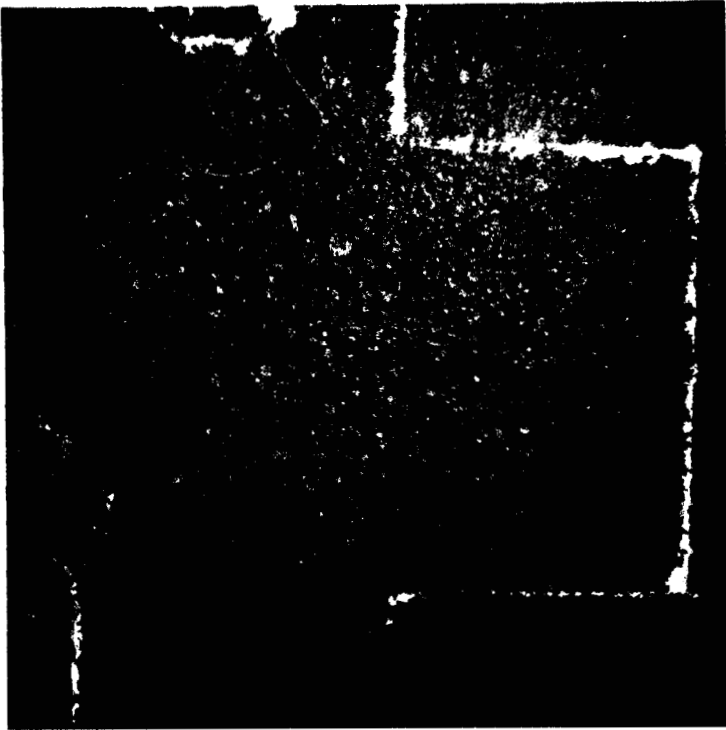


# ECOLOGIA



La biosfera y algunos de sus ecosistemas vistos de cerca y de lejos. Esta serie de imágenes demuestra cómo la fotografía a distancia puede ayudar en el estudio de relaciones entre organismo y ambiente. *Arriba:* El nivel de biosfera —vista de la tierra desde una cápsula espacial que está en órbita de la luna (la superficie lunar en primer plano). *Abajo:* El nivel de ecosistema —vista de Florida y del Caribe por un astronauta. Arrecifes, océanos y tierras, los grandes ecosistemas observados, aparecen en contraste de colores —turquesa, azul oscuro y pardo rosado.



*Arriba:* El nivel de comunidad —se observan las etapas sucesivas de un bosque tropical en esta fotografía de infrarrojos (obsérvense dos pequeños claros en el bosque y una carretera). Los árboles que crecen y perdieron sus hojas en la estación seca destacan como manchas grises.  
*Abajo:* El nivel de población —el desierto establece contacto con el mar fértil, que proporciona alimento para las focas (manchas negras en la orilla), en esta fotografía de la costa de California. Es muy neto el contraste de fertilidad e infertilidad. (Las cuatro fotografías son cortesía de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio, Washington, D. C.)

**Eugene P. Odum**

Profesor Alumni Foundation de Zoología  
University of Georgia  
Athens, Georgia

# ECOLOGIA

Traducido al español por el  
SR. CARLOS GERHARD OTTENWAELDER

tercera edición



NUEVA  
EDITORIAL

**INTERAMERICANA**

S. A. de C. V.

México · España · Nueva York · Brasil · Colombia · Venezuela

**México, D. F.**

Propiedad de Nueva Editorial Interamericana, S. A. de C. V. — Cedro núm. 512. México 4, D. F., México

*Este libro no puede ser reproducido, total o parcialmente, sin autorización escrita del editor*

Todos los derechos reservados

Edición en español

© 1972 por NUEVA EDITORIAL INTERAMERICANA, S. A. de C. V.

*TERCERA EDICION*

Traducido de la edición original de la obra  
*Fundamentals of Ecology*, by Eugene P. Odum

COPYRIGHT UNDER THE INTERNATIONAL COPYRIGHT UNION

© 1971, by W. B. SAUNDERS COMPANY, PHILADELPHIA

Impreso en México — Printed in Mexico

ISBN 968-25-0042-7(Reimpresión)  
ISBN 0-7216-6941-7(Edición original)

## Prefacio de la tercera edición

LA PRÁCTICA se ha emparejado con la teoría en el campo de la ecología. El enfoque holístico y la teoría del ecosistema, utilizados y puestos de relieve en las dos primeras secciones de este libro, ahora son problemas que preocupan al mundo entero. En general, se ha aceptado el sentido etimológico de la palabra "ecología" que se refiere al medio global en el cual vivimos. Por lo tanto, para muchas personas, ecología ahora significa el estudio de "la totalidad del hombre y de su ambiente". Aunque el mismo concepto general que estudiantes y educadores consideraron útil en la edición anterior ha persistido, la tercera edición se ha aumentado considerablemente y se ha puesto al día en relación con la importancia creciente del tema en los problemas humanos. Todos los capítulos de la segunda edición han sido ampliamente revisados; se han añadido tres capítulos a la parte 1 y la parte 3 ha sido escrita de nuevo. Las ilustraciones y las referencias han aumentado a más del doble, y los dos tercios de las figuras y de los cuadros son nuevos para la tercera edición.

Revisando libros de texto cabe preocuparse acerca del "síndrome del dinosaurio". Algunos libros de texto en ediciones sucesivas adquieren tales proporciones que la brevedad y la simplicidad que les aseguraron el éxito de las primeras ediciones han desaparecido. Para evitarlo hemos estructurado la tercera edición de manera que constituya *tres libros en uno*, cada uno de los cuales puede tener un fin diferente.

**Libro núm. 1.** Incluye el "cuadro mayor" o macroscópico de la ecología en relación con los fenómenos humanos: de los capítulos 1 a 4 inclusive, y los 9, 15, 16 y 21. Estos ocho capítulos brindan una revisión de la ecología para el ciudadano interesado, el estudiante de ciencias sociales, humanidades o ciertas profesiones (leyes, medicina, ingeniería, etc.) y para el especialista en ciencia, derecho o industrias. Este grupo de capítulos también brinda una buena referencia para cursos universitarios sobre "hombre y ambiente" o "ecología humana".

**Libro núm. 2.** Se recomienda para un curso de graduados en ecología de preparatoria, la parte 1 (capítulos 1 a 10) y los capítulos 15, 16 y 21 (un total de 13 capítulos) con la parte 2 y otros capítulos de la parte 3 como referencia para trabajo específico de campo y de laboratorio.

**Libro núm. 3.** Todo el libro (21 capítulos) es una referencia global sobre principios, ambiente y técnicas ecológicas. También es un texto para cursos de graduados.

Gran número de referencias cruzadas en todos los capítulos permiten empezar la lectura a cualquier nivel del libro, o seleccionar combinaciones diversas de capítulos, según las necesidades.

Como ocurría con las dos primeras ediciones, la actual debe mucho a mi hermano, Howard T. Odum. Sus contribuciones a la segunda edición, especialmente al capítulo 3 (Principios y conceptos relacionados con la

energía en sistemas ecológicos), se han conservado y ampliado. Sus originales enfoques sobre ecología de sistemas, ahora incorporados en un libro separado (ver H. T. Odum, 1971), se citan en diversos capítulos. También estoy en deuda con mi hijo, William E. Odum, por diversas ideas y por el empleo de sus datos no publicados. Sin la comprensión y el aliento de mi esposa Martha Ann, que me ha ayudado con las ilustraciones y el índice, nunca habría podido llevar a cabo la tarea de revisar una materia cuya amplitud está aumentando tan rápidamente. Agradezco profundamente el aliento que me proporcionó durante las tres ediciones de este libro Tyler Buchenau, director recientemente retirado de la Compañía W. B. Saunders. Los dirigentes de los departamentos de producción de Saunders han trabajado infatigablemente para poder llevar a cabo esta edición, a pesar de mis retrasos, mis salidas en falso y los cambios que he hecho en manuscritos y pruebas. Debo también gratitud a Gail McCord, Ann Young y Joseph Mahoney, de la Universidad de Georgia, por su colaboración en el manuscrito y en las pruebas.

Este libro es producto en gran parte de conceptos e investigaciones de estudiantes y colegas que han colaborado con el Instituto de Ecología de la Universidad de Georgia durante los últimos 25 años. Además de diversos capítulos y secciones, que llevan los nombres correspondientes, el trabajo de miembros del instituto y de exestudiantes se cita prácticamente en cada capítulo; las investigaciones que han publicado constituyen una parte impresionante de la bibliografía que hay al final de la obra. Nos es muy grato dedicar la tercera edición a los siguientes miembros del cuerpo directivo (pretéritos y actuales) y ex estudiantes:

Gary W. Barrett, Robert J. Beyers, Claude E. Boyd, U. Eugene Brady, Joel H. Braswell, Alicja Breymeyer, I. Lehr Brisbin, Paul R. Burkholder, Larry D. Caldwell, James L. Carmon, E. L. Cheatum, Edward Chin, David C. Coleman, Clyde E. Connell, G. Dennis Cooke, William B. Cosgrove, John W. Crenshaw, Jr.,

William H. Cross, D. A. Crossley, Jr., Rossiter H. Crozier, Armando A. de la Cruz, Michael D. Dahlberg, Howard E. Daugherty, Leslie B. Davenport, Jr., Robert Davis, Michael Dix, Richard Dugdale, Richard G. Eagon, Alfred C. Fox, Dirk Frankenberg, John B. Gentry, J. Whitfield Gibbons, Cameron E. Gifford, Frank B. Golley, C. Philip Goodyear, Robert W. Gorden, Robert E. Gordon, Albert G. Green, Jr., Carl W. Helms, David L. Hicks, Kinji Hogetsu, Milton N. Hopkins, Jr., James D. Howard, John H. Hoyt, Melvin T. Huish, Robert L. Humphries, Preston Hunter, Kermit Hutcheson, James J. Jenkins, Robert E. Johannes, A. Stephen Johnson, A. Sydney Johnson, Philip Johnson, David W. Johnston, Marvin P. Kahl, Herbert W. Kale II, Hiroya Kawanabe, Stephen H. King, Edward J. Kuenzle, George H. Lauff, Thomas L. Linton, Jack I. Lowe, Joseph J. Mahoney, Jr., R. Larry Marchinton, Frederick Marland, Timothy G. Marples, James A. Marsh, William H. Mason, Bernard S. Martof, J. Frank McCormick, Wayne McDifett, John T. McGinnis, Terry A. McGowan, Edward F. Menhinick, Jiro Mishima, Carl D. Monk, Syuiti Mori, Daniel J. Nelson, Robert P. Nicholls, Robert A. Norris, Howard D. Orr, Bernard C. Patten, William J. Payne, George A. Petrides, Gayther L. Plummer, Lawrence R. Pomeroy, Steven E. Pomeroy, Marvin M. Provo, Ernest E. Provost, H. Ronald Pulliam, Robert A. Rayotzkie, Robert J. Reimold, Mervin Reines, David T. Rogers, Jr., Berton Roffman, Lech Ryszkowski, Herbert H. Ross, Masako Satomi, Claire L. Schelske, James E. Schindler, Jay H. Schnell, Donald C. Scott, Homer F. Sharp, L. Roy Shenton, John L. Shibley, Alfred E. Smalley, Michael H. Smith, Allen D. Stovall, Wallace A. Tarpley, John M. Teal, James P. Thomas, Robert L. Todd, Elliot J. Tramer, J. Bruce Wallace, Kenneth L. Webb, Harold E. Welch, William J. Wiebe, Richard G. Wiegert, William K. Willard, Richard B. Williams, John E. Wood, y J. David Yount.

EUGENE P. ODUM  
*Athens, Georgia*

# Indice

## PARTE I CONCEPTOS Y PRINCIPIOS BASICOS ECOLOGICOS

### Capítulo 1

INTRODUCCION: OBJETO DE LA ECOLOGIA .....	1
1. La ecología, su relación con otras ciencias y su importancia para la civilización .....	1
2. Las subdivisiones de la ecología .....	4
3. Modelos .....	5

### Capítulo 2

PRINCIPIOS Y CONCEPTOS RELATIVOS AL ECOSISTEMA .....	6
1. Concepto del ecosistema .....	6
2. Control biológico del medio ambiente químico .....	23
3. La producción y la descomposición en la naturaleza .....	24
4. Homeostasia del ecosistema .....	35

### Capítulo 3

PRINCIPIOS Y CONCEPTOS RELATIVOS A LA ENERGIA EN LOS SISTEMAS ECOLOGICOS .....	37
1. Resumen de los conceptos básicos relacionados con la energía .....	37
2. El ambiente energético .....	41
3. Conceptos de la productividad .....	44
4. Cadenas de los alimentos, tejidos de los alimentos y niveles tróficos ...	68
5. Metabolismo y tamaño de los individuos .....	84
6. Estructura trófica y pirámides ecológicas .....	86
7. Resumen: la energía del ecosistema .....	92



*Capítulo 4*

**PRINCIPIOS Y CONCEPTOS RELATIVOS A LOS CICLOS BIOGEOQUIMICOS 94**

- 1. Esquemas y tipos básicos de ciclos biogeoquímicos ..... 94
- 2. Estudio cuantitativo de los ciclos biogeoquímicos ..... 101
- 3. El ciclo sedimentario ..... 108
- 4. Los ciclos de los elementos que no son esenciales ..... 110
- 5. Los ciclos de los elementos nutritivos orgánicos ..... 111
- 6. El ciclo de los elementos nutritivos en los trópicos ..... 112
- 7. Vías de renovación de ciclo ..... 113

*Capítulo 5*

**PRINCIPIOS RELATIVOS A LOS FACTORES LIMITATIVOS ..... 116**

- 1. "Ley" del mínimo, de Liebig ..... 116
- 2. "Ley" de la tolerancia de Shelford ..... 117
- 3. Concepto combinado de los factores limitativos ..... 120
- 4. Las condiciones de existencia como factores reguladores ..... 126
- 5. Breve resumen de factores físicos importantes cual factores limitativos ..... 128
- 6. Los indicadores ecológicos ..... 153

*Capítulo 6*

**PRINCIPIOS Y CONCEPTOS RELATIVOS A LA ORGANIZACION A NIVEL DE LA COMUNIDAD ..... 154**

- 1. El concepto de la comunidad biótica ..... 154
- 2. Clasificación al interior de la comunidad y concepto del predominio ecológico ..... 158
- 3. Análisis de la comunidad ..... 160
- 4. Diversidad de las especies en las comunidades ..... 163
- 5. Esquema en las comunidades ..... 169
- 6. Ecotonos y el concepto del efecto del borde ..... 174
- 7. Paleocología: la estructura de las comunidades en edades pasadas ... 175

*Capítulo 7*

**PRINCIPIOS Y CONCEPTOS CORRESPONDIENTES A LA ORGANIZACION A NIVEL DE LA POBLACION ..... 178**

- 1. Propiedades de los grupos de población ..... 178
- 2. Densidad de población e índices de abundancia relativa ..... 179
- 3. Conceptos básicos relativos al ritmo ..... 183
- 4. Natalidad ..... 185
- 5. Mortalidad ..... 188
- 6. Distribución de edades en la población ..... 193
- 7. El índice intrínseco de aumento natural ..... 198
- 8. Forma del crecimiento de la población y concepto de la capacidad de porte ..... 202
- 9. Fluctuaciones de población y las llamadas oscilaciones "cíclicas" ... 208
- 10. Regulación de la población y los conceptos de la acción independiente, o respectivamente dependiente, en el control de la misma ..... 216

11. Dispersión de la población .....	221
12. Corriente de energía de la población o bioenergética .....	223
13. Estructura de la población: tipos de distribución interna (dispersión) .....	226
14. Estructura de la población: la agregación y el principio de Allee ...	229
15. Estructura de la población: aislamiento y territorialidad .....	231
16. Clases de acción recíproca entre dos especies .....	233
17. Acciones recíprocas negativas: competencia entre especies .....	236
18. Interacciones negativas: depredación, parasitismo y antibiosis .....	244
19. Interacciones positivas: comensalismo, cooperación y mutualismo ...	253

*Capítulo 8*

LAS ESPECIES Y EL INDIVIDUO EN EL ECOSISTEMA .....	259
1. Los conceptos de hábitat y nicho ecológico .....	259
2. Los equivalentes ecológicos .....	263
3. Desplazamiento de carácter: simpatria y alopatria .....	266
4. La selección natural y las especiaciones alopátrica y simpátrica .....	267
5. La selección artificial: domesticación .....	269
6. Los relojes biológicos .....	272
7. Patrones de conducta básicos .....	274
8. Las conductas reguladora y compensadora .....	276
9. La conducta social .....	277

*Capítulo 9*

DESARROLLO Y EVOLUCION DEL ECOSISTEMA .....	278
1. La estrategia del desarrollo del ecosistema .....	278
2. El concepto del clímax .....	292
3. Importancia de la teoría del desarrollo del ecosistema para la ecología humana .....	296
4. Evolución del ecosistema .....	300
5. Coevolución .....	303
6. Selección de grupo .....	304

*Capítulo 10*

ECOLOGIA DE SISTEMAS: EL METODO DE LOS SISTEMAS Y LOS MODELOS MATEMATICOS EN ECOLOGIA .....	306
Introducción .....	306
1. El carácter de los modelos matemáticos .....	307
2. Los objetos de la construcción de modelos .....	307
3. La anatomía de los modelos matemáticos .....	309
4. Instrumentos matemáticos básicos en la construcción de modelos .....	311
5. Análisis de las propiedades del modelo .....	314
6. Métodos para el desarrollo de modelos .....	317

## PARTE 2 EL METODO DEL HABITAT

Introducción .....	325
--------------------	-----

*Capítulo 11*

ECOLOGIA DEL AGUA DULCE .....	326
1. Medio del agua dulce: clases y factores limitativos .....	326
2. Clasificación ecológica de los organismos de agua dulce .....	331
3. La biota del agua dulce; flora y fauna del agua dulce .....	333
4. Comunidades lénticas .....	334
5. Lagos .....	342
6. Estanques .....	348
7. Comunidades lóticas (de agua corriente) .....	349
8. Sucesión longitudinal en los ríos .....	354
9. Manantiales .....	355

*Capítulo 12*

ECOLOGIA MARINA .....	357
1. El medio marino .....	357
2. Biota marina .....	364
3. Zonación en el mar .....	364
4. Estudio cuantitativo del plancton .....	365
5. Comunidades del medio marino .....	368

*Capítulo 13*

ECOLOGIA DEL ESTUARIO .....	388
1. Definiciones y tipos .....	388
2. Biota y productividad .....	394
3. Potencial de producción de alimento .....	398
4. Resumen .....	400

*Capítulo 14*

ECOLOGIA TERRESTRE .....	400
1. Medio terrestre .....	400
2. Biota terrestre; regiones biogeográficas .....	401
3. Estructura general de las comunidades terrestres .....	403
4. El subsistema del suelo .....	407
5. El subsistema de la vegetación .....	413
6. Los permeantes del medio terrestre .....	416
7. Distribución de las comunidades terrestres principales; los biomas ....	418

## PARTE 3 APLICACIONES Y TECNOLOGIA

Introducción .....	446
--------------------	-----

*Capítulo 15*

RECURSOS .....	448
1. Conservación de los recursos naturales en general .....	448
2. Los recursos minerales .....	451

3. Agricultura y silvicultura .....	453
4. Aprovechamiento del medio silvestre .....	455
5. Administración del agua .....	458
6. Administración de los grandes pastos .....	460
7. Desalinización y modificación meteorológica .....	462
8. Aprovechamiento del suelo .....	463

### Capítulo 16

CONTAMINACION E HIGIENE AMBIENTAL .....	475
1. El costo de la contaminación .....	476
2. Las clases de contaminación .....	477
3. Las fases del tratamiento de desechos .....	478
4. La estrategia del aprovechamiento y el control de desechos .....	482
5. La vigilancia de la contaminación .....	486
6. Derecho ambiental .....	487
7. Algunas áreas de problemas .....	489

### Capítulo 17

ECOLOGIA DE LA RADIACION.....	496
1. Resumen de conceptos y terminología nucleares de importancia ecológica .....	496
2. Radiosensibilidad comparada .....	501
3. Efectos de la radiación a nivel del ecosistema .....	503
4. El destino de los radionúclidos en el medio .....	505
5. Problema de la precipitación radiactiva .....	509
6. Eliminación de los materiales de desecho .....	511
7. Investigación radioecológica futura .....	514

### Capítulo 18

LA SENSIBILIDAD A DISTANCIA COMO INSTRUMENTO PARA EL ESTUDIO Y LA ADMINISTRACION DE ECOSISTEMAS .....	514
<i>Por Philip L. Johnson</i>	
1. Bases físicas para la sensibilidad a distancia .....	515
2. El procedimiento de la extracción de información .....	519
3. El papel de la sensibilidad a distancia en la investigación ecológica ...	524

### Capítulo 19

PERSPECTIVAS EN ECOLOGIA MICROBIANA .....	532
<i>Por William J. Wiebe</i>	
1. Una breve historia .....	533
2. La cuestión de los números .....	533
3. La cuestión de la identificación .....	538
4. La cuestión de la ejecución .....	539
5. La cuestión de la velocidad de la función .....	540
6. Resumen .....	547

*Capítulo 20*

ECOLOGIA DEL VUELO ESPACIAL .....	547
<i>Por G. Dennis Cooke</i>	
1. Tipos de sistemas que posibilitan la vida .....	548
2. Exobiología .....	558
Resumen .....	559

*Capítulo 21*

HACIA UNA ECOLOGIA HUMANA .....	560
1. Resumen histórico .....	561
2. La ecología de la población del hombre .....	564
3. Los elementos de una ecología humana aplicada .....	567
 BIBLIOGRAFIA .....	 569
 INDICE ALFABETICO .....	 619

# CONCEPTOS Y PRINCIPIOS BASICOS ECOLOGICOS

---

## Capítulo 1

### Introducción: objeto de la ecología

#### 1. LA ECOLOGIA, SU RELACION CON OTRAS CIENCIAS Y SU IMPORTANCIA PARA LA CIVILIZACION HUMANA

En forma práctica, el hombre se ha interesado por la ecología desde los primeros tiempos de su historia. En la sociedad primitiva cada individuo necesitaba tener un conocimiento preciso, para subsistir, de su medio ambiente, esto es, de las fuerzas de la naturaleza y de las plantas y los animales que lo rodeaban. De hecho, la civilización empezó cuando aprendió el hombre a servirse del fuego y de otros instrumentos para modificar su medio. Y sigue siendo necesario para la humanidad conjunta, o le es tal vez más necesario que nunca, poseer un conocimiento inteligente del medio en que vivimos, para que nuestra complicada civilización subsista, puesto que las "leyes fundamentales de la naturaleza" no han sido en modo alguno derogadas, sino que han cambiado simplemente, a medida que ha ido aumentando la población del mundo, su grado de complicación y sus relaciones cuantitativas y que la capacidad del hombre de alterar su medio ambiente se ha ensanchado.

Al igual que todas las demás fases del saber, la ciencia de la ecología ha tenido, en el curso de su historia registrada, un desarrollo gradual aunque espasmódico. Las obras de Hipócrates, Aristóteles y otros filósofos de la cultura griega contienen material que es claramente de carácter ecológico. Sin embargo, los griegos no tuvieron una palabra para designarla por su nombre propio. La palabra "ecología" es de acuñación reciente y fue propuesta por vez primera por el biólogo alemán Ernst Haeckel, en

1869. Antes de esto, muchos de los grandes hombres del renacimiento biológico de los siglos XVIII y XIX habían contribuido al tema, pese a que la designación de "ecología" no se utilizara todavía. Por ejemplo, Anton van Leeuwenhoek, más conocido como precursor microscopista de principios de los años setecientos, fue precursor también en el estudio de las "cadenas de alimentos" y de la "reglamentación de la población" (véase Egerton, 1968), dos áreas importantes de la ecología moderna. En cuanto al campo particular aceptado de la biología, la ciencia de la ecología data de alrededor de 1900, y no es sino en el decenio pasado que el término ha pasado a formar parte del vocabulario general. Actualmente, todo el mundo se da perfecta cuenta de que las ciencias ambientales constituyen instrumentos indispensables para crear y mantener la calidad de la civilización humana. En consecuencia, la ecología se está convirtiendo rápidamente en la rama de la ciencia más importante para la vida cotidiana de todo hombre, mujer y niño.

La palabra ecología deriva del vocablo griego *oikos*, que significa "casa" o "lugar donde se vive". En sentido literal, la ecología es la ciencia o el estudio de los organismos "en su casa", esto es, en su medio. Por lo regular, la ecología se define como el estudio de las relaciones de los organismos o grupos de organismos con su medio, o la ciencia de las relaciones que ligan los organismos vivos a su medio. Como quiera, sin embargo, que la ecología se ocupa especialmente de la biología de *grupos* de organismos y de procesos *funcionales* en la tierra, en los mares y en el agua

dulce, está más en consonancia con el concepto moderno definir la ecología como el estudio de la estructura y la función de la naturaleza en el bien entendido de que el hombre forma parte de esta. Una de las definiciones del *Webster's Unabridged Dictionary* parece particularmente apropiada en relación con los últimos decenios del siglo XX, a saber: "la totalidad o el tipo de las relaciones entre los organismos y su medio ambiente". A la larga, la mejor definición de cualquier campo amplio de estudio sea tal vez la más corta y menos técnica, como, por ejemplo, "biología del medio".

Hasta aquí por lo que se refiere a las definiciones. Para comprender el objeto de la ecología, hay que considerarla en relación con otras ramas de la biología y con otras ciencias en general. En el estado actual de especialización de las actividades humanas, las conexiones necesarias entre campos diversos resultan a menudo oscurecidas por la gran cantidad de conocimientos en cada uno de ellos (y algunas veces también, hay que admitirlo, por los cursos estereotipados de las escuelas superiores). En el otro extremo, en cambio, casi cada campo del saber puede definirse con tal amplitud que abarque un margen enorme de material de estudio. Por consiguiente, las "áreas" especializadas han de tener límites concretos, aun si estos resultan un tanto arbitrarios y están sujetos a desplazarse de cuando en cuando.

Un cambio en su extensión ha sido particularmente notable en el caso de la ecología a medida que ha aumentado la atención general del público con respecto a la materia. En efecto, para muchos, "ecología" significa actual-

mente "la totalidad del individuo y el medio". Pero examinemos antes la posición académica más tradicional de la ecología en la familia de las ciencias.

Veamos por el momento las divisiones de la biología, "la ciencia de la vida". Cortamos tradicionalmente la "torta de varias capas" de la biología, por así decir, en pequeñas porciones, de dos modos distintos, como puede verse en la figura 1-1. En efecto, podemos dividirla "horizontalmente" en lo que suele designarse como divisiones "básicas", porque se ocupan de los fundamentos comunes a todas las formas de vida, o no se limitan, cuando menos, a determinados organismos. La morfología, fisiología, genética, ecología y embriología son ejemplos de tales divisiones. Pero podemos también dividir la torta "verticalmente" en lo que cabe designar como divisiones "taxonómicas", esto es, en divisiones que se ocupan de la morfología, fisiología, ecología, etc., de clases específicas de organismos. La zoología, botánica y bacteriología son grandes divisiones de esta clase, en tanto que la psicología, protozoología, micología, entomología, ornitología, etc., son divisiones que se ocupan de grupos más limitados de organismos. Así, pues, la ecología es una división básica de la biología y, como tal, es, asimismo, parte integrante de todas y cada una de las divisiones taxonómicas. Los dos métodos resultan útiles. En efecto, es a menudo muy conveniente limitar el trabajo a determinados grupos taxonómicos, porque clases distintas de organismos requieren métodos de estudio diferentes (no podemos estudiar las águilas con los mismos

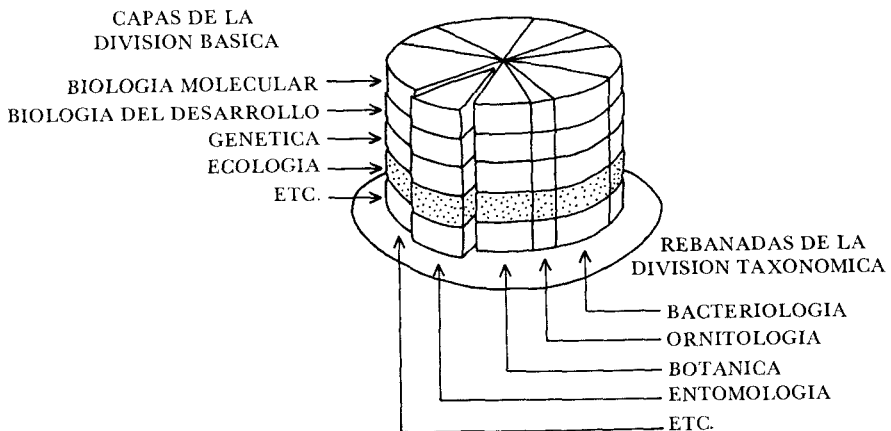


FIG. 1-1. La "torta de varias capas" de la biología, con las divisiones "básicas" (horizontales) y "taxonómicas" (verticales).

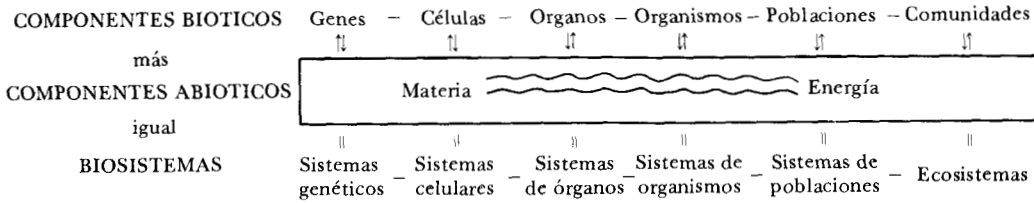


FIG. 1-2. Niveles de espectro de organización. La ecología se centra en la porción del espectro a mano derecha, esto es, en los niveles de organización, de los organismos a los ecosistemas.

métodos empleados para estudiar bacterias), y porque algunos grupos son mucho más importantes o interesantes para el hombre, ya sea desde el punto de vista económico o de cualquier otro, que los demás. En última instancia, sin embargo, hay que delimitar y verificar principios unificadores, para que el campo de estudio pueda calificarse como "básico". Constituye el objeto de la parte primera de este libro delinear brevemente este aspecto de la ecología.

Tal vez la mejor manera de delimitar la ecología moderna consiste en considerarla en términos del concepto de los *niveles de organización* vistos como una especie de "espectro biológico", como puede verse en la figura 1-2. Los de comunidad, población, organismo, órgano, célula y gene son términos extensamente utilizados para varios niveles bióticos importantes, dispuestos en arreglo jerárquico, de grande a pequeño, en la figura 1-2. La acción recíproca con el medio físico (energía y materia) a cada nivel produce sistemas funcionales característicos. Por *sistema* entendemos exactamente lo que el *Webster's Collegiate Dictionary* define como "elementos de interacción e interdependencia regulares que forman un todo unificado". Los sistemas que contienen elementos vivos (sistemas biológicos o biosistemas) pueden concebirse a cualquier nivel en la jerarquía ilustrada en la figura 1-2, o en cualquier posición intermedia, conveniente o práctica para el análisis. Por ejemplo, podríamos considerar no sólo sistemas de genes, sistemas de órganos, etc., sino también los sistemas de parásitos como niveles intermedios entre población y comunidad.

La ecología se ocupa en gran parte del extremo derecho de este espectro, esto es, de los niveles más allá del nivel del organismo. En ecología, el término *población*, acuñado inicialmente para designar un grupo de personas, se ha ampliado hasta incluir grupos de individuos de cualquier clase de organismo. En forma

análoga, el término *comunidad* incluye en el sentido ecológico (lo que se designa a menudo como "comunidad biótica") todas las poblaciones que habitan un área determinada. La comunidad y el ambiente inerte funcionan juntos como un sistema ecológico o un *ecosistema*. *Biocoenosis* y *biogeocoenosis*, términos de uso frecuente en las literaturas europea y rusa, son equivalentes de modo general a comunidad y ecosistema respectivamente. El sistema biológico mayor y más aproximadamente autosuficiente que conocemos se designa a menudo como *biosfera* o *ecosfera*, que incluye todos los organismos vivos de la tierra que actúan recíprocamente con el medio físico como un todo, de modo que se mantenga un sistema de estado fijo intermedio en el flujo de energía entre la alta contribución de energía del sol y el sumidero térmico del espacio.

Importa observar que no se han indicado líneas precisas o rupturas en el "espectro" \* anterior, ni siquiera entre los organismos y la población. Toda vez que al ocuparnos del hombre y de animales superiores estamos acostumbrados a pensar en el individuo como última unidad, la idea de un espectro continuo podrá parecer extraña a primera vista. Sin embargo, desde los puntos de vista de la interdependencia, de las relaciones recíprocas y de la supervivencia, no puede haber solución brusca de continuidad en lugar alguno de la línea. El organismo individual, por ejemplo, no puede sobrevivir por mucho tiempo sin su población, del mismo modo que tampoco el mundo del órgano podría subsistir por mucho tiempo sin su organismo. Y en forma análoga, la comunidad no puede existir sin la circulación de materiales y la corriente de energía en el ecosistema.

\* De hecho, el espectro de los "niveles" puede extenderse en teoría infinitamente en ambas direcciones, lo mismo que el espectro de radiación o que una escala logarítmica.



Una de las razones que llevan a disponer los niveles de organización horizontalmente en lugar de verticalmente está en insistir en que a la larga ningún nivel es más importante o menos importante, o más o menos digno de estudio científico que cualquier otro. Sin duda, algunos atributos se van haciendo obviamente más complejos y variables a medida que procedemos de derecha a izquierda, pero constituye un hecho a menudo inadvertido el que otros atributos se van haciendo menos complejos y menos variables a medida que procedemos de la unidad pequeña a la mayor. Toda vez que operan a lo largo de la línea mecanismos homeostáticos, esto es, frenos y equilibrios, fuerzas y contrafuerzas, se produce cierta cantidad de integración a medida que unidades más pequeñas funcionan dentro de unidades mayores. Por ejemplo, la velocidad de la fotosíntesis de una comunidad forestal es menos variable que la de los individuos o las especies dentro de la comunidad, porque podrá ocurrir que cuando un individuo o una especie se hagan más lentos, otros, en cambio, se aceleren en forma que resulte compensadora. Si consideramos las características únicas que se desarrollan en cada nivel, no hay razón alguna para suponer que algún nivel sea más difícil o más fácil de estudiar cuantitativamente que otro. Por ejemplo, el crecimiento y el metabolismo pueden estudiarse eficazmente al nivel celular o al nivel del ecosistema, utilizando una tecnología y unidades de medida de orden distinto de magnitud. Por otra parte, los hallazgos a cualquier nivel ayudan en el estudio de otro, pero no explican nunca por completo, con todo, lo que ocurre en este. Constituye esto un punto importante, porque algunas personas sostienen en ocasiones que no tiene objeto tratar de trabajar con poblaciones y comunidades complejas mientras no se hayan comprendido totalmente todavía las unidades más pequeñas. Si esta idea se llevara a su extremo lógico, todos los biólogos se concentrarían en un solo nivel, el celular, por ejemplo, hasta resolver todos los problemas del mismo, pasando luego al estudio de los tejidos y los órganos. De hecho, este criterio se siguió de modo muy general, hasta que los biólogos descubrieron que cada nivel poseía características que el conocimiento del nivel inmediatamente inferior sólo explicaba en parte. En otros términos, no todos los atributos de un nivel superior se dejan predecir si conocemos solamente las propiedades del nivel inferior. En efecto, del mis-

mo modo que las propiedades del agua no se dejan predecir si sólo conocemos las propiedades del hidrógeno y el oxígeno, así tampoco pueden predecirse, a partir del conocimiento de poblaciones aisladas, las características de los ecosistemas; hay que estudiar, antes bien, tanto el bosque (esto es, el conjunto) como los árboles (esto es, las partes). Feibleman ha llamado en 1954 esta importante generalización la "teoría de los niveles integrantes".

En resumen, el principio de la *integración funcional que comprende propiedades complementarias a medida que crece la complicación de la estructura* es uno de los principios particularmente importantes que el ecólogo debe retener. Los progresos en materia de tecnología han hecho posible en los últimos diez años tratar cuantitativamente con sistemas grandes y complejos, como los ecosistemas. La metodología de los rastreadores, la química de masa (espectrometría, colorimetría, cromatografía, etc.), sensibilidad a distancia, control automático, modelado matemático y la tecnología de la computadora proporcionan los instrumentos. Sin duda, la tecnología es un arma de doble filo; puede ser el medio de comprender la totalidad del individuo y la naturaleza, o de destruirlos.

## 2. LAS SUBDIVISIONES DE LA ECOLOGIA

Por lo que se refiere a las subdivisiones, la ecología suele dividirse corrientemente en *autecología* y *cinecología*. La *autecología* se ocupa del estudio del organismo o de la especie individuales. Por lo regular se concede importancia a las historias y los comportamientos biológicos como medios de adaptación al mundo circundante. Y la *cinecología* se ocupa del estudio de grupos de organismos que están asociados unos con otros formando una unidad. Así, por ejemplo, si se efectúa un estudio de la relación de un roble blanco (o de los robles blancos en general), o bien de un tordo silvestre (o de los tordos silvestres en general) a sus respectivos medios, el estudio será de carácter autecológico; pero si el estudio se refiriera al bosque en el que viven el roble blanco o el tordo silvestre, entonces el trabajo será de carácter cinecológico. En el primer caso, la atención se centra estrictamente en algún organismo particular, con el propósito de indagar cómo se adapta al cuadro ecológico general de modo análogo a aquel en que concentraríamos acaso nuestra atención en un objeto

particular de un cuadro pictórico. Y en el segundo caso se considera el cuadro en su conjunto, de manera parecida a como examinaríamos su disposición general.

Para los fines de este libro, el objeto de la ecología se divide de tres modos. En la parte 1, los capítulos están dispuestos según los niveles del concepto de organización, tal como se ha examinado en la sección anterior. Partiremos del ecosistema, puesto que este es el nivel del que en última instancia habremos de ocuparnos, y consideraremos luego sucesivamente las comunidades, poblaciones, especies y los organismos individuales. Luego volveremos al nivel del ecosistema, para estudiar desarrollo, evolución y modelado de la naturaleza.

En la parte 2, el tema está dividido según la clase de medio ambiente o hábitat, esto es, en ecología del agua dulce, ecología marina y ecología terrestre. Aunque los principios básicos sean los mismos, las clases de organismos, las relaciones recíprocas con el individuo y los métodos de estudio podrán ser, con todo, totalmente distintos en relación con medios distintos. La subdivisión según el hábitat es indicada asimismo como preparación para excursiones de estudios y para la presentación de datos descriptivos de la biota.

En la parte 3 se consideran aplicaciones, según subdivisiones como las de "recursos naturales", "contaminación", "viaje en el espacio" y "ecología humana aplicada", con objeto de relacionar principios básicos con problemas.

Al igual que la biología en general, cabe subdividir también la ecología siguiendo un criterio taxonómico como, por ejemplo, ecología vegetal, ecología de los insectos, ecología de los microbios y ecología de los vertebrados. La orientación dentro de un grupo taxonómico reducido es ventajosa, toda vez que la atención se centra en tal caso en los rasgos único o especial en la ecología del grupo considerado, así como en el desarrollo de métodos detallados. En términos generales, los problemas relativos únicamente a grupos reducidos quedan fuera del objeto del presente texto, puesto que se les estudia mejor después de haber delineado los principios generales.

Las subdivisiones son útiles en ecología, lo mismo que en cualquier otra ciencia, porque facilitan el estudio y la comprensión y sugieren al propio tiempo medios apropiados de especialización dentro del campo de estudio.

Del breve examen de esta sección, vemos que podríamos concentrarnos en los procesos,

niveles, medios u organismos y tener oportunidades iguales de hacer contribuciones útiles a la comprensión general de la biología del medio ambiente.

### 3. MODELOS

El modelo es una formulación que imita un fenómeno del mundo real y por medio del cual podemos efectuar predicciones. En su forma más sencilla, los modelos pueden ser verbales o gráficos (esto es, libres). En último término, sin embargo, si las predicciones cuantitativas han de ser razonablemente buenas, los modelos han de ser estadísticos y matemáticos (esto es, formales). Por ejemplo, la formulación matemática que refleja los cambios que tienen lugar en una población de insectos, y mediante la cual pudieran predecirse cifras de la población en un momento determinado, se consideraría como un modelo biológicamente útil.

Y si la población en cuestión es una especie pestífera, el modelo podría resultar además económicamente importante.

Las operaciones de los modelos con computadora permiten predecir resultados probables a medida que se cambian parámetros en el modelo, se añaden nuevos o se quitan los anteriores. En otros términos: la formulación matemática puede a menudo "sintonizarse" mediante operaciones de computadora, de modo que resulte mejorada la "adaptación" al fenómeno del mundo real. Y ante todo, los modelos son extraordinariamente útiles como resúmenes de lo que comprendemos acerca del modelado de la situación y sirven, por consiguiente, para delimitar aspectos que necesitan nuevos o mejores datos o principios nuevos. Cuando un modelo no funciona, esto es, cuando proporciona un reflejo deficiente del mundo real, las operaciones de computadora pueden suministrar a menudo indicios acerca de las mejoras o los cambios necesarios. Una vez que el modelo ha demostrado ser un buen reflejo, las oportunidades de experimentación son ilimitadas, puesto que podemos introducir nuevos factores o perturbaciones y ver cómo afectarían el sistema.

Contrariamente a lo que suponen muchos escépticos, cuando se trata de modelar una naturaleza complicada, la información acerca de sólo un número relativamente pequeño de variables constituye a menudo una base suficiente para modelos eficaces, porque es el

caso que los "factores clave" o los "factores integrantes" (como los que se examinaron en la sección 2 de este capítulo introductor) dominan o controlan con frecuencia un porcentaje importante de la actividad. Watt, por ejemplo, dice en 1963: "No necesitamos en modo alguno una enorme cantidad de información acerca de muchísimas variables para construir modelos matemáticos reveladores de la dinámica de una población." Cuando subimos al nivel de la naturaleza conjunta, o del ecosistema, este principio debería seguir siendo válido, a condición que las formulaciones utilizadas en el modelo se transporten asimismo a dicho nivel. En resumen, no se supone que los modelos sean copias exactas del mundo real, sino simplificaciones que revelen los procesos clave necesarios para la predicción.

En los capítulos que siguen en la Parte 1 de este libro, los párrafos encabezados por la palabra "Enunciado" son efectivamente modelos "verbales" del principio ecológico en cuestión. En muchos casos presentaremos también modelos gráficos o de circuito y, en algunos, se incluyen formulaciones matemáticas simplificadas para aclarar relaciones cuantitativas. Una introducción a los procedimientos empleados en el modelado matemático se presenta como capítulo final de la Parte 1 bajo el título de "Ecología de Sistemas". La mayor parte de lo que este texto intenta proporcionar son los principios, las simplificaciones y las abstracciones que debemos deducir del mundo real de la naturaleza antes de poder siquiera empezar a construir un modelo matemático del mismo.

## Capítulo 2

# Principios y conceptos relativos al ecosistema

### 1. CONCEPTO DEL ECOSISTEMA

#### Enunciado

Los organismos vivos y su ambiente inerte (abiótico) están inseparablemente ligados y actúan recíprocamente entre sí. Cualquier unidad que incluya la totalidad de los organismos (esto es, la "comunidad") de un área determinada que actúan en reciprocidad con el medio físico de modo que una corriente de energía conduzca a una estructura trófica, una diversidad biótica y a ciclos materiales (esto es, intercambio de materiales entre las partes vivas y las inertes) claramente definidos dentro del sistema es un sistema ecológico o *ecosistema*. [Desde un punto de vista] trófico (de *trophe* = alimento), el ecosistema tiene dos componentes (que por lo regular suelen estar parcialmente separados en el espacio y el tiempo), a saber: un *componente autotrófico* (autotrófico = que se nutre a sí mismo), en el que predominan la fijación de energía de la luz, el empleo de sustancias inorgánicas simples, y la

construcción de sustancias complejas, y un *componente heterotrófico* (heterotrófico = que es alimentado por otros), en el que predominan el empleo, la readaptación y la descomposición de materiales complejos. Resulta útil para fines descriptivos reconocer los siguientes elementos como constitutivos de: 1) *substancias inorgánicas* (C, N, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, etc.) que intervienen en los ciclos de materiales; 2) *compuestos orgánicos* (proteínas, hidratos de carbono, lípidos, sustancias húmicas, etc.) que enlazan lo biótico y lo antibiótico; 3) *régimen climático* (temperatura y otros factores físicos); 4) *productores*, organismos autotróficos, en gran parte plantas verdes, capaces de elaborar alimentos a partir de sustancias inorgánicas; 5) *consumidores* (o macroconsumidores), esto es, organismos heterotróficos, sobre todo animales, que ingieren otros organismos o materia orgánica formada por partículas, y 6) *desintegradores* (microconsumidores, sáprobos o saprófitos), organismos heterotróficos, sobre todo bacterias y hongos, que desintegran los compuestos complejos de protoplasmas muertos,

absorben algunos de los productos de descomposición y liberan sustancias simples susceptibles de ser utilizadas por los productores juntamente con sustancias orgánicas, que proporcionarán acaso fuentes de energía o podrán ser inhibitoras o estimuladoras para otros componentes bióticos del ecosistema. Los párrafos de 1 a 3, inclusive, comprenden los componentes abióticos, y los núms. 4 a 6 constituyen la *biomasa* (= peso vivo).

Otra subdivisión útil en dos categorías sugerida por Wiegert y Owens (1970) es como sigue: *biófagos*, organismos que consumen otros organismos vivos, y *saprófagos*, organismos que se alimentan de materia orgánica muerta. Según se explicará a continuación, esta clasificación tiene en cuenta el lapso de tiempo entre el consumo de materia viva y de materia muerta.

Desde el punto de vista funcional, un ecosistema puede analizarse apropiadamente en términos de lo siguiente: 1) de los circuitos de energía; 2) de las cadenas de alimentos; 3) de los tipos de diversidad en tiempo y espacio; 4) de los ciclos nutricios (biogeoquímicos); 5) del desarrollo y la evolución, y 6) del control (cibernética).

El ecosistema es en ecología la unidad funcional básica, porque incluye tanto organismos (comunidades bióticas) como un ambiente abiótico, cada uno de los cuales influye sobre las propiedades del otro, siendo necesarios ambos para la conservación de la vida tal como la tenemos en la tierra. Un lago es un ejemplo de ecosistema.

### Explicación

Toda vez que ningún organismo puede subsistir por sí mismo o sin un medio ambiente, nuestro primer principio podrá ocuparse perfectamente del aspecto de la "relación recíproca" y del principio de "integridad" que forman parte de nuestra definición básica de la ecología en el capítulo 1, sección 1. El término de ecosistema fue propuesto primero por el ecólogo inglés A. G. Tansley, en 1935, pero el concepto no es, por supuesto, en modo alguno tan reciente. En efecto, alusiones a la idea de la unidad de los organismos y el medio ambiente (así como de la del hombre y la naturaleza) pueden encontrarse en la historia escrita tan atrás como se nos antoje mirar. Sin embargo, no fue hasta fines del siglo XIX que empezaron a aparecer definiciones formales

y, en forma curiosa, paralelamente en la literatura ecológica americana, europea y rusa. Así, por ejemplo, Karl Mobius escribía en 1877 (en alemán) acerca de la comunidad de organismos en un arrecife de ostras como de una "biocoenosis" y, en 1887, el americano S. A. Forbes escribió su ensayo clásico sobre el lago como "microcosmo". El ecólogo precursor ruso V. V. Dokuchaev (1846-1903) y su principal alumno G. F. Morozov (que se especializó en la ecología del bosque)\* destacaron mucho el concepto de la "biocoenosis", término que los ecólogos rusos ampliaron luego en "geobiocoenosis" (véase Sukachev, 1944). Así, pues, cualquiera que fuera el medio (de agua dulce, marino o terrestre), los biólogos empezaron a reflexionar deliberadamente, a fines del siglo pasado y principios del presente, en la idea de la unidad de la naturaleza. Algunos otros términos que se han utilizado para expresar el punto de vista holístico son los de holocoen (Friederichs, 1930), biosistema (Thienemann, 1939) y cuerpo bioenert (Vernadsky, 1944). Como ya se indicó en el capítulo 1 (página 3), *ecosistema* es, como cabría esperar, el término preferido en inglés, en tanto que *biogeocoenosis* (o *geobiocoenosis*) es el que prefieren los autores de idiomas germánicos o eslavos. Algunos autores han intentado efectuar una distinción entre las dos palabras, pero, por lo que se refiere a este libro, los dos se consideran como sinónimos. "Ecosistema" posee la gran ventaja de ser una palabra corta y de fácil asimilación en cualquier idioma.

El concepto del ecosistema es y debe ser vasto, siendo su principal función en el pensamiento ecológico la de subrayar las relaciones forzosas, la interdependencia y las relaciones causales, esto es, el acoplamiento de componentes para formar unidades funcionales. Un corolario de esto es que, puesto que las partes son inseparables, desde el punto de vista funcional, del todo, el ecosistema es el nivel de organización biológica más apropiado para la aplicación de las técnicas de análisis de sistemas, sujeto del que nos ocuparemos en el capítulo 10.

\* La obra principal de Dokuchaev, reimpressa en Moscú en 1948, fue *Uchenie o zonax prirody* (Enseñanza acerca de las zonas de la naturaleza). El libro principal de Morozov es *Uchenie o lese* (Enseñanza acerca de los bosques). Agradecemos al Dr. Roman Jakobson, profesor de idiomas eslavos en la Universidad de Harvard, la información sobre estas dos obras, poco conocidas en los Estados Unidos.

Los ecosistemas pueden concebirse y estudiarse en diversos tamaños. Un estanque, un lago, una extensión de bosque, inclusive un cultivo de laboratorio (microecosistema) proporcionarán acaso una unidad apropiada de estudio.

A condición que los componentes principales estén presentes y operen juntos para producir alguna clase de estabilidad funcional, siquiera durante breve tiempo, el conjunto podrá considerarse como un ecosistema. Un charco temporal, por ejemplo, constituye un ecosistema perfectamente definido, con organismos y procesos característicos, pese a que su existencia activa esté limitada a un periodo breve de tiempo. Las consideraciones prácticas que intervienen en la delimitación y la clasificación de los ecosistemas se examinarán más adelante.

Una de las características universales de todos los ecosistemas, ya sean terrestres, de agua dulce o marinos, o tanto si están administrados por el hombre (agricultura, etc.) como no, es la acción recíproca de los elementos autotróficos y heterotróficos entre sí, tal como se ha expuesto en el enunciado. Con mucha frecuencia, estas funciones están parcialmente separadas en el espacio, por cuanto están estratificadas una sobre otra, teniendo lugar el mayor metabolismo autotrófico en la capa superior del "cinturón verde", donde se dispone de energía lumínica, y ocurriendo el metabolismo heterotrófico más intenso en el "cinturón pardo", abajo, en el que la materia orgánica se acumula en los suelos y sedimentos. Por otra parte, las funciones básicas están también parcialmente separadas en el tiempo, por cuanto puede darse un plazo considerable en el empleo heterotrófico de los productos de los organismos autotróficos. Por ejemplo, la fotosíntesis predomina en la bóveda del ecosistema de un bosque. Ahora bien, solamente una parte, y aun a menudo una parte muy pequeña, del producto de la fotosíntesis es utilizada inmediatamente y directamente por la planta y por los herbívoros y parásitos que se alimentan de follaje y de la madera tierna; una buena parte del material sintetizado (en forma de hojas, madera y alimento almacenado en semillas y raíces) acaba llegando a la cama de desechos y al suelo, los cuales constituyen juntos un sistema heterotrófico perfectamente definido.

Esta separación en espacio y tiempo conduce a una clasificación conveniente de los circuitos de energía en: 1) circuito de *pastoreo*, en el que el término *pastoreo* se refiere al consumo

directo de plantas vivas o partes de plantas, y 2) circuito del *detritus orgánico*, que comprende la acumulación y descomposición de materiales muertos. El término *detritus* (= producto de desintegración, del latín *deterere*, desgastar) está tomado de la geología, en donde se le utiliza tradicionalmente para designar los productos de la desintegración de las rocas. Tal como se emplea en este texto, "detritus" se refiere, a menos que se indique otra cosa, a toda la materia orgánica en partículas que se produce en la descomposición de organismos muertos. *Detritus* parece el más apropiado de diversos términos que se han propuesto para designar este eslabón importante entre los mundos vivo e inorgánico (véase Odum y de la Cruz, 1963). Hablaremos más extensamente de los circuitos de energía en el próximo capítulo, pero convendrá tal vez echar ya una mirada preliminar, en este lugar, a la figura 3-8, pág. 71.

La división ulterior del ecosistema en seis "componentes" y seis "procesos" (tal como se enumeran en el Enunciado) proporciona una clasificación ecológica conveniente, aunque algo arbitraria, en la que los primeros destacan la estructura y los segundos la función. Si bien se requieren a menudo métodos distintos para delinear la estructura, por una parte, y medir las proporciones de función, por la otra, el objetivo final del estudio es, a cualquier nivel de la organización biológica, comprender las relaciones entre estructura y función. Los ocho capítulos que siguen están dedicados a esta tarea, en relación con los niveles ecológicos.

Los componentes abióticos que limitan y controlan los organismos se examinarán en detalle en el capítulo 5, y el papel de los organismos en el control del medio abiótico se verá más adelante en este capítulo. A título de principio general podemos señalar que, desde el punto de vista funcional, las partes vivas y las partes no vivas de los ecosistemas están tan entrelazadas en la textura de la naturaleza, que resulta difícil separarlas (de ahí las clasificaciones operativas que no hacen una distinción estricta entre biótico y abiótico). La mayoría de los elementos vitales (C, H, O, N, P, etc.) y de los compuestos orgánicos (hidratos de carbono, proteínas, lípidos, etc.) se encuentran ambos no sólo dentro y fuera de los organismos vivos, sino que se hallan en un estado de flujo constante entre estados vivos y no vivos. Hay algunas sustancias, sin

embargo, que parecen ser exclusivas de uno u otro estado. El material de reserva de alta energía ATP (trifosfato de adenosina), por ejemplo, sólo se encuentra al interior de las células vivas (o su existencia fuera es, al menos, muy transitoria), en tanto que las *substancias húmicas*, que son productos finales resistentes de la descomposición (véase p. 30), no se encuentran nunca en las células, pese a que sean un componente importante y característico de todos los ecosistemas. Otros complejos bióticos clave, como el material genético DNA (ácido dioxirribonucleico) y las clorofilas, se encuentran ambos dentro y fuera de los organismos, pero se hacen no funcionales fuera de la célula. Según veremos más adelante, la medición cuantitativa de ATP, humus y cloro-

fila sobre una base de área o de volumen proporciona índices de biomasa, descomposición y producción respectivamente.

Pueden concebirse los tres componentes vivos (productores, fagótrofos y saprótrofos) como los tres "reinos funcionales de la naturaleza", puesto que se basan en el tipo de nutrición y la fuente de energía utilizados. Estas categorías ecológicas no deben confundirse, con todo, con los reinos taxonómicos, pese a que existan entre ellos ciertos paralelismos, según lo ha señalado Whittaker (1969) y puede verse en la figura 2-1. En el arreglo de Whittaker de los fila en un "árbol de familia" evolutivo, los tres tipos de nutrición se encuentran en la Monera y la Protista, en tanto que las tres ramas superiores, esto es,

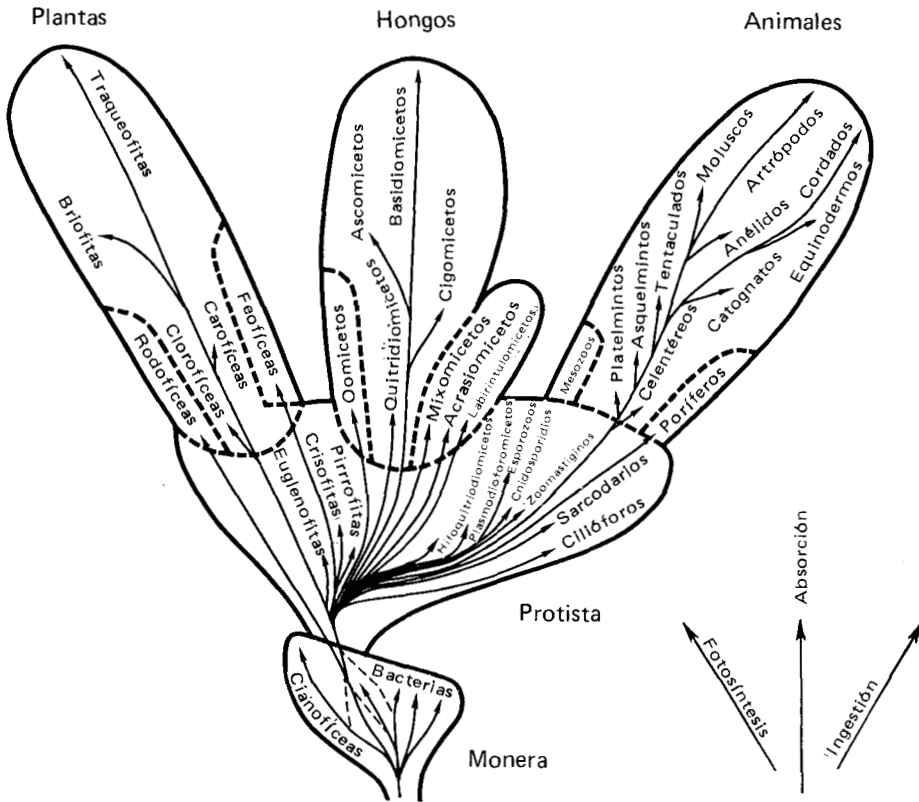


FIG. 2-1. Sistema de cinco reinos basado en tres niveles de organización: el procariótico (reino Monera), el eucariótico unicelular (reino Protista) y el eucariótico multicelular y multinucleado. En cada nivel hay divergencia con respecto a tres modos principales de nutrición: el fotosintético, el absorbente y el de ingestión. Muchos textos de biología y microbiología enumeran cuatro reinos, combinando los "Protistas inferiores" (esto es, Moneras) con los "Protistas superiores" para formar los "Protistas". Las relaciones de evolución están muy simplificadas, especialmente en los Protistas. Solamente se consignan los fila animales mayores, en tanto que se omiten los fila de las bacterias. Los Celentéreos comprenden los Cnidarios y los Ctenóforos, y los Tentaculados comprenden los Briozoos, los Braquípodos y los Forónidos y, en algunos tratados, los Entoproctos. (De Whittaker, 1969.)

las "plantas", los Fungi y los "animales" se especializan como "productores", "absorbentes" e "ingestores" respectivamente. Conviene subrayar que la clasificación ecológica es más bien una clasificación de función que de especies como tales. Algunas especies de organismos ocupan posiciones intermedias en la serie, en tanto que otras son capaces de modificar su modo de nutrición según las circunstancias ambientales. La separación de los heterótrofos en grandes y pequeños consumidores es arbitraria, pero se justifica, en la práctica, a causa de los métodos de estudio tan distintos que requieren. Los microorganismos heterotróficos (bacterias, hongos, etc.) son relativamente inmóviles (enterrados por lo regular en el medio que está siendo descompuesto) y son muy pequeños, con grandes proporciones de metabolismo y renovación. La especialización es más manifiesta bioquímica que morfológicamente; por consiguiente, no podemos por lo regular averiguar su papel en el ecosistema con métodos tan directos como los de observarlos o contarlos. Los organismos que hemos designado como macroconsumidores obtienen su energía por ingestión heterotrófica de materia orgánica en partículas. Estos son en gran parte los "animales" en sentido amplio. Suelen estar morfológicamente adaptados para la busca o la colección activas de alimentos, con el desarrollo, en las formas superiores, de sistemas complicados tanto sensitivo-neuromotores como digestivos, respiratorios y circulatorios. En ediciones anteriores de este texto se designó a los microconsumidores o saprotrofos como "desintegradores", pero estudios recientes han revelado en algunos ecosistemas animales que son más importantes que las bacterias o los hongos en la descomposición de la materia orgánica (véase por ej.: Johannes, 1968). Por consiguiente, parece preferible no designar organismo particular alguno como "desintegrador", sino considerar más bien la "descomposición" como un proceso que comprende la totalidad de los procesos tanto bióticos como abióticos. Véanse estudios generales complementarios de los ecosistemas en el ensayo clásico de Forbes (1887), en Tansley (1935), Evans (1956) y Cole (1958). Schultz (1967) y Van Dyne (1969) examinan el concepto desde el punto de vista de la administración de recursos, y Stoddart lo hace desde el punto de vista del geógrafo. Todo estudiante de ecología y, en realidad, todo ciudadano debería leer *Land Ethic* (1949), de Aldo Leopold,

ensayo elocuente y reiteradamente reimpresso sobre la importancia especial del concepto del ecosistema para el hombre. Deberíamos volver a leer asimismo "*Man and Nature*", de George Perkins Marsh, el profeta de Vermont (escrito en 1864 y vuelto a editar en 1965), quien analizó las causas de la decadencia de civilizaciones antiguas y pronosticó un destino similar a la civilización moderna, a menos que el individuo adopte un punto de vista que hoy llamaríamos "ecosistemático" del hombre y la naturaleza.

### Ejemplos

Una de las mejores maneras de empezar el estudio de la ecología consiste en salir afuera y estudiar un pequeño charco, o un prado o un viejo campo. De hecho, cualquier área expuesta a la luz, aun el césped, la caja de flores de una ventana o un microcosmo cultivado en un laboratorio puede hacer las veces de "cobayo" para iniciar el estudio de los ecosistemas, a condición que las dimensiones físicas y la diversidad biótica no sean tan grandes que dificulten las observaciones del conjunto. En otros términos, no empezamos el estudio "práctico" o de "laboratorio" de la ecología ¡abordando el gran bosque o un océano! Con objeto de ilustrar el mayor número de aspectos posible, veamos ahora cinco ejemplos, a saber: un estanque, un prado, una vertiente, un microsistema de laboratorio y un vehículo espacial.

### El estanque

Consideremos, por ejemplo, el estanque en su conjunto como un ecosistema, dejando el estudio de la población dentro de aquél para la parte segunda de este libro. El carácter inseparable de los organismos vivientes y del ambiente inerte se pone de manifiesto con la primera muestra que recogemos. No solamente es el estanque un lugar donde viven plantas y animales, sino que las plantas y los animales hacen al estanque lo que es. Así, por ejemplo, una botella llena de agua del estanque o una cucharada de barro del fondo son una mezcla de organismos vivientes, plantas y animales, y de compuestos inorgánicos y orgánicos. Algunos de los animales o de las plantas mayores podrán separarse para el estudio o para contarlos, pero resultaría difícil separar completamente los miles de cosas vivientes de la matriz

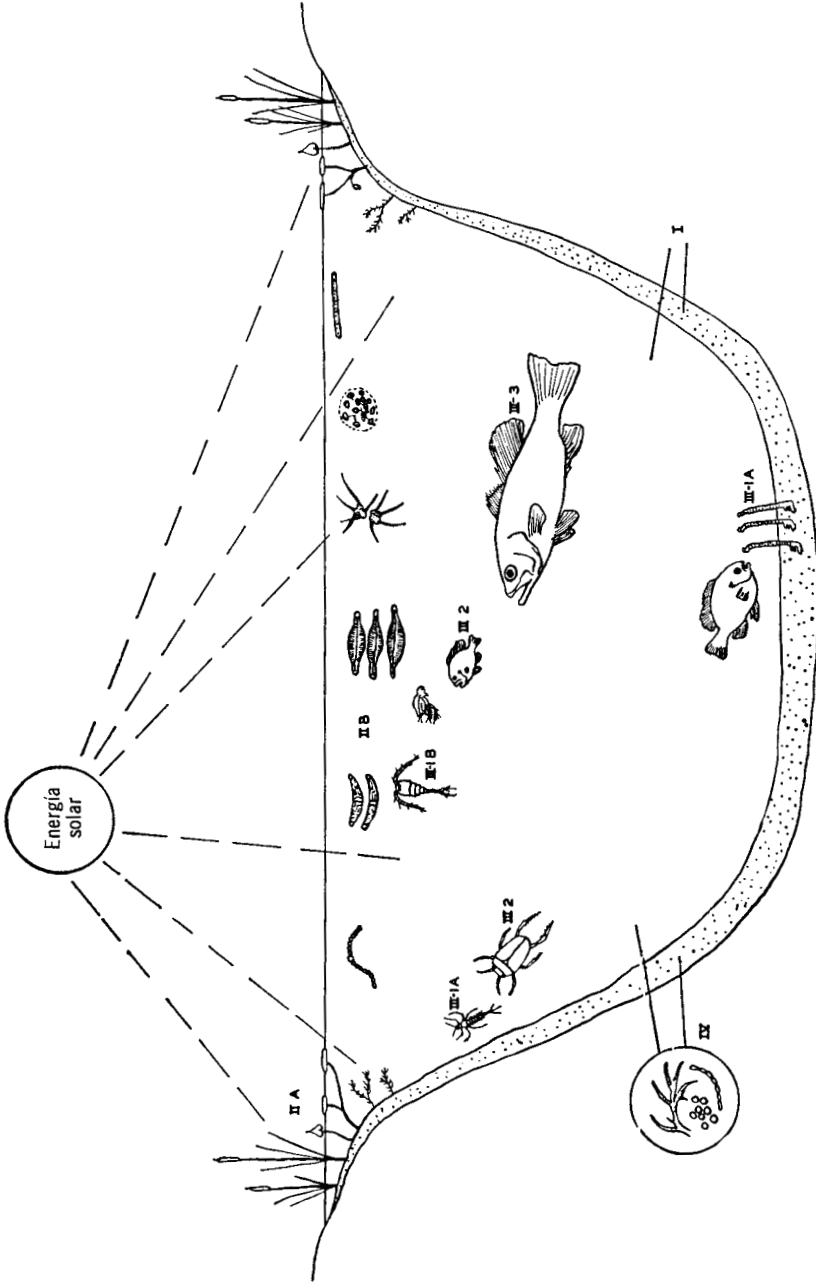


FIG. 2-2. Diagrama del ecosistema del estanque. Las unidades básicas son como sigue: I, substancias abióticas —compuestos inorgánicos y orgánicos básicos; II-A, productores —vegetación enraizada; II-B, productores —fitoplancton; III-1A, consumidores primarios (herbívoros) —formas del fondo; III-1B, consumidores primarios (herbívoros) —zooplancton; III-2, consumidores secundarios (carnívoros); III-3, consumidores terciarios (carnívoros secundarios); IV, saprótrofos —bacterias y hongos de la descomposición. El metabolismo del sistema funciona con base en la energía solar, en tanto que la velocidad del metabolismo y la estabilidad relativa del estanque dependen de la velocidad de entrada de materiales provenientes de la lluvia y del desagüe de la cuenca en que el estanque se encuentra.



inerte sin cambiar el carácter del líquido. Sin duda, podría tratarse la muestra de agua o de barro del fondo a la autoclave, de modo que sólo subsistiera material inerte, pero este residuo ya no seguiría siendo agua del estanque o barro del fondo, sino que poseería un aspecto y características totalmente distintos.

Pese a su carácter complejo, el ecosistema del estanque puede reducirse a las diversas unidades básicas, como puede verse en la figura 2-2.

1) *Substancias abióticas* (fig. 2-2, I), compuestos inorgánicos y orgánicos básicos, como agua, bióxido de carbono, oxígeno, calcio, nitrógeno y sales de fósforo, aminoácidos y ácidos húmicos, etc. Una pequeña porción de los elementos nutricios vitales se encuentra en disolución y puede ser obtenida inmediatamente por los organismos, pero una porción mucho mayor es mantenida en reserva en forma de partículas de materia (especialmente en los sedimentos del fondo), así como en los organismos mismos. Según lo ha formulado Hayes (1951), un estanque o un lago "no es, como podría pensarse, un volumen de agua que contiene elementos nutritivos, sino un sistema equilibrado de agua y sólidos, y en condiciones normales, casi todos los alimentos están en estado sólido". La velocidad de liberación de los elementos nutritivos de los sólidos, la energía solar y el ciclo de temperatura, duración del día y otros regímenes climáticos son los procesos más importantes que regulan la velocidad de función del ecosistema entero.

2) *Organismos productores*. En un estanque, los productores podrán ser de dos clases: 1) plantas enraizadas o grandes plantas flotantes, que por lo regular sólo crecen en aguas someras (fig. 2-2, IIA), y 2) diminutas plantas flotantes, generalmente algas, llamadas *fitoplancton* (fig. 2-2, IIB), distribuidas por todo el estanque hasta la profundidad en que penetra la luz. Cuando abunda, el fitoplancton confiere al agua un color verdusco, pero, en otro caso, estos productores no son visibles para el observador accidental y no sospecha el lago su presencia. Con todo, en los grandes estanques y los lagos, el fitoplancton suele ser más importante en cuanto a la producción de alimentos básicos para el ecosistema que la vegetación enraizada.

3) *Organismos consumidores*. Estos son animales, como larvas de insectos, crustáceos y peces. Los macroconsumidores primarios (her-

bívoros) (fig. 2-2, III-1A, III-1B) se alimentan directamente de plantas vivas o de restos de plantas y son de dos clases, *zooplankton* (formas del fondo), que corresponden a las dos clases de productores. Los consumidores secundarios (los carnívoros) como los insectos de presa y el pez de pesca (figura 2-2, III-2, III-3) se alimentan de consumidores primarios o de otros consumidores secundarios (lo que convierte en consumidores terciarios). Otro tipo importante de consumidor es el *detritívoro* (III-1A), que vive de la "lluvia" de detritus orgánicos que cae de las capas autotróficas de arriba.

4) *Organismos saprotróficos* (fig. 2-2, IV). Las bacterias acuáticas, los flagelados y los hongos acuáticos están distribuidos por todo el estanque, pero son particularmente abundantes en la superficie de contacto entre el agua y el fango, a lo largo del fondo, en donde se acumulan cuerpos de plantas y animales. Si bien algunas bacterias y algunos hongos son patógenos por cuanto atacan a organismos vivos y producen enfermedad, la gran mayoría, con todo, son saprofitos y atacan sólo una vez que el organismo ha muerto. Cuando las condiciones de temperatura son favorables, la descomposición tiene lugar rápidamente en una extensión de agua, los organismos muertos no conservan su forma por mucho tiempo, pues no tardan en desintegrarse en pedazos consumidos por la acción combinada de animales que se nutren de detritus y por microorganismos, siendo liberados sus elementos nutritivos para nuevo uso.

La estratificación parcial del estanque en una zona superior de "producción" y una zona inferior de "regeneración de elementos nutritivos, producto de la descomposición", puede ilustrarse mediante simples mediciones del metabolismo diurno total de muestras de agua. Puede emplearse para tal fin una técnica de "botellas clara y oscura", que proporciona también un punto de partida para una gráfica del flujo de energía (uno de los seis procesos enumerados en la definición del ecosistema). Según puede verse en la figura 2-3, muestras de agua de profundidades distintas se colocan en pares de botellas, una de las cuales (la botella oscura) se cubre con cinta negra o con una hoja delgada de aluminio para excluir toda luz. Otras muestras de agua se "fijan" con reactivos, de modo que pueda averiguarse la concentración original del oxígeno en cada

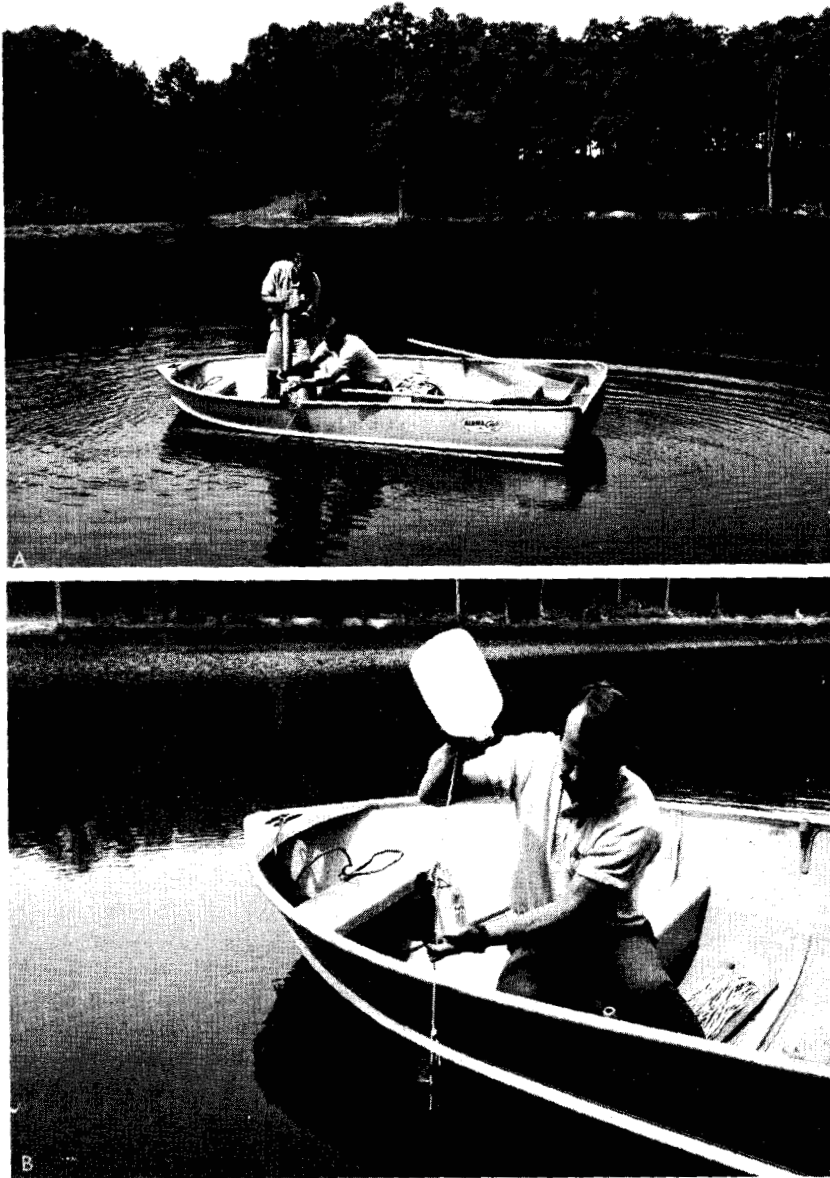


FIG. 2-3. Medición del metabolismo de un estanque con botellas, una clara y una obscura. *A*, Llenado de un par de botellas, una clara y otra obscura (negra), con agua tomada de una profundidad determinada con un muestreador de agua (el instrumento cilíndrico con tapones de caucho en ambos extremos). *B*, Las botellas clara y obscura son bajadas con un cordel a la profundidad de la que el agua fue tomada. El jarro blanco de plástico servirá de flotador. Véase una explicación más completa del método en el texto. El sistema de energía del estanque se muestra en estas fotos; se examina y se modela en el capítulo 3. (Fotos de K. Kay para el Instituto de Ecología, Universidad de Georgia.)

profundidad.\* Luego el juego de botellas obscura y clara apareadas se suspende en el estanque de modo que las muestras estén a la misma profundidad de la que fueron extraídas. Al final de un periodo de 24 horas, se saca la pareja de botellas, se averigua la concentración de oxígeno en cada muestra y se compara con la concentración inicial. La disminución de oxígeno en la botella obscura indica la cantidad de respiración de productores y consumidores (o sea de la comunidad entera) en el agua, en tanto que el cambio de oxígeno en la botella clara refleja el resultado neto del oxígeno consumido por la respiración y del oxígeno producido por fotosíntesis, si lo hay. Sumando juntas la respiración y la producción neta, o sustrayendo la concentración final de oxígeno en la botella obscura de la concentración en la botella clara (a condición que las dos botellas tuvieran la misma concentración de oxígeno al empezar), obtenemos una apreciación de la fotosíntesis total o bruta (producción de alimento) durante el periodo de 24 horas, puesto que el oxígeno liberado es proporcional a la materia seca producida.

Los datos hipotéticos del cuadro 2-1 ilustran la clase de resultados que cabría esperar obtener con un experimento de botellas clara y obscura en un estanque fértil, poco profundo, un día cálido asoleado. En este caso hipotético, la fotosíntesis supera la respiración en los dos metros superiores † y la compensa exactamente en el tercer metro (cambio cero en la botella clara); por debajo de los tres metros

\* El método de Winkler es el procedimiento normal para la medición del oxígeno en el agua. Comprende la fijación con  $MnSO_4$ ,  $H_2SO_4$ , y yoduro alcalino, que libera yodo elemental en proporción del oxígeno. El yodo es titulado con tiosulfato de sodio (el "hipo" empleado para fijar fotografías) a una concentración calibrada para apreciar miligramos de oxígeno por litro, lo cual es también, convenientemente, gramos por  $m^3$  y partes por millón (ppm). Se están desarrollando actualmente métodos electrónicos que acabarán probablemente por reemplazar los métodos químicos estándar, especialmente cuando el control continuo de los cambios de oxígeno sea indicado. Véanse detalles de métodos en la referencia que figura bajo "American Public Health Association" en la bibliografía.

† Allí donde el agua es clara, como en los grandes lagos y en el océano, la fotosíntesis resulta en realidad suprimida por la alta intensidad de la luz cerca de la superficie, de modo que la mayor velocidad de fotosíntesis suele darse debajo del metro superior (véase fig. 3-3, p. 53).

la intensidad de la luz es demasiado baja para la fotosíntesis, de modo que sólo se da respiración. El punto de un gradiente de luz en que las plantas están exactamente en condición de equilibrar la producción y la utilización de alimento se llama *nivel de compensación* y señala un límite funcional conveniente entre el estrato autotrófico (*zona eufótica*) y el estrato heterotrófico.

Una producción diaria de ocho gramos de  $O_2$  por  $m^2$  y un exceso de producción con respecto a la respiración indicaría un estado sano del ecosistema, puesto que el exceso de alimento se está produciendo en la columna de agua asequible tanto a los organismos del fondo como a todos los organismos durante periodos en que la luz y la temperatura no son tan favorables. Si el estanque hipotético se viera contaminado con materia orgánica, el consumo de  $O_2$  (la respiración) rebasaría con mucho la producción de  $O_2$ , lo que se traduciría en una escasez de oxígeno y (si el desequilibrio continuara) en un estado anaeróbico eventual (sin oxígeno) que acabaría eliminando los peces y la mayoría de los demás animales. Al examinar la "sanidad" de una extensión de agua debemos no sólo medir la concentración de oxígeno en cuanto condición de existencia, sino averiguar también las velocidades de cambio y el equilibrio entre la producción y el uso en los ciclos diurno y anual. El control de las concentraciones de oxígeno es, pues, una de las formas apropiadas de "tomar el pulso" del ecosistema acuático. La medición de la "demanda de oxígeno biológico" (*biological oxygen demand: B.O.D.*) es también un método corriente de investigación de la contaminación (véase capítulo 16).

El encerrar agua de estanque en botellas u otros recipientes, como esferas o cilindros de plástico, presenta limitaciones obvias, y el método de las botellas utilizado aquí como ilustración no es apropiado para averiguar el metabolismo del estanque entero, puesto que los intercambios de los sedimentos del fondo y las plantas y los animales mayores no se miden. Otros métodos se examinarán en el capítulo 3.

#### La vertiente como unidad

Si bien el estanque parece autónomo en términos de los componentes biológicos, la velocidad de su metabolismo y su estabilidad

Cuadro 2-1

METABOLISMO DIARIO DE UNA COMUNIDAD EN LA COLUMNA DE AGUA DE UN ESTANQUE, SEGÚN RESULTA DE LOS CAMBIOS MEDIOS DE OXÍGENO A PROFUNDIDADES SUCESIVAS

Profundidad	Cambio de O <sub>2</sub> (g/m <sup>3</sup> )		Producción bruta (g de O <sub>2</sub> /m <sup>3</sup> )	Respiración de la comunidad (g de O <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> )
	Botella clara	Botella oscura		
m <sup>3</sup> superior	+3	-1	4	1
Segundo m <sup>3</sup>	+2	-1	3	1
Tercer m <sup>3</sup>	0	-1	1	1
m <sup>3</sup> del fondo	-3	-3	0	3
Metabolismo total de la columna de agua (g de O <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> /día)	—	—	8	6

relativa a través de un periodo de años están condicionados en gran parte por la aportación de energía solar y especialmente por la velocidad de la afluencia de agua y materiales de la vertiente. Una afluencia neta de materiales tiene a menudo lugar, especialmente cuando las extensiones de agua son pequeñas o la salida es reducida. Cuando el hombre aumenta la erosión del suelo o introduce cantidades de material orgánico (aguas negras, desagües industriales) en proporciones que no pueden asimilarse, la acumulación rápida de estos materiales podrá llegar a destruir el sistema. La expresión *eutroficación cultural* (= enriquecimiento cultural) se está utilizando cada vez más para designar la contaminación orgánica resultante de las actividades del hombre. Por consiguiente, *al tratarse de los intereses humanos, es la cuenca entera de desagüe, y no solamente el estanque, lo que debe considerarse como la unidad mínima de ecosistema.* Así, pues, la unidad de ecosistema ha de incluir al menos; para fines de administración práctica, por cada metro cuadrado de agua 20 veces un área de vertiente terrestre.\*

La causa de la contaminación del agua y sus soluciones no se encontrarán mirando solamente en el agua; suele ser la mala administración de la vertiente, en efecto, la que destruye nuestros recursos en agua. La cuenca entera de desagüe es la que ha de considerarse como unidad de administración... pero de

\* La proporción entre la superficie de agua y el área de la vertiente varía grandemente y depende de la precipitación pluvial, de la estructura geológica de las rocas subyacentes y de la topografía.

esto habremos de hablar todavía. El Parque Nacional de Everglades, en el sur de Florida, constituye un buen ejemplo de esta necesidad de considerar la cuenca entera de desagüe. En efecto, pese a que sea grande en extensión, el parque no comprende ahora la fuente del agua dulce que ha de correr hacia él, al sur, si ha de conservar su ecología única. Así, pues, el Parque Nacional de Everglades está completamente expuesto a peligros de mejoramientos y de desarrollos agrícolas o de tráfico aéreo al norte de su límite, que podrían desviar o contaminar la "sangre vital" de sus "glades".

Véase una foto de una vertiente manipulada y controlada para estudio experimental en la figura 2-4.

**El prado**

Después de señalar la dependencia del estanque con respecto a la tierra, deberíamos proceder ahora a un breve examen del ecosistema terrestre. La figura 2-5 muestra algunos ecólogos recogiendo muestras de los consumidores asociados a la vegetación (esto es, el estrato autotrófico) y "tomando también el pulso", por así decirlo, de una pradería. Pese a que el prado se vea muy distinto del estanque y que se necesitan instrumentos distintos para estudiarlo, los dos tipos de ecosistemas tienen en realidad la misma estructura básica y funcionan del mismo modo, siempre que consideremos el sistema en su conjunto. Por supuesto, la mayoría de las especies de tierra son distintas de las del agua, pero pueden agruparse, con todo, en conjuntos ecológicos

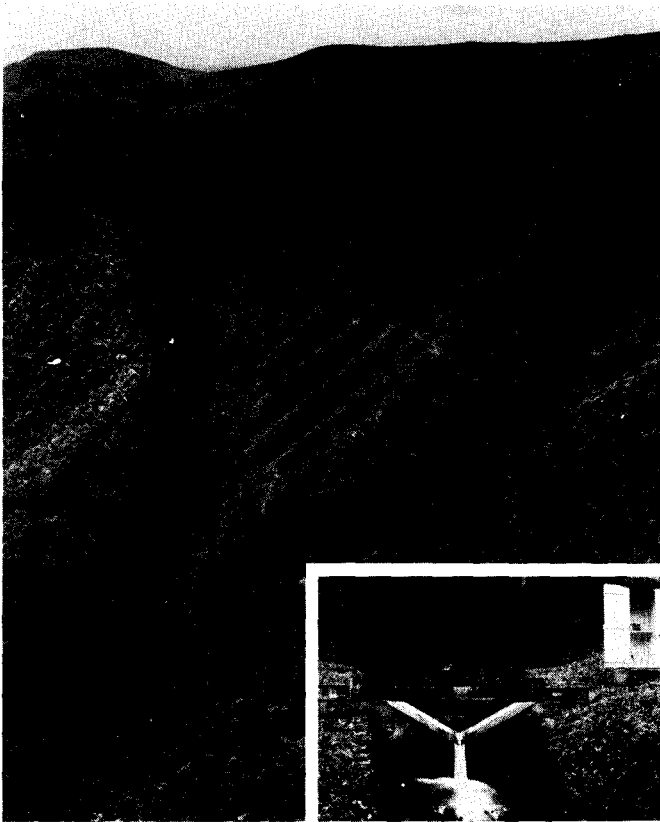


FIG. 2-4. Vertientes experimentales en el Laboratorio Hidrológico de Coweeta, en las montañas del oeste de Carolina del Norte. Todos los árboles han sido eliminados de la vertiente en el centro de la foto, con objeto de comparar la entrada de agua (la precipitación pluvial) y su salida (desagüe de la corriente) con las de las vertientes boscosas, que no se han tocado, a ambos lados. El injerto muestra la presa, de corte en V, y el equipo de registro utilizado para medir la cantidad de agua que sale de cada área de la vertiente. (Foto cortesía del U.S. Forest Service.)

comparables, como puede verse en el cuadro 2-2.

La vegetación realiza la misma función que el fitoplancton, los insectos y los arácnidos en la vegetación son comparables al zooplancton, las aves y los mamíferos (y los individuos que se sirven del prado para mieses o para pasto del ganado) son comparables a los peces, etc. Sin embargo, las comunidades acuática y terrestre difieren en el tamaño relativo de algunos de los componentes biológicos, así como, por supuesto, en la influencia relativa que algunos componentes físicos ejercen sobre las condiciones de existencia (y, por consiguiente, sobre la fisiología y el comportamiento de adaptación de los organismos).

El contraste más llamativo entre los ecosistemas de tierra y agua es el del tamaño de las plantas verdes. En efecto, los autótrofos de la tierra suelen ser menos en número, pero mucho mayores, en cambio, tanto como individuos cuanto como biomas por área de unidad (cuadro 2-2). El contraste es particularmente impresionante si comparamos el mar abierto, donde el fitoplancton es menor todavía

que en el estanque, y el bosque, con sus gigantescos árboles. Las comunidades de las aguas someras (bordes de estanques, lagos y mares, así como los pantanos), las praderías y los desiertos son intermedios entre dichos dos extremos. De hecho, la biósfera entera puede verse como un vasto gradiente de ecosistemas, con los mares profundos en uno de los extremos y los grandes bosques en el otro.

Los autótrofos terrestres invierten una gran parte de su energía en tejido de soporte, que es necesario a causa de la densidad mucho más baja (y, por consiguiente, capacidad más reducida de soporte) del aire en comparación con el agua. Este tejido de soporte posee un gran contenido de celulosa y lignina (madera) y necesita poca energía para su mantenimiento, porque es resistente a los consumidores. Y en forma correspondiente, las plantas de tierra contribuyen más a la matriz estructural del ecosistema que las plantas en el agua, y la velocidad de metabolismo por unidad de volumen o peso de las plantas terrestres es, en consecuencia, mucho menor. Este es un buen lugar para introducir el concepto de

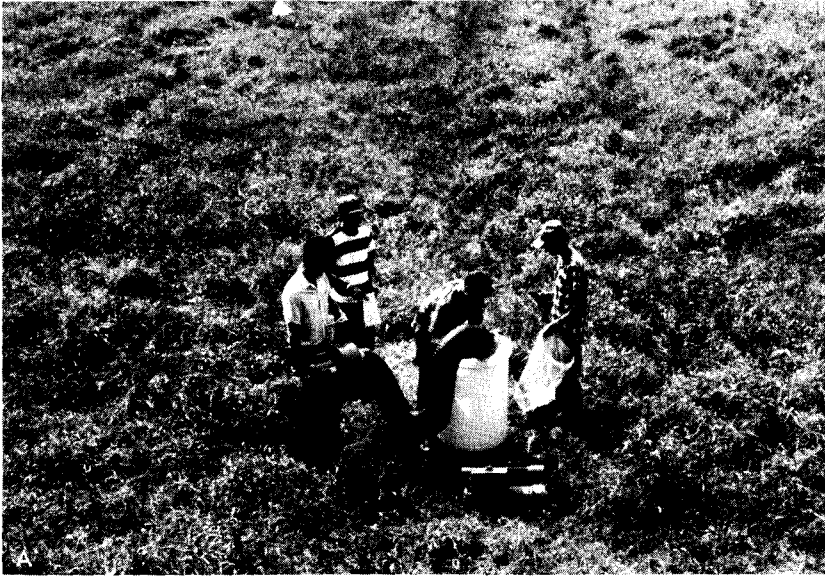


FIG. 2-5. Ecosistemas de prado y de campo viejo. *A*, Algunos ecólogos se sirven de una "barredera" de vacío para reunir muestras de artrópodos en el estrato arriba-del-suelo de una comunidad de pradería. Los organismos atrapados en el cilindro de plástico de extremo abierto son aspirados por el vacío dentro de una red. *B*, Medición de la velocidad de la fotosíntesis de una de las especies vegetales en un ecosistema de campo viejo, con un analizador de gas infrarrojo que averigua la absorción de bióxido de carbono a medida que el aire es pasado a través de una cámara transparente. Cubriendo la cámara con un paño oscuro (o efectuando las mediciones en la noche), se puede medir la respiración de la comunidad vegetal; la velocidad metabólica autotrófica total puede apreciarse en la misma forma descrita en relación con el experimento de "las botellas clara y oscura" (véanse el texto y la figura 2-3). (Las fotos son cortesía del Instituto de Ecología, Universidad de Georgia.)

Cuadro 2-2

COMPARACIÓN DE LA DENSIDAD (NÚMEROS/M<sup>2</sup>) Y LA BIOMASA (EN GRAMOS DE PESO SECO/M<sup>2</sup>) DE ORGANISMOS EN ECOSISTEMAS ACUÁTICOS Y TERRESTRES DE PRODUCTIVIDAD COMPARABLE Y MODERADA

Componente ecológico	Estanque de agua libre			Prado o campo viejo		
	Conjunto	Núm./m <sup>2</sup>	g de p. seco/m <sup>2</sup>	Conjunto	Núm./m <sup>2</sup>	g de p. seco/m <sup>2</sup>
Productores	Algas fitoplanctónicas	10 <sup>8</sup> -10 <sup>10</sup>	5.0	Angiospermas herbáceas (hierbas y h. cortas)	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	500.0
Consumidores en la capa autotrófica	Crustáceos zooplanctónicos y rotíferos	10 <sup>5</sup> -10 <sup>7</sup>	0.5	Insectos y arácnidos	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	1.0
Consumidores en la capa heterotrófica	Insectos bénticos, moluscos y crustáceos*	10 <sup>5</sup> -10 <sup>6</sup>	4.0	Artrópodos del suelo, anélidos y nematodos †	10 <sup>5</sup> -10 <sup>6</sup>	4.0
Grandes consumidores errantes (permeantes)	Peces	0.1-0.5	15.0	Aves y mamíferos	0.01-0.03	0.3 ‡ 15.0 §
Consumidores microorganismos (saprófagos)	Bacterias y hongos	10 <sup>13</sup> -10 <sup>14</sup>	1-10	Bacterias y hongos	10 <sup>14</sup> -10 <sup>15</sup>	10-100.0

\* Incluidos animales tan pequeños como los ostrócodos.

† Incluidos animales tan pequeños como los nematodos pequeños y los ácaros del suelo.

‡ Incluidos solamente aves pequeñas (paserinos) y mamíferos pequeños (roedores, musgajos, etc.).

§ Incluidas dos o tres vacas (u otros mamíferos herbívoros grandes) por hectárea.

|| Biomasa basada en la aproximación de 10<sup>13</sup> bacterias = 1 gramo de peso seco.

renovación, que cabe definir en grandes líneas como la *proporción entre el paso y el contenido*. La renovación puede expresarse apropiadamente ya sea como fracción de velocidad o como "tiempo de renovación", que es el número recíproco de aquélla. Consideremos por ej.: la corriente de energía productora como "paso" y la biomasa de la cosecha en pie (g de peso seco/m<sup>2</sup> en el cuadro 2-2) como el "contenido". Si suponemos que el estanque y el prado tienen una velocidad de fotosíntesis comparable de 5 g por m<sup>2</sup> y por día, la proporción de renovación sería, para el estanque, de  $\frac{5}{5}$ , ó 1, y el tiempo de renovación sería de un día. En contraste, la proporción de renovación para el prado sería de  $\frac{5}{500}$ , ó 0.01, y el tiempo de renovación sería de 100 días. Así, pues, las plantas minúsculas del estanque pueden reemplazarse a sí mis-

mas en un día cuando el metabolismo del estanque está en un punto culminante, en tanto que las plantas terrestres son de vida mucho más larga y "se renuevan" mucho más lentamente. Como veremos en el capítulo 4, el concepto de "renovación" es particularmente útil para tratar del intercambio de elementos nutritivos entre los organismos y el medio ambiente.

La gran masa estructural de las plantas terrestres se traduce en grandes cantidades de detritus fibrosos resistentes (hojarasca, leña, etc.) que llegan a la capa heterotrófica. En contraste, la "lluvia de detritus" en el sistema del fitoplancton está formada por partículas pequeñas que se descomponen más fácilmente y son consumidas con mayor facilidad por animales pequeños. Cabría esperar, pues, encontrar mayores poblaciones de microorganismos

mos saprofágicos en el suelo que en los sedimentos bajo agua libre (cuadro 2-2). Sin embargo, según lo subrayamos ya, los números y la masa de los organismos muy pequeños no reflejan necesariamente su actividad; un gramo de bacterias puede variar mucho en intensidad metabólica y de renovación, según las condiciones del caso. En contraste con los productores y los microconsumidores, los números y el peso de los macroconsumidores suelen ser más comparables en los sistemas acuático y terrestre. Si incluimos los grandes animales de pastoreo en la tierra, los números y la biomasa de los grandes consumidores errantes o "permeantes" propenden a ser aproximadamente los mismos en ambos sistemas (cuadro 2-2).

Hay que subrayar que el cuadro 2-2 es un modelo provisional. En efecto, ¿por extraño que parezca, nadie ha realizado todavía un censo completo de un estanque o de un prado (ni, por lo demás, de cualquier otro ecosistema al aire libre)! Lo único que podemos hacer, pues, es sugerir una aproximación basada en información fragmentaria espigada de muchos lugares. Aun en el más sencillo de los ecosistemas naturales son el número y la variedad de organismos desconcertantes. Como cabría esperar, sabemos más de los grandes organismos (árboles, aves, peces, etc.) que de los pequeños, los cuales son no sólo más difíciles de percibir, sino que requieren además métodos funcionales técnicamente difíciles de investigación. Y en forma análoga, poseemos cantidades de mediciones de temperatura, de precipitación pluvial y otros "macrofactores", pero muy pocos conocimientos, en cambio, de micronutrientes, vitaminas, detritus, antibióticos y otros "microfactores" más difíciles de estudiar, los cuales revisten gran importancia, no obstante, para el mantenimiento de los equilibrios ecológicos. Las técnicas mejores de inventario constituyen un reto para las próximas generaciones de ecólogos, porque es el caso que la curiosidad ya no sigue siendo el único motivo para mirar más profundamente en la naturaleza, sino que la propia existencia del hombre se ve amenazada por su inmensa ignorancia de lo que se requiere para mantener equilibrado un ecosistema.

Tanto en los ecosistemas acuáticos como terrestres, una gran parte de la energía solar se disipa en la evaporación del agua, y solamente una pequeña parte, menos de cinco por ciento por regla general, es fijada por fotosín-

tesis. Sin embargo, el papel que esta evaporación desempeña en el movimiento de los alimentos y en el mantenimiento de los regímenes de temperatura es distinto. Estudiaremos estos contrastes en los capítulos 3 y 4 (véanse también en Smith, 1959, comparaciones interesantes y sugestivas de ecosistemas acuáticos y terrestres). Baste mencionar, en este punto, que por cada gramo de  $\text{CO}_2$  fijado en un ecosistema de pradera o de bosque, han de removerse del suelo, a través de los tejidos vegetales, y transpirarse (esto es, evaporarse de las superficies de las plantas) nada menos que 100 gramos de agua. Ningún consumo tan masivo de agua acompaña la producción de fitoplankton o de otros vegetales sumergidos. Esto nos conduce nuevamente a la unidad de ecosistema mínima del hombre, esto es, la cuenca de desagüe o vertiente, que comprende sistemas acuáticos y terrestres juntamente con el hombre y sus artefactos, funcionando todo ello como sistema. Así, pues, la biohidrografía de la vertiente (el comportamiento del agua en relación con los organismos) se convierte en un tema de alta prioridad en el análisis del ecosistema del hombre. Además de un Programa Biológico Internacional, que se proponía establecer el inventario del hombre y del medio ambiente total, se ha sugerido también un Año Hidrológico Internacional, para estimular la reunión sistemática de información sobre el agua y su movimiento en la biosfera.

#### El microecosistema

Debido a que los ecosistemas al aire libre son complejos, difíciles de delimitar y, con frecuencia, difíciles para estudiar con los medios científicos tradicionales de "experimento y control", muchos ecólogos están volviendo al laboratorio y a microecosistemas de campo que admiten límites definidos y pueden manipularse y repetirse a discreción. Las figuras 2-6 y 2-7 ilustran varios tipos de sistemas que se están utilizando para verificar algunos principios ecológicos. Estos van desde microcosmos cerrados, que sólo requieren energía lumínica (biosferas en miniatura, en cierto modo), hasta conjuntos que se mantienen en diversas clases de quimiostatos y turbidostatos, con entradas y salidas reguladas de alimentos y organismos. En términos de componentes biológicos, cabe distinguir dos tipos básicos, a saber: 1) microecosistemas derivados directamente de la naturaleza, mediante siembra múltiple de medios de



cultivo con muestras tomadas del medio ambiente, y 2) sistemas formados añadiendo especies de cultivos axénicos (libres de organismos vivos ajenos) hasta obtener las combinaciones deseadas. Los primeros sistemas representan la naturaleza "desnudada" o "simplificada" hasta aquellos organismos que son capaces de vivir juntos dentro de los límites del recipiente del medio de cultivo y el medio ambiente de luz y temperatura impuesto por el experimentador.

Por consiguiente, estos sistemas suelen tener por objeto la simulación de alguna situación del aire libre. Al igual que al aire libre, el investigador puede averiguar fácilmente, por medio de observación, cuáles componentes bióticos principales (como algas o invertebrados) están presentes, pero le resulta difícil, en

cambio, establecer la composición exacta, especialmente por lo que se refiere a las bacterias (véase Gordon y col., 1969). El empleo ecológico de sistemas "derivados" o de "sembrado múltiple" fue promovido por H. T. Odum y sus alumnos (Odum y Hoskins, 1957; Beyers, 1963). En el segundo procedimiento, se "construyen" sistemas "definidos" adicionando componentes previamente aislados y cuidadosamente estudiados. Los cultivos resultantes se designan a menudo como "gnotobióticos" (en relación con la terminología véase Dougherty, 1959), porque se conoce, hasta la presencia o ausencia de bacterias, la composición exacta. Los cultivos gnotobióticos se han utilizado más que nada para estudiar la alimentación, la bioquímica y otros aspectos de especies o cepas particulares, o para el estudio de las acciones

FIG. 2-6. Tres tipos de microsistemas de laboratorio. I. Un *quimiostato* sencillo, poco costoso, en el que una corriente de medios de cultivo (B) es regulada, a través de una cámara de cultivo (C) y hacia un recipiente (D), ajustando la corriente eléctrica suministrada a una bomba de electrólisis (A). En el *turbidostato*, una regulación de estado constante tiene lugar por medio de un sensor, colocado dentro de la comunidad cultivada, que responde a la densidad (turbidez) de los organismos (esto es, una regulación interior, en contraste con la regulación de "entrada constante" exterior del quimiostato). (Según Carpenter, 1969.) II. Un microcosmo gnotobiótico o "definido", que contiene tres especies de cultivos axénicos (esto es, "puros"). El tubo proporciona un área en la que las algas pueden multiplicarse al abrigo de pasto por parte del camarón (con probabilidad de evitar el "pastoreo excesivo"). (Según Nixon, 1969.) III. Microcosmo "derivado" de un sistema al aire libre mediante sembrado múltiple (véase Beyers, 1963). El sistema I es abierto, en tanto que los sistemas II y III son "cerrados", excepto en cuanto a la entrada de energía lumínica y al intercambio de gas con la atmósfera. El equilibrio de los sistemas cerrados, si se logra, resulta de la regulación del ciclo alimenticio por la comunidad, más bien que de expedientes mecánicos de control (como ocurre en el quimiostato o turbidostato).

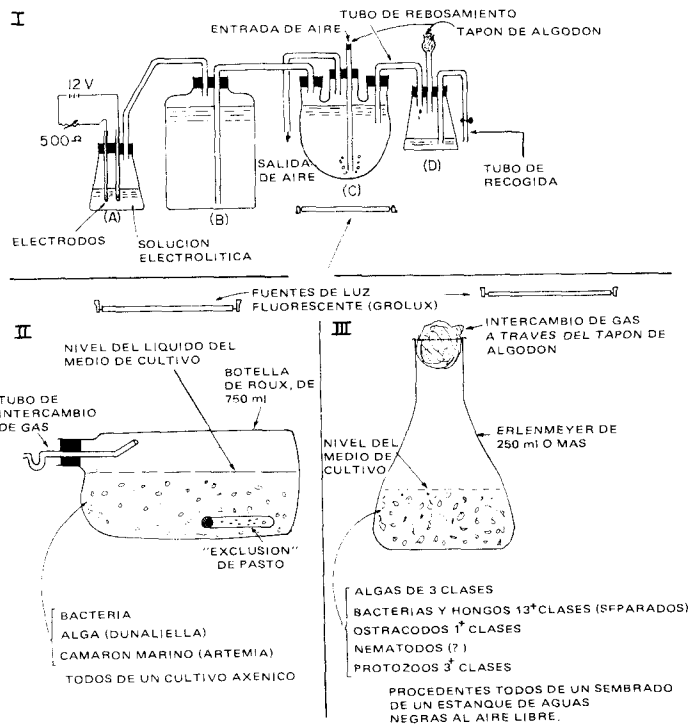
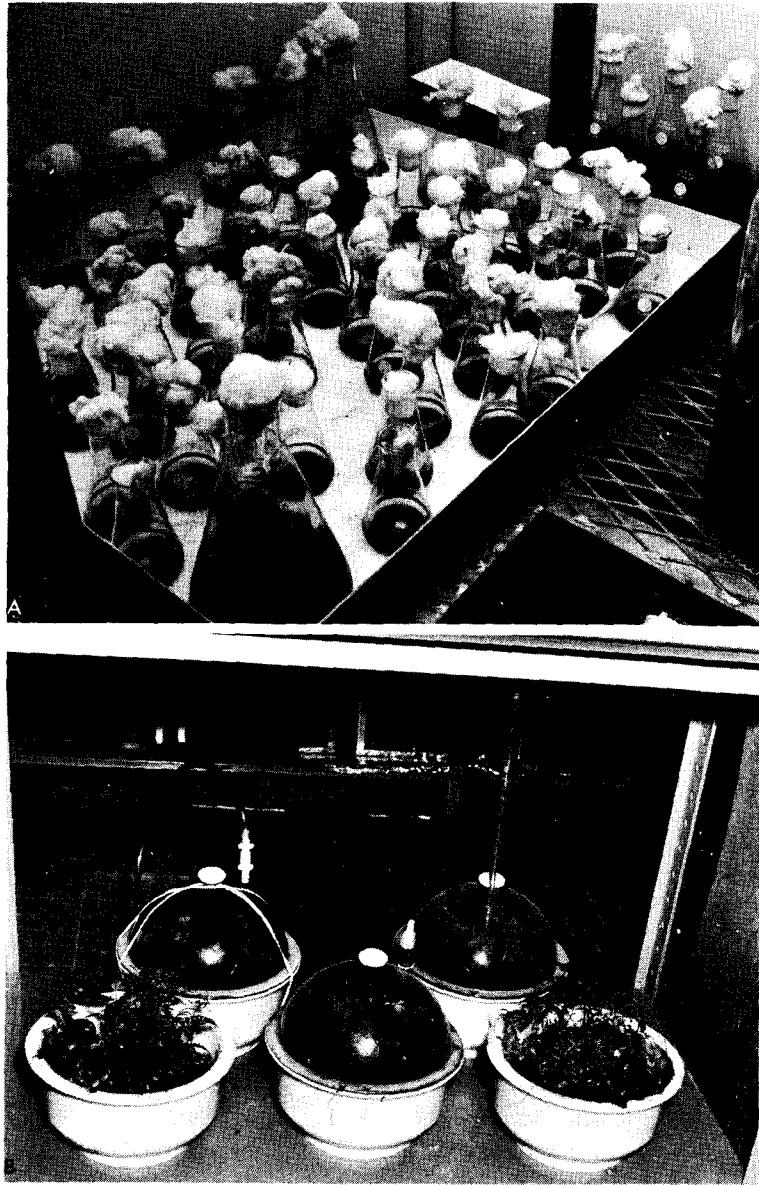


FIG. 2-7. Microecosistemas de laboratorio. A, Microecosistemas derivados de la naturaleza (véase fig. 2-6III). Las botellas grandes son sistemas "clímax" que se mantienen indefinidamente sin más que la entrada de luz y el intercambio de gas a través del tapón de algodón. Cuando se inoculan a un nuevo medio de cultivo (frascos pequeños) muestras de sistemas en equilibrio, los sistemas experimentan un periodo de sucesión ecológica o desarrollo que imita el desarrollo del ecosistema en la naturaleza (véase cap. 9). Los microecosistemas que aparecen en la foto han estado sometidos a irradiación gamma para comparar el efecto de la tensión en sistemas "jóvenes" y "maduros" respectivamente. (Cortesía del *Institute of Ecology*, Universidad de Georgia.) B, Microecosistemas terrestres mantenidos en secadores de plástico con la parte superior transparente. Se ven comunidades herbáceas de suelo forestal mantenidas bajo poca intensidad de luz, como sería característico de la vegetación del suelo forestal y de los pequeños organismos asociados.



recíprocas de dos especies (véase capítulo 7); pero recientemente han empezado los ecólogos a experimentar con cultivos "poliaxénicos" más complejos, con el objeto de conseguir ecosistemas más independientes (Nixon, 1969; Taub, 1969).

En realidad, estos estudios contrastantes del microsistema de laboratorio corresponden a los estudios prolongados mediante los cuales han tratado los ecólogos de investigar lagos y otros sistemas grandes del mundo real. Por ejemplo,

en su ensayo *The Lacustrine Microsoma Reconsidered*, de 1964, el eminente ecólogo norteamericano G. E. Hutchinson habla de la obra de E. A. Birge (1915) sobre los presupuestos de los lagos como precursora del método *holológico* (*holos* = entero), en que el lago es tratado como una "caja negra"\* de entrada y salida. Hutchinson opone este método

\* La "caja negra" puede definirse como cualquier unidad cuya función pueda apreciarse sin especificar el contenido interno.

al método *merológico* (*meros* = parte), de Stephen Forbes (1887; véase p. 7), en el que "razonamos con fundamento en partes del sistema y tratamos de construir el sistema entero a partir de ellas".

Permítasenos introducir aquí unas palabras acerca de una concepción errónea corriente relativa al acuario "equilibrado" de peces. Es perfectamente posible conseguir en un acuario un equilibrio de gases y alimento, a condición que la proporción de los peces con respecto al agua y las plantas sea pequeña. Ya en 1857 "estableció" George Warrington "aquel maravilloso y admirable equilibrio entre los reinos animal y vegetal", en un acuario de 45 l, sirviéndose de unos pocos peces de oro, caracoles y cantidades de apio acuático (*Vallisneria*) y, podríamos añadir, una diversidad de microorganismos afines. No sólo percibió claramente el papel recíproco de los peces y las plantas, sino que observó correctamente la importancia del caracol detritívoro "en la descomposición de la vegetación y del moco confervoide", convirtiéndose así en rico y fecundo pábulo para el crecimiento de las plantas aquello que, en otro caso, constituiría un agente venenoso". Muchos de los intentos de los aficionados para equilibrar un acuario fracasan porque se ponen en él muchos más peces de los que admiten los recursos disponibles (diagnóstico: ¡un caso elemental de sobrepoblación!). Una ojeada al cuadro 2-2 nos muestra que, para su completa autosuficiencia, un pez de tamaño mediano requiere muchos metros cúbicos de agua y de organismos alimenticios correspondientes. Puesto que el "contemplar los peces" suele ser la razón de tener acuarios en la casa, la oficina o la escuela, una alimentación complementaria, aeración y limpieza frecuentes son indispensables si han de amontonarse grandes números de peces en un espacio pequeño. En otros términos, se aconseja al cultivador hogareño de peces que no se preocupe del equilibrio ecológico y deje el microcosmo autosuficiente al estudiante de ecología. Y este es un buen momento para recordar también nosotros que ¡los grandes "animales", como los peces y el hombre, requieren más espacio del que cabría imaginar!

Los grandes tanques al aire libre como sistemas acuáticos (véase H. T. Odum y col., 1963) y otras clases de cercados de hábitats terrestres (como los que se ven en la figura 2-5) representan instalaciones experimen-

tales de uso cada vez más frecuente, intermedias entre los sistemas de cultivo de laboratorio y el mundo real de la naturaleza.

En los próximos capítulos tendremos cierto número de ocasiones para poder ilustrar de qué modo la investigación de los microsistemas ha contribuido a establecer y aclarar algunos principios ecológicos básicos. Véase un resumen del "método del microcosmo aplicado a la biología del ecosistema", "la controversia acerca del acuario equilibrado", y una bibliografía útil en Beyers (1964).

### El vehículo espacial como ecosistema

Tal vez la mejor manera de representarse el ecosistema sea la de pensar en los viajes espaciales, porque, al dejar el hombre la biosfera, ha de llevar consigo un medio ambiente cerrado y estrictamente delimitado que ha de satisfacer todas sus necesidades vitales sirviéndose del sol como contribución de energía del medio espacial circundante y muy hostil. Para viajes de pocas semanas, como los de la luna y retorno, el hombre no necesita llevar consigo un ecosistema completamente autosuficiente, puesto que pueden almacenarse reservas suficientes de oxígeno y alimentos y que el CO<sub>2</sub> y otros productos de desecho pueden fijarse o neutralizarse, en cuanto a sus efectos tóxicos, por breves periodos de tiempo. Para viajes largos, en cambio, como las expediciones a los planetas, el hombre ha de construirse un vehículo espacial más cerrado o regenerativo. Un vehículo autosuficiente de esta clase ha de incluir no sólo todas las sustancias vitales abióticas y los medios de renovar sus ciclos, sino que también todos los procesos vitales de producción, consumo y descomposición han de realizarse de modo equilibrado por componentes bióticos o por elementos mecánicos de sustitución. Es en un sentido muy real que el vehículo espacial autosuficiente es un microcosmos que contiene al hombre. Resulta interesante que los mismos dos enfoques teóricos mencionados en la división anterior, esto es, los enfoques "holológico" y "merológico", sean los que se aplican ahora a la búsqueda del "ecosistema mínimo del hombre en el espacio". La medida en que podemos "abreviar" los caminos de la naturaleza la ignoramos y es muy controvertida en el momento actual. Los esfuerzos enderezados a inventar sistemas regenerativos para el mantenimiento de la vida

en los viajes espaciales y su importancia por lo que se refiere a nuestra supervivencia en el gran "navío espacial Tierra" se examinan en el capítulo 20.

## 2. CONTROL BIOLÓGICO DEL MEDIO AMBIENTE QUÍMICO

### Enunciado

Los organismos individuales no sólo se adaptan al medio ambiente físico, sino que, por su acción concertada en los ecosistemas, adaptan también el medio geoquímico a sus necesidades biológicas.

### Explicación

Si bien todo el mundo se da cuenta de que el medio abiótico (los "factores físicos") controla la actividad de los organismos, no siempre nos percatamos de que los organismos influyen a su vez sobre el ambiente abiótico y lo controlan de muchos modos. En efecto, tienen lugar cambios incesantes en la naturaleza física y química de los materiales inertes por organismos que devuelven nuevos compuestos y fuentes de energía al medio ambiente. El contenido químico del mar y del limo de su fondo depende en gran parte de la actividad de organismos marinos. Las plantas que crecen en una duna de arena forman un suelo radicalmente distinto de aquel del substrato original. Una isla de coral del Pacífico meridional constituye un ejemplo llamativo de la forma en que los organismos influyen sobre su medio abiótico. En efecto, a partir de simples materias brutas del mar, se forman islas enteras como resultado de la actividad de determinados animales (corales, etc.) y plantas. La composición de nuestra propia atmósfera está influenciada por organismos, según se expondrá en detalle en la próxima sección.

Sin duda, más que cualquier otra especie, el hombre trata de modificar el medio ambiente físico para satisfacer sus necesidades inmediatas, pero es el caso que, al hacerlo, desbarata y aun destruye cada vez más los componentes bióticos que son necesarios para su existencia fisiológica. Puesto que el hombre es un heterótrofo y un fagótrofo que prospera mejor cerca del extremo de cadenas complejas de alimentos, su dependencia con respecto al

medio subsiste, por mucho que su técnica se perfeccione. Las grandes ciudades no siguen siendo más que parásitos en la biosfera, si consideramos los *recursos* que acertadamente se han designado como *vitales*, esto es, el aire, el agua y los alimentos. Cuanto mayores son las ciudades, tanto más le piden al campo circundante, y tanto mayor es el peligro de que perjudiquen el medio natural, su "huésped". Hasta el presente, el hombre ha estado tan absorbido en la tarea de "conquistar" la naturaleza, que ha prestado poca atención o esfuerzo a la de reconciliar los conflictos derivados de su función dual como manipulador y como habitante de los ecosistemas. Las medidas sociales, económicas y legales que deben adoptarse ahora para ilustrar al individuo acerca de su dependencia del medio se examinan en el capítulo 21. El dicho de "el mayor bien para el mayor número" podía parecer adecuado para la sociedad cuando no estábamos hacinados todavía, pero no lo sigue siendo ya. Porque es el caso que, sea cual sea la calidad del individuo, ya se trate del hombre en la ciudad, de la vaca en el pasto o del árbol en el bosque, el mayor bien tiene lugar cuando los números no son tan grandes. El estudio de la naturaleza proporciona muchos datos acerca de cómo pueden establecerse controles de calidad. Los principios ecológicos proporcionan una base eficaz, según esperamos demostrarlo en este libro, para proyectar la "consecución de la felicidad" de la sociedad con fundamento más bien en la calidad que en la cantidad.

### Ejemplos

Uno de los trabajos clásicos que debería figurar como "obligatorio" en la lista de lecturas de todo estudiante de la ecología es el ensayo-resumen de Alfred Redfield, publicado en 1958 con el título de *The Biological Control of Chemical Factors in the Environment*. Redfield reúne las pruebas para demostrar que el contenido de oxígeno del aire y el nitrato en el mar son producidos y controlados en gran parte por actividad orgánica y, además, que las cantidades de estos componentes vitales en el mar están condicionados por el biociclo del fósforo. Este sistema está organizado de modo tan bello e intrincado, que reduce a la insignificancia cualquier cosa concebida hasta el presente por la mente ingeniosa del hombre.

Presentaremos una ligera exposición de cómo funciona en la próxima sección de este capítulo y en el capítulo 4. Si los cálculos de Redfield son correctos, los mares deberían considerarse para siempre como los grandes rectores y protectores de la biosfera, y no simplemente como un depósito de abastecimiento de explotación ilimitada. Así, por ejemplo, la eutroficación y la contaminación de los mares en un último intento de abastecer la tierra sobrepoblada podría muy bien conducir a cambios desastrosos en el contenido de la atmósfera y en los climas del mundo.

El Copper Basin junto a Copperhill, Tennessee, y un área similar al este de Butte, Montana, proporcionan ejemplos impresionantes del resultado de la *ausencia* de organismos vivos. En estas regiones, los vapores de las fundiciones de cobre exterminaron todas las plantas de raíces en una gran extensión de terreno. Como consecuencia, todo el suelo resultó erosionado, dejando la región convertida en un impresionante desierto, como puede verse en la figura 2-8, A. Pese a que los métodos modernos de fundición ya no emiten vapores, la vegetación no ha vuelto, y los intentos de reforestación artificial han fallado en gran parte. El área es demasiado "descarnada" para que la vida pueda afianzarse e iniciar un proceso de reconstrucción. Nadie puede decir cuánto tiempo se necesitará para que los procesos naturales reconstruyan el suelo y restauren el bosque, pero es lo cierto que esto no tendrá lugar en el curso de nuestras vidas o las de nuestros hijos. ¡Todo mundo debería visitar Copperhill como parte de su cultura general! O bien, visitemos un área gravemente erosionada o excavada a cielo abierto (fig. 2-8, B) y preguntemos: ¿Cuánto costará rehabilitar esta tierra inútilmente dañada?

### 3. LA PRODUCCION Y LA DESCOMPOSICION EN LA NATURALEZA

#### Enunciado

"Cada año se producen en la tierra, por organismos fotosintéticos, aproximadamente  $10^{17}$  gramos (unos 100 mil millones de toneladas) de materia orgánica. Una cantidad aproximadamente equivalente se vuelve a oxidar en  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  durante el mismo intervalo, como resultado de la actividad respiratoria de los organismos vivos. *Pero el equilibrio no es exacto*" (Vallentyne, 1962). Durante la mayor parte

de la era geológica (desde principios del período cámbrico, hace unos 600 millones de años), una fracción pequeña pero significativa, con todo, de la materia orgánica producida es enterrada y fosilizada sin ser respirada o descompuesta, aunque ha habido épocas en la historia geológica en que la balanza se inclinaba en sentido contrario. Este exceso de producción orgánica —que libera oxígeno gaseoso y elimina  $\text{CO}_2$  del aire y el agua— con respecto a la respiración, que realiza lo contrario, se ha traducido en la constitución de oxígeno, en la atmósfera, a los altos niveles de los tiempos geológicos recientes, lo que ha hecho posible, a su vez, la evolución y la supervivencia proseguida de las formas superiores de vida. Hace unos 300 millones de años, producciones especialmente grandes en exceso formaron los combustibles fósiles que han hecho posible la revolución industrial del hombre. Durante los últimos 60 millones de años, cambios de los equilibrios bióticos acompañados de variaciones en la actividad volcánica, en el desgaste de las rocas por la intemperie y en la contribución de energía solar se han traducido en un estado permanente oscilante de las proporciones atmosféricas entre el  $\text{CO}_2$  y el  $\text{O}_2$ . Las oscilaciones del  $\text{CO}_2$  atmosférico iban acompañadas de calentamientos y enfriamientos alternos de los climas y posiblemente los causaban. Durante los últimos 50 años, las actividades agroindustriales del hombre han ejercido un efecto considerable en el hecho de que la concentración de  $\text{CO}_2$  haya aumentado al menos en un 13 por 100 (Plass, 1959).

#### Explicación

De qué manera exactamente elaboran las plantas provistas de clorofila hidratos de carbono, proteínas, grasas y otros materiales complejos, no se ha comprendido todavía por completo.

Sin embargo, la fórmula simplificada de la fotosíntesis es una de las primeras cosas que se aprende en biología elemental. En forma teórica es más o menos como sigue:



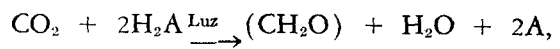
A



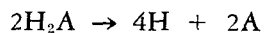
B

FIG. 2-8. A, El Copper Basin junto a Copperhill, Tennessee, sugiere cómo se vería una tierra sin vida. En otro tiempo un bosque frondoso cubría esta área, hasta que los vapores de unas fundiciones mataron toda la vegetación. Pese a que los métodos modernos de preparación de los minerales ya no emiten vapores, la vegetación no se ha restablecido. (U. S. Forest Service Photo.) B, Tierra de cultivo en Mississippi arruinada por la erosión. Semejantes calamidades dejan una estela de casas abandonadas y de gente empobrecida. (U. S. Forestry Service Photo.)

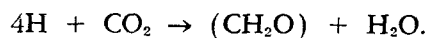
Químicamente, el proceso fotosintético comprende el almacenamiento de una parte de la energía de la luz solar cual potencial o energía "ligada" de los alimentos. Puesto que esto implica una reacción de oxidación y reducción, y puesto que hay en la naturaleza dos clases de fotosíntesis, puede escribirse una ecuación general como sigue:



siendo la oxidación



y la reducción



Para las plantas verdes en general (algas, plantas superiores), la "A" es oxígeno; es agua que se oxida con liberación de oxígeno gaseoso, y el bióxido de carbono es reducido a hidrato de carbono ( $\text{CH}_2\text{O}$ ), con liberación de agua. En la fotosíntesis bacteriana, por otra parte, el  $\text{H}_2\text{A}$  (el "reductor") no es agua, sino ya sea una combinación inorgánica de azufre, como ácido sulfhídrico ( $\text{H}_2\text{S}$ ), en las bacterias sulfurosas verdes y púrpuras (*Chlorobacteriaceae* y *Thiorhodaceae* respectivamente), o un compuesto orgánico, como en las bacterias no sulfurosas púrpuras y pardas (*Athiorhodaceae*). Por consiguiente, no se libera oxígeno en la fotosíntesis bacteriana.

Las bacterias fotosintéticas son en gran parte acuáticas (de mar y de agua dulce) y, en la mayoría de las situaciones, juegan un papel secundario en la producción de materia orgánica. Sin embargo, pueden funcionar en condiciones desfavorables al desarrollo general de las plantas verdes y desempeñan un papel en el ciclo de ciertos minerales en sedimentos acuáticos. Las bacterias sulfurosas verdes y púrpuras, por ejemplo, son importantes en el ciclo del azufre (véase fig. 4-5). Son anaerobios forzosos (capaces de funcionar solamente en ausencia de oxígeno) y se encuentran en la capa limítrofe entre las zonas oxidativas y reducidas, en sedimentos, o en el agua, allí donde la luz es poco intensa. Los bancos lodosos de marea son buenos lugares para observar estas bacterias, porque forman a menudo capas rosadas o purpúreas visibles justamente debajo de los estratos verdes superiores de las algas del barro (o en otros términos, en el mismo borde superior de la zona anaerobia o reducida, donde hay luz. En un estudio reciente de lagos japoneses, Takahashi y Ichimura (1968) encontraron que las bacterias sulfurosas fotosintéticas sólo daban de un tres a un cinco por ciento de la producción total anual en la mayoría de los lagos, en tanto que en los lagos estancados, ricos en  $\text{H}_2\text{S}$ , estas bacterias producían hasta el 25 por 100 de la fotosíntesis total. En contraste, las bacterias fotosintéticas no sulfurosas son por lo regular anaerobios facultativos (capaces de funcionar con oxígeno o sin él). Pueden funcionar asimismo como heterótrofos, en ausencia de luz, al igual que muchas algas. Así, pues, la fotosíntesis bacteriana puede ser útil en aguas contaminadas y eutrofizadas, y de aquí que se la estudie cada vez más; pero no constituye, con todo, un sustitutivo de la fotosíntesis "regular", generadora de oxígeno,

de la que el mundo depende en su conjunto. Véase un resumen detallado de las bacterias fotosintéticas en Pfennig (1967).

Otro grupo interesante, conocido como el de las bacterias quimiosintéticas, se considera a menudo como de "productores" (esto es, como quimioautótrofos), pero es lo cierto, con todo, que, en términos de su función en los ecosistemas son elementos intermedios entre los autótrofos y los heterótrofos. Estas bacterias obtienen su energía para la asimilación del bióxido de carbono en componentes celulares no por fotosíntesis, sino mediante la oxidación química de compuestos inorgánicos simples como, por ejemplo, la de amoníaco en nitrito, de nitrito en nitrato, de sulfuro en azufre, y de hierro ferroso en férrico. Pueden desarrollarse en la obscuridad, pero la mayoría requieren oxígeno. Las bacterias sulfurosas *Beggiatoa*, que abundan a menudo en los manantiales sulfurosos, y las diversas bacterias del nitrógeno, importantes en el ciclo del nitrógeno (véase pág. 98), constituyen ejemplos de este tipo. Un grupo único de bacterias quimiosintéticas, la bacteria del hidrógeno, se está estudiando seriamente en relación con los sistemas mantenedores de la vida en los vehículos espaciales, porque es el caso que, con base en el peso, serían muy eficaces para eliminar el  $\text{CO}_2$  de la atmósfera del vehículo espacial (para más detalles ver cap. 20). Debido a su capacidad para funcionar en los oscuros lugares apartados de los sedimentos y el suelo, las bacterias quimiosintéticas no sólo desempeñan un papel en la "recuperación" de alimentos minerales, sino que, según lo ha señalado el hidrobiólogo ruso Sorokin (1966), rescatan energía que, en otro caso, se perdería para la alimentación directa de los animales.

El proceso fotosintético de la elaboración de alimentos se designa a menudo como "el asunto de las plantas verdes". Se cree ahora que la síntesis de los aminoácidos, las proteínas y otras materias vitales tiene lugar simultáneamente con la de los hidratos de carbono (glucosa), toda vez que algunos de los procesos básicos implicados son los mismos en ambos casos. Una parte de los alimentos sintetizados la emplean, sin duda, los propios productores; pero el excedente, lo mismo que el protoplasma del productor, es utilizado luego por los consumidores o, según se ha recalcado ya, una parte del mismo es almacenado con frecuencia o transportado a otros sistemas. El dinamismo de la "producción" se verá en el cap. 3.

La mayoría de las especies de las plantas superiores (espermatofitas) y muchas especies de algas sólo requieren alimentos inorgánicos simples y son, por consiguiente, totalmente autotróficas. En cambio, algunas otras especies de algas requieren una simple "substancia de crecimiento" orgánica compleja, que ellas mismas no son capaces de sintetizar, en tanto que otras especies, todavía, requieren una, dos o tres de estas sustancias de crecimiento y son, por consiguiente, parcialmente heterotróficas. Véanse resúmenes de Provasoli (1958 y 1966), Hunter y Provasoli (1964) y Lewin (1963). En el país del "sol de medianoche", en Suecia septentrional, Rodhe (1955) ha presentado pruebas que indican que, durante el verano, las algas de los lagos son productoras, en tanto que, durante la prolongada "noche" invernal (que puede durar varios meses), en que por lo visto están en condiciones de servir de la materia orgánica acumulada en el agua, son consumidoras.

Dirijamos ahora nuestra atención a la respiración, esto es, al proceso heterotrófico que en el conjunto del mundo equilibra aproximadamente el metabolismo autotrófico. Si consideramos la respiración en sentido amplio como "toda oxidación biótica que produce energía", es importante identificar los diversos tipos de respiración (que de modo general corresponden a los tipos de la fotosíntesis), a saber:

1. Respiración aerobia —el oxígeno gaseoso (molecular) es el receptor de hidrógeno (oxidante).
2. Respiración anaerobia —el oxígeno gaseoso no interviene. El electrón absorbente (oxidante) es un compuesto distinto del oxígeno.
3. Fermentación —también anaerobia, pero un compuesto orgánico es aquí el electrón aceptor (oxidante).

El tipo 1, la respiración aerobia, es el inverso de la fotosíntesis "regular", según se mostró anteriormente en la fórmula literal. Es el medio por el cual todas las plantas y los animales superiores, así como la mayoría de las Moneras y las Protistas (véase fig. 2-1) obtienen su energía para la subsistencia y para la formación de material celular. La respiración completa produce  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  y material celular, pero el proceso puede ser acaso incompleto, dejando compuestos orgánicos que contienen todavía energía susceptible de ser utilizada posteriormente por otros organismos.

En cuanto forma de respiración sin  $\text{O}_2$ , está restringida en gran parte a los saprófagos (bacterias, levaduras, mohos, protozoos), aunque se encuentra también, como proceso dependiente, en ciertos tejidos de animales superiores. Las bacterias del metano son buenos ejemplos de anaerobios forzosos, que descomponen compuestos orgánicos con producción de metano ( $\text{CH}_4$ ), mediante reducción de carbono orgánico o de carbonato (empleando así los dos tipos 2 y 3 de metabolismos). El gas metano, conocido a menudo como "gas de los pantanos", sube a la superficie, donde puede ser oxidado, o bien, si prende fuego, puede convertirse en un OVNI (¡objeto volador no identificado!). Las bacterias del metano intervienen también en la descomposición del forraje en el rumen del ganado y otros rumiantes. Las bacterias *Desulfotribrio* son ejemplos ecológicamente importantes de respiración anaerobia del tipo 2, porque reducen  $\text{SO}_4$ , en sedimentos profundos, en gas  $\text{H}_2\text{S}$  que puede subir a sedimentos poco profundos, donde pueden actuar sobre él otros organismos (las bacterias fotosintéticas, por ejemplo). Las levaduras son, por supuesto, ejemplos bien conocidos de fermentadores (tipo 3). Son no sólo comercialmente importantes, sino que abundan además en los suelos, donde desempeñan un papel principal en la descomposición de residuos de plantas.

Como ya se indicó, muchas clases de bacterias son capaces de respiración tanto aerobia como anaerobia (o sea que son anaerobios facultativos), pero es importante observar que los productos finales de las dos reacciones serán distintos, y la cantidad de energía liberada será mucho menor en el caso de las condiciones anaerobias. La figura 2-9 muestra los resultados de un interesante estudio en que la misma especie de bacteria, *Aerobacter*, fue cultivada en condiciones anaerobias y aerobias, utilizando glucosa como fuente de carbono. En presencia de oxígeno, casi la totalidad de la glucosa se convertía en protoplasma bacteriano y  $\text{CO}_2$ , en tanto que, en ausencia, de oxígeno, la descomposición era incompleta, una cantidad mucho menor de glucosa terminaba en carbono celular, y una serie de compuestos orgánicos eran liberados en el medio. Se requerirán especialistas bacterianos complementarios para oxidar estos. En términos generales, la respiración aerobia completa es muchas veces más rápida, en términos de energía liberada por unidad de substrato atacado, que el proceso parcial de la



respiración anaerobia. Cuando la proporción de detritus orgánicos absorbidos por los suelos y sedimentos es grande, las bacterias, los hongos, los protozoos y otros organismos crean condiciones anaerobias consumiendo el oxígeno más rápidamente de lo que puede difundirse en los medios; la descomposición no se detiene, sino que sigue a un ritmo más lento, a condición que esté presente una diversidad apropiada de tipos metabólicos microbianos anaerobios.

En resumen, aunque los saprófagos anaerobios (tanto forzosos como facultativos) son componentes minoritarios de la comunidad, son importantes, con todo, en el ecosistema, porque ellos solos son capaces de respirar en los lugares apartados oscuros, sin oxígeno, del sistema. Al ocupar este hábitat inhóspito, "rescatan" energía y materiales para la mayoría de los aerobios. Así, pues, aquello que podría parecer un método "ineficaz" de respiración resulta contribuir a la explotación "eficaz" de energía y materiales en el ecosistema conjunto. Por ejemplo, la eficacia de un sistema de eliminación de aguas negras, que es un ecosistema heterotrófico establecido por el hombre, depende de la asociación entre saprófagos anaerobios y aerobios. La acción recíproca anaerobia-aerobia general en el perfil del sedimento se halla representada en forma de diagrama en la figura 4-5 y en la figura 12-13.

Pese a que la naturaleza presenta un amplio espectro de funciones, la sencilla clasificación en autótrofos-fagótrofos-saprótrofos constituye

buen instrumento de trabajo, para la descripción de la estructura ecológica de una comunidad biótica, en tanto que los términos "producción", "consumo" y "descomposición" son útiles para describir funciones generales. Toda vez que la especialización en la función propende a traducirse en una mayor eficacia bajo las condiciones competitivas de la naturaleza, los organismos evolutivamente más avanzados, parecen limitarse a un ámbito más bien angosto de función, dejando la tarea de llenar las lagunas a organismos menos especializados. La versatilidad metabólica de las bacterias unicelulares, los protozoos y las algas no tiene nada de sorprendente si recordamos que el ATP se forma en la célula del mismo modo tanto en la fotosíntesis como en la respiración, esto es, mediante transferencia de electrones de un reductor a un oxidante a través de los citocromos. En la fotosíntesis, el reductor y el oxidante se forman dentro de la célula a expensas de la energía lumínica, en tanto que, en la respiración, estos se obtienen ya listos del medio ambiente. Pese a que consideremos los microorganismos como "primitivos", es lo cierto, con todo, que el hombre y otros organismos "superiores" no pueden vivir sin lo que La Mont Cole llama los "microbios amigos" (Cole 1966); estos sintetizan, en efecto, los elementos orgánicos necesarios y proporcionan la "sintonización perfecta" del ecosistema, puesto que pueden adaptarse rápidamente a condiciones cambiantes.

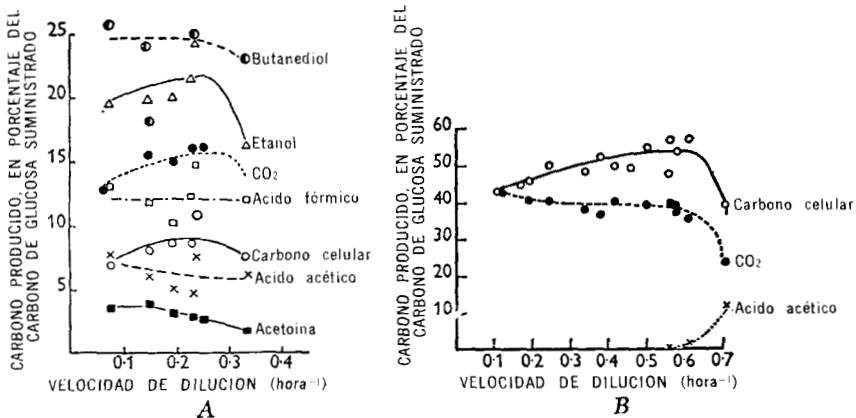


FIG. 2-9. La descomposición de la glucosa por la bacteria *Aerobacter* en condiciones anaerobias A y aerobias B. Obsérvese que, en condiciones aerobias, la descomposición es completa, y de 40 a 50 por 100 del carbono original es convertido en biomasa bacteriana. En cambio, en las condiciones anaerobias, solamente un 15 por 100 más o menos del carbono de glucosa es convertido, y subsiste cierto número de sustancias orgánicas incompletamente descompuestas en el medio. La disminución de carbono celular y de CO<sub>2</sub> y el comienzo de la producción de ácido acético en B indican que el oxígeno empieza a disminuir, desarrollándose en consecuencia la situación ilustrada en A. (Según Pirt, 1957.)

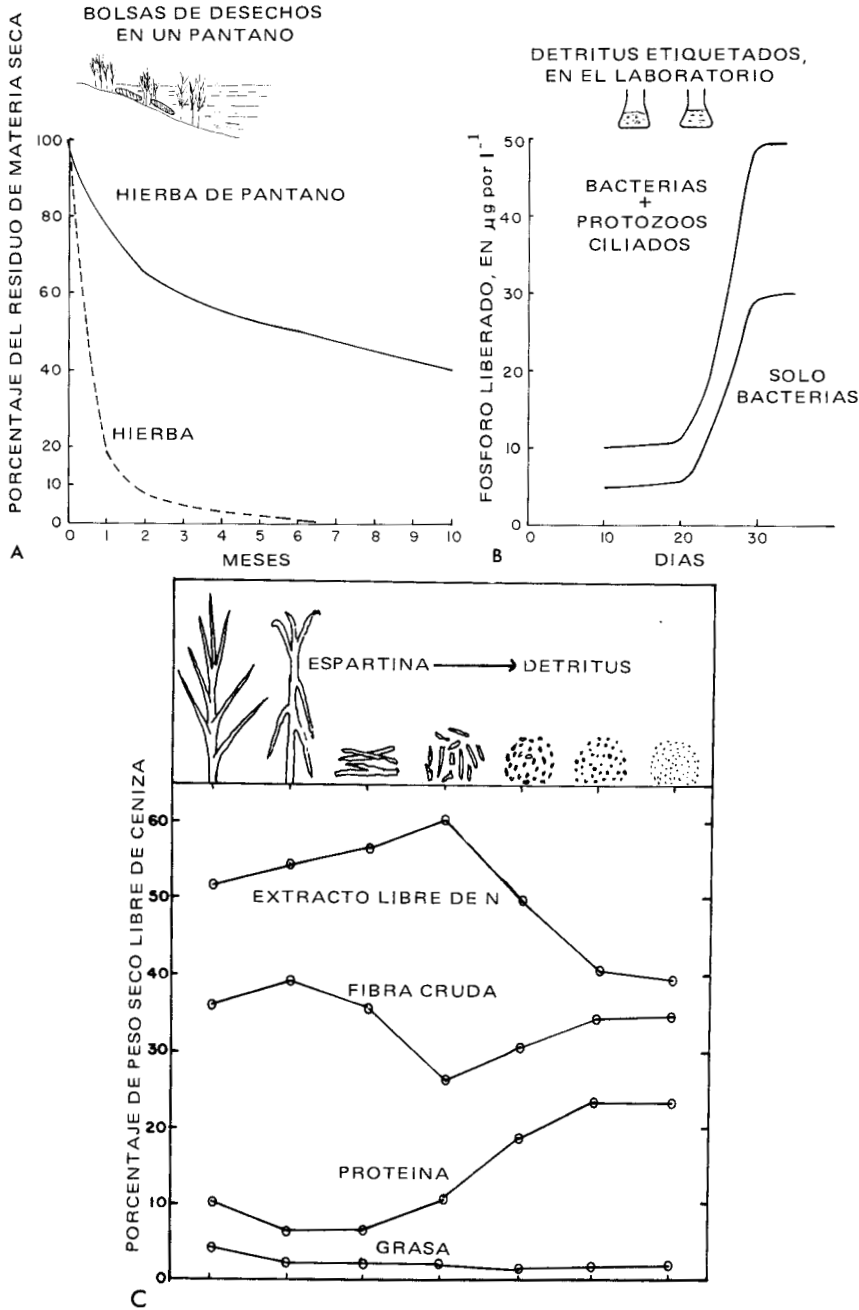


FIG. 2-10. Tres aspectos de descomposición en un pantano de agua salada en Georgia, o sea un ecosistema en que la mayoría de la energía productora sigue el camino del detritus. A, Descomposición en términos de porcentaje de hierba de pantano muerta (*Spartina alterniflora*) y cangrejos de agua salada (*Uca pugnax*), atrapados en bolsas de residuos, de malla de nilón, colocadas en el pantano, donde estarían sometidas a inundación diaria por la marea. (Según E. P. Odum y De la Cruz, 1967.) B, Experimento de laboratorio que muestra que la liberación de fósforo (marcado con trazador radiactivo) de la hierba de pantano en putrefacción es más rápida cuando actúan sobre el detritus bacterias y protozoos, en contraste con la acción de las bacterias solamente. (Según Johannes, 1965.) C, Enriquecimiento en proteína resultante de la actividad microbiana sobre detritus de hierba de pantano en las fases de la desintegración en partículas. (Según E. P. Odum y De la Cruz, 1967.) Los animales que se alimentan de depósitos (caracoles, gusanos, almejas, camarones, peces) lo hacen a menudo selectivamente a partir de las partículas, más ricas en elementos nutricios (véase Newall, 1965 y W. E. Odum, 1968.)

Tal como se subraya en el enunciado, es la relación entre la velocidad total de producción y la velocidad de descomposición, independientemente de cuales organismos o procesos abióticos sean los causantes, la que reviste la mayor importancia en la biósfera conjunta. En efecto, el juego recíproco de estas funciones opuestas controla nuestra atmósfera y nuestra hidrosfera y, según ya se recalcó asimismo, es un feliz azar para el hombre y sus grandes máquinas consumidoras de oxígeno que la producción haya tendido a superar la descomposición. Pero es el caso que el hombre "toma ahora más de lo que restituye", y aun a un grado que pone el equilibrio vital en peligro. Por consiguiente, *el retraso en la utilización heterotrófica completa de los productos del metabolismo autotrófico* es uno de los rasgos más importantes del ecosistema, y este rasgo se ve gravemente amenazado por la conducta despreocupada del hombre. En consecuencia, será útil resumir en este punto los aspectos más destacados del proceso de descomposición, pese a que muchos de los detalles necesiten desarrollarse con mayor detalle más adelante en el texto.

La descomposición resulta de procesos tanto abióticos como bióticos. Por ejemplo, los fuegos de pradera y de bosques son no sólo factores limitativos principales, según veremos en el capítulo 5, sino que son también "desintegradores" de detritus y liberan grandes cantidades de CO<sub>2</sub> y otros gases en la atmósfera y minerales en el suelo. En conjunto, sin embargo, son los microorganismos heterotróficos o saprófagos los que en última instancia atacan los cuerpos muertos de las plantas y los animales. Por supuesto, esta clase de descomposición es el resultado del proceso mediante el cual las bacterias y los hongos obtienen alimento para sí mismos. Por consiguiente, la descomposición tiene lugar mediante transformaciones de energía dentro de los organismos y entre ellos. Constituye una función absolutamente vital, porque, si no tuviera lugar, todos los alimentos no tardarían en estar ligados a cuerpos muertos, y ninguna nueva vida podría producirse. Dentro de las células bacterianas y del micelio de los hongos hay grupos de enzimas necesarias para llevar a cabo reacciones químicas específicas. Estas enzimas son secretadas en materia muerta; algunos de los productos de descomposición son absorbidos por el organismo como alimento, en tanto que otros productos permanecen en el medio o son

excretados por las células. Ninguna especie singular de saprófito puede producir la descomposición completa de un cuerpo muerto. Pero es el caso que las poblaciones de desintegradores predominantes en la biosfera constan de muchas especies, las que, con su acción graduada, pueden realizar la descomposición completa. No todas las partes de los cuerpos de plantas y animales se desintegran a la misma velocidad. En efecto, las grasas, los azúcares y las proteínas se dejan descomponer fácilmente, pero la celulosa, la lignina de la madera y la quitina, el pelo y los huesos de los animales sólo son atacados muy lentamente. Esto se aprecia en la figura 2-10, que compara la velocidad de descomposición de hierba de pantano y del cámbaro americano (*Uca pugnax*) puestos en una "bolsa de paja" de malla de nilón en un pantano de agua salada de Georgia. Obsérvese que aproximadamente 25 por 100 del peso seco de la hierba de pantano fue descompuesta en un mes, en tanto que el 75 por 100 restante reaccionó más lentamente. Transcurridos 10 meses, quedaba todavía 40 por 100 de la hierba, pero, en cambio, todos los restos de cámbaro habían desaparecido de la bolsa. A medida que el detritus se divide finamente y escapa de la bolsa, las intensas actividades de los organismos se traducen a menudo en enriquecimiento de proteína, como puede verse en la figura 2-10, C, con lo que proporcionan un alimento más nutritivo a los animales que viven de detritus (Odum y De la Cruz, 1967; Kausik y Hynes, 1968). Según se recalcará en el capítulo 6, esto forma parte de la "estrategia" general de la naturaleza consistente en sacar provecho de todo; pero de esto se hablará más adelante.

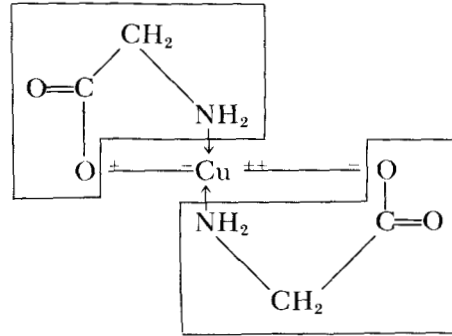
Los productos más resistentes de la descomposición terminan en *humus* (o *substancias húmicas*) que es, según ya se indicó, un componente universal de los ecosistemas. Conviene distinguir tres etapas en la descomposición, a saber: 1) la formación de detritus dividido en partículas por acción física y biológica; 2) la producción relativamente rápida de humus y la liberación de elementos orgánicos solubles por los saprófagos, y 3) la mineralización más lenta del humus. La lentitud con que el humus es descompuesto constituye un factor, que hemos destacado, en el retraso de la descomposición y en la acumulación de oxígeno. En su aspecto general, el humus es una sustancia oscura, a menudo amarillo par-

dusca, amorfa o coloidal. Según Kononova (1961) no existe una gran diferencia en las propiedades físicas o la estructura química entre las sustancias húmicas en ecosistemas geográficamente dispersos o biológicamente distintos. Sin embargo, dichas sustancias son difíciles de caracterizar químicamente, circunstancia que no debe sorprendernos si tenemos en cuenta la gran diversidad de materia orgánica de la que resultan. En términos generales, las sustancias húmicas son condensaciones de compuestos aromáticos (fenoles), combinados con los productos de descomposición de proteínas y polisacáridos. En el cap. 14 se muestra un modelo de la estructura molecular del humus. Es el tipo fenólico del anillo del benceno y la trabazón de las cadenas laterales lo que hace estos compuestos resistentes a la descomposición microbiana. La fisión de estas estructuras requiere al parecer enzimas desoxigenasas especiales (Gibson, 1968), que podrán no estar presentes en los saprótrofos corrientes del suelo y el agua. En forma irónica, muchos de los materiales tóxicos que el hombre añade ahora al medio ambiente, como los herbicidas, los pesticidas y los drenajes industriales, son derivados del benceno y causan graves trastornos, debido a su ritmo lento de degradación.

El ecólogo microbiano precursor Winogradsky expuso en 1925 la idea de que los organismos que descomponen la materia orgánica fresca constituyen una "flora" ecológicamente distinta de los que descomponen el humus, y llamó a estos grupos *cimógenos* y *autóctonos* respectivamente (véase Winogradsky, 1949, cap. 18). Hasta el presente, sin embargo, no sabemos todavía a ciencia cierta si el humus es descompuesto por organismos especiales con enzimas especiales, o por procesos químicos abióticos, o por ambos a la vez. Se ha realizado poco progreso reciente en el estudio del humus, tal vez porque no se presta al estudio convencional en el laboratorio químico. Lo que se necesita son más estudios in situ en el medio, como los descritos por Tribe (1963), quien observó la formación de humus en un material colocado entre dos placas de vidrio que podían moverse periódicamente de sus posiciones en el suelo para estudio microscópico y análisis químico.

Es bien sabido que los detritus, el humus y demás materia orgánica sujeta a descomposición desempeñan un papel importante en la fertilidad del suelo. En cantidad moderada,

estos materiales proporcionan una textura que es favorable para el desarrollo de las plantas. Por otra parte, muchos elementos orgánicos forman compuestos complejos con alimentos minerales que refuerzan la absorción por las plantas. Una de las formas en que esto tiene lugar es mediante un proceso llamado *quelación* (*quele* = garra, con referencia a "agarrar"), esto es, una formación compleja con iones metálicos, que mantiene el elemento en solución y no tóxico, en contraste con las sales del metal. El siguiente diagrama muestra de qué modo un ion de cobre puede ser retenido en "garras de cangrejo" por dos pares de ligaciones covalentes ( $\rightarrow$ ) e iónicas ( $- +$ ) entre dos moléculas de glicina, que es un aminoácido:



Casi siempre se añaden quelatores a los medios de cultivo utilizados en los experimentos de los sistemas de laboratorio que se ven en la figura 2-6.

Sin duda, los productos de descomposición pueden acumularse hasta el punto de proporcionar "un exceso de cosa buena", ¡frase que tendremos muchas ocasiones de utilizar en relación con los excesos humanos! Se habló ya de la creación de condiciones anaerobias. En un estudio reciente, Ghassemi y Christman (1968) encontraron que los ácidos orgánicos amarillos solubles, productos de descomposición de origen vegetal, son beneficiosos en los lagos, en pequeñas concentraciones, a causa de su quelación de metales, especialmente del hierro. En concentraciones elevadas, en cambio, absorben luz y reducen la fotosíntesis.

Las bacterias, las levaduras y los mohos colaborarán acaso, ya sea juntos o alternativamente, en los procesos de descomposición. Las bacterias parecen ser más importantes en la descomposición de la carne animal, en tanto que los hongos lo sean tal vez más en la de la madera. Tribe (1957, 1961) describe una

sucesión interesante de organismos que descompusieron por completo una película de celulosa que él enterró en el suelo. Los hongos fueron los primeros en invadir la película, y sólo más adelante aparecieron las bacterias en cantidad. Tan pronto como la película había sido descompuesta, se presentaron sobre el terreno nematodos y otros invertebrados del suelo y se tragaron los pedazos pequeños (incluidos, por supuesto, los microorganismos). Así, pues, los microconsumidores proporcionan también alimento, directa o indirectamente, a diversos macroconsumidores, los que aceleran a su vez el proceso de descomposición. (Véase un ejemplo de una sucesión de diversos grupos bacterianos y de hongos que intervienen en la descomposición de los residuos vegetales en el cap. 14). Los grandes organismos proporcionan un hábitat especial, durante su descomposición lenta, a una gran diversidad de organismos. Por ejemplo, un tronco caído mantiene en el bosque una subcomunidad bien desarrollada que va cambiando según el estado de la descomposición.

Algunos estudios muestran ahora que los fagótrofos, especialmente los animales pequeños (protozoos, ácaros del suelo, nematodos, ostrácodos, caracoles, etc.) juegan en la descomposición un papel más importante del que anteriormente se creyera. Cuando se eliminan del manto del bosque los microartrópodos (esto es, acámbaros microscópicos y colémbolos) por medio de un tratamiento de insecticida que ejerza poco o ningún efecto sobre las bacterias, la descomposición de la hojarasca y de las ramas muertas se ve muy retardada (véase figura 6, cap. 14). Como puede verse en la figura 2-10, B, la liberación de trazador de azufre de la hierba de pantano en descomposición resultó reducida al filtrarse selectivamente del medio de agua de mar los protozoos. Si bien la mayoría de los animales que se alimentan de detritus (detritívoros) no digieren la celulosa y obtienen su energía alimenticia en gran parte de la microflora, pueden acelerar la descomposición de la matriz celulosa-lignina, con todo, de diversas maneras, esto es: 1) rompiendo los detritus en pequeños pedazos y aumentando así la superficie disponible para la acción microbiana; 2) añadiendo proteínas o sustancias de crecimiento que estimulan el desarrollo microbiano, ó 3) como ya se sugirió, tragando algunas de las bacterias y estimulando así el desarrollo y la actividad metabólica de la población (esto es,

manteniendo una velocidad de desarrollo de "fase de tronco", véase cap. 7). Por otra parte, muchos detritívoros son *coprófagos* (*kopro* = inmundicia), o sea que ingieren regularmente bolitas fecales después que estas han sido enriquecidas por la actividad microbiana del medio (véase Newell, 1965; Frankenberg y Smith, 1967). Por ejemplo, el escarabajo *Popilius*, que vive en troncos en descomposición, se sirve de sus túneles como de una especie de "rumen externo", donde las bolitas fecales y los fragmentos de madera mascada son enriquecidos por hongos y vueltos luego a ingerir (Mason y Odum, 1969). La coprofagia es en este caso una asociación entre un insecto y un hongo, que permite al escarabajo utilizar la energía alimenticia de la madera, acelerando al propio tiempo la descomposición del tronco.

Al comparar en la sección precedente los ecosistemas acuáticos y terrestres, señalamos que, puesto que el fitoplancton es más "comestible" que las plantas terrestres, los macroconsumidores juegan tal vez un papel más importante en la descomposición en el sistema acuático; pero hablaremos todavía de esto en el capítulo 4. Finalmente, es interesante observar que hace algunos años se sugirió que los animales invertebrados eran beneficiosos en los lechos de aguas negras (véase el estudio de Hawkes, 1963); pero existen muy pocos estudios serios de las relaciones entre fagótrofos y saprótrofos en el tratamiento de dichas aguas, puesto que los ingenieros sanitarios suelen suponer que todo lo que importa es la acción bacteriana.

Aunque la "mineralización de materia orgánica" y la producción de elementos nutritivos vegetales se ha señalado como la función primaria de la descomposición, hay otra función, sin embargo, a la que los ecólogos prestan cada vez mayor atención. En efecto, aparte de su empleo posible como alimento por otros organismos, puede ser que las sustancias orgánicas liberadas en el medio durante la descomposición ejerzan una influencia pronunciada sobre el desarrollo de otros organismos del ecosistema. Julian Huxley sugirió, en 1935, el término de "hormonas de difusión externa" para las sustancias químicas que ejercen una influencia correlativa sobre el sistema a través del medio exterior, y Lucas propuso, en 1947, el término de sustancias "ectocrinas" (o "exocrinas", como prefieren algunos autores). El término de "hormona ambiental", expresa, asi-

mismo, claramente, lo que se quiere dar a entender. Estas sustancias podrán ser acaso inhibitorias, como en el caso del "antibiótico" penicilina (producida por un hongo), o estimulantes, como en el caso de diversas vitaminas y otras sustancias de desarrollo, como por ejemplo, la tiamina, la vitamina B<sub>12</sub>, la biotina, la histidina, el uracil, y muchos otros que no se han identificado químicamente. Los compuestos orgánicos se combinan a menudo con indicios de metales del medio para formar sustancias parecidas a hormonas.

El interés por los elementos bioquímicos ambientales se remonta a la famosa disputa entre Pütter y Krogh (que sigue en pie) acerca del papel de algunas sustancias orgánicas disueltas que abundan en el agua y en el suelo. El primero de aquéllos sostenía que estas sustancias eran utilizadas extensamente como alimento por animales y plantas superiores, en tanto que el segundo presentaba pruebas experimentales de que eran insignificantes en cuanto alimento, cuando menos para organismos como el zooplancton. Pueden citarse dos contribuciones recientes a esta interesante cuestión, a saber: 1) experimentos de trazadores radiactivos han demostrado que los animales marinos de cuerpo blando absorben y utilizan azúcares y aminoácidos disueltos en el agua (véase Stephens, 1967, 1968); 2) los elementos orgánicos disueltos forman con frecuencia agregados de partículas que son ingeridos fácilmente por los animales. Por ejemplo, lo que podría designarse como "detritus de burbuja" está formado, por lo regular, por material disuelto por el oleaje del mar (véase Baylor y Sutcliffe, 1963; Riley, 1963). Se va haciendo también ahora claro que los metabolitos extracelulares y muchos de los "productos de desecho" de la descomposición son más importantes como reguladores químicos que como alimento en cuanto tal. Esto es apasionante para el ecólogo, porque tales reguladores proporcionan un mecanismo para coordinar unidades del ecosistema y contribuyen a explicar tanto los equilibrios como la sucesión de especies que se observa tan comúnmente en la naturaleza. Sin embargo, antes de entusiasrnos demasiado con esto, habrá que realizar todavía una gran labor. La vitamina B<sub>12</sub>, por ejemplo, se ha estudiado mucho en años recientes pero los investigadores no están de acuerdo acerca de si esta sustancia es o no importante desde el punto de vista ecológico. Sin duda, muchos organismos la nece-

sitan de modo decisivo, pero es también abundante, al propio tiempo, y está ampliamente distribuida; la cuestión acerca de si alguna vez se hace lo suficientemente rara para limitar el crecimiento de productores no se ha decidido satisfactoriamente (obsérvense, por ejemplo, los puntos de vista opuestos de Dropp, 1957, y Daisley, 1957). Tal vez el papel de las sustancias inhibitorias esté más claramente definido. Conviene mencionar que si bien los saprótrofos parecen jugar el papel más importante en la producción de hormonas ambientales, las algas excretan también sustancias de esta clase (véase, el resumen de Fogg, 1962). Los productos de desecho de organismos superiores, las hojas y excreciones de las raíces, por ejemplo, podrán ser acaso importantes también bajo este aspecto. C. H. Muller y sus colaboradores hablan de estas excreciones como de "sustancias alelopáticas" (*allelon* = uno de otro; *pathos* = sufrimiento) y han demostrado que los metabolitos actúan recíprocamente con el fuego, en una forma complicada, en el control de las vegetaciones del desierto y del chaparral (véase la fig. 36, del capítulo 7). Realizan asimismo una función indudablemente reguladora las secreciones volátiles llamadas "feromonas", que controlan el comportamiento de los insectos y otros organismos (véase Wilson, 1965; Butler, 1967).

Se obtiene una idea de esta actividad intensa que acompaña la descomposición microbiana observando el aumento de temperatura en el substrato. Son muchas las personas que han observado el calor producido en un montón artificial de estiércol. En los sedimentos de acumulación rápida del Lago Mead, que está formado por el gran Dique Hoover en el Río Colorado, ZoBell, Sisler y Oppenheimer (1953) encontraron que la temperatura del lodo del fondo era de hasta 6°C más que la del agua adyacente; demostraron que una parte de este calor era debida a las inmensas poblaciones de microorganismos que hacen lo posible para mantener el paso con la erosión acelerada por el hombre en la cuenca.

Debido a que la mayoría de los agentes bióticos de descomposición son pequeños y se distinguen relativamente poco morfológicamente, resultan difíciles de estudiar. No podemos analizar una población microbiana, en efecto, contemplándola simplemente y contando los individuos, como podríamos hacerlo, por ej.: con una plantación de árboles o una población de mamíferos, porque es el caso que

unos microbios que se ven iguales podrían tener, con todo, tipos totalmente distintos de metabolismo. Así, pues, no sólo han de aislarse y cultivarse las especies, sino que su actividad ha de medirse también in situ y en el laboratorio, en condiciones que imiten el medio ambiente natural (en contraste con las técnicas de "cultivo enriquecido" de la bacteriología convencional). Debido a las dificultades técnicas de estudio, la ecología microbiana es dejada con frecuencia totalmente de lado, por desgracia, en los cursos superiores generales de ecología. Lo que no debe ser. Sin duda, los experimentos de la película de celulosa y de la hierba de pantano descritos anteriormente podrían adaptarse como ejercicios de clase. Alguna idea de la actividad de los desintegradores puede obtenerse midiendo la evolución del  $\text{CO}_2$  del suelo, sirviéndonos de aparatos relativamente sencillos que pueden diseñarse para uso en el campo (véase Witkamp, 1966). Las perspectivas de progresos sensoriales en el estudio de la ecología microbiana se examinan en el capítulo 20 (véanse también los textos en Brock, 1966, y Wood, 1965).

En resumen, hemos visto de qué modo el prolongado y complejo proceso de la degradación de la materia orgánica controla cierto número de funciones importantes en el ecosistema, como, por ejemplo: 1) el nuevo ciclo de los alimentos a través de la mineralización de materia orgánica muerta, la quelación y la recuperación microbiana en la capa heterotrófica; 2) la producción de alimentos para una sucesión de organismos en la cadena alimenticia de los detritus; 3) la producción de sustancias "ectocrinas" reguladoras, y 4) la modificación de los materiales inertes de la superficie de la tierra (para producir, por ejemplo, el complejo terrestre único conocido como "suelo"). Y sobre todo, hemos insistido en la importancia del equilibrio conjunto entre la producción y la descomposición para regular las condiciones de existencia de la totalidad de la vida en la biósfera. Hemos señalado que el retraso en el empleo de la producción autotrófica se traduce no sólo en la formación de una estructura biológica que mitiga el rudo medio ambiente físico, sino que explica también la atmósfera de oxígeno a la que el hombre y los animales superiores están especialmente adaptados. La mayoría de la materia orgánica que se substrahe a la descomposición es depositada en sedimentos acuáticos;

esta es la razón de que el petróleo sólo se encuentre en áreas que están cubiertas por el agua o lo estuvieron en algún tiempo.

El hombre empieza ahora, sin darse cuenta, a acelerar la descomposición: 1) quemando la materia orgánica almacenada en combustibles fósiles, y 2) mediante prácticas agrícolas que aumentan la velocidad de descomposición del humus. Si bien la cantidad de  $\text{CO}_2$  inyectada en la atmósfera por las actividades agroindustriales del hombre es pequeña todavía comparada con el  $\text{CO}_2$  total en circulación (véase fig. 4-4, con cálculos de estas cantidades), aquélla está empezando a producir cierto efecto, con todo, porque es el caso que el depósito atmosférico es pequeño, y el depósito marino mayor no es capaz de absorber el nuevo  $\text{CO}_2$  tan aprisa como es producido por el hombre. Revelle (1965) calcula un aumento de 25 por 100 del  $\text{CO}_2$  atmosférico para el año 2000, y un aumento de 170 por 100 cuando la totalidad de los combustibles fósiles de fácil acceso haya sido consumida. Si bien hay aspectos que no se comprenden bien todavía, y a cuyo propósito existe, pues, controversia, los climatólogos están de acuerdo, de modo general, en que cambios relativamente pequeños del  $\text{CO}_2$  atmosférico pueden producir y producen, de hecho, efectos importantes en el clima. El bióxido de carbono es transparente a la energía solar visible que nos llega, pero, al igual que el vidrio, absorbe el calor infrarrojo reflejado de la superficie de la tierra. Este efecto, llamado de "invernadero", significa que un aumento de  $\text{CO}_2$  suele traducirse en un aumento en la temperatura de la biósfera conjunta. La fundición de las capas del hielo polar y el consiguiente clima tropical universal constituirían los efectos más importantes de una elevación de la temperatura. Revelle calcula que el nivel del mar subiría en unos 125 metros si la totalidad del hielo del antártico se derritiera, lo que podría ocurrir en un periodo de tiempo de no más de 400 años. Semejante cambio sería catastrófico para el hombre, por supuesto, ya que tendría que abandonar todas sus ciudades costeras (¡o bien construir altos diques, o vivir bajo el agua!). Al paso que aumenta el contenido de  $\text{CO}_2$  de la atmósfera, el hombre aumenta asimismo la contaminación por partículas (esto es, el "polvo" en el aire), lo que tiene el efecto opuesto de enfriar la tierra. Hablaremos todavía del "difícil equilibrio" entre las contaminaciones gaseosa y por partículas en el capítulo 4.

4. HOMEOSTASIA DEL ECOSISTEMA

Enunciado

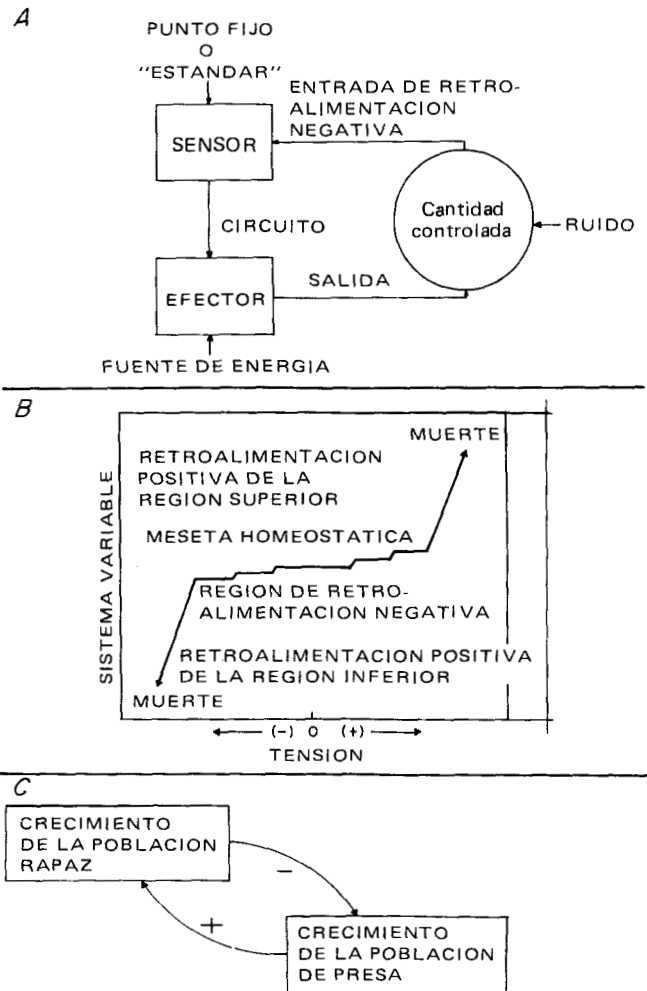
Los ecosistemas son capaces, lo mismo que sus poblaciones y organismos componentes, de autoconservación y autorregulación. Así, pues, la *cibernética* (*kybernetes* = piloto o timonel), ciencia de los controles, tiene una importante aplicación en ecología, sobre todo puesto que el hombre propende cada vez más a desbaratar los controles naturales o trata de substituir los mecanismos naturales por otros artificiales. *Homeostasia* (*homeo* = igual; *stasia* = estado) es el término empleado para significar la tendencia de los sistemas biológicos de resistir al cambio y permanecer en estado de equilibrio.

Explicación y ejemplos

Los principios muy elementales de la cibernética están representados en la figura 2-11. En su forma más sencilla, un control consis-

te en dos cajas negras (véase la definición de la "caja negra" en la pág. 21) y una cantidad controlada, conectadas entre sí por circuitos o señales de entrada y salida (fig. 2-11, A). En el sistema de control de calor en la casa, el termostato es el sensor (o "detector de error", como se le puede llamar también), el horno es el productor (que recibe su energía del combustible), y la temperatura de la habitación es la cantidad controlada. El control depende de la *retroalimentación*, que tiene lugar cuando la salida (o parte de ella) es reconducida a la entrada. Cuando esta entrada de retroalimentación es positiva, la cantidad crece (como en el caso de los intereses compuestos, que se convierten a su vez en capital). La *retroalimentación positiva* es "aceleradora de la desviación" y, por supuesto, es necesaria para el desarrollo y la supervivencia de los organismos. Sin embargo, para lograr el control —como para prevenir, por ejemplo, el sobrecalentamiento de la habitación o el cre-

FIG. 2-11. Elementos de cibernética. A, Sistema sencillo de control, parecido a un termostato doméstico, en el que una parte de la salida se utiliza como retroalimentación negativa para mantener algún género de equilibrio en una cantidad controlada. B, El concepto de la meseta homeostática, dentro del cual se mantiene una constancia relativa mediante retroalimentación negativa, pese a la tendencia de la presión de producir desviación. Más allá de los límites de la homeostasis, la retroalimentación positiva se traduce rápidamente en la destrucción del sistema. (Según Hardin, 1963.) C, La acción recíproca entre la retroalimentación positiva (+) y negativa (—) en un sistema de "círculo de retroalimentación" entre la población rapaz y la de presa. Se requiere por lo regular un periodo de ajustes evolutivos antes de que semejante sistema se haga efectivamente estable. Los rapaces y la presa recién asociados suelen oscilar violentamente (véase figura 7-32).





cimiento, a la manera de un cáncer, de la población— ha de haber también una *retroalimentación negativa*, o una entrada que “contrarreste la desviación”, como se muestra en la figura 2-11, A. A los mecanismos de retroalimentación mecánica se los llama a menudo “servomecanismos” por los ingenieros, en tanto que, para referirse a los sistemas vivos, los biólogos utilizan la expresión de mecanismo homeostático. La cibernética comprende los controles tanto inanimados como animados (Wiener, 1948). La acción recíproca de las retroalimentaciones positiva y negativa y los límites del control homeostático están representados en forma de diagrama en la figura 2-11, B. Según lo están señalando con frecuencia creciente los críticos de la sociedad humana (véase Mumford, 1967, por ejemplo), la retroalimentación positiva implicada en la expansión de los conocimientos, del poder y de la productividad amenaza la calidad de la vida humana y del ambiente, a menos que puedan encontrarse controles apropiados de retroalimentación negativa. Así, pues, la ciencia de los controles, o cibernética, se convierte en uno de los temas más importantes a estudiar, comprender y practicar. Una lista de lecturas que se sugieren sobre esta materia comprende los nombres de Ashby (1963), Langley (1965), Hardin (1963) y Maruyama (1963).

La existencia de mecanismos homeostáticos en diferentes niveles de la organización biológica se mencionó ya en el capítulo anterior. La homeostasia al nivel del organismo es un concepto bien conocido en fisiología, tal como ha sido expuesto por Walter B. Cannon, por ejemplo, en su libro, de fácil lectura, *The Wisdom of the Body* (1932). Observamos que el equilibrio entre los organismos y el medio puede mantenerse también por factores que resistan el cambio en el sistema conjunto. Se ha escrito mucho acerca de este “equilibrio natural”, pero solamente mediante el desarrollo reciente de buenos métodos de medición de las velocidades de las funciones de sistemas enteros se ha dado un primer paso en la comprensión de mecanismos que intervienen.

Al igual que en el turbidostato descrito en la leyenda de la figura 2-6, algunas poblaciones son reguladas por la densidad, que es “retroalimentada” por medio de mecanismos de conducta para aumentar o reducir la reproducción (el “productor”), manteniendo así el volumen de la población (la “cantidad controlada”) dentro de límites establecidos. Otras

poblaciones, en cambio, no parecen ser capaces de autolimitación, sino que están controladas por factores externos (que pueden incluir al hombre, pero de esto hablaremos todavía). Según ya lo expusimos, los mecanismos de control que funcionan al nivel del ecosistema incluyen los que regulan el almacenamiento y la liberación de elementos nutritivos y la producción y la descomposición de substancias orgánicas. *El juego entre los ciclos de materiales y la corriente de energía en ecosistemas grandes produce una homeostasia autocorrectora, sin que se requiera control o punto fijo alguno exterior* (se dirá más al respecto en los caps. 3 y 4). La acción posible de las substancias “ectocrinas” en la coordinación de las unidades del ecosistema se mencionó ya. En las secciones y los capítulos subsiguientes, tendremos ocasión frecuente de examinar estos mecanismos y de presentar datos concretos para demostrar que el conjunto no es tan variable, a menudo, como la parte.

Es importante observar, como puede verse en la figura 2-11, B, que los mecanismos homeostáticos tienen límites más allá de los cuales la retroalimentación positiva sin restricción conduce a la muerte. Obsérvese también que hemos mostrado el “altiplano homeostático” como una serie de niveles o pasos. A medida que aumenta la tensión, el sistema, aunque controlado, podrá no estar acaso en condiciones de volver exactamente al mismo nivel anterior. Ya hemos indicado que el CO<sub>2</sub> introducido en la atmósfera por los “volcanes industriales” del hombre es absorbido en gran parte, pero no totalmente, por el sistema de carbonato del mar; a medida que la entrada aumenta, los nuevos niveles de equilibrio son ligeramente superiores. En estas condiciones, un cambio aun ligero puede producir eventualmente efectos de gran consecuencia. Tendremos también muchas ocasiones de observar que *un control homeostático verdaderamente bueno viene solamente después de un periodo de ajuste evolutivo*. Nuevos ecosistemas (como por ej.: un nuevo tipo de agricultura) o nuevas combinaciones de parásito y huésped propenden a oscilar más violentamente y a ser menos capaces de resistir las perturbaciones externas que los sistemas maduros, en los que los componentes han tenido la oportunidad de adaptarse mutuamente uno a otro.

Como consecuencia de la evolución del sistema nervioso central la humanidad se ha convertido gradualmente en el organismo más

poderoso por lo que se refiere a la capacidad de modificar el funcionamiento de ecosistemas. Tan importante se está volviendo el individuo como "poderoso agente geológico", que Vernadsky (1945) ha sugerido que consideremos que la "noosfera" (del griego *noos*, mente), o sea el mundo dominado por la mente del hombre, va reemplazando gradualmente la biósfera, esto es, el mundo sujeto a evolución natural que ha existido durante miles de millones de años. Esto constituye un punto de vista peligroso, porque se basa en el supuesto de que el hombre es actualmente no sólo lo bastante prudente para comprender los resultados de todos sus actos, sino capaz además de sobrevivir en un medio totalmente artificial. Cuando el lector haya terminado con este libro, estoy seguro que estará de acuerdo en que no podemos hacernos cargo, sin grandes riesgos, de la dirección de todo.

La idea de los ecosistemas y la comprensión de que la humanidad forma parte de ciclos "biogeoquímicos" complejos, con un poder creciente para modificar los ciclos, son conceptos básicos de la ecología moderna y también puntos de vista de suma importancia en relación con los asuntos humanos en general. La conservación de los recursos naturales, aplicación práctica la más importante de la ecología, ha de disponerse alrededor de estos puntos de vista. De este modo, si la comprensión de los sistemas ecológicos y de la responsabilidad moral entre los hombres logra mantener el paso con la capacidad del hombre para efectuar cambios, el concepto actual de la "explotación ilimitada de los recursos" cederá

el paso a la "inventiva ilimitada para la perpetuación de una abundancia cíclica de recursos". El historiador Lynn White, Jr. (1967) señala que el dogma religioso que separa estrictamente al hombre de la naturaleza contribuye desafortunadamente a la presente crisis ambiental. Y Hutchinson (1948a); en otro ensayo clásico que debería leerse profusamente ha expresado apropiadamente este punto de vista, más o menos como sigue: el ecólogo ha de ser capaz de mostrar que es exactamente tan divertido y tan importante reparar la biosfera y conservarla en buen estado de funcionamiento como lo es reparar el aparato de radio o el automóvil familiar.

Podemos resumir lo que se ha expuesto en este capítulo. El ecosistema es el tema central y el concepto más importante de la ecología. Los dos métodos de su estudio, el holológico y el merológico, han de integrarse y traducirse en programas de acción, si es que el hombre ha de sobrevivir a la crisis ambiental provocada por él mismo. *Es el individuo en cuanto agente geológico y no tanto en cuanto a animal quien se halla demasiado bajo la influencia de la retroalimentación positiva y ha de someterse, por consiguiente, a retroalimentación negativa.* Con nuestro concurso inteligente, la naturaleza puede hacer frente a las necesidades y los desperdicios fisiológicos del hombre, pero no posee mecanismos homeostáticos, en cambio, para competir con los *bulldozers*, el cemento y la clase de aire y agua agroindustriales, o la contaminación del suelo, que resultarán difíciles de contener mientras la población humana siga ella misma fuera de control.

## Capítulo 3

# Principios y conceptos relativos a la energía en los sistemas ecológicos

### 1. RESUMEN DE LOS CONCEPTOS BASICOS RELACIONADOS CON LA ENERGIA

#### Enunciado

La *energía* se define como la capacidad de producir trabajo. El comportamiento de la ener-

gía lo describen las leyes siguientes. La *primera ley de la termodinámica* dice que la energía puede transformarse de una clase en otra, pero que nunca se crea o se destruye. La luz, por ejemplo, es una forma de energía, puesto que puede transformarse en trabajo, calor o en

energía potencial de alimentos, según la situación, pero no puede, en cambio, destruirse. La *segunda ley de la termodinámica* puede enunciarse de diversos modos, incluido el siguiente: ningún proceso que implique transformación de energía se producirá espontáneamente, a menos que ocurra degradación de la energía de una forma concentrada a una forma dispersa. Por ejemplo, el calor de un objeto tenderá espontáneamente a dispersarse por los alrededores más fríos. La *segunda ley de la termodinámica* puede enunciarse asimismo como sigue: toda vez que alguna energía se dispersa siempre en energía de calor no aprovechable, ninguna transformación espontánea de energía (la luz, por ej.) en energía potencial (protoplasma, por ej.) es 100 por 100 eficaz.

Los organismos, los ecosistemas y la biósfera entera poseen la característica termodinámica esencial de ser capaces de crear y mantener un grado elevado de orden interior, o una condición de baja entropía (medida de desorden o la cantidad de energía no disponible en un sistema). Se llega a una entropía baja por medio de una *disipación continua* de energía de alta utilidad (luz o alimentos, por ejemplo), que se convierte en energía de baja utilidad (calor, por ejemplo). En el ecosistema, el "orden", en términos de una estructura compleja de biomasa, es mantenido por la respiración total de la comunidad, la que continuamente "elimina por bombeo el desorden".

### Explicación

Es fácil de ver en qué forma los conceptos básicos de física esbozados en el párrafo anterior, se relacionan con la ecología. La diversidad de las manifestaciones de la vida va acompañada toda ella de cambios de energía, pese a que no se cree o destruya energía alguna (primera ley de la termodinámica). La energía que penetra en la superficie de la tierra como luz es compensada por la que deja la tierra en forma de radiación invisible de calor. La esencia de la vida consiste en el progreso de cambios como los de crecimiento, autoduplicación y síntesis de relaciones complejas de materia. Sin trasposos de energía, que acompañan a todos estos cambios, no habría vida ni podría haber sistemas ecológicos. Nosotros, en cuanto seres humanos, no debemos olvidar que la civilización no es más que una de las proliferaciones naturales notables que depen-

den de la corriente continua de la energía concentrada de la radiación de la luz que nos llega desde fuera. En ecología nos ocupamos fundamentalmente de la manera en que la luz se relaciona con los sistemas ecológicos, y la manera en que la energía es transformada al interior del sistema. Así, pues, las relaciones entre plantas productoras y animales consumidores, entre los animales rapaces y sus presas, sin hablar de los números y las clases de organismos en un medio dado, están limitadas y regidas todas ellas por las mismas leyes básicas que rigen los sistemas abióticos, como los motores eléctricos o los automóviles.

Día tras día, la luz y otras radiaciones que la acompañan dejan el sol y pasan al espacio. Una parte de estas radiaciones llega a la tierra, atraviesa la película atmosférica y cae sobre los bosques, las praderas, los lagos, los océanos, la tierra cultivada, los desiertos, los invernaderos, los páramos de hielo y muchos centenares más de otras clases de sistemas ecológicos que cubren la tierra y constituyen la biósfera. Cuando la luz es absorbida por algún objeto que como resultado de ello se calienta, la energía de la luz se ha transformado en otra clase de energía conocida como energía térmica. La energía térmica se compone de las vibraciones y los movimientos de las moléculas que forman el objeto. La absorción de los rayos solares por la tierra y el agua se traduce en áreas calientes y áreas frías, y conduce a fin de cuentas a las corrientes de aire capaces de mover los molinos de viento y de efectuar trabajos, como el del bombeo de agua contra la fuerza de la gravedad. En este caso, pues, la energía de la luz se convierte en energía térmica de la tierra y en energía *cinética* del aire en movimiento, que realiza el trabajo de elevar el agua. La energía no queda destruida por la elevación del agua, sino que se convierte en *energía potencial*, porque la energía latente que resulta de tener el agua a una determinada elevación puede transformarse nuevamente en alguna otra clase de energía, dejando que el agua vuelva a bajar al pozo. Como ya se indicó en capítulos anteriores, los alimentos producto de la actividad fotosintética de las plantas verdes contienen energía potencial, que cambia a otras formas cuando dichos alimentos son utilizados por organismos. Toda vez que la cantidad de una clase de energía es siempre equivalente a la cantidad particular de otra clase en la que se transforma, podemos calcular una de ellas a partir de la otra. Por ejem-

plo, sabiendo la cantidad de luz absorbida y conociendo el factor de conversión, podemos averiguar la cantidad de energía calorífica que se ha añadido.

La segunda ley de la termodinámica se ocupa del traspaso de energía a un estado cada vez menos disponible y más disperso. Por lo que se refiere al sistema solar, el estado disperso de la energía es tal, que toda ella está en forma de energía calorífica uniformemente distribuida. Es decir, si se la abandona a sí misma allí donde experimenta el cambio, toda la energía tenderá finalmente a transformarse en energía calorífica distribuida a una temperatura uniforme. Esta tendencia se ha designado a menudo como "el desgaste del sistema solar". Si esta tendencia a la nivelación de la energía se aplica o no al universo entero, esto no se ha puesto en claro todavía.

En el momento actual, la tierra dista mucho de encontrarse en un estado de estabilidad con respecto a la energía, porque hay vastas energías potenciales y diferencias de temperatura que se mantienen gracias a la corriente continua de energía lumínica que nos llega desde el sol. Sin embargo, es el proceso de desplazarse *hacia* el estado estable el que ocasiona la sucesión de cambios de energía que constituyen los fenómenos naturales de la tierra tal como los conocemos. Es algo parecido al caso de un individuo en un molino de rueda de andar, esto es, nunca llega a la cima de la montaña, pero sus esfuerzos se traducen, con todo, en procesos perfectamente definidos. Así, pues, cuando la energía solar se vierte sobre la tierra, tiende a degradarse en energía calorífica. Únicamente una porción muy pequeña de la luz absorbida por las plantas verdes es transformada en energía potencial o de alimento; la mayor parte de aquélla se transforma en calor, que luego sale de la planta, del ecosistema y de la biosfera. Todo el resto del mundo biológico obtiene su energía química potencial de las substancias orgánicas producidas por la fotosíntesis vegetal o por la quimiosíntesis de los microorganismos. Un animal, por ejemplo, absorbe energía potencial química de los alimentos y convierte una gran parte de ella en calor, para permitir que una pequeña parte de la misma se vuelva a establecer en forma de energía potencial química de un nuevo protoplasma.

A cada paso de la transferencia de energía de un organismo a otro, una gran parte de la energía se degrada en calor.

La segunda de las leyes de la termodinámica, que trata de la dispersión de la energía, se refiere al *principio de estabilidad*. Según este concepto, todo sistema natural cerrado con energía pasando a través, ya se trate de la tierra misma o de una entidad menor, como por ejemplo, un lago, tiende a cambiar hasta que se establece un ajuste estable, con mecanismos autorreguladores. Los mecanismos autorreguladores son mecanismos que provocan el retorno al estado constante si un sistema es sacado de él por una influencia externa momentánea como lo vimos en detalle en el capítulo 2.

Una vez que se ha alcanzado un ajuste estable, las transferencias de energía tienden a progresar en un solo sentido y a velocidades características fijas, según el principio de la estabilidad.

H. T. Odum (1967), basándose en los conceptos de A. J. Lotka (1925) y E. Schrödinger (1945), pone los principios termodinámicos en el contexto ecológico como sigue.

El mantenimiento antitérmico constituye la prioridad número uno en cualquier sistema complejo del mundo real. Según lo ha mostrado Schrödinger, la labor continua de sacar "desorden" por bombeo es necesaria si deseamos mantener un "orden" interior en presencia de vibraciones térmicas, en cualquier sistema por encima de la temperatura del cero absoluto.

En el ecosistema, por tanto, la proporción de la respiración de la comunidad total y la biomasa de la comunidad total ( $R/B$ ) puede considerarse como la permanencia en la proporción de la estructura, o como una función termodinámica de orden. Esta "proporción de Schrödinger" es una renovación ecológica, concepto que se introdujo en el capítulo 2 (véase pág. 18). Si  $R$  y  $B$  se expresan en calorías (unidades de energía) y se dividen por la temperatura absoluta, la proporción  $R/B$  se convierte en la razón del aumento de la entropía de conservación (y demás labor afín) a la entropía de la estructura ordenada. Cuanto mayor sea la biomasa, tanto mayor es el costo de mantenimiento; pero, si el tamaño de las unidades de biomasa (los organismos individuales, por ejemplo) es grande (como la vegetación en un bosque), el mantenimiento antitérmico por unidad de biomasa disminuye. Una de las cuestiones teóricas actualmente objeto de debate es la de saber si es la naturaleza la que lleva al máximo la proporción de la estructura y el metabolismo de mantenimiento

(véase Margalef, 1968; Morowitz, 1968) o si por el contrario, es la corriente misma de energía la que es llevada al grado máximo.

Es curioso observar que las dos palabras "economía" y "ecología" tienen la misma raíz, *oikos*, que significa la "casa". Cabe decir que

la economía se ocupa de la administración financiera de la casa, en tanto que la ecología se ocupa de la administración ambiental de ella. Si bien cabe pensar en la energía como el "dinero" de la ecología, energía y dinero no son, con todo, lo mismo, porque corren en

Cuadro 3-1

## UNIDADES DE ENERGÍA, CON ALGUNAS APROXIMACIONES ECOLÓGICAS ÚTILES

## A) UNIDADES BÁSICAS

Gramcaloría (gcal o cal) = cantidad de calor necesaria para aumentar un gramo de agua (o un mililitro) en 1°C, a 15°C  
 Kilogramocaloría (Kcal o Cal) = 1 000 gcal (cantidad de calor necesaria para aumentar un kilo (o un litro) de agua en 1°C, a 15°C  
 Unidad térmica británica (B.t.u.) = cantidad de calor necesaria para aumentar 1 libra de agua en 1°F = 252 gramcalorías = 0.397 Kcal  
 Joule (J) = 0.24 gramcalorías = 10<sup>7</sup> ergs = 0.74 libras-pie = 0.1 kilográmetro langley (ly) = 1 gramcaloría/cm<sup>2</sup>  
 watt (w) = 1 Joule/sec = 14.3 gcal/min = 3.7 × 10<sup>-7</sup> horas de caballo de fuerza

## B) VALORES DE REFERENCIA (promedios o aproximaciones)

Alimentos purificados, Kcal/g peso seco: hidratos de carbono 4; proteínas 5; lípidos 9.2

	Kcal/g peso seco	Kcal/g peso seco sin cenizas
Biomasa *		
Plantas terrestres (total)	4.5	4.6
semillas solamente	5.2	5.3
Algas	4.9	5.1
Invertebrados (sin insect.)	3.0	5.5
Insectos	5.4	5.7
Vertebrados	5.6	6.3

Producción del fitoplancton: 1 g carbono = 2.0 + g materia seca = 10 Kcal

Necesidades diarias de alimentación (a temperaturas no agobiantes)

El hombre: 40 Kcal/Kg de peso vivo = 0.4 Kcal/g (unas 3 000 Kcal/día para un adulto de 70 Kg)

Ave pequeña o mamífero: 1.0 Kcal/g de peso vivo

Insecto: 0.5 Kcal/g de peso vivo

Intercambio gaseoso —coeficientes calóricos en la respiración y la fotosíntesis

Porcentaje de hidratos de C en la materia seca respirada o sintetizada	Oxígeno Kcal/litro	Bióxido de C Kcal/litro
100	5.0	5.0
66	4.9	5.5
33	4.8	6.0
0 (sólo grasa)	4.7	6.7

\* Puesto que la mayoría de los organismos vivos son en unos  $\frac{2}{3}$  ó más agua y minerales, 2 Kcal/g de peso vivo (húmedo) constituye una aproximación muy burda de la biomasa en general. Los valores calóricos para los pesos secos que figuran en este cuadro se basan en Golley, 1961; Odum, Marshall y Marples, 1965, y Cummings, 1967.

direcciones opuestas (esto es, intercambian), y el dinero circula, en tanto que la energía no (véase H. T. Odum, 1971).

En este punto sería bueno que el lector revisara las unidades de energía y se familiarizara a fondo con ellas. En el cuadro 3-1 se definen las unidades básicas y se dan factores de conversión y puntos de referencia útiles.

El comportamiento de la energía en el ecosistema puede designarse apropiadamente como *corriente de energía* porque, según vimos, las transformaciones de energía son "en un solo sentido", en contraste con el comportamiento cíclico de los materiales. En las secciones siguientes de este capítulo examinaremos primero la corriente total de energía que constituye el medio ambiente de energía del ecosistema, y luego pasaremos al estudio de aquella porción de la corriente total de energía que pasa a través de los componentes vivos del ecosistema.

## 2. EL AMBIENTE ENERGETICO

### Enunciado

Los organismos de la superficie de la tierra o cerca de ella están sumergidos en un medio ambiente de radiación que consta de la radiación solar y de la radiación térmica de onda larga que fluye de las superficies vecinas. Ambas contribuyen al medio climático (temperatura, evaporación de agua, movimiento de aire y agua, etc.), pero solamente una pequeña porción de la radiación solar puede convertirse mediante fotosíntesis para proporcionar energía a los componentes bióticos del ecosistema. La luz solar extraterrestre llega a la biósfera a razón de 2 gcal por  $\text{cm}^2$  y por minuto,\* pero resulta atenuada exponencialmente a medida que atraviesa la atmósfera; a lo sumo 67 por 100 (1.34 gcal por  $\text{cm}^2$  por min) llega a la superficie de la tierra a mediodía de un día claro de verano (Gates, 1965). La radiación solar es atenuada además —y la distribución espectral de su energía es profundamente alterada— a medida que atraviesa la capa de nubes, el agua y la vegetación. El suministro diario de luz solar a la capa autotrófica de un ecosistema varía las más de las veces entre 100 y 800, con un promedio de unas 300 a 400 gcal por  $\text{cm}^2$  (= 3 000 a 4 000 Kcal por  $\text{m}^2$ ), en un área de la zona

templada como la de los EE.UU., por ejemplo (Reifsnyder y Lull, 1965). La corriente de energía calórica de 24 horas en un ecosistema (o la recibida por organismos expuestos) puede ser varias veces más, o también considerablemente menos, que la suministrada por la radiación solar. La variación en la corriente total de radiación, tanto en las diferentes capas de un ecosistema como de una estación a otra o de un lugar a otro en la superficie de la tierra, puede ser enorme, y la distribución de organismos individuales concuerda con ello.

### Explicación

En la figura 3-1, la distribución espectral de la radiación solar extraterrestre, que llega a la tierra a la velocidad constante de 2 gcal por  $\text{cm}^2$  y por minuto ( $\pm 3.5$  por 100), se compara: 1) con la radiación solar que llega efectivamente al nivel del mar en un día claro, 2) con la luz solar que atraviesa un cielo totalmente encapotado (luz nublada), y 3) con la luz transmitida a través de vegetación. Cada una de las curvas representa la luz que cae en una superficie horizontal. Véase un cuadro del efecto de la estación (ángulo solar) y de las inclinaciones topográficas en la figura 5-19). En una región montañosa u ondulada, las vertientes que miran al sur reciben más radiación solar, y las que miran al norte, bastante menos, que las superficies horizontales, lo que se traduce en diferencias llamativas en los climas y las vegetaciones locales (microclimas).

La radiación que penetra en la atmósfera es atenuada exponencialmente por los gases y el polvo atmosféricos, pero en grado variable según la frecuencia o longitud de onda. La radiación ultravioleta de onda corta, por debajo de  $0.3 \mu$ , es detenida abruptamente por la capa de ozono de la atmósfera exterior (a unos 25 Km de altura), lo que es afortunado, puesto que esta radiación es mortal para el protoplasma expuesto a ella. La luz visible es reducida ampliamente y la radiación infrarroja lo es irregularmente por adsorción en la atmósfera. La energía radiante que llega a la superficie de la tierra en un día claro se compone de aproximadamente 10 por 100 de luz ultravioleta, 45 por 100 de luz visible y 45 por 100 de infrarroja (Reifsnyder y Lull, 1965). La radiación visible es menos atenuada al pasar a través de una densa capa de nubes y de

\* Se trata de la "constante solar".

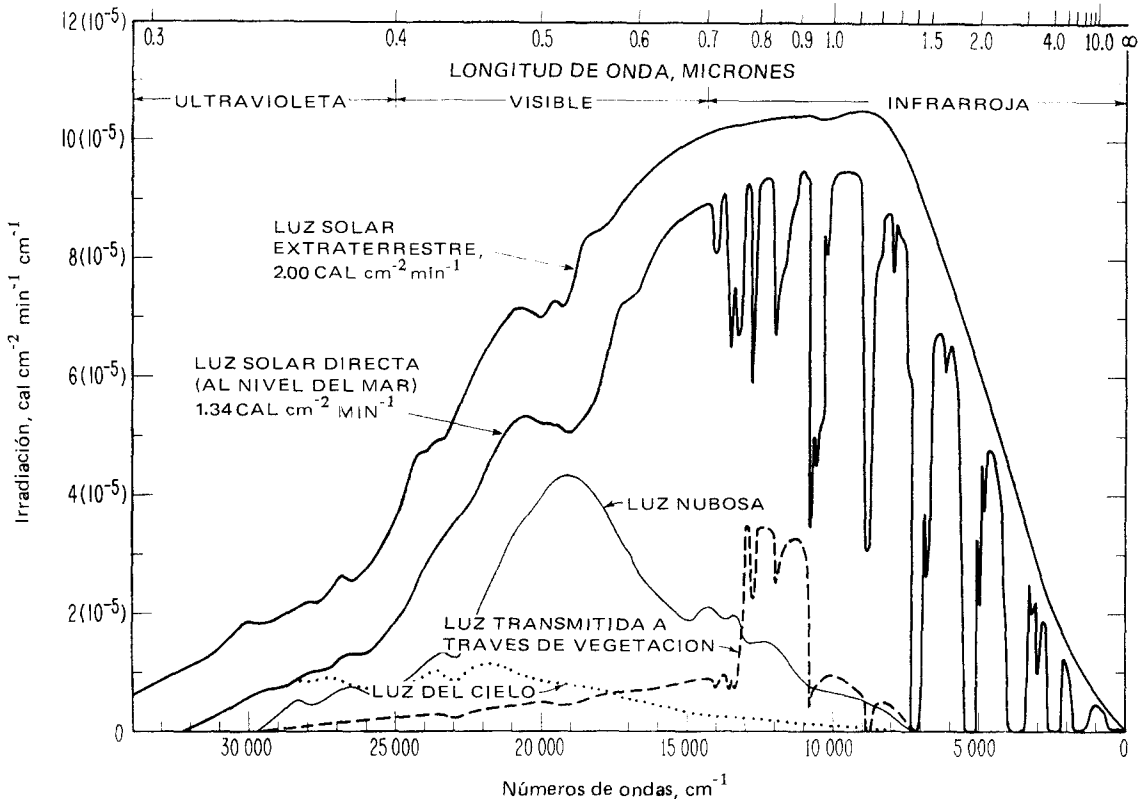


FIG. 3-1. Distribución espectral de la radiación solar extraterrestre, de la radiación solar al nivel del mar en un día claro, de la luz solar con un cielo totalmente encapotado y de la luz solar que penetra en una masa de vegetación. Cada curva representa la energía que cae en una superficie horizontal. (De Gates, 1965.)

agua, lo que significa que la fotosíntesis (limitada al margen visible) puede proseguirse en días nublados y a cierta profundidad en el agua clara.

La vegetación, es claro, absorbe fuertemente las longitudes de onda azul y roja visibles, menos fuertemente las verdes, muy débilmente las infrarrojas cercanas y fuertemente las infrarrojas lejanas (Gates, 1965). La profunda sombra fresca del bosque se debe, pues, a que la mayoría de las longitudes de onda visibles e infrarrojas lejanas son absorbidas por la bóveda frondosa. Las bandas de luz azul y roja ( $0.4-0.5 \mu$  y  $0.6-0.7 \mu$  respectivamente) son absorbidas especialmente por la clorofila, y la energía calórica infrarroja lejana lo es por el agua de las hojas y el vapor de agua que flota a su alrededor. Así, pues, las plantas verdes absorben eficazmente la luz azul y roja, que es la más útil en la fotosíntesis. Al rechazar, en cierto modo, la banda infrarroja cercana, que contiene el grueso de la

energía calórica solar, las hojas de las plantas terrestres logran evitar temperaturas mortales.

Además, las plantas acuáticas están, por supuesto, "refrescadas por el agua". La luz en cuanto factor limitativo y condicionante de los organismos se examina en el capítulo 5. El empleo de las imágenes de espectro múltiple en la nueva tecnología de la sensibilidad a distancia se revisa en el capítulo 18, y el efecto ecológico de las radiaciones ionizantes naturales y las producidas por el hombre se estudia en el capítulo 17.

El otro componente del ambiente energético, esto es, la radiación térmica, proviene de cualquier superficie u objeto que está a una temperatura por encima del cero absoluto. Y estos incluyen no sólo el suelo, el agua y la vegetación, sino también las nubes, que suministran a los ecosistemas, hacia abajo, una cantidad substancial de energía calórica radiada. El "efecto de invernadero" de la radiación

reflexa se mencionó ya en conexión con la teoría del clima del CO<sub>2</sub>. Por supuesto, las corrientes de radiación de onda larga llegan en todo momento y vienen de todas las direcciones, en tanto que el componente solar es dirigido y sólo está presente durante el día. Así, pues, durante un día de verano, un animal al aire libre o la hoja de una planta podrán verse sometidos a una corriente de radiación térmica hacia arriba y hacia abajo de varias veces el suministro directo hacia abajo del sol (1 660 gcal por cm<sup>2</sup>, frente a 670 gcal por cm<sup>2</sup> en un ejemplo presentado por Gates, 1963). Por otra parte, la radiación térmica es absorbida por la biomasa en mayor grado que la radiación solar. La variación diaria reviste gran importancia ecológica. En lugares como los desiertos o las tundras alpinas, la corriente diurna es varias veces mayor que la nocturna, en tanto que en el agua profunda o en el interior de un bosque tropical (y también, por supuesto, en las bodegas) el medio ambiente total de radiación será acaso prácticamente constante durante un periodo entero de 24 horas. El agua y la biomasa tienden, pues, a mitigar las fluctuaciones en el medio energético, con lo que hacen las condiciones menos difíciles para la vida.

Aunque la corriente total de radiación establece las "condiciones de existencia" a las que los organismos deben adaptarse, es la radiación solar directa integrada en la capa autotrófica, con todo —esto es, la energía solar recibida por las plantas verdes en el curso de días, meses y el año—, la que presenta el mayor interés en términos de los ciclos de productividad y alimentación en el marco del ecosistema. La radiación solar diaria media recibida cada mes en cinco regiones de los Estados Unidos se expone en el cuadro 3-2. Además de la latitud y la estación, la capa de nubes constituye un factor principal, como puede verse en la comparación entre el sudeste húmedo y el suroeste árido. Un margen de 100 a 800 gcal por cm<sup>2</sup> y por día abarcaría la mayor parte del mundo la mayor parte del tiempo, excepto en las regiones polares o en los trópicos áridos, donde las condiciones son tan extremas, de todos modos, que sólo puede haber una producción biológica pequeña. Por consiguiente, para la mayoría de la biosfera, la entrada de energía radiante es del orden de 3 000 a 4 000 Kcal por cm<sup>2</sup> y día, y de 1.1 a 1.5 millones de kilocalorías por m<sup>2</sup> y por año. En las secciones siguientes veremos

Cuadro 3-2

RADIACIÓN SOLAR RECIBIDA POR REGIONES, EN ESTADOS UNIDOS, POR UNIDAD DE SUPERFICIE HORIZONTAL \*

	<i>Promedio de Langleys (gcal/cm<sup>2</sup>) diario</i>				
	<i>Noreste</i>	<i>Sudeste</i>	<i>Medio oeste</i>	<i>Noroeste</i>	<i>Sudoeste</i>
Enero	125	200	200	150	275
Febrero	225	275	275	225	375
Marzo	300	350	375	350	500
Abril	350	475	450	475	600
Mayo	450	550	525	550	675
Junio	525	550	575	600	700
Julio	525	550	600	650	700
Agosto	450	500	525	550	600
Septiembre	350	425	425	450	550
Octubre	250	325	325	275	400
Noviembre	125	250	225	175	300
Diciembre	125	200	175	125	250
Mediana gcal/cm <sup>2</sup> /día	317	388	390	381	494
Mediana Kcal/m <sup>2</sup> /día (en números redondos)	3 200	3 900	3 900	3 800	4 900
Kcal/m <sup>2</sup> /día calculada (en números redondos)	1.17 × 10 <sup>6</sup>	1.42 × 10 <sup>6</sup>	1.42 × 10 <sup>6</sup>	1.39 × 10 <sup>6</sup>	1.79 × 10 <sup>6</sup>

\* Según Reifsnyder y Lull, 1965.



lo que ocurre con este suministro y cuál parte del mismo puede ser convertida en alimento para mantener a la comunidad biótica y al hombre.

Reviste especial interés la llamada *radiación neta* en la superficie de la tierra, que es "la diferencia entre todas las corrientes de radiación hacia abajo, menos todas las corrientes de radiación hacia arriba" (Gates, 1962). Entre las latitudes de 40° al norte y 40° al sur, la radiación anual neta es del orden de un millón de Kcal por m<sup>2</sup> y año, en los mares y de 0.6 millones de Kcal por m<sup>2</sup> y año en los continentes (Budyko, 1955). Este enorme haz de energía se disipa en la evaporación de agua y la producción de vientos térmicos, y acaba pasando al espacio como calor, de modo que la tierra en su conjunto pueda permanecer en un estado aproximado de equilibrio energético. El efecto distinto de la energía de evaporación sobre los ecosistemas acuáticos y terrestres se ha mencionado ya (véase página 19). Por otra parte, según se ha señalado ya también, cualquier factor que retrase el paso hacia fuera de esta energía hará que suban las temperaturas de la biosfera.

Digamos unas palabras, en este lugar, acerca de las mediciones y las unidades. Aunque las temperaturas se registren por una red mundial de estaciones meteorológicas, es el caso, con todo, que sólo en unos pocos lugares se han efectuado mediciones directas de las corrientes de energía. Por consiguiente, los datos que hemos expuesto se basan más bien en cálculos que en mediciones directas. Solamente en los años recientes se han inventado instrumentos duraderos, poco costosos, que prometen permitir la cuantificación en gran escala del ambiente energético. El componente solar suele medirse con *piroheliómetros* o *solarímetros*, que utilizan una pila térmica, esto es, la unión de dos metales que produce una corriente proporcional a la entrada de energía lumínica. Los instrumentos que miden la corriente total de energía en todas las longitudes de onda se designan como *radiómetros*. El *radiómetro neto* tiene dos superficies, hacia arriba y hacia abajo, y registra la diferencia en corrientes de energía.

Finalmente, las unidades de energía radiante de que nos hemos servido, esto es, la gcal por cm<sup>2</sup> (llamada también *Langley*) y la Kcal por m<sup>2</sup>, no deben confundirse con las unidades de iluminación, esto es, la bujía-pie (1 bujía-pie = 1 lumen por pie cuadrado) o el

lux (1 lux = 1 lumen por m<sup>2</sup> = aproximadamente a 0.1 bujías-pie), que se aplican únicamente al espectro visible. Pese a que no podemos convertir la intensidad de irradiación en iluminancia con precisión, a causa de las variaciones en el brillo de diversas regiones espectrales, una gcal por cm<sup>2</sup> y por minuto de luz solar multiplicada por 6 700 dará una iluminancia aproximada sobre una superficie horizontal, expresada en bujías-pie (Reifsnnyder y Lull, 1965).

Son interesantes para el ecólogo los excelentes resúmenes de David Gates sobre el medio energético en que vivimos (véase Gates, 1962, 1963, 1965 y 1965a).

### 3. CONCEPTO DE LA PRODUCTIVIDAD

#### Enunciado

La *productividad primaria* o básica de un sistema ecológico, una comunidad o parte de esta se define como la velocidad a que es almacenada la energía por la actividad fotosintética o quimiosintética de organismos productores (principalmente las plantas verdes) en forma de sustancias orgánicas susceptibles de ser utilizadas como material alimenticio. Importa distinguir entre los cuatro pasos sucesivos en el proceso de producción como sigue: la *productividad primaria bruta* es la velocidad total de la fotosíntesis, incluida la materia orgánica utilizada en la respiración durante el periodo de medición. Esto se designa también como "fotosíntesis total" o "asimilación total". Y la *productividad primaria neta* es la velocidad de almacenamiento de materia orgánica en los tejidos vegetales en exceso con respecto a la utilización respiratoria por parte de las plantas durante el periodo de medición. Esto se designa también como "fotosíntesis aparente" o "asimilación neta". En la práctica, la cantidad de la respiración se añade por lo regular a las mediciones de la fotosíntesis "aparente" a título de corrección, con objeto de obtener estimaciones de la producción bruta. La *productividad neta de la comunidad* es la proporción de almacenamiento de materia orgánica no utilizada por los heterótrofos (esto es, la producción primaria neta menos el consumo heterotrófico) durante el periodo considerado, que suele ser la estación de desarrollo o un año. Finalmente, las proporciones de almacenamiento de energía a los niveles de los consumidores se designan como *productividad*

*secundaria*. Toda vez que los consumidores sólo utilizan materiales alimenticios ya producidos, con pérdidas respiratorias apropiadas, y convierten en diversos tejidos mediante un proceso conjunto, la productividad secundaria no debe dividirse en cantidades "brutas" y "netas". La corriente total de energía a los niveles heterotróficos, que es similar a la producción bruta de autótrofos, debería designarse como "asimilación", y no como "producción". En todas estas definiciones, el término "productividad" y la expresión "velocidad o intensidad de producción" pueden utilizarse indistintamente. Inclusive cuando el término "producción" se emplea para designar la cantidad de materia orgánica acumulada, se supone siempre o se entiende implícito un elemento de tiempo, como, por ejemplo, un año, cuando hablamos de la producción agrícola de una cosecha. Para evitar confusiones, el intervalo de tiempo debería mencionarse siempre. De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, tal como se expuso en la sección 1, la corriente de energía disminuye a cada paso, según se consigna, por la pérdida de calor que tiene lugar con cada transferencia de energía de una forma a otra.

Tienen lugar altas intensidades de producción, tanto en los ecosistemas naturales como en los cultivados, cuando los factores físicos son favorables y, especialmente, cuando se dan *subsídios de energía* de fuera del sistema, que reducen el costo del mantenimiento. Estos subsidios de energía podrán adoptar la forma de la labor del viento y la lluvia en un bosque de lluvia, de la energía de la marea en un estuario, o de la energía del combustible fósil o del trabajo animal o humano empleados en el cultivo de una cosecha. Al apreciar la productividad de un ecosistema es importante tomar en cuenta el carácter y la magnitud no sólo de las *pérdidas de energía* de las presiones climáticas, de recolección, de contaminación y otras, que desvían energía fuera del ecosistema, sino también los *subsídios de energía* que refuerzan la productividad reduciendo la pérdida de calor respiratoria (esto es, el "bombeo eliminador de desorden") necesario para mantener la estructura biológica.

#### Explicación

La palabra clave de la definición anterior es la de "velocidad", esto es, el elemento temporal que hay que tener en cuenta, o la canti-

dad de energía fijada en un tiempo dado. Así, pues, la productividad biológica difiere del "rendimiento" en el sentido químico o industrial. En este último caso, la reacción termina con la producción de una cantidad determinada de material; en las comunidades biológicas, en cambio, el proceso es continuo en el tiempo, de modo que resulta necesario designar una unidad de tiempo, por ejemplo, la cantidad de alimentos elaborada diaria o anualmente. En términos más generales, la productividad de un ecosistema designa su "riqueza". Aunque una comunidad rica o productiva podrá tener acaso una mayor cantidad de organismos que una comunidad menos productiva, esto no siempre es así, ni con mucho. *La biomasa permanente o la multitud permanente presente en cualquier momento no debe confundirse con la productividad*. Este punto se ha destacado ya en el examen anterior, pero no será por demás insistir una vez más en el mismo, puesto que los estudiantes de ecología confunden a menudo estas dos cantidades. Por regla general, no podemos averiguar la productividad primaria de un sistema o la producción de un componente de población contando y pesando (esto es, "efectuando el censo") de los organismos que se encuentran presentes en un momento dado, ya que de todos modos podrán obtenerse buenas apreciaciones de la productividad primaria neta de los datos relativos a la masa permanente en situaciones en que los organismos son grandes y los materiales vivos se acumulan durante cierto tiempo sin ser utilizados (como en las masas cultivadas, por ejemplo). Por otra parte, toda vez que los organismos pequeños se "renuevan" rápidamente y toda vez que organismos de todo tamaño son "consumidos" a medida que van siendo "producidos", podrá ocurrir que el tamaño de la masa permanente tenga poca relación directa con la productividad. Por ejemplo, un prado fértil en el que se apacenta ganado tendrá probablemente una masa permanente de hierba mucho menor que un pasto menos productivo, pero que no sea objeto de pasto en el momento de la medición. La situación del "prado pastado" ha de esperarse en una gran variedad de comunidades naturales en las que están presentes heterótrofos y se mantienen activos, con el resultado de que el "consumo" tenga lugar más o menos simultáneamente con la "producción". El contraste, bajo este aspecto, entre el estanque al aire libre y el prado se destacó en el capítulo 2.

Cuadro 3-3

## RELACIONES ENTRE EL SUMINISTRO DE ENERGÍA Y LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

A) PORCENTAJE DE LAS TRANSFERENCIAS

	1	2	3	4
	<i>Energía radiante solar total</i>	<i>Absorbida por la capa autotrófica</i>	<i>Producción primaria bruta</i>	<i>Producción primaria neta (disponible para los heterótrofos)</i>
<i>Pasos</i>				
Máxima	100	50	5	4
Condición favorable media	100	50	1	0.5
Promedio para la biósfera	100	<50	0.2	0.1

## B) PORCENTAJE DE EFICIENCIAS

<i>Paso</i>	<i>Máxima</i>	<i>Condición favorable media</i>	<i>Promedio para la biosfera entera</i>
1-2	50	50	<50
1-3	5	1	0.2
2-3	10	2	0.4
3-4	80	50	50
1-4	4	0.5	0.1

C) SOBRE LA BASE DE KCal/M<sup>2</sup>/AÑO (EN NÚMEROS REDONDOS)

<i>Energía radiante</i>		<i>Producción primaria bruta</i>	<i>Producción primaria neta</i>
	Máxima	50 000	40 000
	Promedio de regiones fértiles *	10 000	5 000
1 000 000	Mares abiertos y regiones semiáridas †	1 000	500
	Mediana para la biosfera ‡	2 000	1 000

\* Humedad, elementos nutritivos y temperatura no fuertemente limitativos; suministro complementario de energía (véase la explicación en el texto).

† Humedad, elementos nutritivos o temperatura fuertemente limitativos.

‡ Basada en el cálculo de  $10^{18}$  Kcal de productividad bruta y un área de  $5 \times 10^8$ /Km<sup>2</sup> para la biosfera entera (véase cuadro 3-7).

Las relaciones entre la cosecha en pie, el procedimiento de recolección y la productividad se convierten en consideraciones importantes al evaluar los méritos relativos del cultivo de algas y de la agricultura convencional de la tierra en la producción de alimento para el hombre, según veremos más adelante.

Las clases diversas de producción, la importante distinción entre las producciones prima-

rias bruta y neta, así como su relación con el suministro de energía solar se apreciarán claramente si se estudia con atención el cuadro 3-3. Obsérvese que sólo la mitad aproximadamente de la energía radiante total (en su mayor parte en la porción visible) es absorbida y que, a lo sumo, 5 por 100 (10 por 100 de ella) puede convertirse como fotosíntesis bruta en las condiciones más favorables. Ade-

más, la respiración de las plantas reduce en una proporción considerable (al menos 20 por 100, pero normalmente 50 por 100) el alimento (la producción neta) disponible para los heterótrofos (incluido el hombre).

Hay que recalcar que el cuadro 3-3 es un modelo generalizado de las transferencias de energía en un periodo prolongado, esto es, durante el ciclo anual o durante más tiempo todavía. Durante el periodo álgido de la estación de desarrollo, y especialmente durante los largos días veraniegos del norte, más del 5 por 100 del suministro solar total diario puede convertirse en producción bruta, y más del 50 por 100 de esta producción podrá permanecer al estado de producción primaria neta durante un periodo de 24 horas. Una situación de esta clase se muestra en el cuadro 3-4. Sin embargo, aun en las condiciones más favorables, no es posible mantener estas altas proporciones diarias durante el ciclo anual o conseguir semejantes rendimientos elevados en grandes extensiones de cultivo, como se hace patente cuando los comparamos con los rendimientos anuales (en términos de Kcal por día), que figuran en el cuadro 3-9 (en la última columna).

Una alta productividad y una elevada proporción de las producciones neta y bruta en las cosechas se mantienen mediante los grandes suministros de energía que tienen lugar a través del cultivo, la irrigación, fertilización, selección genética y el control de los insectos. El combustible utilizado para accionar la maquinaria agrícola constituye un suministro de energía exactamente al mismo título que la luz solar y puede medirse en calorías o en caballos de fuerza transformados en calor du-

rante la ejecución de las labores de cultivo. Y en forma análoga, la energía de las mareas podrá reforzar la productividad de un ecosistema costero natural reemplazando una parte de la energía de respiración que en otro caso debería destinarse al ciclo mineral y al transporte de alimento y desperdicios. Toda fuente de energía que reduce el costo del automantenimiento interior del ecosistema y aumenta, en consecuencia, la cantidad de otra energía susceptible de ser convertida en producción se designa como *corriente auxiliar de energía* o *subsidio de energía* (H. T. Odum, 1967, 1967a).

Los tres productos que figuran en el cuadro 3-4, A se comparan de modo interesante entre sí. En efecto, el alto suministro solar del desierto irrigado se tradujo en una producción bruta mayor, pero no, en cambio, en una producción neta mayor que la que se obtuvo con menos luz en una región más al norte. En términos generales, las temperaturas elevadas (y la pronunciada escasez de agua) hacen que la planta deba gastar en respiración una parte mayor de su energía de producción bruta. Así, pues, "cuesta" más mantener la estructura de las plantas en los climas cálidos. Esta podría ser una de las razones (el largo del día podrá ser otra) de que los rendimientos de arroz sean regularmente menores en las regiones ecuatoriales que en las templadas (véase Best, 1962).

Las comunidades naturales que se benefician de subsidios naturales de energía son las que exhiben la mayor productividad bruta. La función de las mareas en los estudios costeros ya se mencionó anteriormente. La compleja acción recíproca del viento, la lluvia y la evaporación

Cuadro 3-4

RELACIONES ENTRE LA RADIACIÓN SOLAR Y LAS PRODUCCIONES BRUTA Y NETA SOBRE UNA BASE DIARIA, EN PRODUCTOS DE CULTIVO INTENSO Y CONDICIONES FAVORABLES DE LA ESTACIÓN DE DESARROLLO \*

	Kcal/m <sup>2</sup> /día			Por 100 bruta/ solar	Por 100 neta/ solar	Por 100 neta/ bruta
	Radiación solar	Producción bruta	Producción neta			
Caña de azúcar, Hawai	4 000	306	190	7.6	4.8	62
Maíz irrigado, Israel	6 000	405	190	6.8	3.2	47
Remolacha, Inglaterra	2 650	202	144	7.7	5.4	72

\* De Montieth, 1965.

en un bosque de lluvia tropical constituye otro ejemplo de subsidio natural de energía que permite a las hojas aprovechar óptimamente el alto suministro solar del día tropical. Como puede verse en el cuadro 3-5, la productividad primaria bruta del bosque de lluvia tropical puede igualar o inclusive superar la de la mejor actividad agrícola del hombre. Cabe enunciar, a título de principio general, que la productividad bruta de los ecosistemas cultivados no supera la que puede encontrarse en la naturaleza. Por supuesto, el hombre aumenta la productividad proporcionando agua y elementos nutritivos allí donde estos son limitativos (como en los desiertos y las praderías). Sin embargo, el hombre aumenta las producciones primaria neta y neta de la comunidad sobre todo mediante subsidios de energía que reducen los consumos tanto autotrófico como heterotrófico (aumentando así la cosecha para sí), H. T. Odum (1967) resume este punto particularmente importante como sigue:

El éxito del hombre en cuanto a adaptar algunos sistemas naturales a su uso personal ha resultado esencialmente del proceso consistente en aplicar a sistemas animales y vegetales circuitos auxiliares de trabajo provenientes de fuentes tan ricas en energía como son el combustible fósil y la energía atómica. La agricultura, la silvicultura, la ganadería y el cultivo de las algas, etc., todos ellos implican cuantiosas corrientes de energía auxiliar que realizan una gran parte del trabajo que había que efectuar personalmente en sistemas anteriores. Por supuesto, cuando proporcionamos el apoyo auxiliar, las especies anteriores ya no están adaptadas, ya que sus programas interiores las obligarían a seguir duplicando la actividad anterior y no habría ahorro alguno. En cambio, las especies que no poseen el mecanismo para el autoservicio llevan ventaja y son seleccionadas ya sea por el hombre o por el proceso natural de supervivencia. La domesticación llevada al extremo produce "máquinas de materia orgánica", como las gallinas ponedoras de huevos o las vacas productoras de leche, que apenas pueden levantarse. Toda la labor de autoservicio de estos organismos es proporcionada por nuevas vías, controladas y dirigidas por el hombre, de manantiales de energía auxiliar. En forma real, la energía para las patatas, la carne de res y los productos vegetales de cultivo intenso proviene en gran parte de los combustibles fósiles más bien que del sol. Esta lección se ha pasado probablemente por alto en la enseñanza del público en general. Muchas personas creen que el gran progreso en materia de agricultura, por ejemplo, se debe únicamente a la inventiva del individuo de producir nuevas variedades genéticas, siendo así que, en realidad, el em-

pleo de tales variedades se basa en el bombeo enorme de energía auxiliar. Aquellos que tratan de mejorar la agricultura extranjera sin proporcionar la labor auxiliar del sistema industrial no comprenden los hechos de la vida. Las recomendaciones a los países subdesarrollados que se basan en la experiencia de los países avanzados no pueden tener éxito si no van acompañadas de un acceso a mayores manantiales de energía auxiliar...\*

En otros términos, aquellos que creen que podemos mejorar la producción de los llamados "países subdesarrollados" enviándoles simplemente semillas y unos cuantos "consejeros agrícolas" ¡son trágicamente infantiles! En efecto, los productos altamente seleccionados para la agricultura industrializada han de ir acompañados de los subsidios de combustible a los que están adaptados. Para expresarlo en términos concretos de energía, se ha calculado (véase *The World Food Problem*, editado por I. L. Bennett y H. L. Robinson, vol. II, pp. 397-398) que la agricultura norteamericana utiliza un suministro anual de energía mecánica de un caballo de fuerza por hectárea de tierra cultivable, en contraste con aproximadamente 0.1 HP por hectárea en Asia y Africa. Los EE.UU. producen tres veces más alimentos por hectárea que Asia y Africa (véase cuadro 3-9), pero al costo de una energía auxiliar 10 veces más cara que, por lo demás, los "países subdesarrollados" no pueden permitirse utilizar en las condiciones económicas allí reinantes. En la fig. 2 del capítulo 15 pueden verse relaciones calculadas de rendimiento en alimentos y corrientes de energía auxiliar, en tanto que modelos cuantitativos de corriente de energía para agriculturas subsidiada y no subsidiada se comparan en la figura 7, C-E (capítulo 10).

Hay que señalar además otra cosa en relación con el concepto general de subsidio de energía. En efecto, un factor que en un conjunto de condiciones ambientales actúa como subsidio en el sentido de reforzar la productividad, podrá acaso actuar, en otras condiciones, como pérdida de energía, que la reduzca. Así, por ejemplo, la evaporación-transpiración podrá constituir una reducción de energía en climas secos y un subsidio, en cambio, en los climas húmedos (véase H. T. Odum y Pigeon,

\* De Odum, H. T., 1967, *The Marine Systems of Texas*, en *Pollution and Marine Ecology* (dirs. T. A. Olson y F. J. Burgess), p. 143. John Wiley & Sons.

Cuadro 3-5

PRODUCCIÓN Y RESPIRACIÓN ANUALES, EN KCal/M<sup>2</sup>/AÑO, EN ECOSISTEMAS DE TIPO DE DESARROLLO Y DE ESTADO PERMANENTE

	<i>Campo de alfalfa (EE.UU.)*</i>	<i>Plantación de pino joven (Inglaterra)†</i>	<i>Bosque de pino y roble de edad mediana (N. York)‡</i>	<i>Manantial abundante (Silver Springs, Florida)§</i>	<i>Bosque maduro de lluvia (Puerto Rico)  </i>	<i>Sonda costera (L. Island N. Y.)¶</i>
Producción primaria bruta (PPB)	24 400	12 200	11 500	20 800	45 000	5 700
Respiración autotrófica (R <sub>A</sub> )	9 200	4 700	6 400	12 000	32 000	3 200
Producción primaria neta (PPN)	15 200	7 500	5 000	8 800	13 000	2 500
Respiración heterotrófica (R <sub>H</sub> )	800	4 600	3 000	6 800	13 000	2 500
Producción neta de la comunidad (PNC)	14 400	2 900	2 000	2 000	Muy pequeña o nula	Muy pequeña o nula
Razón PPN/PPB (porcentaje)	62.3	61.5	43.5	42.3	28.9	43.8
Razón PNC/PPB (porcentaje)	59.0	23.8	17.4	9.6	0	0

\* Según Thomas y Hill, 1949. La respiración calculada como pérdida del 5 por 100 de insectos y organismos de enfermedad.

† Según Ovington, 1961. Producción anual mediana, 0-50 años, plantación de una sola especie. La PPB está calculada a partir de la medición de pérdidas respiratorias en los pinos jóvenes, por Tranquillini, 1959. Una parte de la PNC cosechada (exportada) por el hombre como madera.

‡ Según Woodwell y Whittaker, 1968. Regeneración natural, a continuación de incendio, de 45 años; ninguna recolección de madera por el hombre.

§ Según H. T. Odum, 1957.

|| Según H. T. Odum y Pigeon, 1970.

¶ Según Riley, 1956.

Nota: Los factores de conversión de materia seca y carbono en Kcal como en el cuadro 3-1. Todas las cifras redondeadas a las 100 Kcal más cercanas.

1970). Los sistemas de agua corriente, como el manantial de Florida que figura en el cuadro 3-5, suelen ser más fértiles que los de agua estancada, pero no lo son, con todo, si la corriente es demasiado abrasiva o irregular. Las suaves subida y bajada de las mareas en un pantano marino, un estuario de mangle o un arrecife de coral contribuyen enormemente a la alta productividad de estas comunidades respectivas, en tanto que las mareas que se estrellan contra un litoral rocoso en el norte, sujeto al hielo en invierno y al calor en verano, podrán constituir una merma enorme de energía. Inclusive en agricultura les sale a veces a los intentos del hombre para ayudar a la naturaleza el tiro por la culata. Así, por ejem-

plo, labrar la tierra ayuda en el norte, pero no en el sur, en cambio, donde la rápida lixiviación de elementos nutritivos y la pérdida de materia orgánica que resultan pueden afectar gravemente las cosechas siguientes. Es significativo que los agricultores estén considerando ahora seriamente procedimientos de cultivo "sin arar", tendencia que es de celebrar hacia una filosofía de "propósito conforme, en lugar de contrario, a la naturaleza". Finalmente, algunos tipos de contaminación, como por ej.: las aguas negras tratadas, pueden actuar como subsidio o como gravamen, según la velocidad y la periodicidad del suministro (véase fig. 2 del capítulo 16). En efecto, las aguas negras tratadas conducidas a un ecosis-

tema a una velocidad constante pero moderada pueden aumentar la productividad, en tanto que su vaciado masivo a intervalos irregulares puede llegar a destruir casi por completo el sistema como entidad biológica. Hablaremos más extensamente acerca del concepto de la "estabilidad del pulso" en el capítulo 9.

En el cuadro 3-5 figuran unos ecosistemas seleccionados en sucesión de sistemas del tipo de cultivo y la rapidez de desarrollo, por una parte, a sistemas maduros de estado constante, por la otra. Esta disposición pone de relieve diversos puntos importantes acerca de las relaciones entre las producciones bruta, primaria neta y neta de la comunidad. Los sistemas de desarrollo rápido o de "tipo de floración" (esto es, de producción rápida durante breves periodos de tiempo), como el campo de alfalfa, suelen tener una producción primaria neta elevada y, si están protegidos contra los consumidores, una producción de comunidad neta elevada asimismo. Por supuesto, la respiración heterotrófica reducida puede resultar ya sea de mecanísmos evolucionados de autoprotección (insecticidas sistemáticos naturales o producción de celulosa, por ejemplo) o de ayuda exterior en términos de subsidios de energía, según ya se señaló. En las comunidades de estado constante, la producción primaria bruta tiende a disiparse totalmente por la acción combinada de las respiraciones autotrófica y heterotrófica, de modo que sólo queda poca producción de la comunidad o ninguna, al final del ciclo anual. Por otra parte, las comunidades de grandes biomásas o "producto permanente", como el bosque de lluvia, requieren tanta respiración autotrófica para su subsistencia, que la razón PPN/PPB suele ser baja (cuadro 3-5).

De hecho, es difícil, por no decir imposible, distinguir, en ecosistemas como los bosques, entre las respiraciones autotrófica y heterotrófica. Así, por ejemplo, el consumo de oxígeno o la producción de  $\text{CO}_2$  de un tronco grande o de un sistema de raíces de árbol son debidos tanto a la respiración de microorganismos asociados (muchos de los cuales son beneficiosos para el árbol) como a los tejidos vegetales vivos. Por consiguiente, los cálculos de la respiración autotrófica y, por tanto, el cálculo de la producción primaria neta obtenida sustrayendo  $R_A$  de la PPB, en el caso de las comunidades terrestres que figuran en el cuadro 3-5, sólo constituyen aproximaciones burdas, de valor más bien teórico que práctico. Este punto

debe subrayarse, porque es el caso que una serie de trabajos de estudio publicados en los años sesenta (véase, por ejemplo Westlake, 1963, o Lieth, 1964) comparan toda clase de comunidades, desde comunidades y vegetaciones acuáticas de biomasa baja a bosque de biomasa elevada, sobre la base de la producción primaria neta, siendo así que, de hecho, era la producción de la comunidad neta (esto es, la acumulación de materia seca en la comunidad) lo que se estaba comparando.

Las relaciones conjuntas entre las producciones bruta y neta pueden tal vez explicarse con la ayuda de los modelos gráficos de la figura 3-2. Dichos diagramas se basan en estudios de cosechas, pero creemos que los principios son aplicables asimismo a los ecosistemas naturales. El índice de área de hoja marcado a lo largo del eje de la x en la figura 3-2, A, puede considerarse como una medida de la biomasa fotosintética. La producción neta máxima se obtiene cuando el índice de área de hoja es aproximadamente 4 (esto es, cuando la superficie de hoja expuesta al sol es igual a 4 veces la superficie del suelo), en tanto que la producción bruta máxima se alcanza cuando el índice de área de hoja llega a ocho o 10, que es el nivel que se encuentra en los bosques maduros (véase cuadro 6 del capítulo 14). La producción neta se reduce en los niveles superiores a causa de las pérdidas de respiración necesarias para soportar el gran volumen de hoja y de tejido de sostén. En la figura 3-2, B vemos que la producción máxima de grano se da en una fase más temprana, en el periodo de la vida de la cosecha, que el máximo de la producción neta total (acumulación de materia seca). En años recientes, una mejora notable en el rendimiento de las cosechas ha provenido de la atención prestada a la "arquitectura de la cosecha", que implica la selección de variedades que no sólo posean valores altos de la relación "grano-paja", sino que echen además rápidamente hojas hasta un índice de superficie de hoja de 4 y permanezcan a este nivel hasta después de la recolección, en el preciso momento de almacenamiento máximo de alimento (véase Loomis y col., 1967; Army y Greer, 1967). Semejante selección artificial no aumenta necesariamente la producción de materia seca de la planta entera, sino que, las más de las veces, redistribuye la producción de tal modo que una parte mayor se convierte en grano y partes menores en hojas, tallos y raíces respectivamente (véase cuadro 8-4).

En resumen, puede decirse que la naturaleza lleva al máximo la producción bruta, en tanto que el hombre lleva al máximo la producción neta. Las razones de que las estrategias de la naturaleza y el hombre difieran en esta forma y lo que ello significa en términos de la teoría del desarrollo del ecosistema, esto se examinará con mayor detenimiento en el capítulo 9. Es posible que la figura 3-2 sea uno de los modelos más importantes (en términos de significado para el hombre) de este libro, de modo que el lector hará bien en considerarla atentamente.

Llegamos ahora al punto en que podemos referir los principios de los ciclos bioquímicos, tal como se esbozan en el capítulo 4, a los principios correspondientes a la energía en los ecosistemas. El punto importante es este: los materiales circulan, en tanto que la energía no lo hace. El nitrógeno, fósforo, carbono, agua y otros materiales de los que las cosas vivas se componen circulan a través del sistema en una forma variable y complicada. Por otra parte, la energía es utilizada una sola vez por un organismo determinado, es convertida en calor y se pierde para el ecosistema. Así, por ejemplo, hay un ciclo del nitrógeno, lo que significa que el nitrógeno podrá circular varias veces entre entidades vivas y no vivas, pero no hay, en cambio, ciclo alguno de la energía. La vida sigue su curso gracias al suministro continuo de energía solar desde fuera. La productividad debería prestarse en última instancia a una medición precisa, si la corriente de energía se deja medir. Y según veremos, esto no resulta, en la práctica, nada fácil.

**Ejemplos**

La corriente gradual de energía a través de un ecosistema la ilustra el modelo hipotético de un ecosistema de cosecha de soja que aparece en el cuadro 3-6. En el modelo se supone una situación de estado constante, en la que no se da pérdida ni ganancia alguna de materia orgánica del suelo en el ciclo anual. Los cultivos de plantas de cosecha en medios nutritivos líquidos (poblaciones microbianas reducidas) indican que un mínimo de 25 por 100 de lo que hace la planta se necesita para su propio uso (esto es, por la respiración de la misma). Se calcula que otro 5 por 100, al menos, lo necesitan las bacterias fijadoras de nitrógeno en los nódulos de las raíces y los hongos mi-

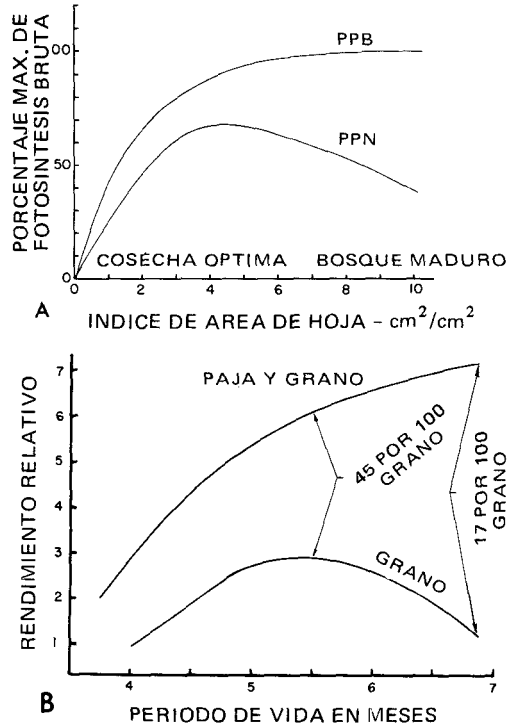


FIG. 3-2. Modelos de productividad para cosechas, ilustrativos de que el rendimiento máximo de partes comestibles no coincide con la producción total máxima de la planta entera. A, Relaciones entre la producción primaria bruta (PPB) y la producción primaria neta (PPN), con un índice de área de hoja creciente (centímetros cuadrados de superficie de hoja expuesta al sol por centímetro cuadrado de superficie del suelo). Véase la explicación de la comparación con el bosque maduro en el texto. (De Monteith, 1965, según Black, 1963.) B, Efecto de la duración del periodo vegetativo sobre el rendimiento de grano y materia seca total arriba del suelo (grano y paja) en el arroz. (Según Best, 1962.)

corrizos que intervienen en la zona de absorción del sistema de las raíces (más detalles en cap. 7). Importa mucho subrayar que la energía necesitada por los organismos beneficiosos que fijan el nitrógeno y contribuyen al transporte del elemento nutritivo ha de provenir de los hidratos de carbono producidos por la planta (véase Allison, 1935). Por consiguiente, esta respiración microbiana es tan útil y necesaria como la de los propios tejidos de la planta. Inclusive con un tratamiento intenso contra las plagas, otro 5 ó 10 por 100 más de la producción bruta se perderá proba-



Cuadro 3-6

CONDUCCIÓN DE LA ENERGÍA DE PRODUCCIÓN EN UN ECOSISTEMA DE COSECHA DE SOYA  
(GLYCINE MAX): PRESUPUESTO ANUAL HIPOTÉTICO \*

<i>Corriente de energía</i>	<i>Porcentaje de la producción bruta utilizado</i>	<i>Porcentaje de la producción bruta remanente</i>
1. Respiración vegetal	25	—
Producción primaria neta teórica	—	75
2. Microorganismo simbiótico (bacterias fijadoras de nitrógeno y hongos micorrizos) †	5	—
Producción primaria neta que permite satisfacer las necesidades de los simbioses beneficiosos	—	70
3. Nematodos de las raíces, insectos fitófagos y patógenos	5 ‡	—
Producción neta de la comunidad, que permite un consumo primario mínimo por las "plagas"	—	65
4. Guisantes cosechados por el hombre (exportados)	32	—
Tallos, hojas y raíces que permanecen en el campo	—	33
5. Materia orgánica descompuesta en el suelo y manto	33	—
Aumento anual	—	0

\* Adaptado de Gorden, 1969.

† Hongos mutualistas que ayudan la absorción de mineral por las raíces (véase cap. 7).

‡ Porcentaje bajo, posible únicamente con subsidio de energía por el hombre (combustible fósil, trabajo humano o animal implícito en el cultivo, la aplicación de pesticidas, etc.).

blemente a causa de insectos, nematodos y microorganismos patógenos. Esto deja aproximadamente la mitad (a lo sumo 60 por 100) del fotosintato disponible para los macroconsumidores, como el hombre y sus animales domésticos. Aproximadamente la mitad de esta producción neta de la comunidad (o aproximadamente un tercio de la producción bruta) está en forma de energía almacenada de semillas (guisantes), fáciles de comer y fáciles de cosechar. Por supuesto, el hombre puede elegir entre cosechar también la "paja" o dejarla en el campo (como se muestra en el cuadro 3-6), con objeto de conservar la estructura del suelo y proporcionar energía alimenticia a los microorganismos que viven libremente, muchos de los cuales fijarán acaso nitrógeno o realizarán alguna otra labor útil. Si el individuo retira la totalidad de la producción neta, esto le "costará" en términos de trabajo futuro, necesario para restablecer la fertilidad de la tierra. Y también si el individuo intenta eliminar

todo el consumo por parte de organismos heterotróficos (excepto el suyo propio) mediante un empleo muy intenso de pesticidas de ancho espectro, corre el riesgo de producir cierto "exceso de matanza", que destruirá microorganismos tanto beneficiosos como útiles (con la pérdida consiguiente de rendimiento), y de envenenarse a sí mismo con la contaminación de su agua y sus alimentos.

En resumen, el modelo del ecosistema de la soya ilustra dos puntos importantes. Primero, puesto que es difícil trazar una línea fija y firme entre la respiración vegetal y la de los microorganismos asociados, resulta difícil distinguir entre producción primaria neta y producción neta de la comunidad. Tal como se enunció ya en la sección precedente, este punto es particularmente importante cuando estudiamos bosques u otras comunidades de biomasa grande, en los que una cantidad proporcionalmente mayor de energía se absorbe en la respiración. En segundo lugar, un consumidor

"prudente", como el hombre, no debería contar con cosechar más de un tercio de la producción bruta, o media neta, a menos que esté dispuesto a pagar por los substitutivos de "mecanismos autónomos" que la naturaleza creó para asegurar la continuidad a largo plazo de producción primaria en esta biosfera.

La distribución vertical de la producción primaria y su relación con la biomasa se ilustran en la figura 3-3. En este diagrama, el bosque (fig. 3-3, A), en que el tiempo de renovación (relación de la biomasa a la producción) se mide en años, se compara con el mar (figura 3-3, B), donde la renovación se mide en

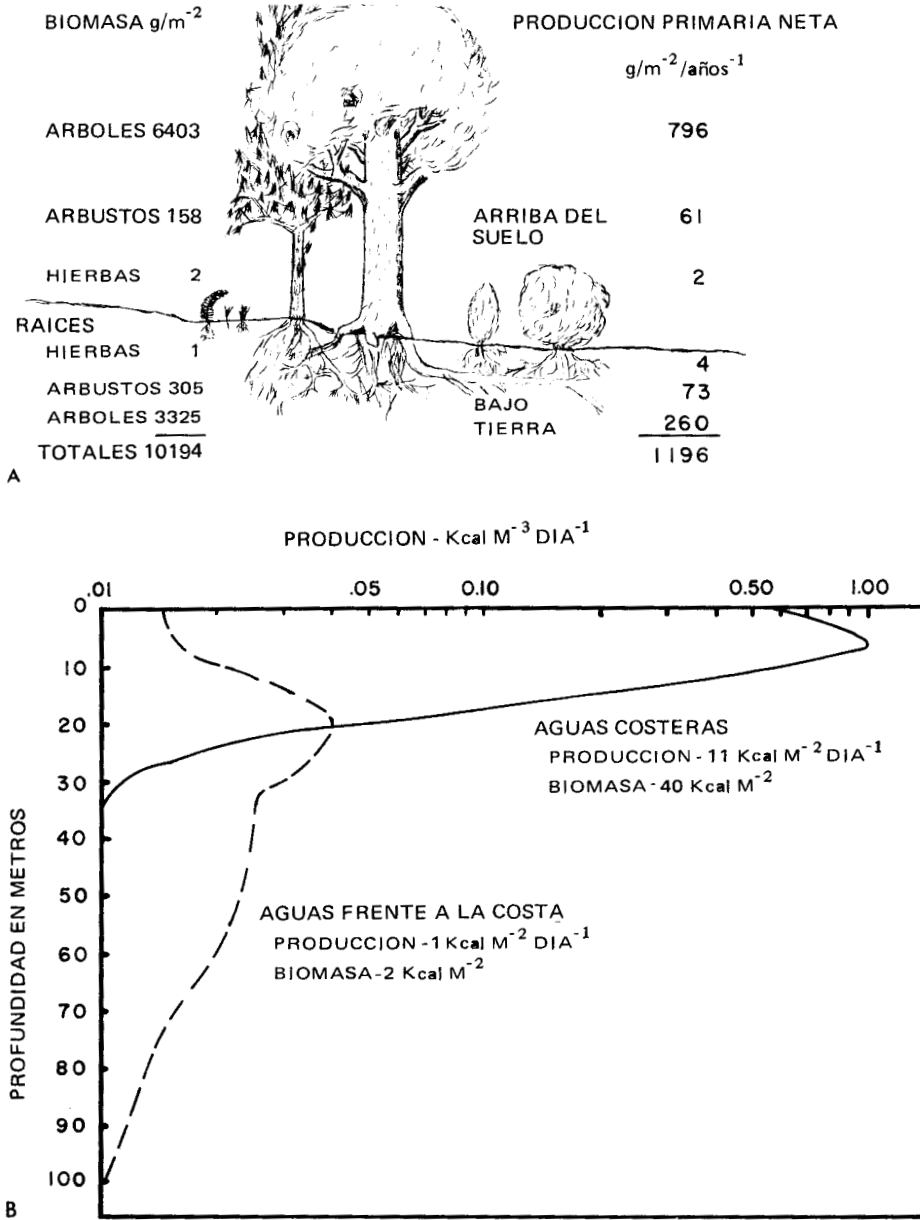


FIG. 3-3. Comparación de la distribución vertical de la producción primaria y la biomasa en el bosque (A) y en el mar (B). Estos datos comparan asimismo la renovación rápida en el mar (la razón B/P es de 2 a 4 días en esta ilustración) con la más lenta del bosque (la razón B/P es de 9 años. (A está basado en datos de Whittaker y Woodwell, 1969, de un bosque de pino y roble; B se basa en datos de Currie, 1959, del Atlántico nororiental.)

días. Inclusive si sólo consideramos las hojas verdes, que constituyen del 1 al 4 por 100 de la biomasa vegetal total del bosque (véase fig. 3-8 y también pág. 72), en cuanto "productores" comparables al fitoplancton, aun así sería el tiempo de reemplazo mayor en aquélla. En las aguas más fértiles de la costa, la producción primaria está concentrada en los 30 metros superiores más o menos, en tanto que en las aguas más claras pero más pobres del

mar abierto la zona de producción primaria puede extenderse hasta 100 metros o más hacia abajo. Esta es la razón de que las aguas costeras se vean verduscas, y las del mar abierto azules. En todas las aguas, el punto máximo de fotosíntesis suele tener lugar justamente debajo de la superficie, porque el fitoplancton circulante está "adaptado a la sombra" y tiende a verse inhibido por la plena luz del sol. En el bosque, donde las unidades fotosintéticas

Cuadro 3-7

CÁLCULO APROXIMADO DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA BRUTA (SOBRE UNA BASE ANUAL)  
DE LA BIÓSFERA Y SU DISTRIBUCIÓN ENTRE LOS ECOSISTEMAS PRINCIPALES

<i>Ecosistemas</i>	<i>Superficie (10<sup>6</sup> Km)</i>	<i>Productividad primaria bruta (Kcal/m<sup>2</sup>/año)</i>	<i>Producción bruta total (10<sup>16</sup>/Kcal/año)</i>
<b>Marino *</b>			
Mar abierto	326.0	1 000	32.6
Zonas costeras	34.0	2 000	6.8
Zonas de marea	0.4	6 000	0.2
Estuarios y arrecifes	2.0	20 000	4.0
Subtotal	362.4	—	43.6
<b>Terrestre †</b>			
Desiertos y tundras	40.0	200	0.8
Praderas y pastos	42.0	2 500	10.5
Bosques secos	9.4	2 500	2.4
Bosques coníferos boreales	10.0	3 000	3.0
Tierras cultivadas, con poco o nulo subsidio de energía	10.0	3 000	3.0
Bosques húmedos templados	4.9	8 000	3.9
Agricultura subsidiada con combustible (mecanizada)	4.0	12 000	4.8
Bosques húmedos tropicales y subtropicales (de hojas anchas siempre verdes)	14.7	20 000	29.0
Subtotal	135.0	—	57.4
Total de la biosfera (no incluidos los casquetes de hielo) (en números redondos)	500.0	2 000	100.0

\* La productividad marina se ha calculado multiplicando las cifras de la producción neta de carbono, de Ryther (1969), por 10, para obtener Kcal, doblando luego estas cifras, para calcular la producción bruta, y añadiendo una cantidad calculada para los estuarios (no incluidos en los cálculos anteriores).

† La productividad terrestre, basada en la cifra de la producción neta de Lieth (1963), doblada para los sistemas de biomasa baja y triplicada para los de biomasa alta (de respiración elevada), como aproximación de la productividad bruta. La de los bosques tropicales ha sido aumentada, de acuerdo con estudios recientes, y la agricultura industrializada (subsidiada con combustible) de Europa, Norteamérica y Japón, se ha separado de la agricultura de subsistencia, característica de la mayoría de las tierras cultivadas del mundo.

DISTRIBUCION MUNDIAL DE LA PRODUCCION PRIMARIA

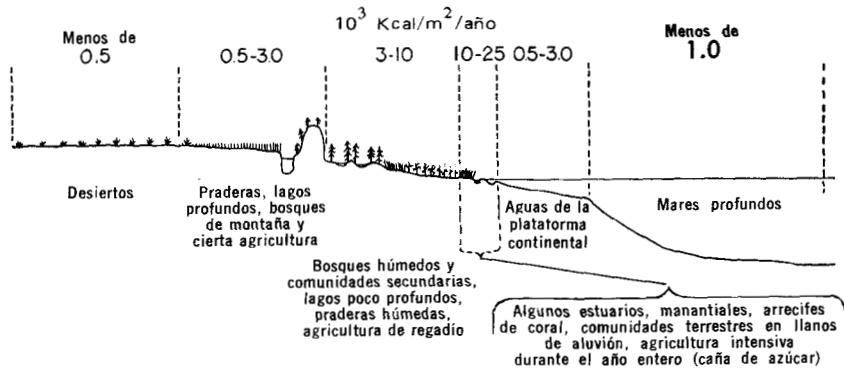


FIG. 3-4. La distribución mundial de producción primaria en términos de la producción anual bruta (en miles de kilocalorías por metro cuadrado) de los tipos de los ecosistemas mayores. Solamente una pequeña parte de la biosfera es naturalmente fértil. (Según E. P. Odum, 1963.)

(esto es, las hojas) están permanentemente fijadas en el espacio, las hojas de los árboles están adaptadas al sol, en tanto que las de la vegetación por debajo de estos lo están a la sombra (véase fig. 3-5).

Se han efectuado cierto número de intentos para calcular la producción primaria de la biósfera en su conjunto (véase Riley, 1944; Lieth, 1964). Cálculos conservadores de la producción primaria bruta de los tipos de ecosistemas principales, cifras redondeadas de las áreas ocupadas por cada tipo y la productividad bruta total del agua y la tierra pueden verse en el cuadro 3-7. Si consideramos los valores medios calculados para grandes áreas, vemos que la *productividad varía en aproximadamente dos órdenes de magnitud (céntuplo), de 290 a 20 000 Kcal por m<sup>2</sup> y por año, y que la producción bruta total del mundo es del orden de 10<sup>18</sup> Kcal por año.* El esquema general de distribución de la productividad mundial se ve como diagrama en la fig. 3-4.

Una parte muy grande de la tierra se encuentra en la categoría de baja producción, porque ya sea el agua (en los desiertos o las praderías) o los elementos nutritivos (en el mar abierto) son fuertemente limitativos. Aunque el área terrestre sólo comprende aproximadamente una cuarta parte de la superficie de la tierra, produce probablemente más que los mares, porque una parte tan grande de estos es esencialmente "desierta". Si bien la maricultura (cultivo del mar) es practicable en los estuarios y a lo largo de las costas, el "cultivo" intenso del mar abierto no es probablemente viable (y resultaría además peligroso en términos de equilibrio atmosférico; pág. 24).

Debe observarse que los lugares favorables de cada uno de los tipos de ecosistema amplios estarán acaso en condiciones de producir el doble (o más) de los valores medios indicados (véase cuadro 3-5). Para todos los fines prácticos, un nivel de 50 000 Kcal por m<sup>2</sup> y año puede considerarse como límite superior de la fotosíntesis bruta. Hasta tanto que pueda demostrarse de modo conclusivo que la conversión fotosintética de la energía de la luz puede alterarse substancialmente sin poner en peligro el equilibrio de otros recursos más importantes del ciclo vital, el hombre debería tratar de mantenerse dentro de dicho límite. La mayor parte de la agricultura se ve baja, sobre una base anual, porque es el caso que los cultivos anuales sólo son productivos durante menos de medio año. La doble cosecha, esto es, el cultivo de plantas que producen durante todo el año, podrá acercarse a la producción bruta de las mejores entre las comunidades naturales. Recuérdese que la producción primaria neta será aproximadamente la mitad de la productividad bruta y, que el "rendimiento de los cultivos para el hombre" será de una tercera parte o menos de la productividad bruta. Además, según lo acabamos de señalar, el perseguir un rendimiento máximo podrá eventualmente reducir de hecho la producción bruta.

En 1970, cualquier cálculo de la productividad total de la biosfera sólo puede representar una aproximación muy burda y aun, tal vez, poco más de una buena conjetura. No sólo es el número de mediciones inapropiado, sino que los métodos y las unidades de medida empleados son tan variables, que resulta difícil convertir los datos en la "moneda corriente" de las calorías. Esperemos, una vez más, que

los estudios estimulados por el Programa Biológico Internacional mostrarán cuán cerca quede de la realidad el cálculo de  $10^{18}$  Kcal y hasta qué punto podría el hombre aumentar la productividad biosférica total sin ensuciar su espacio vital.

En la parte II de este libro se estudian datos complementarios acerca de la productividad de ecosistemas específicos. Podemos remitir también a los siguientes resúmenes y simposios muy completos: Productividad marina y acuática, Steemann-Nielsen, 1964; Goldman (dir.), 1966; Raymont, 1966; Strickland, 1965; Ryther, 1969. Productividad terrestre, Lieth, 1964; Westlake, 1963; Newbould, 1963; Woodwell y Whittaker, 1968; Eckart (dir.) 1968. Productividad de los cultivos, Hart (dir.), 1962; San Pietro, Greer y Army (dirs.), 1967. Algunas referencias básicas sobre la teoría de la producción comprenden a Lindeman, 1942; Ivlev, 1945; Macfadyen, 1948; H. T. Odum, 1956, 1967a y 1971.

Un ejemplo final, esto es, un presupuesto de energía para un ecosistema de pantano de espadaña, como el que se presenta en el cuadro 3-8, nos reconduce a la consideración del medio ambiente de energía solar total, tal como se ha examinado en la sección 1 del presente capítulo. Conviene señalar una vez más que, si bien el 1 por 100 de la radiación solar convertida por fotosíntesis es de interés ecológico capital, porque soporta directamente la totalidad de la vida, el otro 99 por 100 de la energía solar no se "desperdicia" en modo alguno, ya que realiza la labor de llevar adelante los ciclos hidrológico y mineral y de mantener la temperatura del medio dentro de los angostos

límites que tolera el protoplasma. Tales corrientes de energía son tan vitales para la supervivencia como el alimento. Así, pues, antes de proponernos luchar por "una cosecha del sol" substancialmente mayor, no debemos olvidar la primera ley de la termodinámica (la de la conservación de la energía). Desviar energía de un conducto significa una reducción en la corriente de otro, lo que podría resultar más capital todavía para la supervivencia del ecosistema.

#### Utilización de la producción primaria por el hombre

La producción primaria en términos de alimentos para el hombre se halla resumida en los cuadros 3-9 y 3-10. Los rendimientos y la producción primaria neta calculada de las mayores cosechas de alimentos en los países "desarrollados" y los "subdesarrollados" se comparan con los promedios mundiales en el cuadro 3-9. El país desarrollado se define como el que cuenta con un producto nacional bruto (PNB) per capita de más de \$600.00 y, por lo regular, más de \$1 000.00 anuales (véase Revelle, 1966). Aproximadamente el 30 por 100 de todos los seres humanos viven en países de estos, los que suelen tener asimismo un aumento de población bajo (aproximadamente de 1 por 100 al año). En contraste con esto, 65 por 100 de todos los seres humanos viven en países subdesarrollados, que tienen un PNB per capita de menos de \$300.00 y, por regla general, de menos de \$100.00 y también un aumento mayor de población (más de 2 por 100 al año). Según ya se señaló, los países

Cuadro 3-8

#### PRESUPUESTO DE ENERGÍA DE UN PANTANO DE ESPADAÑA (TYPHA) \*

	AÑO		ESTACIÓN DE DESARROLLO			
	Radiación total		Radiación total		Radiación visible	
	Kcal/m <sup>2</sup>	Porcentaje	Kcal/m <sup>2</sup>	Porcentaje	Kcal/m <sup>2</sup>	Porcentaje
Radiación solar	1 292 000	100	760 000	100	379 000	100
Fotosíntesis (bruta)	8 400	0.6	8 400	1.1	8 400	2.2
Reflexión	439 000	34.0	167 000	22.0	11 400	3.0
Evapotranspiración	413 000	32.0	292 000	38.4	359 000	94.8
Conducción-convección	431 000	33.4	293 000	38.5		

\* Según Bray, 1962.

Cuadro 3-9

RENDIMIENTOS ANUALES DE ALIMENTOS COMESTIBLES Y PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA CALCULADA DE LOS PRINCIPALES CULTIVOS DE ALIMENTOS EN TRES NIVELES: 1) AGRICULTURA SUBSIDIADA CON COMBUSTIBLE (EE.UU., CANADÁ, EUROPA O JAPÓN); 2) SUBSIDIO DE COMBUSTIBLE ESCASO O NULO (INDIA, BRASIL, INDONESIA O CUBA), Y 3) PROMEDIO MUNDIAL

	PORCIONES COMESTIBLES		PRODUCCIÓN PRIMARIA CALCULADA	
	<i>Peso de la recolección (Kg/ha)*</i>	<i>Contenido calórico (Kcal/m<sup>2</sup>/día)†</i>	<i>Producción de materia seca (Kcal/m<sup>2</sup>/día)‡</i>	<i>Intensidad de cultivo durante la estación de desarrollo (Kcal/m<sup>2</sup>/día)§</i>
Trigo—Países Bajos	4 400	1 450	4 400	24.4
India	900	5.0	900	300
Promedio mundial	1 300	430	1 300	7.2
Maíz—EE.UU.	4 300	1 510	4 500	25.0
India	1 000	350	1 100	6.1
Promedio mundial	2 300	810	2 400	13.3
Arroz—Japón	5 100	1 840	5 500	30.6
Brasil	1 600	580	1 700	9.4
Promedio mundial	2 100	760	2 300	12.8
Patata blanca—EE.UU.	22 700	2 040	4 100	22.8
India	7 700	700	1 400	7.8
Promedio mundial	12 100	1 090	2 200	12.2
Patata dulce y batata—Japón	20 000	1 800	3 600	20.0
Indonesia	6 300	570	1 100	6.1
Promedio mundial	8 300	750	1 500	8.3
Soya—Canadá	2 000	800	2 400	13.3
Indonesia	640	260	780	4.3
Promedio mundial	1 200	480	1 400	7.8
Azúcar—Hawai (de caña)	11 000	4 070	12 200	67.8
Países Bajos (de remolacha)	6 600	2 440	7 300	40.6
Cuba (de caña)	3 300	1 220	3 700	20.6
Promedio mundial (todo el azúcar: caña y remolacha)	3 300	1 220	—	—

\* Valor promedio de 1962 a 1966, compilado de *Production Yearbook*, vol. 21 (1966). Organización para los Alimentos y la Agricultura, Naciones Unidas.

† La conversión de Kcal/g en peso cosechado, como sigue: trigo, 3.3; maíz, 3.5; arroz, 3.6; soya, 4.0; patatas, 0.9, y azúcar crudo, 3.7 (véase *Agriculture Handbook*, del D. de A. de los EE.UU., núm. 8, 1963).

‡ Calculado sobre la base de tres veces la porción comestible para los granos, 2 veces para las patatas (véase la explicación en el texto).

§ Calculada como de seis meses (180 días) excepto para la caña de azúcar, en que los rendimientos se han calculado para una estación de desarrollo de 12 meses (365 días).

subdesarrollados tienen una producción de alimentos por hectárea baja, porque son demasiado pobres para practicar los subsidios de energía. La división entre estas dos masas de humanidad es muy pronunciada (o sea que la distribución del PNB es fuertemente

bimodal), ya que sólo 5 por 100 de la población vive en los que podrían llamarse "países en transición", con un PNB per capita que oscila entre \$300.00 y \$600.00 (véase el cuadro 1 en Reville, 1966). El hecho serio que hay que afrontar es que la producción mun-

dial media de cosechas está mucho más cerca del límite inferior que del superior, y que en los países en vías de desarrollo los rendimientos no crecen tan aprisa como la población. Por otra parte, se admite ahora de modo general, que son más bien las proteínas que las calorías las que tienden a limitar la dieta en el mundo subdesarrollado. En condiciones equivalentes, el rendimiento de un cultivo rico en proteína, como la soya, ha de ser siempre necesariamente inferior (en términos de calorías totales) al del de hidratos de carbono, como la caña de azúcar (compárense las medianas de estos dos cultivos en el cuadro 3-9). Bajo este aspecto, es interesante que la caña de azúcar se cite a menudo como el productor "campeón" de materia seca entre las plantas cultivadas. Y efectivamente, se han registrado

rendimientos anuales de hasta 75 toneladas de materia orgánica por hectárea y año (unas 26 000 Kcal por m<sup>2</sup> y año) en Hawai, donde la caña se cultiva en un ciclo de ocho años, con tres zafas antes de replantar (Burr y col., 1957). El crecimiento constante durante el año entero, a partir de un rizoma perenne, es una de las razones de tan altos rendimientos, y la baja calidad nutritiva del producto es otra. Las cosechas anuales de alto contenido de proteína no podrían alcanzar de ningún modo un "volumen" tal de productividad. Según señalamos ya, la producción primaria neta diaria suele ser menor (y el contenido de proteína tiende a reducirse) en los climas cálidos, pero unas sesiones más largas de desarrollo podrían compensar esto con creces. Parecería, pues, ser conforme al "sentido co-

Cuadro 3-10

## RENDIMIENTO DE ALIMENTOS (PRODUCCIÓN) POR INDIVIDUO

A) PORCIÓN COMESTIBLE DE PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA POR UNIDAD DE SUPERFICIE			
<i>Nivel de la agricultura</i>	<i>Kg de materia seca por ha y por año</i>		<i>Kcal/m<sup>2</sup>/año</i>
Cultivo de recolección de alimentos	0.4-20		0.2-10
Agricultura sin subsidio (combustible) de energía	50-2 000		25-1 000
Agricultura de granos* con subsidio de energía	2 000-20 000		1 000-10 000
Cultivo teórico de algas con subsidio de energía	20 000-80 000		10 000-40 000

B) TOTAL DE LA BIOSFERA, EN 1967 (× 10 <sup>12</sup> KCal./AÑO †)			
	<i>Mar</i>	<i>Tierra</i>	<i>Total</i>
Plantas	0.06	4 200	4 200.06
Animales	59.20	1 094	1 153.20
Totales	59.26	5 294 ‡	5 353.26

\* Corriente de energía activa auxiliar de combustible fósil (o cualquier otro suministro exterior) igual, al menos, al rendimiento calórico de la cosecha (véase H. T. Odum, 1967a y Giles, 1967).

† Cifras basadas en Emery e Iselin (1967). Sus "millones de toneladas de peso húmedo" convertidas en 10<sup>12</sup> Kcal multiplicando por 2 (1 g de peso húmedo = aproximadamente a 2 Kcal; véase cuadro 3-1).

‡ Puesto que aproximadamente 10 por 100 de la superficie terrestre de la biosfera es tierra de cultivo, 4.2 × 10<sup>15</sup> Kcal proviene de aproximadamente 14 × 10<sup>12</sup> m<sup>2</sup> de tierra cultivada, o aproximadamente 300 Kcal/m<sup>2</sup>/año. Puesto que aproximadamente 30 por 100 de la tierra es tierra de cultivo y pasto, 5.3 × 10<sup>15</sup> proviene de 40 × 10<sup>12</sup> m<sup>2</sup> de tierra de agricultura total, a aproximadamente 140 Kcal/m<sup>2</sup>/año, una quinta parte de la cual, aproximadamente, es producción secundaria (de origen animal).

mún ecológico" utilizar en la agricultura tropical plantas perennes, y esto por dos razones: primero, estas plantas pueden aprovechar mejor las estaciones largas, y su cultivo evita por otra parte la lixiviación excesiva que tiene lugar como resultado del arado y la replantación frecuentes, que son necesarios para los anuales cultivos tradicionales "en sucesión". Los rendimientos sostenidos de cosechas anuales en los trópicos requieren la inversión de una gran cantidad de energía de trabajo para mantener la fertilidad de la tierra, según lo ha aprendido el hombre por experiencia en el antiguo arte del cultivo del arroz.

El cuadro 3-10, A, representa un modelo más generalizado (véase también figura 2, cap. 15) de producción de alimento a los tres niveles que existen actualmente y, además, a un nivel teórico, que podría obtenerse con un cultivo de algas apoyado por subsidios masivos de energía y dinero. La razón de que semejantes rendimientos sean teóricamente posibles con algas, y no lo sean tal vez con plantas mayores, es la de que las plantas microscópicas requieren probablemente una parte menor de la producción bruta para su propia respiración. Sin embargo, el costo de maquinaria y combustible para mantener un sistema tal de algas es tan elevado, que resulta dudoso que dicha agricultura presente algún valor neto, excepto, tal vez, en un grado limitado, en las áreas de gran aglomeración urbana, donde no hay lugar para cultivos regulares.

Para el año 1967 había en el mundo una población que se calculaba en  $3.5 \times 10^9$  personas, cada una de las cuales requería aproximadamente  $10^6$  Kcal al año, o un total de  $4.5 \times 10^{15}$  Kcal de energía alimenticia necesarios para soportar la "biomasa" humana. El origen de las  $5.3 \times 10^{15}$  Kcal de alimentos que se calculó haber sido cosechados para el consumo humano en 1967 se expone en el cuadro 3-10, B. Esta recolección representa aproximadamente el 1 por 100 de la producción primaria bruta, o el 0.5 por 100 de la producción primaria neta de la biósfera (según se la calcula en el cuadro 3-7). Pese a que pueda parecer que el hombre no está haciendo todavía un hueco muy grande en la capacidad fotosintética de la tierra, son muchas más, con todo, las cosas que hay que considerar además de la simple absorción de alimentos por aquél. Por ejemplo, ¿qué decir de las necesidades de alimentos de la cuantiosa población de animales domésticos (vacas,

cerdos, caballos, aves de corral, corderos, etc.), la mayoría de los cuales son consumidores directos de producción primaria no sólo de las tierras laborables, sino también de las "incultas" (praderas, bosques, etc.). La reserva permanente de ganado en el mundo entero es igual a cinco veces la de los seres humanos en cuanto a necesidades de alimento (véase en Borgstrom, 1965, una explicación del "equivalente de la población ganadera"). Así, pues, el hombre y sus animales domésticos consumen ya al menos 6 por ciento de la producción neta de la biósfera conjunta, o al menos 12 por 100 de la que se produce en la tierra. El hombre consume asimismo grandes cantidades de producción primaria en forma de fibras (madera, papel, algodón, etc.), de modo que es en realidad muy pequeña la superficie de la tierra de la que el hombre no coseche algo, siquiera un pescado ocasional o un bastón de madera.

Según Bergstrom (1965), la relación entre la "población equivalente" de ganado y el hombre varía de 43 a 1 en Nueva Zelanda a 0.6 a 1 en Japón, donde el pescado sustituye en gran parte la carne terrestre en la dieta. Cabría decir que la ecología general del paisaje, y no digamos ya de la cultura y de la economía, está caracterizada por el pescado en el Japón y por los carneros en Nueva Zelanda.\*

Si consideramos la acción del hombre sobre la biosfera en otra forma, su densidad es actualmente de cerca de una persona por cuatro hectáreas (diez acres) de tierra (esto es, de  $3.5 \times 10^9$  personas en  $14.0 \times 10^9$  hectáreas de tierra).

Si también añadimos los animales domésticos, la densidad es de un equivalente de población por aproximadamente 0.7 hectáreas (esto es,  $18.2 \times 10^9$  equivalentes de población en  $14.0 \times 10^9$  hectáreas de tierra). Esto representa menos de 0.7 de ha por cada individuo y por cada animal doméstico consumidor del tamaño de un hombre! Si la población se duplica en el siglo próximo y si deseamos seguir comiendo animales y sirviéndonos de ellos, sólo habrá aproximadamente 0.4 ha para satisfacer todas las necesidades (agua, oxígeno, minerales, fibras, espacio vital y alimentos) ¡de cada 50 Kg de consumidor, sin incluir los animales mimados y la caza, que tanto contribuyen a la calidad de la vida humana!

\* En grandes áreas de los EE.UU. la ecología del paisaje está caracterizada por el ganado bovino.



La base ecológica de la crisis actual de los alimentos y la población mundiales se volverá a examinar en la parte 3, pero es el caso que la situación se está haciendo rápidamente tan crítica, que merece una apreciación preliminar en relación con los principios y los datos expuestos en este capítulo.

Merecen seria e inmediata consideración los puntos siguientes:

1) El público y también muchos especialistas profesionales han sido inducidos en error por una contabilidad agrícola incompleta que dejaba de tener en cuenta el costo de los subsidios de energía y el costo, para la sociedad, de la contaminación ambiental que ha de acompañar necesariamente el empleo en grande de maquinaria, fertilizantes, pesticidas, herbicidas y otros productos químicos activos (véase figura 15-2).

2) No más del 24 por 100 de la tierra es verdaderamente laborable, en el sentido de que se presta efectivamente para la agricultura intensa (véase el informe sobre *The World Food Problem* citado más abajo). La irrigación de abundantes áreas de tierras secas y el cultivo del mar requerirían grandes inversiones de dinero y tendrían efectos de gran alcance sobre los equilibrios del clima y la atmósfera, sin garantía alguna de que uno u otro de dichos efectos no fuera desastroso.

3) El efecto global de las necesidades de los animales domésticos y del hombre en materia de proteínas animales han sido subestimados.

4) Según lo señalan Ehrlich y Ehrlich (1970), las naciones subdesarrolladas se convertirán en las naciones "que nunca llegarán a desarrollarse", a menos que el crecimiento de la población se haga considerablemente más lento. Por otra parte, la calidad de la vida se ve amenazada en los países desarrollados por un bienestar excesivo que conduce a la contaminación, al crimen y a una población creciente de gente "subdesarrollada" y miserable dentro de sus propias fronteras. Así, pues, debe haber una estrategia global simultánea encaminada a nivelar el crecimiento de la población en el mundo entero, pero especialmente en el mundo subdesarrollado, y al propio tiempo a nivelar el consumo per capita y a dirigir una mayor parte del PNB a la renovación de los ciclos de recursos y a otras tácticas que mantienen la calidad del ambiente en el mundo desarrollado.

5) Se está haciendo cada vez más evidente que la densidad óptima de población para el hombre debería adaptarse a la calidad del espacio vital (*esto es, al Lebensraum*), y no a las calorías alimenticias. En efecto, el mundo puede alimentar bastantes "cuerpos calientes" más de lo que puede sostener seres humanos de calidad con una oportunidad razonable de libertad y felicidad. Un economista, Kenneth Boulding (1966), ha formulado lo que consideramos constituir un excelente enunciado ecológico de la situación como sigue: "La medida principal de éxito de la economía no está en absoluto en la producción y el consumo, sino en el carácter, la extensión, la calidad y la complejidad del capital total, incluido en este el estado del cuerpo y la mente humanos comprendidos en el sistema." Así, pues, ¿no debería acaso perseguir el hombre el grado máximo de calidad y diversidad de la "biomasa", en lugar del grado máximo de productividad y de consumo como tales?

Tres libros y monografías se recomiendan especialmente por su análisis profundo, de sentido ecológico, de la acción real del hombre sobre la biósfera, a saber: *The Hungry Planet*, de Borgstrom (1965), *The World Food Problem*, informe de 3 tomos del Grupo del Suministro Mundial de Alimentos, del Comité Asesor Científico del Presidente, la Casa Blanca (1967) (que puede obtenerse del superintendente de Documentos, Washington, D. C.), y *Population Resources and Environment; Issues in Human Ecology*, de Ehrlich y Ehrlich (1970).

#### Medición de la productividad primaria

A causa de su gran importancia habría que prestar siquiera poca atención a los métodos de medición de la productividad en los sistemas ecológicos, aunque el examen detallado de los métodos no entra en el objeto de este texto. Como ya se indicó, la forma ideal de medir la productividad consistiría en medir el paso de energía a través del sistema, pero esto se ha revelado como difícil de conseguir. La mayoría de las mediciones se han basado en alguna cantidad indirecta, como, por ejemplo, la cantidad de substancia producida, la cantidad de materia prima utilizada, o la cantidad de producto secundario liberado. Un punto que hay que destacar es que no hay dos de los diversos métodos que se enumeran a continuación que midan exactamente el mismo aspecto

del proceso complejo del metabolismo autotrófico-heterotrófico. La ecuación simplificada de la fotosíntesis del capítulo 1 da la reacción conjunta que tiene lugar durante la producción de hidratos de carbono a partir de materias primas, como resultado de la acción de la energía de la luz a través de la clorofila. Toda vez que la mayor parte de las clases de producción se traducen, en la naturaleza, en nuevo protoplasma, una ecuación más comprensiva de la productividad es la siguiente:

1 300 000 cal de energía radiante +  
 106 CO<sub>2</sub> + 90 H<sub>2</sub>O + 16 NO<sub>3</sub>  
 + 1 PO<sub>4</sub> + elementos minerales  
 es igual a

13 000 cal de energía potencial en

3 258 g de protoplasma (106 C, 180 H, 46 O,  
 16 N, 1 P, 815 g de ceniza mi-  
 neral) + 154 O<sub>2</sub> + 1 287 000  
 cal de energía calórica dispersada  
 (99 por 100)

Esta ecuación está basada en las proporciones de elementos contenidos en el protoplasma del plancton y el contenido de energía del mismo (Sverdrup y col., 1942; Clarke, 1948). Es obvio que la productividad puede medirse, al menos teóricamente, averiguando la cantidad de cualquiera de los elementos indicados durante el periodo de tiempo en que la productividad se mide. Las ecuaciones de esta clase pueden servir para convertir (y comprobar una con otra) las mediciones de productividad entre unidades de utilización de energía, bióxido de carbono, nitrato o fósforo, de peso de protoplasma (o la cantidad de carbono puesta en forma de alimento) y de la cantidad de oxígeno empleada. Esto en teoría, pero veamos ahora la práctica de la medición.

Una de las mayores dificultades en la investigación de la productividad de un sistema ecológico cualquiera es la que consiste en averiguar si el sistema se encuentra o no en equilibrio dinámico o en un *estado estable*. En el "estado estable", las entradas compensan las salidas de material y energía. La intensidad de la producción está en equilibrio con el suministro o la velocidad de entrada del constituyente limitador mínimo (en otros términos, se aplica la ley del mínimo, véase cap. 5). Por ejemplo, supongamos que el bióxido de carbono era en un lago el factor limitador máximo, y que la productividad estaba por consi-

guiente en equilibrio con la intensidad de suministro de bióxido de carbono proveniente de la putrefacción de materia orgánica. Habremos de suponer que luz, nitrógeno, fósforo, etc., estaban disponibles, en este equilibrio de estado estable, en cantidad mayor de la necesaria (y no constituían, por consiguiente, factores limitativos en dicho momento). Si una tempestad llevara al lago más bióxido de carbono, la intensidad de producción cambiaría, pero seguiría dependiendo lo mismo, también, de los demás factores. Mientras la intensidad cambia, no hay estado estable ni constituyente mínimo alguno; en lugar de ello, la reacción depende de la concentración de *todos* los constituyentes presentes, la cual, en este periodo transitorio, difiere de la intensidad a la que se va añadiendo el menos abundante de ellos. La intensidad de producción cambiaría rápidamente, a medida que se fueran utilizando constituyentes diversos, hasta que alguno de ellos, tal vez el bióxido de carbono nuevamente, se hiciera limitativo, en cuyo momento el sistema del lago volvería a operar a la intensidad regida por la ley del mínimo. En la mayoría de los sistemas naturales, la intensidad de producción pasa de un equilibrio de estado estable temporal a otro, a causa de los cambios impuestos al sistema desde fuera.

Algunos de los métodos efectivamente empleados para medir la productividad se pueden resumir como sigue:

1. *El método de la cosecha.* En situaciones en las que los animales herbívoros no son importantes y en que el estado estable no se alcanza nunca, puede emplearse el método de la cosecha. Esta es la situación corriente por lo que se refiere a las plantas de cultivo que comprenden especies anuales, toda vez que se hacen esfuerzos para evitar que insectos u otros animales se lleven material y que, por otra parte, el ritmo de producción va de cero, en el momento de la siembra, al máximo, que se alcanza en el momento de la recolección. El indagar el aumento de peso adquirido por las plantas cultivadas y averiguar el valor calórico de la cosecha constituye un método directo; la productividad de los cultivos, tal como se indica en el cuadro 3-9, se averiguó en esta forma. El método de la cosecha puede emplearse asimismo en situaciones terrestres sin cultivo, en las que predominan las plantas anuales como en un campo de ambrosía, u otras fases tempranas de nueva vegetación de campos abandonados, o en donde las plantas

son poco consumidas antes de haber alcanzado el desarrollo normal. En tales casos es preferible tomar muestras del cultivo a intervalos, durante la estación, a confiar en averiguar el resultado de la sola cosecha final, porque, por regla general, habrá una sucesión de especies anuales que lleguen a madurez durante la estación de desarrollo (véase Penfound, 1956, E. P. Odum, 1960). Pueden utilizarse cultivos individuales para acercarse a la producción neta en bosques jóvenes o en plantaciones de bosque a la manera de cultivo (véase Ovington, 1957, 1962). Los métodos de recolección no podrán emplearse allí donde el alimento producido se va llevando a medida que se va produciendo, como ocurre en muchas comunidades naturales. Si los consumidores son animales grandes, de vida larga, cabría averiguar la productividad, en estos casos, recogiendo a los consumidores que se llevan el alimento a un ritmo constante y calculando así la productividad primaria a partir de la secundaria. Por supuesto, un método de esta clase es el que utilizan con frecuencia los granjeros o los ganaderos. La productividad de una extensión de terreno de pasto invernal, por ejemplo, podrá expresarse en términos del número de cabezas de ganado susceptible de ser soportado por su número de hectáreas (o número de hectáreas por "unidad de animal"). Las fuentes de error posibles de este método se han insinuado ya. Toda vez que el alimento empleado por las plantas mismas y los microorganismos y los animales asociados no se incluye, el método de la cosecha mide siempre la *producción neta de la comunidad*. Si el consumo por los animales se deja calcular, cabe añadir una corrección a la *producción primaria neta* calculada (véase Woodwell y Whittaker, 1968).

2. *Medición del oxígeno*. Toda vez que existe una equivalencia concreta entre el oxígeno y los alimentos producidos, la producción de oxígeno puede constituir una base para averiguar la productividad. Sin embargo, en la mayoría de las situaciones, los animales y las bacterias (lo mismo que las propias plantas) agotan rápidamente el oxígeno, y se da a menudo intercambio de gas con otros ambientes. El método de medición de la producción de oxígeno de las "botellas clara y oscura" en situaciones acuáticas se describió ya en el capítulo 2 (véase pág. 14). La suma del oxígeno producido en la botella clara y del oxígeno gastado en la botella oscura constituye la pro-

ducción total de oxígeno y proporciona así una cifra aproximada de la producción primaria, con una conversión apropiada en calorías (véase cuadro 3-1). Si la respiración, ya sea de las plantas o las bacterias, difiriera a la luz y en la obscuridad, se introduciría una fuente de error, puesto que se supone que aquella es igual en las botellas transparente y opaca, respectivamente (en la que, por supuesto, no es posible distinguir entre la respiración y la producción). Añadiendo un isótopo pesado del oxígeno, que se distinguía del oxígeno ordinario, Brown encontró (1953) que el isótopo pesado era consumido a la misma velocidad en la obscuridad, cuando menos durante cierto número de horas, que a la luz, lo que indicaría que la respiración es la misma en las botellas respectivamente clara y oscura durante experimentos de poca duración. El que esto se aplique o no a todas las plantas es objeto de controversia. El método de las "botellas transparente y opaca", iniciado por Gaarder y Gran en 1927, se utiliza corrientemente en medios tanto marinos como de agua dulce. El oxígeno disuelto suele medirse por titulación por el método de Winkler o bien, electrónicamente, por uno de los diversos tipos de electrodos de oxígeno y está limitado a un ciclo de 24 horas o menos. La combinación de las botellas clara y oscura mide la *producción primaria bruta*, y la botella clara mide la *producción neta de la comunidad*, de cualquier parte de esta que se encuentre en ella. Por supuesto, el método no mide el metabolismo de la parte de la comunidad que se encuentra en el fondo; por otra parte, los efectos de encerrar la comunidad en una botella no se han delimitado claramente. El empleo de grandes esferas de plástico, en lugar de las pequeñas botellas de vidrio, reduce la razón interior del volumen a la superficie, y se supone que reduce el efecto del desarrollo bacteriano en esta última (véase Antia, McAllister, Parsons y Strickland, 1963).

La producción de oxígeno puede medirse asimismo en determinados ecosistemas por el "método de la curva diurna". En este caso, las mediciones del oxígeno disuelto en el agua en libertad se efectúan a intervalos durante el día y la noche, de modo que la producción de oxígeno durante el día y su consumo durante la noche puedan calcularse delimitando el área bajo las curvas diurnas. Este método se aplica particularmente bien a los sistemas de agua corriente, como son los ríos o los

estuarios (H. T. Odum, 1956), y es especialmente útil cuando se opera con aguas contaminadas (Copeland y Dorris, 1962, 1964; H. T. Odum, 1960). Si el oxígeno se difunde fuera del agua o en ella, proveniente de la atmósfera, a una velocidad apreciable, se introduce una fuente de error; sin embargo, cabe practicar correcciones razonables, toda vez que la difusión depende de leyes físicas perfectamente definidas. El "método de la curva diurna" mide la *producción primaria bruta*, ya que el oxígeno consumido durante la noche se añade al producido durante el día (con lo que queda incluida la respiración de la comunidad conjunta). Se encuentran instrucciones para el análisis de las curvas diurnas de oxígeno en H. T. Odum y Hoskins (1958) y H. T. Odum (1960).

En situaciones particulares, como la de los lagos templados profundos, la productividad se ha medido por una especie de procedimiento inverso, esto es, midiendo la velocidad de la desaparición del oxígeno en las aguas profundas (*hipolimnion*), que no producen oxígeno ni están en circulación con las aguas superiores durante una parte importante de la estación de la producción (en verano) (ver cap. 11). Así, pues, cuanto mayor es la producción en las aguas superiores iluminadas (*epilimnion*), tantos más cuerpos, células, heces y otra materia orgánica caen al fondo, en donde se descomponen bajo la acción de las bacterias y los hongos con empleo de oxígeno. De ahí, pues, que la intensidad de vaciamiento de oxígeno sea proporcional a la productividad. Toda vez que la descomposición tanto de las plantas como de los animales consume oxígeno, el "método hipolimnético" mide la *producción neta de la comunidad conjunta* (esto es, tanto la producción primaria como secundaria) del epilimnio. Edmondson y socios (1968) hicieron un empleo abundante de este método al seguir los cambios de productividad que se han producido durante un periodo de años en el Lago Washington, lago grande en el centro de la ciudad de Seattle. Este lago se examina en detalle, en el capítulo 6, como un caso clásico de eutroficación cultural. Algunas especies de peces que requirieran un medio de agua fría, como por ejemplo, el "cisco" de la región de los Grandes Lagos, sólo pueden vivir en lagos relativamente poco productivos, en los que las aguas frías del fondo no se vacían de oxígeno durante el verano.

3. *Métodos del bióxido de carbono*. En las situaciones terrestres resulta más práctico medir los cambios de  $\text{CO}_2$  que los de  $\text{O}_2$ . Los fisiólogos de las plantas hace tiempo que se han servido de la absorción de  $\text{CO}_2$  para medir la fotosíntesis en hojas o en plantas aisladas, en tanto que algunos especialistas de los cultivos y algunos ecólogos han efectuado diversos intentos de medir la producción en comunidades enteras intactas, encerrándolas en una cámara transparente, empezando con los experimentos iniciales de Transeau (1926). Se coloca sobre la comunidad un jarro grande de campana o una caja o tienda de plástico (véase fig. 5, B, capítulo 2); se extrae el aire a través de la envoltura y se mide la concentración de  $\text{CO}_2$  en el aire entrante y saliente con un analizador de gas infrarrojo (o bien, en el método anterior, mediante absorción en una columna de KOH). Véase la descripción de una envoltura portátil de esta clase en Musgrave y Moss (1961). Al igual que en el método acuático de las "botellas transparente y opaca", la producción bruta menos la respiración o *producción neta de la comunidad* se mide durante el día, y la respiración de la comunidad, durante la noche (o en una envoltura oscura). La *producción primaria bruta* puede calcularse si se emplean las dos envolturas transparente y opaca.

La dificultad está, con el método de la envoltura, en que la cámara terrestre actúa, a diferencia de la acuática, como un invernadero, que se calienta rápidamente, a menos que se mantenga una vigorosa corriente de aire, lo que, a su vez, podrá cambiar fuertemente la intensidad de la fotosíntesis con respecto a la que tiene lugar fuera de la envoltura. El refrigerar o acondicionar con aire la cámara se hace a menudo necesario si las mediciones han de extenderse por un periodo apreciable de tiempo. Por otra parte, los mismos tamaño y complicación estructural de muchas comunidades terrestres las hacen muy difíciles de encerrar. Algunos ecólogos han registrado ciertos éxitos en el cálculo del metabolismo total de un bosque integrando mediciones simultáneas efectuadas en cámaras separadas que contienen porciones de ramas, troncos, arbustos, tierra, etc. (véase Woodwell y Whittaker, 1968).

El procedimiento más prometedor, con mucho, para mediciones futuras de la productividad terrestre es el que cabría designar como *método aerodinámico*, que es parecido al "mé-

todo de la curva diurna" acuática descrito más arriba, por cuanto la comunidad no está en él artificialmente encerrada. En principio, la corriente de  $\text{CO}_2$  arriba y dentro de una comunidad puede calcularse a partir de mediciones periódicas del gradiente vertical de la concentración de gas y de un coeficiente de traspaso apropiado, sin más trastorno para la comunidad que la erección de un mástil en el que se coloca una serie de sensores de  $\text{CO}_2$  dispuestos verticalmente, desde bastante arriba de la capa de vegetación hasta el nivel del suelo. En el perfil obtenido en esta forma durante la luz diurna, la concentración de  $\text{CO}_2$  en la capa autotrófica se reducirá, en comparación con la del aire arriba, proporcionalmente a la fotosíntesis neta, en tanto que la concentración de  $\text{CO}_2$  al nivel del suelo aumenta proporcionalmente a la respiración del suelo y del manto de este. El gradiente nocturno puede utilizarse (como la envoltura opaca) para calcular la respiración total de la comunidad. Al igual que en el método de la curva diurna, la precisión del método aerodinámico depende de la exactitud de las correcciones que deben efectuarse con relación a los movimientos de masa del aire y con la evolución del gas del suelo que contendrá acaso un  $\text{CO}_2$  que no es producto de metabolismo durante el periodo de medición. El método aerodinámico fue iniciado por Huber (1952) en Alemania, y fue perfeccionado más adelante por Monteith (1960, 1962) en Inglaterra, Lemon (1960, 1967) en los Estados Unidos e Ingue (1958, 1967) en Japón. Hasta el presente, el método se ha aplicado principalmente a cultivos, praderas y otras comunidades estructuralmente sencillas, pero Woodwell y Dikeman (1966) lograron calcular la respiración de un bosque entero midiendo la acumulación de  $\text{CO}_2$  en el gradiente vertical durante un periodo de inversión de temperatura que produjo un "encierre" pasajero, esto es, los movimientos horizontal y vertical de aire se mantuvieron a un nivel mínimo. H. T. Odum y Pigeon se han servido de un compromiso entre los sistemas cerrado y abierto cercando una pequeña área de bosque con una gran tienda, abierta arriba y abajo y equipada con un ventilador en la parte inferior para producir un movimiento de aire de un solo sentido, hacia arriba a través de la fronda. Con semejante disposición, la corriente de  $\text{CO}_2$  neto se calcula midiendo la concentración arriba y abajo y la velocidad de la corriente de aire.

El éxito futuro de los métodos aerodinámicos dependerá de las mejoras en las técnicas de sensibilidad a distancia y de control continuo (véase cap. 18), no sólo en cuanto al  $\text{CO}_2$ , sino también en relación con el vapor de agua, el movimiento del aire, la transferencia de calor y otros factores que afectan el complejo proceso de la producción.

4. *El método del pH.* En los ecosistemas acuáticos, el pH del agua es una función del contenido de bióxido de carbono disuelto, el cual es reducido alternativamente por la fotosíntesis y aumentado por la respiración. Sin embargo, para servirse del pH como índice de productividad, el investigador ha de preparar primero una curva de calibrado para el agua en el sistema particular que se trata de estudiar, porque: 1) el pH y el contenido de  $\text{CO}_2$  no están relacionados linealmente, y 2) el grado de cambio de pH por unidad de cambio del  $\text{CO}_2$  depende de la capacidad amortiguadora del agua (así por ejemplo, una unidad de  $\text{CO}_2$  eliminada por fotosíntesis producirá un aumento mayor de pH en agua no cruda de un manantial de montaña que en un agua de mar bien amortiguada). Se dan instrucciones detalladas para preparar gráficas de calibrado en Beyers y col., 1963, y Beyers, 1964. El método del pH ha sido particularmente útil en el estudio de microecosistemas de laboratorio, como los que se representan en la figura 2-6, ya que con un electrodo de pH y un registro se puede obtener un registro continuo de la fotosíntesis diurna neta y de la respiración nocturna (a partir de los cuales podemos calcular la producción bruta), sin quitar nada ni trastornar la comunidad en cualquiera otra forma alguna (véase McConnell, 1962; Beyers, 1963, 1965; Cooke, 1967 y Gordon y col., 1969). Bajo este aspecto, el empleo del método del pH tiene algunas de las mismas ventajas y dificultades que presenta la aplicación del método aerodinámico.

5. *Desaparición de materias primas.* Según lo indica la ecuación anterior, la productividad puede medirse no sólo por la velocidad de formación de materiales (alimentos, protoplasma, minerales) y midiendo el intercambio gaseoso, sino también por la velocidad de desaparición de materias primas minerales. Sin embargo, en un estado de equilibrio estable, la cantidad consumida podría quedar compensada por la cantidad liberada o por la que penetra en el sistema, y no habría manera de averiguar la velocidad real de consumo por

los organismos. Allí donde algunos constituyentes como el nitrógeno o el fósforo no se suministran de modo continuo, sino acaso una sola vez al año o a intervalos, la velocidad a la que su concentración decrece proporciona una medida muy buena de la productividad durante el periodo en cuestión. Este método se ha utilizado en determinadas situaciones marítimas en las que el fósforo y el nitrógeno se acumulan en el agua durante el invierno y la velocidad del consumo puede medirse durante el periodo del desarrollo del fitoplancton en primavera. Este método debe utilizarse con precaución, puesto que fuerzas inertes pueden causar, asimismo, desaparición de materiales. El método de la desaparición mide la *producción neta de la comunidad conjunta*.

6. *Determinaciones de la productividad con materiales radiactivos.* Lo mismo que en muchos otros campos de la ciencia, el empleo de trazadores radiactivos abre también en ecología nuevas posibilidades de averiguación de la productividad. Con una cantidad conocida de "material marcado" susceptible de identificarse por sus radiaciones, la intensidad de la transferencia puede seguirse inclusive en el sistema de equilibrio estable anteriormente mencionado, con la ventaja, además, de un trastorno menor del sistema.

Uno de los métodos más sensibles de medición de la producción de las plantas acuáticas es el que se practica con botellas con carbono radiactivo ( $^{14}\text{C}$ ), añadido en forma de carbonato. Después de un breve periodo de tiempo, el plancton u otras plantas se extraen filtrando el agua, se secan y se colocan en un aparato contador. Con cálculos apropiados y una corrección por la "adsorción oscura" (adsorción del  $^{14}\text{C}$  en una botella opaca), la cantidad de bióxido de carbono fijada en la fotosíntesis puede averiguarse a partir de los cómputos radiactivos efectuados. Cuando Steeman-Nielsen (1952), que fue el primero en desarrollar el método, efectuó una serie de mediciones en los mares tropicales del mundo, encontró cifras más bajas que las que se habían indicado en muchos estudios anteriores, basados en cambios de oxígeno en agua embotellada (método de las botellas transparente y opaca). Ryther (1954a) y otros han mostrado desde entonces que el método del carbono radiactivo mide la *producción neta*, y no la bruta, como lo hace el método del  $\text{O}_2$ , o que mide, al menos, una producción más vecina de la neta que de la bruta. La adsorción del trazador radiactivo

mide aparentemente el exceso de materia orgánica que es almacenada por encima y más allá de las necesidades simultáneas de la respiración. Las aguas tropicales tienen una alta intensidad de respiración (recuérdese nuestro examen anterior de la respiración elevada en las plantas de cultivo tropicales y las comunidades tropicales en general), lo que se traduce en una producción neta muy pequeña y explica las cifras bajas obtenidas por Steem-Nielsen. Los cálculos de la productividad oceánica total que se exponen en el cuadro 3-7 se basan en el método del  $^{14}\text{C}$ . Se dan instrucciones detalladas para el empleo de este método de Strickland y Parsons (1968), proporcionando además Thomas (1964) una evaluación crítica del mismo.

Cuando el empleo del fósforo radiactivo o  $^{32}\text{P}$  se generalizó, éste se reveló como un instrumento prometedor para aplicar el método de la "desaparición" en comunidades de situación estable. Sin embargo, si bien hemos aprendido mucho acerca de las intensidades de renovación en el ciclo del fósforo, según se describirá en el capítulo 4, el  $^{32}\text{P}$  no se ha revelado como muy satisfactorio, con todo, en la medición de la productividad a breve plazo, porque el fósforo en cualquier forma es "adsorbido" fácilmente por sedimentos y por organismos, sin ser incorporado inmediatamente al protoplasma. Así, pues, si bien  $^{32}\text{P}$  añadido a un lago puede extraerse del agua a una velocidad tal vez proporcional a la productividad primaria, ha resultado difícil distinguir entre asimilación biológica y "absorción" física. Sin embargo, la intensidad de absorción a breve plazo podrá revelarse acaso como un buen índice de la productividad potencial, puesto que parece ser proporcional a la extensión de la superficie del ecosistema (véase E. P. Odum y col., 1958).

Los trazadores radionúclidos distintos del  $^{14}\text{C}$  y el  $^{32}\text{P}$  brindan muchas posibilidades que han de investigarse todavía. Según se indica en el capítulo 17, la bioeliminación de una diversidad de trazadores radionúclidos proporciona un medio para medir la corriente de energía al nivel de la población de los consumidores (véase también E. P. Odum y Golley, 1963).

7. *El método de la clorofila.* Las posibilidades de utilizar el contenido de clorofila de comunidades naturales enteras como medida de productividad se han examinado activamente. A primera vista podría parecer que la

clorofila constituiría una mejor medida de la masa permanente de las plantas que de la productividad, pero es el caso que, con una calibración apropiada, el contenido de clorofila, basado en la superficie, de una comunidad entera puede proporcionar un índice de su productividad. Gessner efectuó en 1949 la notable observación de que la clorofila que en realidad se desarrolla sobre una base de "por metro cuadrado" suele ser similar en diversas comunidades, lo que sugiere fuertemente que el contenido de pigmento verde en comunidades enteras es más uniforme que en las plantas individuales o en partes de estas. Tenemos aquí, al parecer, otro ejemplo llamativo de "homeostasia de la comunidad", en que el todo no sólo es distinto de las partes, sino que además no puede explicarse a partir de estas solas. En efecto, en comunidades intactas, diversas plantas, tanto jóvenes como viejas, tanto expuestas al sol como en la sombra, se integran y adaptan manifiestamente, tan plenamente como los factores limitativos lo permiten, a la energía solar disponible, la cual se vierte por supuesto sobre el ecosistema a razón de una determinada cantidad por "metro cuadrado".

La figura 3-5 muestra la cantidad de clorofila que cabe esperar por metro cuadrado en cuatro tipos de ecosistemas que abarcan todo el margen que se encuentra en la naturaleza. Los puntos de los diagramas indican la concentración relativa de clorofila por célula (o por biomasa). La relación de la clorofila total a la velocidad fotosintética está indicada por la *razón de asimilación*, o sea la producción por gramo de clorofila, en términos de g de O<sub>2</sub> por hora y por gramo de clorofila, en la hilera inferior de cifras, abajo de los diagramas de la figura 3-5.

Las plantas o sus partes adaptadas a la sombra suelen tener una concentración mayor de clorofila que las adaptadas a la luz, lo que les permite atrapar y convertir el mayor número posible de los escasos fotones. Por consiguiente, la eficiencia del aprovechamiento de la luz es alta en los sistemas umbrosos, en tanto que el rendimiento fotosintético y el tipo de asimilación son bajos. Los cultivos de algas mantenidos en la luz débil del laboratorio se adaptan a menudo a la sombra. La eficiencia elevada de tales sistemas umbrosos ha sido erróneamente equiparada en ocasiones a la de la plena luz solar por los entusiastas de las posibilidades de alimentar a la huma-

nidad a partir de cultivos masivos de algas; pero es el caso que cuando se aumenta el suministro de luz, con objeto de obtener un buen rendimiento, la eficiencia baja, como ocurre en cualquier otro género de plantas.

La clorofila total es máxima en las comunidades estratificadas, como los bosques, y suele ser más alta en la tierra que en el agua. En un determinado sistema adaptado a la luz, la clorofila de la zona autotrófica se adapta espontáneamente a los elementos nutritivos y a los demás factores limitativos. Por consiguiente, si se conocen la intensidad de asimilación y la luz disponible, cabe calcular la producción bruta por el procedimiento relativamente sencillo de extraer pigmentos y medir luego la concentración de clorofila con un espectrofotómetro. El método de la clorofila se empleó primero en el estudio del mar y de otras grandes extensiones de agua, en donde la extracción de clorofila de muestras de agua y la medición de la radiación incidente son más baratas y requieren menos tiempo que los métodos del <sup>14</sup>C o del O<sub>2</sub>. Por ejemplo, Ryther y Yentsch (1957) encontraron que el fitoplancton marino a saturación de luz tiene una velocidad de asimilación razonablemente constante de 3.7 g de carbono asimilados por hora y por gramo de clorofila. Las intensidades calculadas de producción con base en esta velocidad y en mediciones de clorofila y luz fueron muy parecidas a las que se obtienen con el empleo simultáneo del método del oxígeno de las botellas transparente y opaca. En fecha reciente, algunos ecólogos japoneses han efectuado estudios extensos de la relación entre la clorofila basada en la superficie y la producción de materia seca en las comunidades terrestres (véase Aruga y Monsi). La clorofila como índice de la función de la comunidad ha sido plenamente estudiada por H. T. Odum, McConnell y Abbott (1958).

Reviste especial interés la posibilidad, actualmente en curso de investigación, de que la razón entre los carotenoides amarillos y las clorofilas verdes puede servir como índice útil para la razón del metabolismo heterotrófico al autotrófico en la comunidad conjunta.

Cuando la fotosíntesis es notablemente mayor en la comunidad que la respiración, entonces predomina la clorofila, en tanto que los carotenoides suelen aumentar, en cambio, a medida que crece la respiración. Esto se observa fácilmente cuando contemplamos un paisaje, abajo, desde un avión; en efecto, los cultivos o

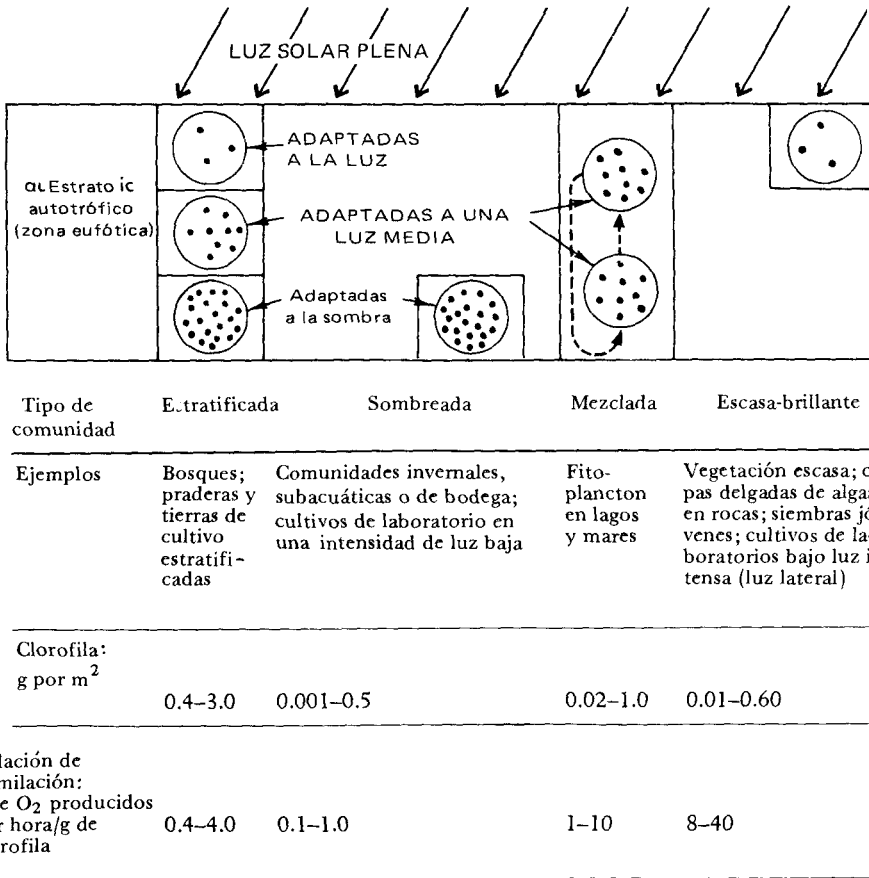


FIG. 3-5. Las cantidades de clorofila que cabe esperar en un metro cuadrado de cuatro tipos de comunidades. La relación que hay entre la clorofila basada en la superficie y la velocidad fotosintética está indicada asimismo por la razón entre la clorofila y la producción de oxígeno. (De E. P. Odum, 1963, según H. T. Odum, McConnell y Abbott, 1958.)

los bosques jóvenes, de crecimiento rápido, se ven de un color verde brillante, en contraste con el color verde amarillento de los bosques viejos o de los cultivos maduros. Margalef encontró (en 1960 y 1963) que la razón de la densidad óptica de extractos de acetona de longitud de onda de 430 mμ a la de 665 mμ proporciona un índice "verde-amarillo" sencillo que se relaciona inversamente con la razón P/R en los cultivos y las comunidades de plancton.

Así, pues, la razón verde-amarillo en general suele ser baja (de cifras entre 1 y 2, por ejemplo) en cultivos jóvenes, o durante la "floración" primaveral en las aguas naturales, cuando la respiración es baja, y alta, en cambio (tal vez de 3 a 5), en los cultivos que van envejeciendo o en las condiciones de fines del

verano, cuando la respiración es relativamente alta.

Las mejoras de la fotografía multispectral y de otras técnicas de sensibilidad a distancia, desde aviones y satélites, abren posibilidades sumamente prometedoras de utilización del color de la vegetación como índice de su metabolismo.

No pasarán probablemente muchos años antes de que la razón de la producción al consumo y su efecto sobre el vital equilibrio entre O<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub> pueda controlarse en grandes extensiones de la superficie terrestre. Sin embargo, la cuantificación desde arriba depende de una calibración cuidadosa, la que depende a su vez de mediciones mejoradas del pigmento y de la productividad abajo, en el suelo (esto es, "verdad del suelo", véase cap. 18).



#### 4. CADENAS DE LOS ALIMENTOS, TEJIDOS DE LOS ALIMENTOS Y NIVELES TRÓFICOS

##### Enunciado

La transferencia de energía alimenticia desde el origen, en las plantas, a través de una serie de organismos con las reiteradas actividades alternas de comer y ser comido, se designa como la *cadena de los alimentos*. En cada traspaso, se pierde una gran proporción de la energía potencial, esto es, de un 80 a un 90 por 100, en forma de calor. Por consiguiente, el número de pasos o "eslabones" de una serie es limitado, siendo, por lo regular, de cuatro o cinco. Cuanto más corta es la cadena de los alimentos (esto es, cuanto más cerca está el organismo del principio de la cadena), tanto mayor es la energía disponible. Las cadenas de los alimentos son de dos tipos básicos: la cadena de los *alimentos de pasto*, que partiendo de la base de una planta verde va a los herbívoros que pacen (esto es, a organismos que comen plantas vivas) y, más arriba, a los carnívoros (esto es, a los que comen animales), y la *cadena de los alimentos de los detritus*, que va de materia orgánica muerta al interior de microorganismos y luego a los organismos que se alimentan de detritus (detritívoros) y sus depredadores. Las cadenas de los alimentos no son series aisladas, sino que están conectadas entre sí. Este aspecto entrelazado se designa a menudo como el *tejido de los alimentos*. En las comunidades complejas naturales se dice de los organismos que obtienen su alimento de las plantas a través del mismo número de pasos que pertenecen al mismo *nivel trófico*. Así, pues, las plantas verdes (nivel productor) ocupan el primer nivel trófico; los comedores de plantas el segundo (el nivel primario de los consumidores); los carnívoros que comen a herbívoros, el tercero (el nivel secundario de los consumidores), y los carnívoros secundarios el cuarto (el nivel terciario de los consumidores). Hay que subrayar que *esta clasificación trófica es una clasificación de funciones, y no de especies como tales*; en efecto, la población de una especie determinada ocupará acaso un nivel trófico, o más de uno, según la fuente de energía realmente asimilada. La *corriente de energía* a través de un nivel trófico es igual a la asimilación total (A) a dicho nivel, la cual es igual, a su vez, a la producción (P) de biomasa más la respiración (R).

##### Explicación

Las cadenas de alimentos son más o menos conocidas de todo el mundo, en una forma vaga cuando menos, porque el hombre mismo ocupa un lugar al final o cerca del final de la cadena de los artículos alimenticios. Por ejemplo, el hombre se comerá acaso al gran pez, que come al pez pequeño, que come el zooplancton, que come el fitoplancton que fija la energía solar; o comerá la res, que come la hierba que fija la energía de la luz, o utilizará una cadena de los alimentos mucho más corta, comiendo los granos que fijan la energía solar; o bien, como suele ocurrir, el hombre podrá ocupar tal vez una posición trófica intermedia entre los consumidores primarios y secundarios, cuando su alimentación se compone de mezclas de productos vegetales y animales. Sin embargo, el lego no se da cuenta, por lo regular, de que a cada transferencia de alimentos se pierde energía potencial y de que según se expuso en secciones anteriores, solamente una porción muy pequeña de la energía solar disponible fue fijada por la planta en primer lugar. Por consiguiente, el número de consumidores, como las personas por ej.: que pueden ser sustentados por una determinada producción primaria depende en una parte muy importante del largo de la cadena de los alimentos; cada eslabón de esta reduce la energía disponible en aproximadamente un orden de magnitud (orden de 10), lo que significa que menos personas pueden ser sustentadas si grandes cantidades de carne forman parte de la dieta.

O bien, para expresarlo en forma más realista, la carne desaparecerá o se verá muy reducida en la dieta del hombre si este no ejerce su opción de controlar el crecimiento de su propia población.

El principio de las cadenas de alimentos y la acción de las dos leyes de la termodinámica pueden aclararse por medio de diagramas de corriente, tales como aparecen en las figuras 3-6, 3-7 y 3-8. En estos diagramas, las "casillas" representan niveles tróficos, y los "tubos" describen la corriente de energía que entra y sale a cada nivel. Las entradas de energía compensan las salidas, tal como lo postula la primera ley de la termodinámica, y cada traspaso de energía va acompañado de dispersión de energía en calor irre recuperable (esto es, en respiración), tal como lo supone la segunda de dichas leyes.

La figura 3-6 es un modelo muy simplificado de la corriente de energía, de tres niveles tróficos. Este diagrama introduce notaciones estándar para las diversas corrientes, que se describirán con mayor detalle más adelante en esta sección, e ilustra de qué modo la corriente de energía se ve grandemente reducida a cada nivel sucesivo, independientemente de que consideremos la corriente total (I y A) o los componentes P y R. Se aprecian asimismo el "doble metabolismo" de los productores, (esto

es, las producciones bruta y neta) y el 50 por 100 de absorción —1 por 100 de conversión de luz en el primer nivel trófico, tal como se expuso en la sección anterior (véase cuadro 3-3, pág. 46). La productividad secundaria ( $P_2$  y  $P_3$  de los diagramas) suele ser de aproximadamente 10 por 100 en cada nivel trófico de consumidor sucesivo, aunque la eficiencia de consumidor sucesivo, aunque la eficiencia será acaso mayor —digamos un 20 por 100— en los niveles de los carnívoros, tal como se muestra.

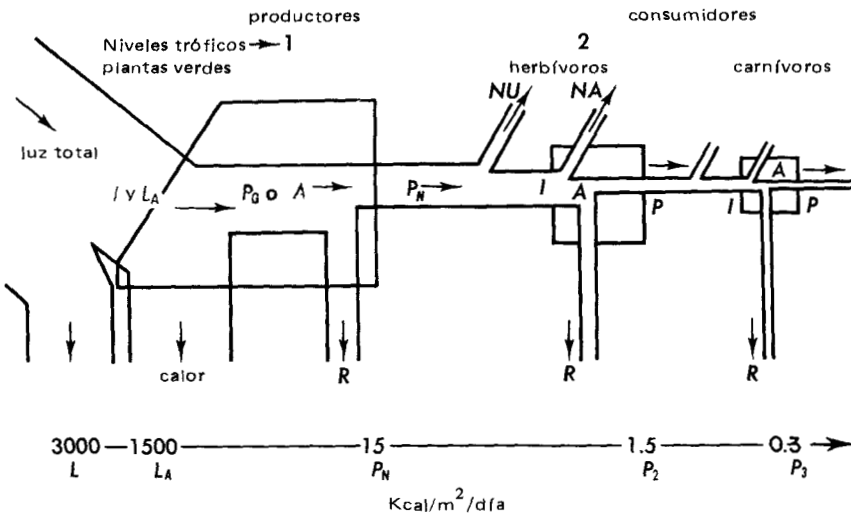


FIG. 3-6. Diagrama simplificado de la corriente de energía describiendo tres niveles tróficos (las casillas numeradas 1, 2, 3) en una cadena de alimentos lineal. Las anotaciones estándar para las corrientes sucesivas de energía son como sigue: I = entrada total de energía;  $L_A$  = luz absorbida por la capa vegetal;  $P_G$  = producción primaria bruta; A = asimilación total;  $P_N$  = producción primaria neta; P = producción secundaria (consumidor); NU = energía no utilizada (almacenada o exportada); NA = energía no asimilada por los consumidores (excretada); R = respiración. La línea en la parte baja del diagrama muestra el orden de magnitud de las pérdidas de energía previstas en los puntos principales de traspaso, empezando con un suministro solar de 3 000 Kcal por metro cuadrado y por día. (Según E. P. Odum, 1963.)

La figura 3-7 representa uno de los primeros modelos de corriente de energía publicados, tal como los inició H. T. Odum en 1956. En este modelo se muestra un límite entre comunidades y, además de las corrientes de luz y calor, se ven también la entrada, la salida y el almacenamiento de materia orgánica. Los organismos desintegradores están puestos en otra casilla, como medio para separar en parte las cadenas de alimentos de pasto y de detritus. Según se señaló en el capítulo 2, los "desintegradores" son en realidad un grupo mixto en términos de niveles de energía. Para los fines del modelado, pueden utilizarse, para se-

ñalar los límites alrededor de los ecosistemas, elementos naturales, como la orilla de un lago o el linde de un bosque, o bien unos límites puramente arbitrarios, como un camino alrededor de un kilómetro cuadrado de tierra labrantía, o aun una unidad política, como el condado, si resulta así conveniente para la producción de los datos necesarios. En la medida en que se consideran las entradas y salidas, los elementos energéticos de cada área pueden describirse en términos del modelo de corriente de energía, Y cuanto más pequeña sea el área, tanto mayor será la importancia de los intercambios con las áreas circundantes.

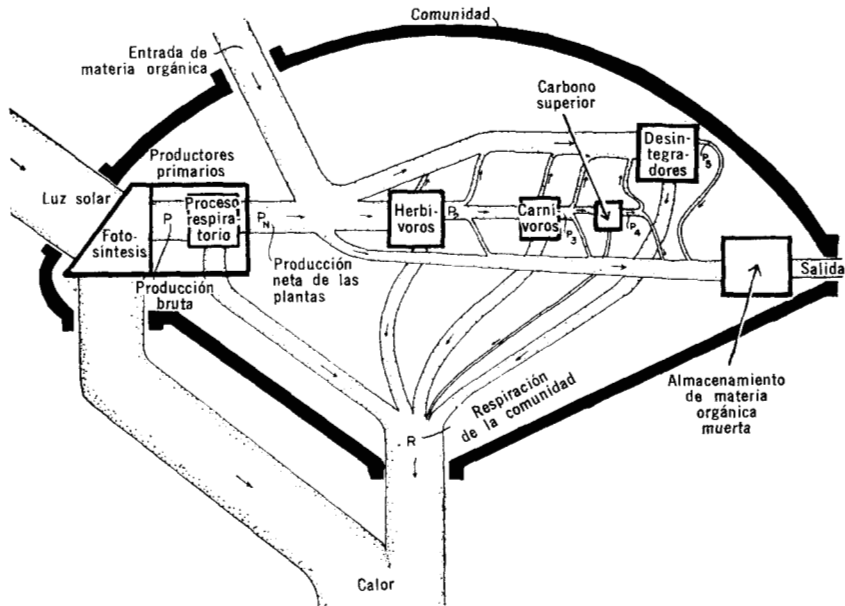


FIG. 3-7. Diagrama de la corriente de energía de una comunidad con una gran importación de materia orgánica (basado en un estudio de Silver Springs, Florida), en el que se aprecian las fijaciones y las transferencias sucesivas de los componentes y las grandes pérdidas respiratorias a cada transferencia.  $P$  = producción primaria bruta;  $P_N$  = producción primaria neta, y  $P_2$ ,  $P_3$ ,  $P_4$  y  $P_5$  = producción secundaria en los niveles indicados. (Reproducción de H. T. Odum, 1956.)

En la figura 3-8 las cadenas de alimentos de pasto y de detritus están estrictamente separadas en un diagrama de corriente en forma de Y o de dos canales, que es un modelo de trabajo más práctico que el de un solo canal, porque: 1) es conforme a la estructura básica estratificada de los ecosistemas (véase pág. 7), 2) el consumo directo de las plantas vivas y la utilización de materia orgánica muerta suelen estar separados tanto en el tiempo como en el espacio, y 3) porque los macroconsumidores (animales fagotróficos) y los microconsumidores (las bacterias y los hongos saprotrofos) difieren mucho en las relaciones del volumen del metabolismo y en las técnicas necesarias para su estudio respectivo (véase pág. 8). La figura 3-8 contrapone asimismo las relaciones de la corriente de energía de la biomasa en el mar y en el bosque, tal como se examinó primero en el capítulo 2. En la comunidad marina se muestra que la corriente de energía a través de la cadena de los alimentos de pasto es mayor que a través de la de detritus, en tanto que lo contrario ocurre, como puede verse, en el bosque, en el que 90 por 100 ó más de la producción primaria neta se utiliza normalmente en la

cadena de alimentos de detritus. Esta diferencia no es necesariamente inherente a los sistemas acuáticos y terrestres. En efecto, en un pasto o una pradera de gran pastoreo, 50 por 100 ó más de la producción neta pasará acaso por la vía del pasto, al paso que hay muchos sistemas acuáticos, especialmente los de agua somera, que, al igual que los bosques maduros, funcionan en gran parte como sistemas de detritus. Puesto que no todo el alimento comido por los animales que pacen es asimilado en realidad, algo del mismo (el material no digerido en las heces, por ejemplo) es desviado hacia la senda del detritus; de este modo, la acción de los animales de pastoreo sobre la comunidad depende tanto de la velocidad de la eliminación del material de plantas vivas como de la cantidad de energía contenida en la alimentación asimilada. El zooplancton marino suele paecer normalmente más fitoplancton de lo que puede asimilar, siendo desechado el excedente hacia la cadena de los alimentos de detritus (véase Cushing, 1964). Según se examinó ya en la sección sobre la productividad primaria, la eliminación de un 30 a un 50 por 100 del crecimiento vegetal anual por los animales de

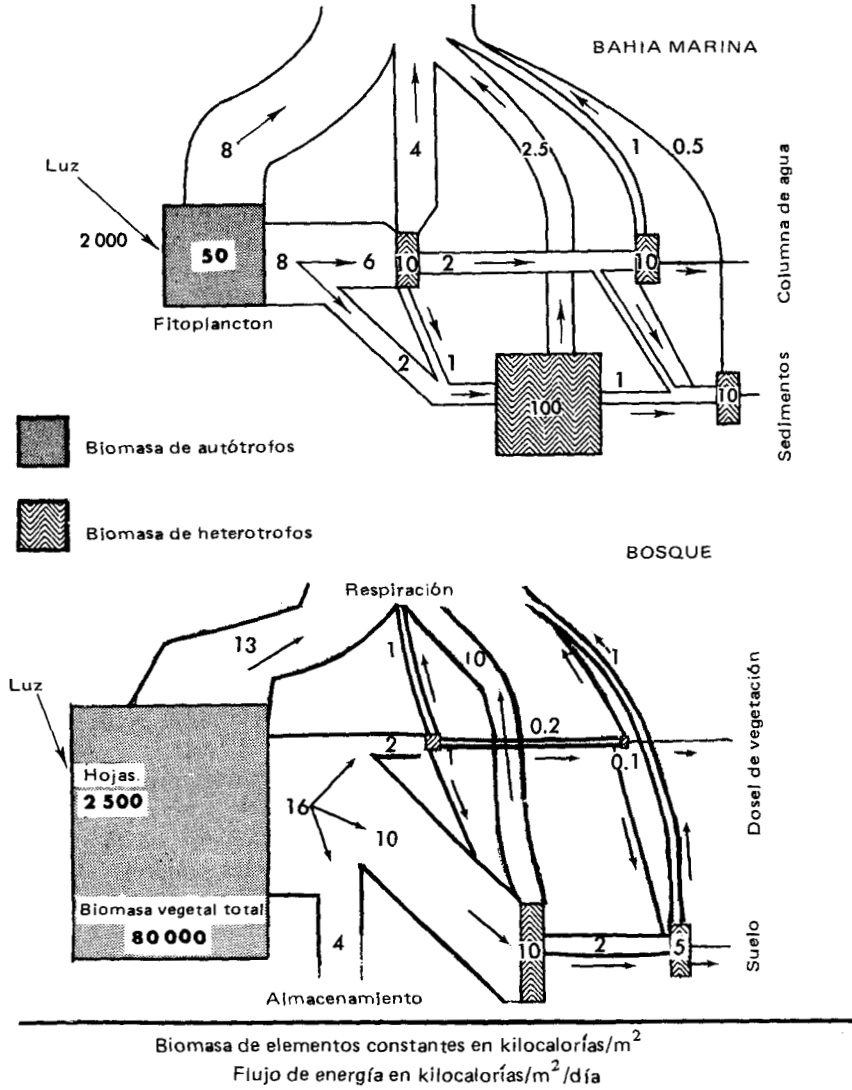


FIG. 3-8. Diagrama de corriente de energía en forma de Y o de dos canales, que separa una cadena de alimentos de pasto (columna de agua o dosel de vegetación) de una cadena de alimentos de detritus (sedimentos y en el suelo). Los cálculos de los elementos constantes (casillas sombreadas) y de la corriente de energía comparan un ecosistema marino costero hipotético (diagrama superior) con un bosque hipotético (diagrama inferior). (Modificado de E. P. Odum, 1963.)

pastoreo terrestres o por el hombre puede reducir la capacidad del ecosistema de resistir a futuras presiones.

Nos impresiona la cantidad de mecanismos de la naturaleza que controlan o reducen el pastoreo, exactamente como no nos impresiona la capacidad pasada del hombre de controlar sus propios animales de pastoreo, puesto que está resultando cada vez más evidente que el pastoreo excesivo ha contribuido a la decadencia de civilizaciones pasadas. Por supuesto, necesitamos andar con cuidado aquí en la elec-

ción de las palabras. En efecto, el "pastoreo excesivo" es perjudicial, por definición; pero es el caso que lo que constituya el pastoreo excesivo en clases distintas de ecosistemas, esto sólo suele empezar a definirse ahora tanto en términos de elementos energéticos como en términos de economía a largo plazo. El "modelo de pasto apacentado" que se muestra en el cuadro 2 del capítulo 15 se basa en estudios a largo plazo en los Grandes Llanos y constituye un ejemplo de la clase de modelo que hay que poner en práctica. También el "pas-

toreo deficiente" puede ser perjudicial. En efecto, en ausencia completa de consumo directo de plantas vivas, el detritus podría acumularse a una velocidad mayor de aquella en que los microorganismos pueden descomponerlo, retardando así el nuevo ciclo de materiales y haciendo tal vez el sistema vulnerable a fuegos destructivos.

En este lugar resultará indicado examinar en detalle el componente básico de un modelo de corriente de energía. La figura 3-9 presenta lo que podríamos llamar un modelo "universal", esto es, un modelo aplicable a cualquier componente vivo, ya sea este una planta, un animal, un microorganismo, o un individuo, una población o un grupo trófico. Reunidos, estos modelos gráficos pueden representar cadenas de alimentos, según ya se mostró, o bien los elementos bioenergéticos de un ecosistema entero. En la figura 3-9, la casilla sombreada designada como "B" representa la estructura viva o "biomasa" del componente. Si bien la biomasa suele medirse normalmente como alguna clase de peso (peso vivo [húmedo], peso seco o peso libre de cenizas), resulta conveniente expresarla en términos de calorías, de modo que puedan establecerse relaciones entre las velocidades de la corriente de energía y la biomasa instantánea o promedia de estado permanente. La entrada o absorción total de energía es indicada, en la figura 3-9, con "I". Para los autótrofos estrictos esto es la luz, y para los heterótrofos estrictos es el alimento orgánico. Según se examinó ya en el capítulo 2, algunas algas y algunas bacterias pueden utilizar ambas fuentes de energía, y muchas necesitarán acaso utilizarlas ambas en determinadas proporciones. Una situación similar es la de los animales invertebrados y los líquenes, que contienen algas mutualistas. En tales casos, la corriente de entrada del diagrama de la corriente de energía puede subdividirse en consecuencia para mostrar las fuentes diversas de esta, o bien puede subdividirse la biomasa en casillas separadas, si se desea mantener todo lo de una casilla al mismo nivel de energía (esto es, al mismo nivel trófico).

Semejante flexibilidad de empleo le resultará acaso confusa al principiante. Importa, pues, recalcar nuevamente que el *concepto de nivel trófico no tiene por objeto primero clasificar las especies en categorías*. En efecto, la energía fluye a través de la comunidad de modo gradual, según la segunda ley de la

termodinámica, pero es el caso, con todo, que la población de una especie determinada podrá intervenir (e interviene con mucha frecuencia) en más de un paso o nivel trófico. Por consiguiente, el modelo universal de corriente de energía ilustrado en la figura 3-9 puede utilizarse de dos maneras. Puede representar ya sea la población de una especie, en cuyo caso las entradas de energía y las uniones con otras especies se mostrarían como un diagrama tradicional de tejido de alimentos orientado según la especie, o podrá representar también un nivel de energía separado, en cuyo caso la biomasa y los conductos de energía representa todo o partes de muchas poblaciones sustentadas por la misma fuente de esta. Las zorras, por ejemplo, suelen obtener una parte de su alimento comiendo plantas (frutos, etc.) y una parte comiendo animales herbívoros (conejos, topes, etc.). Podría utilizarse un diagrama de una sola casilla para representar la población entera de zorras si nuestro objetivo es el de destacar los elementos de energía entre poblaciones. Por otra parte, dos o más casillas (como las que se muestran en la parte inferior, a la derecha, de la figura 3-9) se utilizarían si deseáramos repartir el metabolismo de la población de zorras en dos niveles tróficos, según la proporción de alimentos vegetal y animal consumidos. De este modo, podemos situar la población de zorras en el esquema general de la corriente de energía en el seno de la comunidad. Cuando se modela una comunidad entera, no podemos mezclar estos dos empleos, a menos que todas las especies acontezcan estar restringidas a niveles tróficos individuales (esto es, un ecosistema de hierba-vaca-hombre sumamente simplificado).

Todo esto por lo que se refiere al problema de la fuente de la entrada de energía. No todo el suministro proporcionado a la biomasa es transformado; en efecto, una parte del mismo podrá pasar simplemente por la estructura biológica, como ocurre cuando se desecha alimento por el tubo digestivo sin haber sido metabolizado, o cuando la luz pasa a través de elementos de vegetación sin ser fijada. Este componente de energía se indica con "NU" ("no utilizada"). La porción que es utilizada o asimilada se señala con "A" en el diagrama. La proporción entre estos dos componentes, esto es, la eficiencia de la asimilación, varía ampliamente. Podrá ser muy baja, como en la fijación de la luz por las

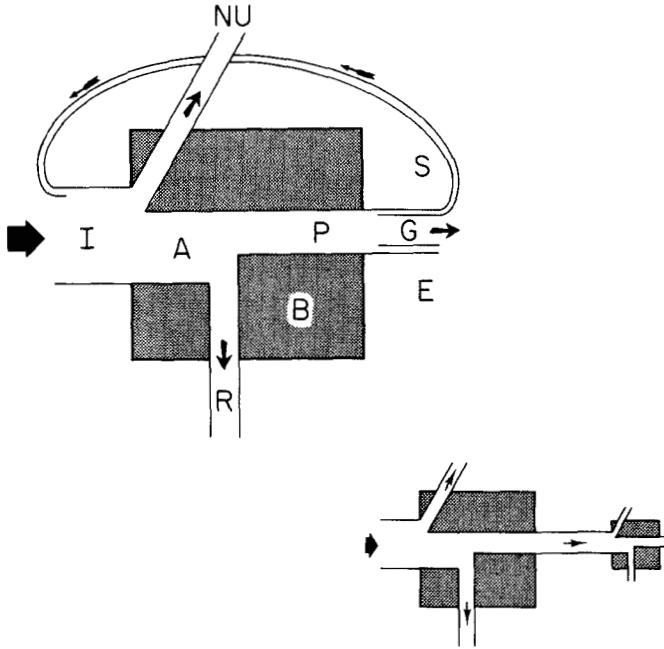


FIG. 3-9. Elementos para un modelo "universal" de corriente de energía ecológica. I = entrada o energía ingerida; NU = no utilizada; A = energía asimilada; P = producción; R = respiración; B = biomasa; G = crecimiento; S = energía almacenada; E = energía excretada. Véase la explicación en el texto. (Según E. P. Odum, 1968.)

plantas o la asimilación de alimentos en los animales que se nutren de detritus, o muy alta, por el contrario, como en el caso de animales o bacterias que se nutren de alimentos de alta energía, como los azúcares y los aminoácidos. Hablaremos más exactamente de las eficiencias más adelante.

Por supuesto, la energía asimilada "A" es, en los autótrofos, "producción bruta" o "fotosíntesis bruta". Históricamente, el término de "producción bruta" se ha utilizado por algunos autores para el componente análogo en los heterótrofos, pero, según ya se señaló (véase p. 44 y 45), el componente "A" representa en los heterótrofos alimento ya "producido" en alguna otra parte. Por consiguiente, el término de "producción bruta" debería limitarse a la producción primaria o autotrófica. En los animales superiores se utiliza a menudo la expresión "energía metabolizada" para designar el componente "A" (véase Kleiber, 1961).

Una característica básica del modelo es la de la separación de la energía asimilada en los componentes "P" y "R". La parte de la energía fijada "A" que se quema y se pierde como calor se designa como respiración ("R"), y la porción que es transformada en materia

orgánica nueva o distinta se designa como producción ("P"). Esta es la "producción neta" en las plantas, o "producción secundaria" en los animales. Es importante señalar que el componente "P" es energía disponible para el próximo nivel trófico, en cuanto opuesto al componente "NU", que está disponible todavía al mismo nivel trófico.

La razón entre "P" y "R" y entre "B" y "R" varía ampliamente y reviste gran significado ecológico desde el punto de vista de la termodinámica, según se explicó en la sección 1 de este capítulo y también en el capítulo 2 (p. 16 y 24). Por regla general, la proporción de energía que pasa a la respiración, esto es, al mantenimiento, es grande en las poblaciones de organismos grandes, tales como los hombres o los árboles, así como en las comunidades maduras (esto es, de "clímax"). Según ya se señaló, "R" sube cuando un sistema entra en tensión. E inversamente, el componente "P" es relativamente grande en poblaciones activas de organismos pequeños, como las bacterias o las algas, en las fases jóvenes o de "floración" de la sucesión ecológica y en los sistemas que se benefician de subsidios de energía. La importancia de las razones

P/R en la producción para el hombre se mencionó ya en la sección 3 de este capítulo y se volverá a señalar más adelante, en el capítulo 9.

La producción puede adoptar toda una serie de formas. En la figura 3-9 se muestran tres subdivisiones. "C" se refiere al crecimiento o a las adiciones a la biomasa. "E" se refiere a la materia orgánica asimilada que es excretada o secretada (por ej.: azúcares simples, aminoácidos, urea, moco, etc.). Esta fuga de materia orgánica, en forma disuelta o gaseosa a menudo, puede ser acaso apreciable, pero se ignora, con demasiada frecuencia, porque resulta difícil de medir. Finalmente, "AI" se refiere al "almacenamiento", como en la acumulación de grasa susceptible de volver a ser asimilada posteriormente en cualquier otro momento. La corriente "AI" inversa, que se aprecia en la figura 3-9, podrá considerarse asimismo como una "curva de trabajo", puesto que representa la porción de producción que es necesaria para asegurar un suministro futuro de la nueva energía (esto es, la reserva de energía utilizada por un animal rapaz en busca de presa). Según ya se señaló, la selección artificial para la domesticación de plantas y animales se traduce con demasiada frecuencia en el descarte de la curva de trabajo "autoprotectora", con el resultado de que el hombre mismo ha de proporcionar un suministro exterior de energía para la conservación.

La figura 3-9 sólo muestra algunas pocas de las subdivisiones útiles en ecología del esquema básico de la corriente de energía. En la práctica nos vemos a menudo obstaculizados por dificultades de medición, especialmente en situaciones de estudios sobre el terreno. Por supuesto, uno de los objetos básicos del modelo es el de definir los componentes que deseamos medir, con el propósito de estimular la investigación en materia de metodología. Aun si no estamos todavía en condiciones de representar gráficamente todas las corrientes, la medición de las solas entradas y salidas brutas podrá resultar acaso reveladora. Puesto que la energía es el factor limitador en última instancia, las cantidades disponibles y efectivamente utilizadas de la misma han de conocerse, si hemos de apreciar la importancia de otros factores limitadores o reguladores en potencia. Muchas de las actuales controversias sobre la limitación de los alimentos, la limitación del tiempo, la competencia y el

control biológico podrían resolverse si poseyéramos datos exactos sobre la utilización de la energía por la población considerada.

Los modelos gráficos de "casillas y tubos" se dejan transformar fácilmente en *modelos de compartimiento*, en los que la corriente de energía entre compartimientos se expresa como coeficientes de transferencia, o bien en *modelos de circuitos*, en los que cada estructura y función está indicada por un módulo simbólico interconectado por una red de circuitos de energía. Los modelos de esta clase se prestan especialmente para manipulación de computadora dígita o análoga. Se presentarán ejemplos de modelos tanto de compartimiento como de circuito más adelante en este capítulo y luego, nuevamente, en el capítulo 10.

#### Ejemplos

Mucha gente se representa el ártico como una región improductiva sin interés o valor alguno para el hombre. Independientemente del resultado de los esfuerzos actuales efectuados por el hombre para aprovecharla, esta vasta región es de gran interés, siquiera porque su ecología está simplificada. Toda vez que la temperatura ejerce allí un efecto limitador tan grande, solamente un número relativamente reducido de organismos han logrado adaptarse a las condiciones del extremo norte. Así, pues, la parte viva entera del ecosistema está constituida alrededor de relativamente pocas especies. Los estudios del Artico nos ayudan a comprender situaciones más complicadas en otras partes, puesto que las relaciones básicas como las de cadenas de alimentos, tejidos de alimentos y niveles tróficos se presentan allí simplificados y son más fáciles de comprender. Charles Elton se percató prontamente de este hecho y pasó mucho tiempo durante los años veinte y los treinta estudiando la ecología de las tierras árticas, con el resultado de que fue uno de los primeros en aclarar los principios y conceptos que hemos mencionado. Por consiguiente, podemos perfectamente volvernos hacia el ártico en busca de nuestros primeros ejemplos de cadenas de alimentos.

La región comprendida entre el límite de los árboles y el hielo perpetuo suele designarse como la *tundra*. Uno de los grupos importantes de plantas de la tundra son los líquenes del reno (o "musgo"), *Cladonia*, que representa una asociación de algas y hongos, en la que los primeros son los produc-

tores, por supuesto (véase fig. 7-39). Estas plantas, juntamente con las hierbas, los juncos y los sauces enanos constituyen la dieta del caribú de la tundra norteamericana y de su paralelo ecológico, el reno de la tundra del viejo mundo. Estos animales son presa, a su vez, de los lobos y del hombre. Las plantas de la tundra las comen, asimismo los *lemmings* —peludos ratones campestres de cola corta y aspecto de oso— y el lagopodo o guaco del Artico. Durante el prolongado invierno y también durante el breve verano, el zorro blanco ártico y la lechuza nívea podrán haber de depender en gran parte de los *lemmings* y de los demás roedores que les están emparentados. En cada uno de estos casos, la cadena de alimentos es relativamente corta, y cualquier cambio radical en el número de cualquiera de los tres niveles tróficos tiene repercusiones violentas en los demás niveles, porque la elección alterna de alimentos es a menudo muy reducida. Según veremos más adelante, esta puede ser una de las causas de las violentas fluctuaciones que experimentan en cuanto a su número algunos grupos de organismos árticos, pasando por toda la escala desde la superabundancia hasta la casi extinción. Es intere-

sante observar, de paso, que lo mismo les ocurría a menudo a las civilizaciones humanas primitivas que dependían de un solo alimento o de unos pocos alimentos locales (recuérdese la carestía irlandesa de la patata). En Alaska, el hombre ha provocado inadvertidamente graves oscilaciones al introducir el reno doméstico de Laponia. A diferencia del caribú nativo, el reno no es migratorio. En Laponia, los renos son conducidos en manadas de un lugar a otro, para evitar el pastoreo excesivo, pero el reunir en manadas no forma parte de las costumbres de los indios de Alaska y los esquimales, porque el caribú lo hacía por sí mismo. Como consecuencia, los renos han agotado gravemente, con pastoreo excesivo, muchas áreas, reduciendo al propio tiempo también la capacidad de sustento para el caribú. Esto constituye un buen ejemplo de donde sólo se introdujo una parte del "sistema" adoptado. Tendremos todavía muchas oportunidades de ver que los animales introducidos se convierten a menudo en plaga cuando sus mecanismos, naturales o de factura humana, no se introducen simultáneamente en la misma área.

Durante el breve verano ártico, emergen insectos y las aves migratorias podrán acaso abun-

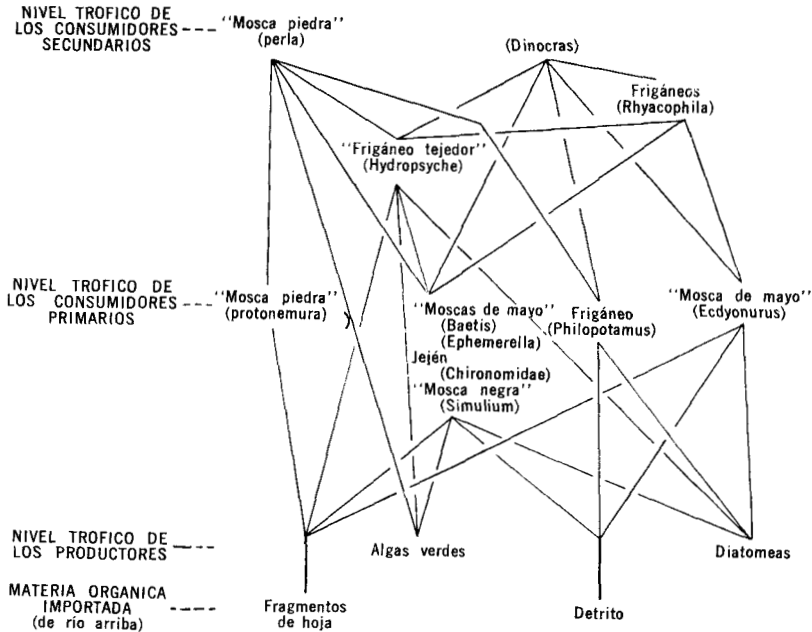


FIG. 3-10. Porción de un tejido de alimentos de una comunidad de un pequeño río en South Wales. El diagrama ilustra: 1) el enlace de las cadenas de alimentos para formar el tejido alimenticio; 2) tres niveles tróficos; 3) el hecho de que algunos organismos, como *Hydropsyche*, pueden ocupar posiciones intermedias entre niveles tróficos principales, y 4) un sistema "abierto", en el que una parte del alimento básico es "importada" de fuera del río. (Reproducido de Jones, 1949.)



dar localmente. Las cadenas de alimentos se hacen más largas y se desarrollan tejidos alimenticios concretos, como los de regiones más meridionales. Summerhayes y Elton (1923) describen la interesante situación de la isla de Spitsbergen, donde no hay lemmings. Aquí los zorros están en condiciones de alimentarse de pájaros, insectos o plantas en verano, pero se ven obligados a pasar el invierno fuera, sobre el hielo, alimentándose de los restos de focas muertas por los osos polares y del estiércol de éstos. De este modo, los zorros se convierten en parte del tejido alimenticio del mar, que en las regiones árticas puede ser más productivo que la tierra.

En la figura 3-10 se muestra un tejido alimenticio que ha sido elaborado para pequeños organismos de la comunidad de un río. Este diagrama ilustra no sólo el carácter entrelazado de las cadenas de alimentos y los tres niveles tróficos, sino que destaca también el hecho de que algunos organismos ocupan una posición intermedia entre dichos niveles. Así, por ejemplo, el frigáneo tejedor se alimenta de material tanto vegetal como animal y es intermedio, por consiguiente, entre los niveles de los consumidores primario y secundario.

Un estanque de granja arreglado para el deporte de la pesca —y se han construido miles de ellos en todo el país— proporciona un ejemplo excelente de cadenas de alimentos en condiciones bastante simplificadas. Toda vez que el objeto de una piscicultura consiste en proporcionar el mayor número posible de peces de una especie y un tamaño determinados, los métodos de cultivo están enderezados a canalizar la mayor parte posible de la energía disponible hacia el producto final. Esto se consigue reduciendo el número de cadenas de alimentos laterales y restringiendo los productores a un solo grupo, el de las algas flotantes o del fitoplancton, en tanto que se estorba el desarrollo de otras plantas verdes (como por ejemplo, las acuáticas enraizadas y las algas filamentosas). La figura 3-11 es un modelo de compartimiento de un estanque arreglado para la pesca deportiva, en el que los traspasos en cada eslabón de la cadena de los alimentos están cuantificados en términos de Kcal por m<sup>2</sup> y por año. En este modelo sólo se muestran las entradas sucesivas de energía ingerida con respecto al tiempo,  $i(t)$ ; las pérdidas durante la respiración y la asimilación no se muestran. Como puede verse, del fitoplancton se nutren alternativa-

mente los crustáceos del zooplancton en la columna de agua, y el detritus de plancton es tomado por determinados invertebrados bénticos, especialmente por sanguijuelas o quironómidos, que constituyen el alimento preferido de la rueda; esta es a su vez el alimento de la lobina. El equilibrio entre estas dos últimas cadenas de alimentos (esto es, rueda-lobina) es muy importante por lo que se refiere a la cosecha por el hombre. Así, pues, un estanque con la rueda como único pez podría producir de hecho un peso total mayor de biomasa de peces que el estanque con rueda y lobina, pero la mayoría de las ruedas permanecerían al estado chico, a causa de la intensidad de reproducción y la competencia por el alimento disponible. La pesca con caña y anzuelo no tardaría en dar mediocre resultado, y puesto que el hombre quiere sus peces de tamaño grande, y no como "sardinias", el pez rapaz final es necesario para un buen estanque destinado a la pesca deportiva (véase el capítulo 15).

Los estanques para peces son buenos lugares para mostrar de qué modo la productividad secundaria se relaciona: 1) con el largo de la cadena de alimentos, 2) con la productividad primaria, y 3) con la naturaleza y la extensión de los suministros de energía desde fuera del sistema del estanque. Como puede verse en el cuadro 3-11, los grandes lagos y el mar producen menos peces sobre la base de 0.40 ha o de un metro cuadrado de lo que hacen los estanques pequeños fertilizados e intensamente administrados, no sólo porque la productividad primaria es menor y las cadenas de alimentos son más largas, sino porque el hombre sólo extrae una parte de la población de consumidores en las grandes extensiones de agua. Y en forma análoga, los rendimientos son varias veces mayores cuando se acumulan herbívoros, como la carpa, que cuando se recolectan carnívoros, como la lobina; por supuesto, esta última requiere una cadena de alimentos más larga. Los altos rendimientos de la sección IV del cuadro 3-11 se obtienen añadiendo al ecosistema alimento desde fuera, esto es, productos vegetales o animales que representan energía fijada en alguna otra parte. En realidad, estos rendimientos no deberían expresarse con base en la superficie, a menos que adaptemos el área de modo que comprenda la tierra de la que el alimento complementario se obtuvo. Mucha gente ha interpretado erróneamente los altos rendimientos

conseguidos en el oriente, creyendo que se los podía comparar directamente con los rendimientos de los estanques de peces en los Estados Unidos de Norteamérica, en los que, por lo regular, no se proporciona alimento desde fuera. Como cabría esperar, la piscicultura depende de la densidad de la población humana. Allí donde la gente está amontonada

y padece hambre, los estanques se disponen con miras a sus rendimientos de herbívoros o consumidores de detritus: rendimientos de 1 000 a 1 500 Kg por ha se obtienen fácilmente sin alimentación complementaria. En cambio, allí donde los hombres no están amontonados ni padecen hambre, los peces de deporte son buscados; puesto que estos peces suelen ser

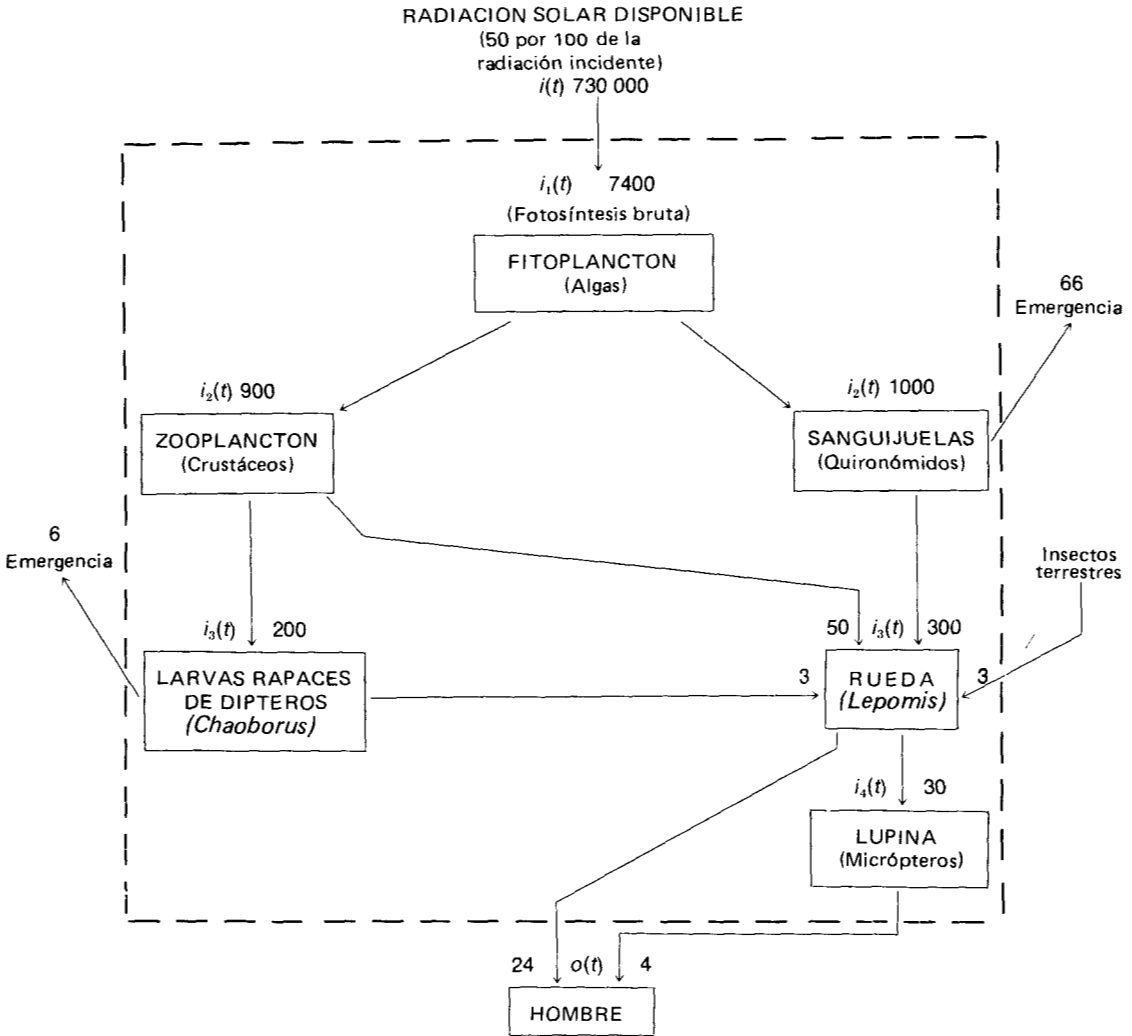


FIG. 3-11. Modelo de compartimiento de las principales cadenas de alimentos en un estanque de Georgia arreglado para la pesca deportiva. Los suministros calculados de energía ( $i$ ) con respecto al tiempo ( $t$ ) son kilocalorías por metro cuadrado y por año.  $i_1(t)$ ,  $i_2(t)$ ,  $i_3(t)$  e  $i_4(t)$  representan la energía alimenticia ingerida en los niveles tróficos sucesivos; no se muestran las pérdidas durante la asimilación y la respiración;  $o(t)$  es la producción del estanque en términos de valor calórico de los peces pescados por el hombre. El modelo sugiere la posibilidad interesante de que la producción de peces podría aumentarse si se eliminara la "cadena de alimentos lateral" a través de *Chaoborus*, pero hay que considerar también la posibilidad de que esta cadena refuerce la estabilidad del sistema. (Datos de Welch, 1968, con su cálculo de energía asimilada al nivel  $i_2$  cambiada en energía ingerida calculada, sobre la base de una eficiencia de asimilación de 60 por 100 para el zooplancton y de 40 por 100 para las sanguijuelas.)

carnívoros producidos al final de una larga cadena de alimentos, los rendimientos son mucho menores: de 100 a 500 Kg por ha. Finalmente, el rendimiento de pescado de 300 Kcal por m<sup>2</sup> y por año de las aguas naturales o de los estanques más fértiles dispuestos para cadenas de alimentos cortas se acercan a la conversión del 10 por 100 de producción primaria neta en producción de consumido-

res primarios (véanse los cuadros 3-3, C y 3-7 con el cuadro 3-11), tal como lo sugiere el modelo generalizado de la figura 3-6.

Además de la acción de la segunda ley de la termodinámica, el tamaño de los alimentos es una de las razones principales que se hallan a la base de la existencia de las cadenas de alimentos, según lo ha señalado Elton (1927). Esto es así, porque suele haber límites supe-

Cuadro 3-11

## PRODUCTIVIDAD SECUNDARIA, MEDIDA EN LA PRODUCCIÓN PESQUERA

Ecosistema y nivel trófico	Recolección humana	
	lb/acre/año	Kcal/m <sup>2</sup> /año
I. Aguas naturales sin fertilizar		
Carnívoros mezclados (poblaciones naturales)		
Pesquerías marinas mundiales (promedio)*	1.5	0.3
Mar del Norte †	27.0	5.0
Grandes Lagos ‡	1.7	0.2-1.6
Lagos africanos §	2-225	0.4-50
Pequeños lagos de los EE.UU. ¶	2-160	0.4-36
Carnívoros criados		
Estanques-viveros en EE.UU. (pesca deportiva) §	40-150	9-34
Herbívoros criados		
Estanques-viveros alemanes (carpa) ¶	100-350	22-80
II. Area de marea corriente del Perú (Anchoas)		
Fuerte fertilización natural #	1 500	335
III. Aguas fertilizadas artificialmente		
Carnívoros criados		
Estanques-viveros de los EE.UU. (pesca deportiva)**	200-500	45-112
Herbívoros criados		
Estanques marinos filipinos (pez de leche) §	500-1 000	112-202
Estanques-viveros alemanes (carpa) ¶	1 000-1 500	202-336
IV. Aguas fertilizadas-Alimento añadido desde fuera		
Carnívoros		
Estanque de un acre, EE.UU.	2 000	450
Herbívoros		
Hong Kong §	2 000-4 000	450-900
China meridional §	1 000-13 500	202-3 024
Malaya §	3 500	785

\* Cosechadas  $60 \times 10^6$  toneladas métricas (FAO 1967, An. de Prod.), de un total de  $360 \times 10^6$  km<sup>2</sup> del mar.

† FAO, Estadísticas.

‡ Rawson, 1952.

§ Hickling, 1948.

¶ Rounsefell, 1946.

¶ Viosca, 1936.

# La pesquería natural más productiva del mundo,  $10^7$  toneladas métricas de  $6 \times 10^{10}$  m<sup>2</sup> (Ryther, 1969).

\*\* Swingle y Smith, 1947.

riores e inferiores relativamente estrictos al tamaño de alimento que puede soportar eficazmente un tipo determinado de animal.

La cuestión del tamaño interviene asimismo en la diferencia entre la cadena de un animal rapaz y la de un parásito; en este último caso, en efecto, los organismos de los niveles sucesivos son cada vez más pequeños, en lugar de ser generalmente cada vez más grandes. Así, por ejemplo, las raíces de los cultivos de hortalizas sirven de huésped a unos nematodos parásitos, que son atacados a su vez por bacterias o por organismos más pequeños. Los mamíferos y las aves suelen tener de parásito a la pulga, la que tiene a su vez parásitos del género *Leptomonas*, para citar otro ejemplo. Sin embargo, desde el punto de vista de la energía no hay diferencia fundamental alguna entre las cadenas de rapaces y las de parásitos, puesto que unos y otros son "consumidores". Esta es la razón de que en los diagramas no se haya hecho entre ellos diferencia alguna; en este diagrama, el parásito de una planta verde tendría la misma posición que un herbívoro, en tanto que los parásitos animales caerían bajo alguna de las diversas categorías de carnívoros. En teoría, las cadenas de parásitos deberían ser en promedio más cortas que las de los rapaces, toda vez que el metabolismo por gramo aumenta rápidamente a medida que disminuye el tamaño del organismo, lo que se traduce en una reducción rápida de la biomasa susceptible de ser soportada, como lo veremos en la sección siguiente de este capítulo.

Un buen ejemplo de una cadena de alimentos de detritus es el que se basa en las hojas del mangle, tal como lo han desarrollado, con considerable detalle, Heald (1969) y W. E. Odum (1970). En la zona salobre del sur de Florida, las hojas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) caen en las aguas cálidas y poco profundas a la velocidad anual de 19 toneladas métricas por hectárea (unos 2.5 g ó 11 Kcal por m<sup>2</sup> y por día), en las regiones ocupadas por plantaciones de mangles. Toda vez que se encontró que solamente 5 por 100 del material de fronda había sido eliminado por insectos de las hojas antes de la caída de éstas, la mayor parte de la producción anual neta es dispersada por las corrientes de marea y estacionales por muchos kilómetros cuadrados de las bahías y estuarios. Tal como se muestra en la figura 3-12, A, un grupo clave de pequeños animales, que sólo comprenden unas pocas especies pero números muy gran-

des, en cambio, de individuos, ingieren grandes cantidades del detritus de la planta vascular juntamente con los microorganismos asociados, así como también cantidades más pequeñas de algas. Las partículas ingeridas por los consumidores de detritus (detritívoros o saprótrofos) van de fragmentos perceptibles de hoja a minúsculas partículas de arcilla en las que ha quedado incluida materia orgánica. Estas partículas pasan por los intestinos de muchos individuos y especies sucesivamente (en el proceso de la coprofagia, por ejemplo; véase pág. 32), lo que se traduce en eliminación y nuevo crecimiento reiterados de poblaciones microbianas (o extracción y reabsorción repetidas de materia orgánica), hasta quedar agotado el substrato. Se encontró que tiene lugar un enriquecimiento de proteínas, según se describió anteriormente (véase fig. 2-10, pág. 29) al convertirse las hojas muertas del mangle en detritus. Durante el estudio se examinó en detalle el contenido estomacal de más de 100 especies de peces. Casi sin excepción, se observó que los pequeños peces se alimentaban de los consumidores de detritus, al paso que los peces de pesca mayores se alimentaban a su vez de los menores (fig. 3-12, A). El estudio puso de manifiesto que los mangles, de los que de modo general se supone que poseen poco valor económico, efectúan en realidad una aportación substancial a la cadena de alimentos que sostiene las pesquerías deportivas y comerciales importantes para la economía del sur de Florida. Y en forma análoga, el detritus de hierbas marinas, hierbas de pantano marino y algas marinas (algas grandes) sostiene pesquerías en otras áreas de estuario (Darnell, 1958, 1967; E. P. Odum y De la Cruz, 1967; Wood y col., 1970). Teal (1962) ha construido un diagrama detallado de la corriente de energía del estuario de pantano marino de Georgia, basado en los estudios coordinados de cierto número de investigadores. El eslabón principal entre la producción primaria y la producción de peces es, en este ecosistema, un grupo de consumidores de detritus de algas que comprende pequeños cangrejos, nematodos, gusanos poliquetos, camarón de hierba y caracoles. Como ocurre con tanta frecuencia, ¡la verdadera naturaleza de un sistema complejo no se pone en modo alguno de manifiesto al examen superficial!

Así, pues, vemos que la cadena del detritus termina en forma similar a la vía del pasto (el pez grande se come, por así decir, al

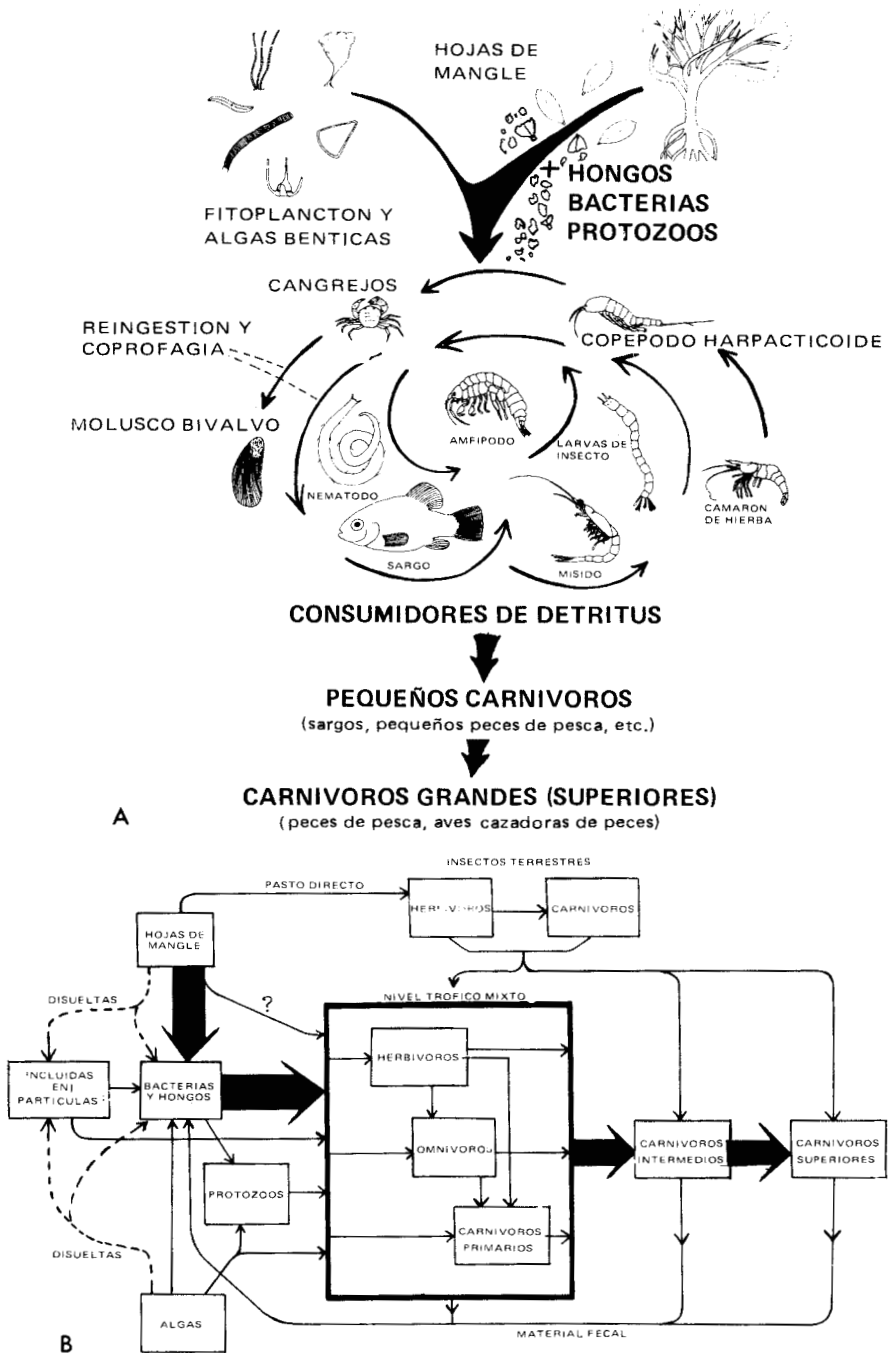


FIG. 3-12. Cadena de alimentos de detritus basada en hojas de mangle que caen en aguas someras de un estuario del sur de Florida. Los fragmentos de hoja atacados por saprófitos y colonizados por algas son comidos una y otra vez (coprofagia) por un grupo principal de pequeños consumidores de detritus los cuales proporcionan, a su vez, el alimento principal para el pez de pesca, garzas, cigüeñas e ibises. Un "modelo ilustrado" de la cadena de alimentos se muestra en A (diagrama superior) y un "modelo de compartimientos" en B (diagrama inferior). (Reproducido de W. E. Odum, 1970.)

pequeño), pero la manera de empezar ambas vías es totalmente distinta. Como se ve en el modelo más detallado del sistema del mangle, figura 3-12, B, los consumidores de detritus son, en contraste con los herbívoros que pacen, un grupo mixto, en términos de niveles tróficos. En cuanto grupo, los detritívoros obtienen alguna de su energía directamente a partir de material vegetal, la mayor parte de ella, secundariamente, de microorganismos, y alguna parte más, en forma terciaria, a través de carnívoros (por ejemplo, comiendo protozoos u otros invertebrados pequeños que se han alimentado de bacterias que han digerido material vegetal). Puesto que los detritívoros sólo asimilan una porción pequeña de los materiales voluminosos y químicamente complejos que ingieren, establecer la parte de las fuentes de energía utilizadas en los niveles individual y de las especies constituye un problema técnico difícil que no ha sido resuelto todavía. Con todo, semejante información no es necesaria para modelar el sistema, puesto que podemos considerar el grupo entero como una "caja negra" conveniente. Por lo que al presente sabemos, el modelo de la figura 3-12, B puede servir igualmente para un bosque o una pradera y para un estuario; se supone que los esquemas de la corriente serían los mismos, y únicamente variarían las especies.

Por supuesto, la distribución de energía no es la sola cantidad que esté influida por los fenómenos de la cadena de los alimentos, según se pondrá de manifiesto en capítulos subsiguientes. Aquí sólo necesitamos destacar que algunas sustancias se concentran, con cada eslabón de la cadena, en lugar de dispersarse. Lo que se ha venido a conocer como la *concentración de la cadena de alimentos*, o en la prensa popular como *magnificación biológica*, lo ilustra de modo llamativo el comportamiento de determinados radionúclidos y pesticidas persistentes. Ejemplos de la acumulación de desechos radioactivos a lo largo de las cadenas de alimentos se dan en el capítulo 17, y un ejemplo de una acumulación similar de DDT se muestra en el cuadro 3-12. Para combatir los mosquitos en Long Island, se roció durante muchos años DDT en los pantanos. Los especialistas del control de insectos pusieron cuidado en no servirse de concentraciones de rociado que fueran directamente letales para los peces y demás fauna, pero no tuvieron en cuenta los procesos ecológicos ni el hecho

de que los residuos de DDT siguen siendo tóxicos durante largos periodos de tiempo. En lugar de ser arrastrados por el agua hacia el mar, como algunos lo predecían, los residuos venenosos fueron absorbidos por el detritus, se concentraron en los tejidos de detritívoros y de peces pequeños, y volvieron a concentrarse en los animales rapaces superiores, como las aves que devoran peces. El factor de concentración (la razón de ppm en el organismo a las ppm en el agua) es aproximadamente de medio millón de veces para los comedores de peces, en el caso que se expone en el cuadro 3-12. Retrospectivamente, un estudio del modelo de la cadena de alimentos de detritus, como el que se reproduce en la figura 3-12, indicaría que todo aquello que penetra fácilmente en detritus y partículas de tierra y se disuelve en los intestinos se concentraría en el curso del proceso de ingestión-reingestión que tiene lugar en el comienzo de la cadena de alimentos de detritus. Semejante acumulación de DDT en el detritus ha sido documentada por W. E. Odum, Woodwell Wurster (1969).

El aumento ha de ser mayor todavía en los peces y las aves, debido al depósito extenso de grasa en el que los residuos de DDT se acumulan. El resultado final del vasto empleo de DDT es que poblaciones enteras de aves de rapiña, como el halieto, y de detritívoros, como el cangrejo *Uca*, están siendo eliminadas. Se ha mostrado que las aves son especialmente vulnerables al envenenamiento por DDT, porque éste (al igual que otros insecticidas de hidrocarburos clorados) afecta la formación de la cáscara del huevo, provocando un trastorno de las hormonas esteroides (véase Peakall, 1967; Hickey y Anderson, 1968), que da por resultado unos huevos frágiles que se rompen antes de que la cría pueda madurar. Así, pues, cantidades muy pequeñas, que no son letales para el individuo, resultan serlo para la población. Fue la documentación científica de esta clase de temible acumulación (temible porque el hombre es también él un "carnívoro de los de arriba") y de sus efectos fisiológicos imprevistos lo que finalmente movilizó la opinión pública para restringir el empleo del DDT y de otros pesticidas similares. Según veremos más adelante, hay otras alternativas mejores para el control de los insectos, que no necesitan que envenenemos una cadena entera de alimentos para combatir una sola especie de plaga.

Cuadro 3-12

EJEMPLO DE CONCENTRACIÓN DE UN PESTICIDA PERSISTENTE, DDT,\* EN UNA CADENA DE ALIMENTOS

	<i>PPM † de residuos de DDT</i>
Agua	0.00005
Plancton	0.04
Sargo plateado	0.23
Sargo cabeza de carnero	0.94
Lucio americano (pez rapaz)	1.33
Aguja (pez rapaz)	2.07
Garza (se alimenta de pequeños animales)	3.57
Golondrina de mar (se nutre de pequeños animales)	3.91
Gaviota-arenque (se alimenta de carroña)	6.00
Huevo de halieto	13.8
Mergo (pato comedor de peces)	22.8
Cormorán (se alimenta de peces mayores)	26.4

\* Datos de Woodwell, Wurster e Isaacson, 1967.

† Partes por millón (ppm) de residuos totales de DDT + DDD + DDE (todos los cuales son tóxicos), sobre una base de peso húmedo del organismo entero.

El principio de la magnificación biológica (véase el estudio de Woodwell, 1967) vale la pena tenerlo en cuenta en toda estrategia de disposición de desechos. Cabe señalar, con todo, que muchos factores que no son biológicos podrán reducir o aumentar acaso el factor de concentración. Así, por ejemplo, el hombre ingiere menos DDT que el halieto, en parte porque el tratamiento de los alimentos y el hecho de cocinarlos elimina algunos de los materiales.

Por otra parte, los peces están expuestos a un doble peligro, porque pueden contaminarse tanto por absorción directa a partir del medio, a través de las agallas o la piel, como por vía del alimento.

Si bien la acumulación de desechos radio-núclidos o de precipitación radioactiva es algo que deba preocuparnos, el empleo experimental de trazadores radionúclidos se ha revelado, con todo, como de gran utilidad para la representación gráfica de detalles de retícula en tejidos alimenticios complejos de ecosistemas intactos. Marcando una determinada fuente de energía o la población de una especie, la porción del tejido de alimentos sustentada por la fuente en cuestión puede ser "trazada" o aislada, por así decir, siguiendo el paso del material radioactivo por el sistema entero intacto, y Kuenzler, 1963; Wiegert, Odum y Schnell, 1968; Wiegert y Odum, 1969). Se describen

ejemplos de tales estudios en el capítulo 22 (véase especialmente fig. 17-6).

#### Eficiencias ecológicas

Las proporciones entre las corrientes de energía en diversos puntos a lo largo de la cadena de los alimentos revisten un interés ecológico considerable. Expresadas en porcentajes, estas proporciones se designan a menudo como "eficiencias ecológicas". En el cuadro 3-13 se enumeran algunas de estas proporciones y se definen en términos del diagrama de la corriente de la energía. En su mayor parte, estas proporciones son significativas en relación tanto con las poblaciones de los componentes cuanto con niveles tróficos enteros. Toda vez que los diversos tipos de eficiencias se confunden a menudo, importa definir exactamente a cuál relación se alude; el diagrama (figuras 3-6 y 3-9) de la corriente de energía es muy útil para esta aclaración.

Y lo que es más importante, estas proporciones de eficiencia sólo son significativas en las comparaciones cuando carecen de dimensión, esto es, cuando el numerador y el denominador de la cada proporción están expresados en el mismo tipo de unidad. En otro caso, los enunciados relativos a la eficiencia podrán ser muy engañosos. Por ejemplo, los avicultores hablarán acaso de una eficiencia de

Cuadro 3-13  
DIVERSOS TIPOS DE EFICIENCIAS ECOLÓGICAS

Los símbolos son como sigue (véase la fig. 3-6):  $L$  —luz (total);  $L_A$  —luz absorbida;  $P_G$  —fotosíntesis total (producción bruta);  $P$  —producción de biomasa;  $I$  —absorción de energía;  $R$  —respiración;  $A$  —asimilación;  $NA$  —ingerido pero no asimilado;  $NU$  —no utilizado por el nivel trófico indicado;  $t$  —nivel trófico;  $t-1$  —nivel trófico precedente.

<i>Proporción</i>	<i>Designación y explicación</i>
<i>A) Proporciones entre niveles tróficos</i>	
$\frac{I_t}{I_{t-1}}$	Eficiencia de absorción de energía del nivel trófico (o eficiencia de Lindeman). Para el nivel primario, esta es: $\frac{P_G}{L}$ o $\frac{P_G}{L_A}$
$\frac{A_t}{A_{t-1}}$	} Por lo que se refiere al nivel primario, $P$ y $A$ podrán expresarse en términos ya sea de $L$ o de $L_A$ , como arriba se indica: $A_t/A_{t-1} = I_t/I_{t-1}$ para el nivel primario, pero no para los niveles secundarios.
$\frac{P_t}{P_{t-1}}$	
$\frac{I_t}{I_{t-1}}$ o $\frac{A_t}{P_{t-1}}$	
	Eficiencia de utilización
<i>B) Proporciones dentro de los niveles tróficos</i>	
$\frac{P_t}{A_t}$	Eficiencia en crecimiento de tejido
$\frac{P_t}{I_t}$	Eficiencia en desarrollo ecológico
$\frac{A_t}{I_t}$	Eficiencia de asimilación

40 por 100 en la conversión de alimento de pollo en pollos (la razón  $P_t/I_t$  del cuadro 3-13), pero es el caso que ésta resulta ser una proporción entre pollo "húmedo" (de un valor aproximadamente de 2 Kcal por g) y alimento seco (con un valor de 4 + Kcal por g). En términos de Kcal/Kcal, la verdadera eficiencia de crecimiento es más bien, en este caso, del orden del 20 por 100. Siempre que sea posible, las eficiencias ecológicas deberán expresarse en la "moneda de la energía" (esto es, en proporciones entre calorías y calorías).

El carácter general de las eficiencias de transferencia entre niveles tróficos se examinó ya, esto es, las eficiencias de producción de 1 a 5 por 100  $P_g/L$ , de 2 a 10 por 100

$P_g/L_A$  y de 10 a 20 por 100 entre niveles tróficos secundarios. Las eficiencias de asimilación y de crecimiento (proporciones dentro de los niveles tróficos) son a menudo del orden de 10 a 50 por 100, pero pueden ser, con todo, mucho más altas. Los organismos que se alimentan de elementos de muy alto valor nutritivo podrán llegar a asimilar hasta el 100 por 100 de lo que ingieren. En otros casos, un gran porcentaje de la energía asimilada podrá convertirse en crecimiento si las exigencias de mantenimiento "antitérmico" impuestas por el medio son muy reducidas y si los organismos son pequeños. Al natural, suele existir una tendencia inversa entre la eficiencia de crecimiento de tejido y la eficiencia de



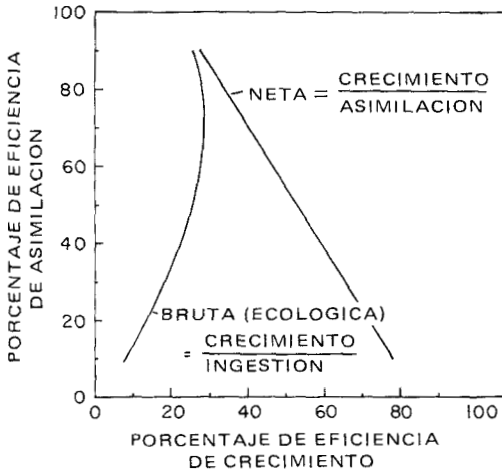


FIG. 3-13. Relaciones entre las eficiencias de crecimiento de tejido, de crecimiento ecológico y de asimilación, en poblaciones animales. (Según Welch, 1969.)

asimilación en los animales, como puede verse en la figura 3-13 (véase E. P. Odum y A. L. Smalley, 1957; Welsh, 1968). En contraste con ello, la eficiencia de crecimiento ecológico suele permanecer más constante, a alrededor de 20 por 100 (Slobodkin, 1961, 1962). Se necesitan más estudios para averiguar el significado de estas tendencias, especialmente por cuanto la literatura revela unas cuantas excepciones manifiestas con respecto al modelo.

Las eficiencias primarias realmente muy bajas que parecen ser características de los sistemas naturales intactos han desconcertado a muchas personas, en vista de las eficiencias relativamente altas obtenidas con los motores eléctricos y otros sistemas mecánicos. Esto ha conducido, de modo perfectamente natural, a considerar seriamente la posibilidad de aumentar la eficiencia de la naturaleza. Y efectivamente, los ecosistemas en gran escala a largo plazo no se dejan comparar, bajo este aspecto, con los sistemas mecánicos a breve plazo. Para empezar, una parte considerable del combustible se aplica, en los sistemas vivos, a reparación y conservación en tanto que la depreciación y la reparación no se tienen en cuenta en el cálculo de la eficiencia del combustible en los motores. En otros términos, se requiere una cantidad considerable de energía (humana u otra) distinta del combustible para conservar las máquinas en estado de funcionar, repararlas y reemplazarlas, de modo que no es lícito comparar motores y sistemas biológicos, a menos de tener en cuenta que estos

últimos se reparan y se reproducen a sí mismos. En segundo lugar, es probable que el crecimiento más rápido por unidad de tiempo tenga un valor de supervivencia mayor que el grado máximo de eficiencia en el empleo de combustible. Así, para servirnos de una simple analogía, podría ser acaso más importante llegar a un destino rápidamente, a 50 kilómetros por hora, que conseguir la máxima eficiencia en el consumo de combustible conduciendo lentamente. Es importante para los ingenieros comprender que todo aumento en la eficiencia de un sistema biológico se obtendrá a expensas del mantenimiento. Llega siempre un momento en que la ganancia proveniente del aumento de la eficiencia se perderá en forma de un costo aumentado, sin hablar del peligro del trastorno aumentado que pueda resultar acaso de las oscilaciones.

Véase un examen más a fondo de la idea de que la baja eficiencia es necesaria para una producción máxima de energía en Odum y Pinkerton (1955), y también en H. T. Odum (1971).

## 5. METABOLISMO Y TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS

### Enunciado

La biomasa de elementos existentes (expresada como peso seco total o contenido calórico total de los organismos presentes en cualquier momento) que puede ser sustentada por una corriente constante de energía en una cadena de alimentos depende en una parte considerable del tamaño de los organismos individuales. Cuanto más pequeños son los organismos, tanto mayor es el metabolismo por gramo (o por caloría) de biomasa. Por consiguiente, cuanto más pequeño sea el organismo, tanto más pequeña será la biomasa que pueda ser sostenida a un particular nivel trófico en el ecosistema. E inversamente, cuanto mayor sea el organismo, tanto mayor será la biomasa del conjunto existente. Así, pues, la cantidad de bacterias presentes en cualquier momento será mucho más pequeña que la "existencia" de peces o mamíferos, aun si la utilización de energía fuera la misma por parte de ambos grupos.

### Explicación y ejemplos

El metabolismo por gramo de biomasa de las plantas y los animales pequeños, como las

algas, las bacterias y los protozoos, es inmensamente mayor que la velocidad metabólica de organismos mayores, como los árboles y los vertebrados. Esto es así tanto por lo que se refiere a la fotosíntesis como a la respiración. En muchos casos, las partes metabólicamente importantes de la comunidad no son los pocos grandes organismos conspicuos, sino los numerosos organismos diminutos, invisibles a menudo a simple vista. Así, por ejemplo, las minúsculas algas (fitoplancton), que sólo representan unos pocos centenares de gramos por hectárea, en cualquier momento, en un lago, podrán tener un metabolismo tan grande como un volumen mucho mayor de árboles en un bosque o de heno en un prado. Y en forma análoga, unos pocos centenares de gramos de pequeños crustáceos (zooplancton) que "se apacentan" de las algas podrán tener una respiración total igual a la de muchos kilos de vacas pastando.

La velocidad del metabolismo de organismos o de asociaciones de organismos se calcula a menudo midiendo la velocidad a la que es consumido el oxígeno (o producido, en el caso de la fotosíntesis). Existe una vasta tendencia general de aumento de la velocidad metabólica por organismo en los animales, a medida que aumenta la energía de los dos tercios del volumen (o del peso), o bien, de disminución de la velocidad metabólica por gramo de biomasa inversamente a la duración (Zeuthen, 1953; Bertalanffy, 1957; Kleiber, 1961). Una relación similar parece existir en las plantas, aunque las diferencias de estructura entre las plantas y los animales (véase luego) hacen difíciles las comparaciones directas en términos de volumen y de tiempo. Estas relaciones se muestran en la figura 3-14 por medio de las líneas continuas, que indican de modo aproximado la relación entre el tamaño y el metabolismo. Diversas teorías, propuestas para explicar estas tendencias generales, se han centrado en los procesos de difusión; los organismos mayores tienen menos extensión de superficie por gramo a cuyo través pueden efectuarse los procesos de difusión.

No obstante, no hay acuerdo entre los investigadores acerca de las relaciones entre el tamaño y el metabolismo. Por supuesto, las comparaciones deberían efectuarse a temperaturas similares, porque la velocidad del metabolismo suele ser mayor a temperaturas más altas que a las más bajas (excepto en el caso de adaptación a la temperatura; ver pág. 119).

Hay que señalar que cuando se comparan organismos del mismo orden general de magnitud en cuanto al tamaño, las relaciones lineales expuestas en la figura 3-14 no siempre son ciertas. Es lo que cabría esperar, con todo, puesto que hay muchos factores secundarios, en relación con el tamaño, que afectan también la velocidad del metabolismo. Por ejemplo, es bien sabido que los vertebrados de sangre caliente tienen una frecuencia de respiración mayor que los vertebrados de sangre fría de su mismo tamaño. Sin embargo, la diferencia es relativamente pequeña en comparación con la diferencia entre un vertebrado y una bacteria. Así, pues, dada una misma cantidad de energía alimenticia disponible, la multitud permanente de peces herbívoros de sangre fría en un estanque podrá ser del mismo orden de magnitud que la de mamíferos herbívoros de sangre caliente en la tierra seca. Sin embargo, según se señaló ya en el capítulo 2, hay menos oxígeno disponible en el agua que en el aire, y es más probable, por consiguiente, que el oxígeno sea limitativo en aquélla. Por regla general, los animales acuáticos parecen tener una relación entre el peso y la respiración específica menor que la de los animales terrestres del mismo tamaño. Es muy posible que semejante adaptación afecte la estructura trófica (véase Misra y col., 1968).

En el estudio del metabolismo del tamaño en las plantas, resulta a menudo difícil decidir lo que constituye un "individuo". Así, por ejemplo, consideramos comúnmente como individuo un árbol grande, pero es posible, en realidad, que las hojas actúen como "individuos funcionales" por lo que se refiere a las relaciones entre el tamaño y la superficie (recuérdese el concepto del índice de área de la hoja, fig. 3-2). En un estudio de diversas especies de algas marinas (algas multicelulares grandes) encontramos (véase la figura 3-14) que las especies de "ramas" delgadas o angostas (y, por consiguiente, de una alta proporción superficie-volumen) poseían una mayor velocidad, por gramo de biomasa, de manufactura de alimento, de respiración y de absorción de fósforo radiactivo del agua que las especies de "ramas" más gruesas (E. P. Odum, Kuenzler y Blunt, 1958). Así, pues, en este caso, las "ramas" o inclusive las células individuales eran "individuos funcionales", y no lo era la "planta" entera, que podría comprender muchas "ramas" fijadas al substrato mediante un simple sostén.

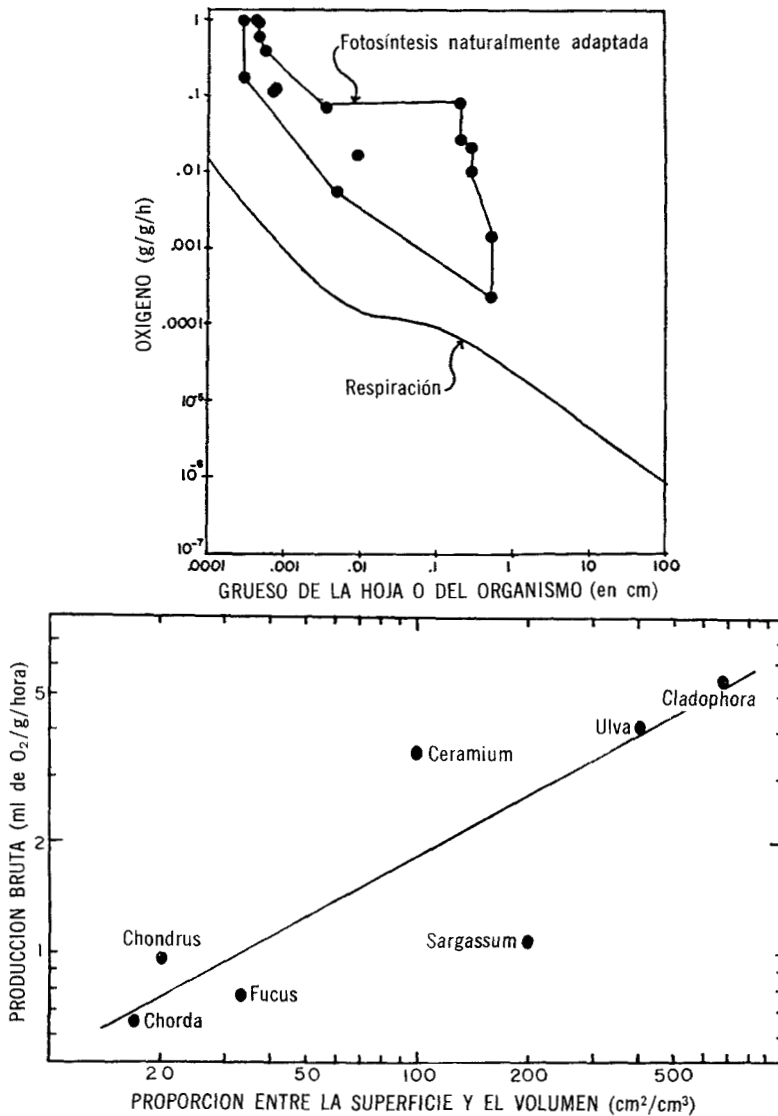


FIG. 3-14. Metabolismo por gramo de biomasa como función de los organismos. De arriba a abajo las curvas representan: la velocidad de la fotosíntesis por gramo de biomasa en una diversidad de algas y plantas de hojas, en relación con el largo o el grueso de la hoja; la respiración por gramo de biomasa en organismos heterotróficos (animales y bacterias), en relación con el largo del organismo, y la producción bruta de diversas especies de algas marinas grandes en relación con la proporción entre la superficie y el volumen. En cada caso, los pequeños organismos o los organismos delgados, de proporción elevada entre la superficie y el volumen, tienen velocidades de metabolismo más altas por gramo que los organismos grandes o gruesos. La gráfica superior según H. T. Odum (1956a), con fundamento en datos de Verduin y Zeuthen. La gráfica inferior, según E. P. Odum y col. (1958).

Pero es posible observar también la relación inversa entre el tamaño y el metabolismo en la ontogenia de una especie particular. Los huevos, por ejemplo, presentan por lo regular una velocidad por gramo mayor que los adultos mayores. En unos datos publicados por Hunter y Vernberg (1955) se encontró que el metabolismo por gramo de los parásitos

trematodos era 10 veces menor que el de las pequeñas cercarias.

Para evitar confusión, hay que reiterar que es la relación entre el peso y la intensidad metabólica específica la que disminuye al crecer el tamaño, y no el metabolismo total del individuo. Así, pues, un individuo adulto requiere más alimento total que un niño peque-

ño, pero menos alimento, en cambio, por kilogramo de peso.

## 6. ESTRUCTURA TROFICA Y PIRAMIDES ECOLÓGICAS

### Enunciado

La acción recíproca de los fenómenos de la cadena de alimentos (pérdida de energía a cada transferencia) y la relación entre el tamaño y el metabolismo se traducen en comunidades de una *estructura trófica* perfectamente definida, que a menudo es característica de un tipo particular de ecosistema (lago, bosque, arrecife de coral, dehesa, etc.). La estructura trófica puede medirse y describirse ya sea en términos de la producción permanente por unidad de área, o en términos de la energía fijada por unidad de área y unidad de tiempo en niveles tróficos sucesivos. La estructura trófica y también la función trófica pueden mostrarse gráficamente por medio de *pirámides ecológicas* en las que el nivel primero, o productor, forma la base, y los niveles sucesivos forman las hileras que constituyen el ápice. Las pirámides ecológicas pueden ser de tres tipos generales, a saber: 1) la *pirámide de los números*, en la que se expone el número de los organismos individuales; 2) la *pirámide de la biomasa*, basada en el peso seco total, el valor calórico u otra medida de la cantidad total de material vivo, y 3) la *pirámide de la energía*, en la que se muestra la velocidad de la corriente de energía o la "productividad", o ambas cosas a la vez, en niveles tróficos sucesivos. Las pirámides de los números y de la biomasa pueden invertirse (cuando menos en parte), es decir, la base podrá ser acaso más pequeña que uno o algunos de los pisos superiores, si los organismos productores son más pequeños en promedio, en tamaño individual, que los consumidores. Por otra parte, la pirámide de la energía ha de presentar siempre la forma verdadera de una pirámide erecta, a condición que se consideren en el sistema todas las fuentes de energía alimenticia.

### Explicación y ejemplos

Las pirámides ecológicas se ilustran en la figura 3-15, y sus tres clases se comparan, en un modelo hipotético, en la figura 3-16.

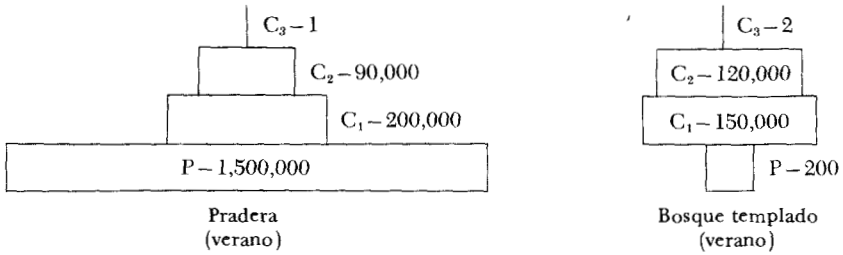
La pirámide de los números es en realidad el resultado de tres fenómenos que suelen operar juntos. Uno de ellos es el hecho geométrico familiar de que se requieren muchísimas unidades pequeñas para igualar la masa de una unidad grande, independientemente de que las unidades sean organismos o elementos de construcción. Así, pues, inclusive si el peso de los organismos grandes fuera igual al de los más pequeños, aun así el número de éstos sería mucho más grande que el de aquéllos. Por consiguiente, a causa de la geometría, la existencia de la pirámide válida de números en un grupo natural de organismos no significa necesariamente que haya más pocos organismos grandes con fundamento en el peso.

El segundo de los fenómenos que contribuyen al modelo de muchos organismos pequeños y algunos grandes es la cadena de alimentos. Como ya se señaló en la sección 2, se pierde siempre energía útil (en forma de calor) en la transferencia a través de cada paso en la cadena de alimentos. Por consiguiente, excepto allí donde hay importaciones de materia orgánica, hay mucha menos energía disponible para los niveles tróficos más altos. Y el tercer factor que interviene en la pirámide de los números es el tipo inverso de la velocidad metabólica en relación con el tamaño, que ya ha sido examinado en la sección anterior.

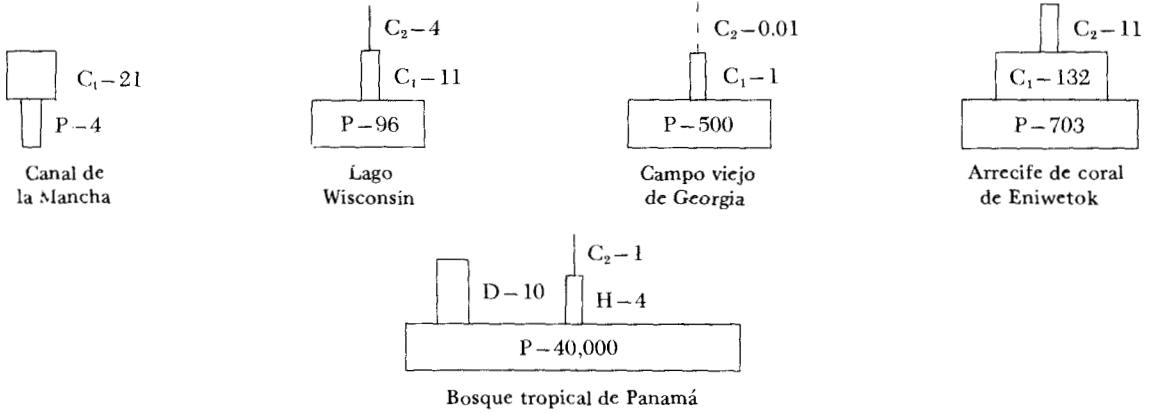
De hecho, la pirámide de los números no es muy fundamental o instructiva en cuanto elemento ilustrativo, porque no se indican los efectos relativos de los factores "geométrico", de la "cadena de alimentos" y del "tamaño". La forma de la pirámide de los números variará mucho de una comunidad a otra, según que los individuos productores sean pequeños (fitoplancton) o grandes (roble). Y de modo análogo, los números varían tan considerablemente, que resulta difícil mostrar la comunidad entera con fundamento en la misma escala numérica. Esto no quiere decir que el número de los individuos presentes carezca de interés, sino, más bien, que es probable que estos datos se puedan presentar mejor en forma de cuadro.

La pirámide de la biomasa posee un interés más fundamental, puesto que está eliminado en ella el factor "geométrico" y que las relaciones cuantitativas de la "producción permanente" se muestran bien. En términos generales, la pirámide de la biomasa da un cuadro burdo del efecto conjunto de las relaciones de la cadena de los alimentos para el grupo ecoló-

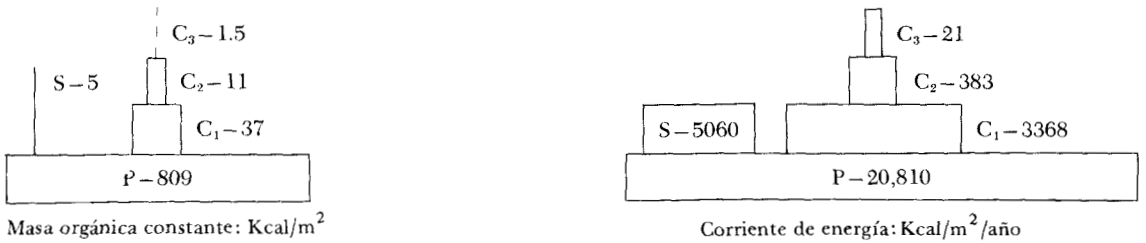
A. PIRAMIDE DE NUMEROS, Individuos (sin los microorganismos y los animales de la tierra) por 0,1 ha



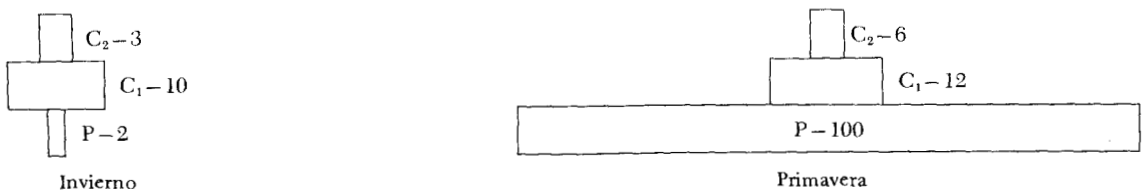
B. PIRAMIDE DE LA BIOMASA. Gramos de peso seco por metro cuadrado



C. COMPARACION DEL CONJUNTO ORGANICO CONSTANTE Y LAS PIRAMIDES DE CORRIENTE DE ENERGIA PARA SILVER SPRINGS, FLORIDA



D. CAMBIO ESTACIONAL EN LA PIRAMIDE DE LA BIOMASA EN LA COLUMNA DE AGUA (SOLAMENTE EL PLANCTON NETO) DE UN LAGO ITALIANO. Miligramos de peso seco por metro cúbico



E. "SUBPIRAMIDES" DE NUMEROS, BIOMASA Y ENERGIA RESPIRATORIA RELATIVOS A LOS ARTRÓPODOS DE LA TIERRA EN UN CAMPO VIEJO DE MICHIGAN

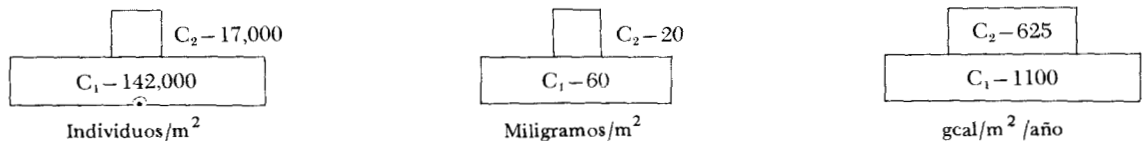


FIG. 3-15. Véase la leyenda en la página opuesta.

gico entero. Si se practica una gráfica, cabe esperar una pirámide de declive gradual, mientras el tamaño de los organismos no difiera considerablemente. En cambio, si los organismos de los niveles inferiores son en promedio mucho menores que los de los niveles superiores, la pirámide de la biomasa podrá resultar invertida. Por ejemplo, allí donde el tamaño de los productores es muy pequeño y el de los consumidores es grande, el peso total de estos últimos podrá ser mayor en cualquier momento. En tales casos, aunque pase más energía a través del nivel trófico productor que a través de los niveles consumidores (lo que ha de ser siempre así), el metabolismo y la renovación rápidos de los pequeños organismos productores realizan una producción mayor con una biomasa de producción permanente más pequeña. Se muestran ejemplos en pirámides de biomasa invertidas en la figura 3-15, B, D. En los lagos y en el mar, las plantas (fitoplancton) suelen pesar más que sus consumidores (el zooplancton) durante los periodos de elevada productividad primaria, como durante la "floración" primaveral, pero en otros momentos, en cambio, como en invierno, la situación resultará acaso invertida, como se muestra en el ejemplo tomado de un lago italiano (véase también Pennak, 1955; Fleming y Laevastu, 1956).

Si suponemos por el momento que los ejemplos de la figura 3-15 son representativos del margen de situaciones que cabe esperar, podremos efectuar las siguientes generalizaciones: 1) En ecosistemas terrestres y de aguas someras, en donde los productores son grandes y de vida relativamente larga, podrá esperarse una pirámide de ancha base y relativamente estable. Existen pruebas en el sentido de que las comunidades nuevas o de establecimiento reciente propenderán a tener menos consumidores en proporción con los productores (esto es, el vértice de la pirámide de la biomasa será pequeño), como lo ilustra la pirámide de

"campo antiguo" en comparación con la del arrecife de coral de la figura 3-15, B. En términos generales, los animales consumidores de las comunidades terrestres y de las aguas someras tienen biografías y exigencias de hábitat (albergue especializado, etc.) más complicadas que las plantas verdes; por consiguiente, es posible que las poblaciones animales necesiten más tiempo para desarrollarse al grado máximo. 2) En situaciones de agua abierta o profunda, en donde los productores son pequeños y de vida breve, la situación de la masa permanente podrá ser acaso sumamente variable en cualquier momento y la pirámide de la biomasa podrá estar invertida. Por otra parte, el tamaño general de la masa permanente será probablemente más pequeño (como lo indica gráficamente la superficie de la pirámide de la biomasa) que el de las comunidades terrestres o de agua somera, aun si la energía total fijada anualmente es la misma. Finalmente, 3) cabe esperar que los lagos y estanques, en los que son importantes tanto las plantas de raíz como las algas diminutas, tendrán un esquema intermedio de unidades de masa permanente (según se ha ilustrado con el caso del Lago de Wisconsin, fig. 3-15, B).

De los tres tipos de pirámides ecológicas, la pirámide de energía proporciona con mucho la mejor visión conjunta del carácter funcional de las comunidades, puesto que el número y el peso de organismos que pueden ser sustentados en cualquier nivel y en cualquier situación depende no de la cantidad de la energía fijada presente en cualquier momento en el nivel inmediatamente inferior, sino de la *velocidad* a la que el alimento se está produciendo. En contraste con las pirámides de los números y de la biomasa, que son representaciones de los estados existentes, esto es de los organismos presentes en cualquier momento, la pirámide de la energía es la reproducción de las velocidades de paso de la masa de alimento a través de la cadena de los alimentos. Su

FIG. 3-15. Las pirámides ecológicas de números, biomasa y energía en diversos ecosistemas, que van de tipos de aguas corrientes a grandes bosques. P = productores; C<sub>1</sub> = consumidores primarios; C<sub>2</sub> = consumidores secundarios; C<sub>3</sub> consumidores terciarios (carnívoros superiores); S = saprótrofos (bacterias y hongos). D = desintegradores (bacterias, hongos + detritívoros). Las pirámides están un poco generalizadas, pero cada una de ellas se basa en estudios específicos como sigue: A, Los datos relativos a las plantas de pradera son de Evans y Cain, 1952; los datos relativos a los animales, de Wolcott, 1937; el bosque templado se basa en los bosques de Wytham, cerca de Oxford, Inglaterra, tal como los resumieron Elton en 1966 y Varley en 1970. B, Canal inglés, Harvey, 1950; lago de Wisconsin (Lago Weber), Juday, 1942; campo viejo de Georgia, E. P. Odum, 1957; arrecife de coral, Odum y Odum, 1955; bosque de Panamá, F. B. Golley y G. Child (sin publicarse). C, Silver Springs, H. T. Odum, 1957. D, Lago italiano (Lago Maggiore), Ravera, 1969. E. Artrópodos del suelo, Engelmann, 1968.

forma no resulta afectada por variaciones en el tamaño y la velocidad metabólica de los individuos y, si se tienen en cuenta todas las fuentes de energía, habrá de estar siempre con el "lado derecho arriba", a causa de la segunda ley de la termodinámica.

La comparación de las pirámides de la biomasa y de la energía (véase figura 3-15) correspondientes a los ricos y bellos Silver Springs, Florida, visitados anualmente por miles de turistas, es particularmente interesante, ya que se expone en ella una apreciación de la totalidad de la comunidad, incluidos los desintegradores. Lechos de hierba *Sagittaria*, de agua dulce, y algas adheridas constituyen el grueso de la multitud permanente de productores en este manantial, en el que numerosos insectos acuáticos, caracoles, peces herbívoros y tortugas forman parte de los consumidores primarios. Otros peces e invertebrados forman la "masa" menor de consumidores secundarios, al paso que la lobina y los peces ganoideos son los principales "carnívoros superiores". Los parásitos animales se han incluido en este último nivel. Puesto que los desintegradores o sapróvoros se ocupan ante todo de la descomposición de la gran masa de las plantas pero desintegran también todos los demás niveles, resulta lógico mostrar este componente como una gran barra que descansa en el nivel trófico primario, pero se extiende asimismo hasta el vértice de la pirámide. En realidad, la biomasa de bacterias y hongos es muy pequeña en relación con su importancia en la corriente de energía de la comunidad. Así, pues, la pirámide de los números sobrevalora grandemente los microscópicos sapróvoros, en

tanto que la pirámide de la biomasa los subvalora considerablemente. Ni los números ni los pesos poseen en sí mismos gran importancia en la averiguación del papel de los desintegradores en la dinámica de la comunidad; únicamente las mediciones de la utilización real de energía, como se muestra en la pirámide de ésta, pondrán a los microconsumidores en la relación verdadera con los componentes macroscópicos.

El concepto de corriente de energía proporciona no sólo un medio para comparar ecosistemas uno con otro, sino también un medio de calcular la importancia relativa de las poblaciones. El cuadro 3-14 incluye cálculos de densidad, biomasa y velocidad de corrientes de energía de seis poblaciones que difieren ampliamente en cuanto a tamaño de los individuos y en hábitat. En esta serie, los números varían en 17 órdenes de magnitud ( $10^{17}$ ), y la biomasa varía aproximadamente unos cinco ( $10^5$ ), en tanto que la corriente de energía sólo varía en unas cinco veces. La similitud de la corriente de energía indica que las seis poblaciones funcionan en aproximadamente el mismo nivel (de los consumidores primarios), pese a que ni los números ni la biomasa lo indiquen. Podemos enunciar una especie de "regla económica" más o menos así: *Los números sobreestiman la importancia de los organismos pequeños, y la biomasa sobreestima la importancia de los organismos grandes;* por consiguiente, no podemos servirnos ni de aquéllos ni de ésta como criterio seguro para comparar el papel funcional de poblaciones que difieren ampliamente en las relaciones de tamaño y metabolismo, aunque, de los dos la

Cuadro 3-14

DENSIDAD, BIOMASA Y CORRIENTE DE ENERGÍA DE CINCO POBLACIONES DE CONSUMIDORES QUE DIFIEREN EN EL TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS QUE FORMAN LA POBLACIÓN \*

	Densidad aproximada ( $m^2$ )	Biomasa ( $g/m^2$ )	Corriente de energía ( $Kcal/m^2/día$ )
Bacterias de la tierra	$10^{12}$	0.001	1.0
Copépodos marinos ( <i>Acartia</i> )	$10^5$	2.0	2.5
Caracoles entre mareas ( <i>Littorina</i> )	200	10.0	1.0
Saltones de pantano marino ( <i>Orchelimum</i> )	10	1.0	0.4
Ratones de prado ( <i>Microtus</i> )	$10^{-2}$	0.6	0.7
Venado ( <i>Odocoileus</i> )	$10^{-5}$	1.1	0.5

\* Según E. P. Odum, 1968.

biomasa suele ser más segura que los números. *En cambio, la corriente de energía (esto es, P + R) proporciona un índice más apropiado para comparar cualquiera y todos los componentes de un ecosistema.*

Los datos del cuadro 3-15 proporcionan una ilustración de la forma en que las actividades de los desintegradores y otros organismos pequeños pueden guardar acaso una relación muy pequeña con los números totales o la biomasa presente en cada momento. Obsérvese que un aumento en 15 veces de la energía disipada, resultante de la adición de materia orgánica, se vio acompañado de un aumento de menos del doble en los números de las bacterias y los hongos. En otros términos, estos pequeños organismos meramente "se renuevan" más aprisa cuando se hacen más activos, y no aumentan su masa permanente de modo proporcional, como lo hacen los organismos grandes. Los protozoos, que son un poco mayores que las bacterias, presentaron un aumento algo mayor en sus números.

En la figura 3-16, los datos de una cadena de alimentos hipotética de alfalfa-ternero-muchacho están dispuestos en la forma de las tres pirámides. En la de la energía, la respiración no está incluida, sino que lo está solamente la producción de nueva biomasa. Siendo así que las vacas no se alimentan por completo de alfalfa, ni los muchachos por completo de carne, estos diagramas son *modelos realistas*

Cuadro 3-15  
COMPARACIÓN ENTRE EL METABOLISMO TOTAL Y LA DENSIDAD DE POBLACIÓN DE MICROORGANISMOS DEL SUELO EN CONDICIONES DE POCA Y MUCHA MATERIA ORGÁNICA \*

	Sin adición de abono al suelo	Con adición de abono al suelo
Energía disipada	1	15
Kilocalorías × 10 <sup>6</sup> /acre/año		
Densidad media de población:		
Número por gramo de tierra		
Bacterias, × 10 <sup>8</sup>	1.6	2.9
Micelo de hongos, × 16 <sup>6</sup>	0.85	1.01
Protozoos, × 10 <sup>3</sup>	17	72

\* Datos de Russell y Russell, 1950.

de la clase de ecosistema en los que el hombre no es solamente un observador interesado (como en Silver Springs), sino que es un elemento vital del mismo. Así, por ejemplo, la mayoría de los animales alimenticios domésticos del hombre son herbívoros, y el individuo podría satisfacer sus necesidades nutritivas con una dieta de carne (sobre todo si consumiera diversas partes del animal, y no solamente el tejido muscular). Podría vivir sanamente asimismo como vegetariano y ocupar el lugar del becerro, en cuyo caso podría mantenerse a más gente con la misma fijación primaria básica de

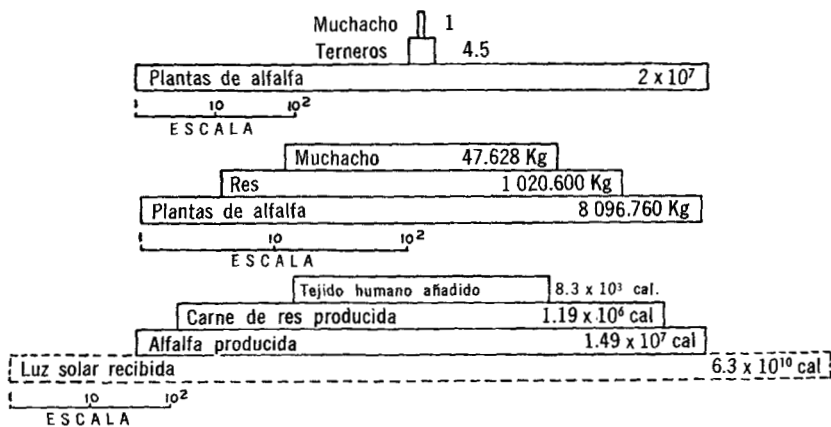


FIG. 3-16. Los tres tipos de pirámides ecológicas, ilustrados en relación con una cadena hipotética de alimentos alfalfa-terneros-muchacho, calculada sobre la base de 10 acres y un año y transportada al papel según una escala logarítmica. Compilada de datos reunidos como sigue: Luz solar: Haurwitz y Austin (1944), "Climatology" Alfalfa: "USDA Statistics, 1951"; "USDA Yearbook 1948"; Morrison (1947); "Feeds and Feeding". Carne de res: Brody (1945), "Biogenetics and Growth" Muchacho en desarrollo: Fulton (1950), "Physiology"; Dearborn y Rothney (1941), "Predicting the Child's Development."



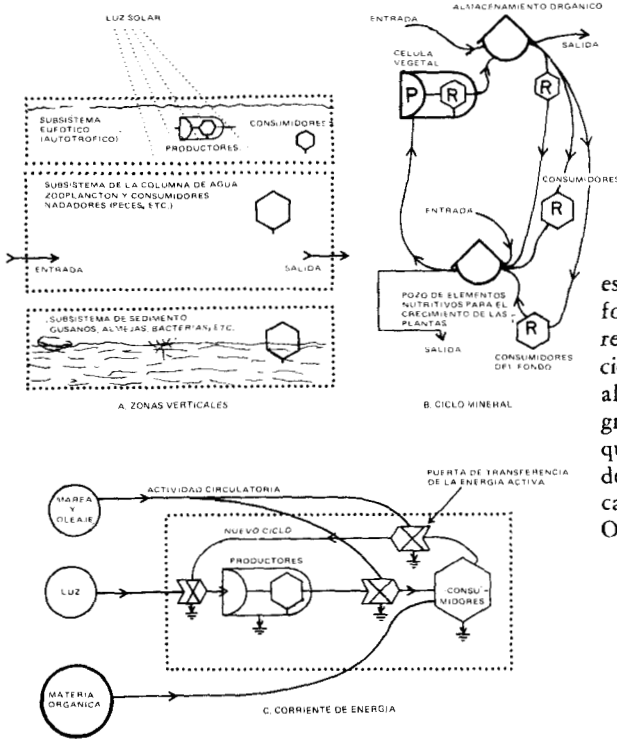


FIG. 3-17. Tres aspectos de un ecosistema de estuario. A, zonación vertical con producción (P) fotosintética, arriba, y la mayor parte del consumo respiratorio (R), abajo. B, ciclo mineral con circulación de elementos nutritivos vegetales hacia arriba, y alimento de materia orgánica hacia abajo. C, diagrama del circuito de la corriente de energía, en el que se aprecian tres fuentes principales de entrada de energía potencial en el sistema. Véase la explicación de los símbolos en el texto. (Según H. T. Odum, Copeland y McMahon, 1969.)

energía. En realidad, por supuesto, el hombre suele ocupar una posición intermedia variable entre el herbívoro y el carnívoro. El diagrama de la fig. 3-16 indica asimismo la situación general que cabe esperar en aquellas comunidades terrestres en que los productores y los consumidores son los dos de tamaño individual relativamente grande.

Cual expedientes gráficos, las pirámides ecológicas pueden utilizarse también para ilustrar las relaciones cuantitativas en partes específicas de ecosistemas en los que podrá tenerse acaso especial interés, como por ejemplo, en los grupos rapaz-presa o huésped-parásito. Como ya se indicó, la "pirámide de los números de los parásitos" estará por lo regular invertida con respecto a las pirámides. Desafortunadamente, apenas se ha practicado medición alguna en poblaciones enteras de parásitos e hiperparásitos (parásitos que viven sobre otros parásitos). Sin embargo, una cosa parece cierta, y es que no puede tomarse al pie de la letra la famosa rima infantil de Jonathan Swift o el caprichoso diagrama \* de Hegner:

Las grandes pulgas tienen pulgas pequeñas en sus espaldas para picarlas, y las pulgas pequeñas tienen pulgas más pequeñas, y así hasta el infinito



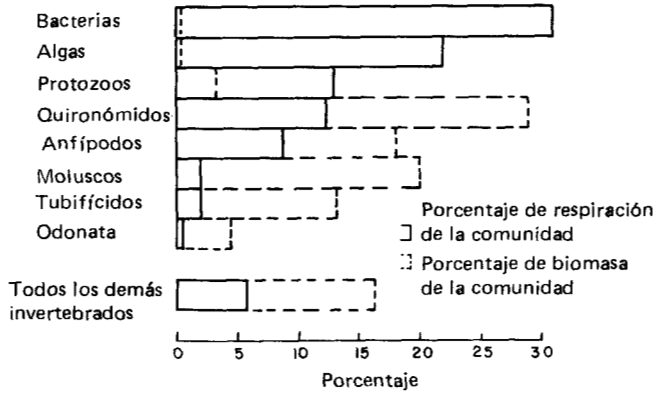
En efecto, el número de niveles o pasos en la cadena o la pirámide de los parásitos no se prolonga hasta el infinito, sino que tiene un límite perfectamente definido, tanto por las relaciones de tamaño como por nuestro amigo, la segunda ley de la termodinámica.

7. RESUMEN:  
LA ENERGIA DEL ECOSISTEMA

La figura 3-17 puede servir de rápido resumen visual de los principales principios del ecosistema que se han examinado con cierto detalle en los capítulos 2 y 3. Los diagramas relacionan la zonación vertical (A), el ciclo de materiales (B) y la corriente en un solo sentido de la energía (C), en un estuario, el que, según señalamos ya, es un tipo de ecosistema intermedio entre los grandes extremos de la naturaleza, esto es, el alta mar y el bosque. Los diagramas introducen una termino-

\* Reproducido de "Big Fleas Have Little Fleas, or Who's Who among the Protozoa", de Robert Hegner, Williams & Wilkins Co., 1938.

FIG. 3-18. Distribución de la respiración y la biomasa (peso seco) de la comunidad entre diversos miembros de la comunidad béntica en un pequeño lago del Canadá occidental. Se calculó que la respiración total de la comunidad "in situ" era, a 15°C, de 16 ml de O<sub>2</sub> por m<sup>2</sup> y hora, y que la biomasa béntica total era de 4.2 g por m<sup>2</sup>. (Dibujado según datos de Efford, 1969.)



logía de circuito de energía concebida por H. T. Odum (véase la fig. 7 del cap. 10), en la que unos símbolos especiales indican estructuras biológicas y funciones específicas. Los módulos en forma de bala representan los productores con su doble metabolismo, esto es, P (producción) y R (respiración). Los exágonos son poblaciones de consumidores que poseen almacenamiento, autoconservación y autorreproducción. Las arcas de almacenamiento representan charcos nutricios en los que entran y de los que salen nitrógeno, fósforo y otras substancias vitales. En los diagramas B y C, las líneas representan "los alambres invisibles de la naturaleza" que unen a los componentes en una red funcional. En el diagrama C, el símbolo de "tierra" o la "flecha hacia el sumidero de calor" indica dónde la energía se dispersa y ya no sigue disponible para la cadena de los alimentos. Los círculos muestran tres tipos de fuentes de energía que funcionan como suministros del ecosistema. Los símbolos de "puerta de trabajo" indican dónde una corriente de energía activa ayuda a otra, a lo largo de un trayecto, a pasar por sobre de barreras de energía. Obsérvese que algunas de las líneas de energía potencial revierten de fuentes de energía "abajo de la corriente" a entradas "arriba de la corriente", donde realizan diversas funciones, entre otras, de control (la de los saprófitos que controlan la fotosíntesis, por ejemplo, controlando la velocidad de la regeneración mineral). El diagrama muestra de qué modo el subsidio de energía de las mareas contribuye: 1) al nuevo ciclo de los elementos nutritivos, del consumidor al productor, y 2) a acelerar el movimiento del alimento vegetal al consumidor. La reducción de la corriente de la marea protegiendo el estuario con un dique (véase la fig. 6 del cap. 13) reducirá acaso la productividad exactamente

con la misma seguridad que lo haría la supresión de una porción de la luz. La carga resultante de la contaminación y la recolección podría mostrarse en el diagrama añadiendo círculos que incluyeran un signo negativo enlazado con un sumidero apropiado de calor, para mostrar dónde la energía es desviada con respecto al ecosistema. Como ya se indicó, tanto los subsidios (+) como las cargas (-) pueden cuantificarse en términos de calorías, añadidas o desviadas, por unidad de tiempo y espacio. La aplicación de modelos de circuito de energía al modelado matemático se explicará en detalle en el capítulo 10.

La importancia de tomar en cuenta las relaciones de tamaño y metabolismo cuando se trata de evaluar los componentes biológicos de un ecosistema se pone de manifiesto en la figura 3-18. Sin excepción, todo ecosistema autónomo apreciable contendrá un conjunto de organismos que irán, en tamaño, desde microbios minúsculos hasta plantas o animales grandes, o ambas cosas a la vez. Tal como se muestra en el diagrama, que se basa en datos tomados de una comunidad de estanque, los organismos pequeños, esto es, las bacterias, las algas y los protozoos producen la mitad de la respiración de la comunidad, mientras que los invertebrados mayores forman la mayor parte de la biomasa. Según lo hemos recalado reiteradamente, *toda apreciación holística o total de los ecosistemas ha de estar basada en mediciones coordinadas de la estructura de los componentes estables y de las velocidades de actividad*, haciéndose las mediciones de estas últimas cada vez más necesarias a medida que decrece el tamaño de los organismos. Algunos de los problemas y de las perspectivas de una tecnología mejorada en el tratamiento del componente "microbiano" del ecosistema se revisan en el capítulo 19.

# Principios y conceptos relativos a los ciclos biogeoquímicos

## 1. ESQUEMAS Y TIPOS BASICOS DE CICLOS BIOGEOQUIMICOS

### Enunciado

Los elementos químicos, incluidos todos los elementos esenciales del protoplasma, propenden a circular en la biosfera por vías características, del ambiente a los organismos y de éstos otra vez a aquél. Estas vías más o menos circulares se conocen como *ciclos biogeoquímicos*. El movimiento de los elementos y compuestos inorgánicos indispensables para la vida puede designarse apropiadamente como *ciclo nutritivo*. Para cada ciclo es conveniente designar asimismo dos compartimientos o pozos, esto es: 1) el *pozo-depósito*, que es el componente grande, de movimiento lento y por regla general no biológico, y 2) el *pozo de intercambio o de ciclo*, porción más pequeña, pero más activa, que se desplaza (esto es, se mueve hacia adelante y hacia atrás) rápidamente entre los organismos y su medio inmediato. Desde el punto de vista de la biosfera conjunta, los ciclos biogeoquímicos se dividen en dos grupos básicos: 1) los *tipos gaseosos*, en los que el depósito está en la atmósfera o la hidrosfera (el mar), y 2) los *tipos sedimentarios*, en los que el depósito está en la corteza de la tierra.

### Explicación

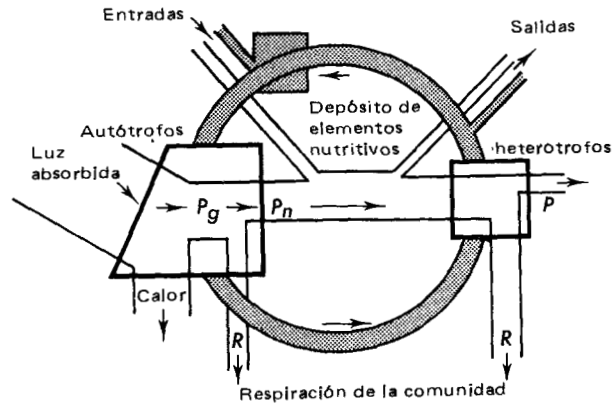
Según se recalcó en la sección 2 del capítulo 2, resulta útil en ecología, estudiar no sólo organismos y sus relaciones ambientales, sino también el medio básico inerte en relación con aquéllos. De los 90 y tantos elementos conocidos que se dan en la naturaleza, sabemos que de 30 a 40 son necesarios para los organismos vivos. Algunos de los elementos, como carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno se necesitan en grandes cantidades; otros en cambio, sólo se necesitan en cantidades pequeñas o inclusive diminutas. Cualquiera que sea la

necesidad, tanto los elementos indispensables como los que no son esenciales exhiben ciclos biogeoquímicos perfectamente definidos.

"Bio" alude a organismos vivos, y "geo" alude a las rocas, el aire y el agua de la tierra. La geoquímica es una ciencia física importante que se ocupa de la composición química de la tierra y del intercambio de elementos entre las diversas partes de la corteza terrestre y los mares, ríos y otras masas de agua (véase el resumen de Vallentyne, 1960). Así, pues, la biogeoquímica, término que hicieron célebre las primeras monografías de G. E. Hutchinson (1944, 1950), se convierte en el estudio del intercambio o la corriente (esto es, del movimiento de un lado para otro) de los materiales entre los componentes vivos e inertes de la biosfera.

En la figura 4-1, se sobrepone un ciclo biogeoquímico a un diagrama simplificado de corriente de energía para mostrar de qué modo la corriente de sentido único de ésta impulsa el ciclo de la materia. En la naturaleza, los elementos nunca o casi nunca están distribuidos de modo homogéneo ni se encuentran presentes en la misma forma química en todo el ecosistema. En la figura 4-1, el pozo de depósito, esto es, la porción que se encuentra química o físicamente lejos de los organismos, está indicado por la casilla marcada como "pozo alimenticio", en tanto que la porción del ciclo está designada por el círculo punteado que va de los autótrofos a los heterótrofos y regreso. En algunas ocasiones, a la porción de depósito se la llama el pozo "inasequible", y al pozo de ciclo activo se lo designa como el pozo "disponible" o "intercambiable"; semejante designación está permitida, a condición que se entienda claramente que los términos son relativos. En efecto, un átomo del depósito no es necesariamente inasequible de modo permanente para los organismos, porque existen corrientes lentas entre los componentes disponibles e inasequibles.

FIG. 4-1. Ciclo biogeoquímico (círculo sombreado) sobrepuesto a un diagrama simplificado de energía, en el que se aprecia el movimiento circular de los materiales en contraste con la corriente, de sentido único, de la energía.  $P_g$  = producción bruta;  $P_n$  = producción primaria neta, que puede ser consumida al interior del sistema por heterótrofos o exportada fuera del mismo;  $P$  = producción secundaria;  $R$  = respiración. (Según E. P. Odum, 1963.)



Algunos ciclos, como los que comprenden carbono, nitrógeno u oxígeno, se adaptan por sí mismos más bien rápidamente a las perturbaciones, a causa del gran depósito atmosférico. Los aumentos locales en la producción de  $CO_2$ , debidos a oxidación o combustión, por ejemplo, suelen disiparse rápidamente gracias al movimiento del aire, y la producción aumentada no tarda en verse compensada por una absorción aumentada de las plantas y la formación de carbonato en el mar. Así, pues, los ciclos de tipo gaseoso pueden considerarse como relativamente "perfectos", en el sentido de que se da en ellos un control natural de retroalimentación negativa (véase el examen de la retroalimentación en la pág. 35). Sin embargo, el hombre va encontrando, según ya se indicó, que los trastornos locales pueden ser perjudiciales y que existen límites concretos a la capacidad de ajuste automático de la atmósfera conjunta. Los ciclos sedimentarios, que comprenden elementos como fósforo o hierro, suelen ser mucho menos perfectos y más fácilmente vulnerables por parte de perturbaciones locales, porque la gran masa del material se encuentra en un depósito relativamente inactivo e inmóvil en la corteza de la tierra. Por consiguiente, alguna porción del material intercambiable suele "perdersse" durante largos periodos de tiempo, cuando el movimiento "cuesta abajo" es más rápido que el retorno "cuesta arriba". Según veremos, los mecanismos de retorno o de "nuevo ciclo" son principalmente bióticos en muchos casos.

Hutchinson (1948a) señala que el hombre es único en el sentido de que no sólo necesita los 40 elementos esenciales, sino que, en su cultura compleja, utiliza asimismo la totalidad de los demás, y los sintéticos, más recientes, también. Por otra parte, ha acelerado a tal punto el movimiento de muchos materiales,

que los ciclos tienden a hacerse imperfectos, o que el proceso se hace "acíclico", con el resultado de que el hombre padece de la situación paradójica del demasiado poco aquí y demasiado allí. Por ejemplo, extraemos y tratamos la roca fosfatada con una negligencia tal, que se produce una grave contaminación cerca de las minas y de los molinos de fosfato. Luego, con una miopía igualmente aguda, aumentamos el suministro de fertilizantes fosfatados a los sistemas agrícolas, sin controlar en lo más mínimo el aumento inevitable del derrame, que afecta gravemente nuestras vías acuáticas y reduce, mediante eutroficación, la calidad del agua (véase la definición del término "eutroficación" en la pág. 15). El concepto del hombre cual "el poderoso agente geológico" se introdujo en el capítulo 2 (véase pág. 37).

El objeto de la conservación de los recursos naturales es, en su sentido más amplio, el de hacer los procesos acíclicos más cíclicos. El concepto de "renovación del ciclo" ha de convertirse en un objetivo importante para la sociedad. Renovar el ciclo del agua constituye un buen punto de partida para ello, porque si podemos conservar y reparar el ciclo hidrológico, tendremos mayores probabilidades de controlar los elementos nutritivos que son arrastrados por aquélla. Diremos más acerca de esto en los capítulos 16 y 21.

### Ejemplos

Tres ejemplos bastarán para ilustrar el principio del movimiento cíclico. El ciclo del nitrógeno (fig. 4-2) es un ejemplo de un ciclo de tipo gaseoso muy complejo, en tanto que el ciclo del fósforo lo es de un ciclo de tipo sedimentario más sencillo, posiblemente menos perfecto. Según se destacará en el capí-

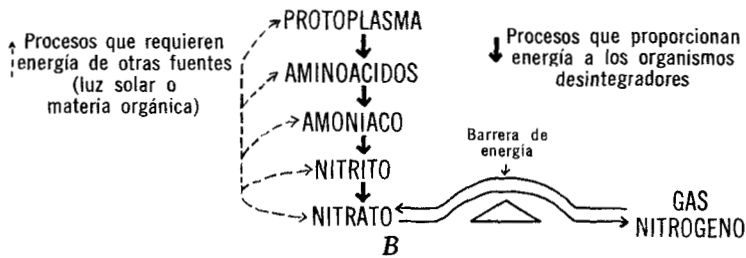
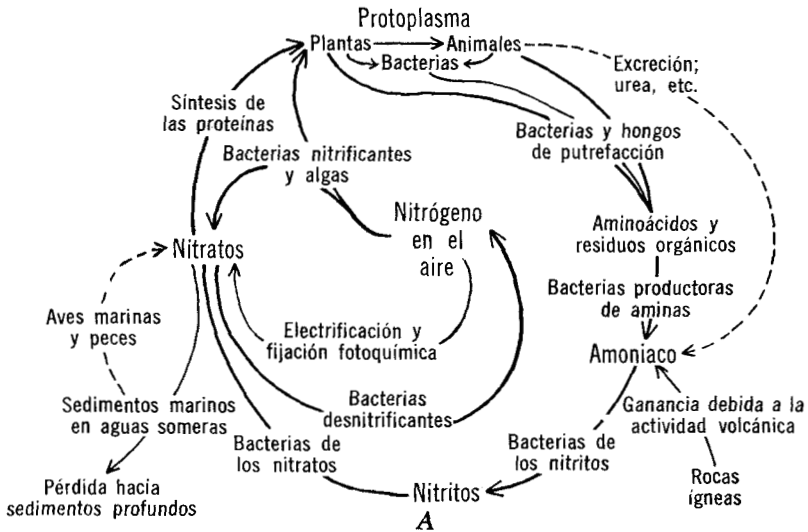


FIG. 4-2. Dos maneras de representar el ciclo biogeoquímico del nitrógeno, ejemplo de un ciclo autorregulador relativamente perfecto, con un gran depósito gaseoso. En A, la circulación del nitrógeno entre los organismos y el medio se representa juntamente con los microorganismos que tienen a su cargo los procesos principales. En B, por otra parte, los mismos procesos básicos están dispuestos en una serie ascendente-descendente, con las formas de alta energía arriba, para distinguir los procesos que requieren energía de aquellos que la liberan.

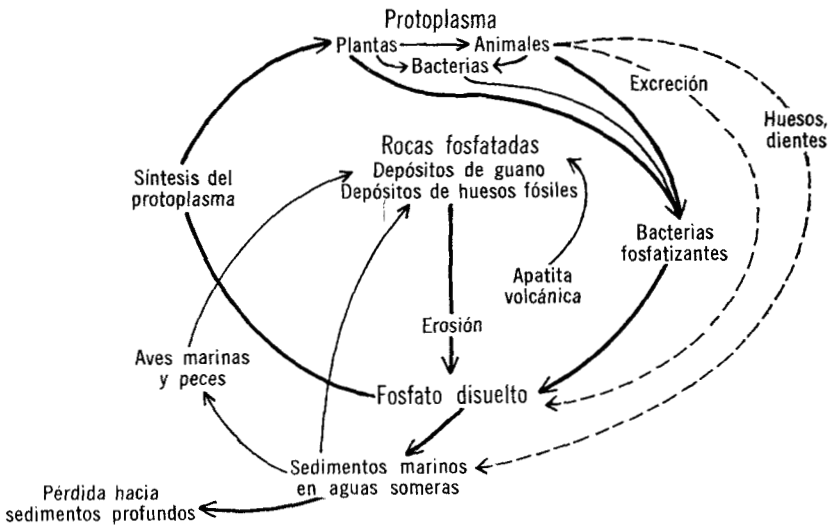


FIG. 4-3. El ciclo del fósforo. Comparado con el nitrógeno, el fósforo es un elemento raro. Su proporción con respecto a aquél es de aproximadamente uno a 23 en las aguas naturales (Hutchinson, 1944a). La erosión química se ha calculado para Estados Unidos de Norteamérica en unas 34 toneladas métricas por kilómetro cuadrado y por año. Un cultivo de 50 años de tierras vírgenes en el Middle West redujo el contenido de  $P_2O_5$  en un 36 por 100 (Clarke, 1924). Como se muestra en el diagrama, los hechos indican que la restitución de fósforo a la tierra no ha mantenido el paso con la pérdida hacia el mar.

tulo 5, estos dos elementos son a menudo factores muy importantes, que limitan o controlan la abundancia de ciertos organismos y, por consiguiente, han sido objeto de mucha atención y mucho estudio. El ciclo del azufre (fig. 4-5) es muy apropiado para ilustrar el enlace entre el aire, el agua y la corteza terrestre. Tanto el ciclo del nitrógeno como el del azufre ilustran el papel capital que desempeñan los microorganismos, y también las complicaciones que produce la contaminación industrial del aire.

Como puede verse en la figura 4-2, A. el nitrógeno en el protoplasma es descompuesto de orgánico en inorgánico mediante una serie de bacterias desintegradoras, especializadas cada una en una parte particular de la tarea. Una parte de este nitrógeno termina en nitrato, que es la forma de uso más fácil por parte de las plantas verdes (aunque otros organismos pueden utilizar el nitrógeno en otras formas, tal como se ilustra), completando así el ciclo. El aire, que contiene 80 por 100 de nitrógeno, es a la vez el mayor depósito y la mayor válvula de seguridad del sistema. Penetra continuamente nitrógeno en el aire por la acción de las bacterias desnitrificantes, y regresa continuamente nitrógeno al ciclo por la acción de

las bacterias fijadoras de este elemento, o las algas verdeazul, y por la acción del relámpago (esto es, de la electrificación). En la figura 4-2, B, se muestran los componentes del ciclo del nitrógeno en términos de la energía necesaria para el funcionamiento del mismo. Los procesos que bajan de las proteínas a los nitratos proporcionan energía a organismos que realizan la descomposición, en tanto que los procesos de regreso requieren energía de otras fuentes, tales como materia orgánica o luz solar.

Por ejemplo, las bacterias quimiosintéticas (véase página 26) *Nitrosomonas* (que convierte el amoniaco en nitrito) y *Nitrobacter* (que convierte el nitrito en nitrato) obtienen energía de la desintegración, en tanto que las bacterias desnitrificantes y fijadoras de nitrógeno necesitan energía de otras fuentes para realizar sus transformaciones respectivas. Los hidratos de carbono necesarios para la fijación del nitrógeno se calcularon en el modelo del ecosistema de la soja (cuadro 3-6, pág. 52). El vestigio del elemento molibdeno es asimismo necesario como parte del sistema enzimático fijador de N y podrá constituir en muchos casos un factor limitativo, según veremos en el capítulo siguiente.



FIG. 4-4. Nódulos radiculares en una leguminosa, albergue de las bacterias nitrificantes del tipo simbiótico o mutualístico (véase también fig. 4-2). La leguminosa del grabado es el lupino azul, variedad cultivada, de empleo en la parte sudoriental de EE. UU. (U. S. Soil Conservation Service Photo.)

Hasta aproximadamente 1950, se creía que la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico estaba limitada a estas clases, pocas en número, pero abundantes de microorganismos, a saber:

Bacterias libres —*Azotobacter* (aeróbica) y *Clostridium* (anaeróbica);

Bacterias simbióticas de los nódulos en leguminosas —*Rhizobium* (véase fig. 4-4);

Algas verdeazules —*Anabaena*, *Nostoc* y otros miembros del orden Nostocales (véase el resumen de Fogg y Stewart, 1966)

Pero se descubrió luego que la bacteria púrpura *Rhodospirillum* y otros representantes de las bacterias fotosintéticas eran fijadoras de nitrógeno (véase Kamen y Gest, 1949; Kamen, 1953), y que una diversidad de bacterias del suelo del tipo de las pseudomonas poseen también esta facultad (véase Anderson, 1955). El empleo del trazador isotópico  $^{15}\text{N}$  y el método de reducción del acetileno (la enzima nitrogenasa, fijadora del nitrógeno, reduce el acetileno a etileno, proporcionando un indicador sensible de la fijación del nitrógeno; véase Stewart y col., 1967) se han convertido en un procedimiento "revolucionario de medición" que está revelando que la capacidad de fijar nitrógeno está muy extendida entre los microorganismos fotosintéticos, quimiosintéticos y heterotróficos. Existen inclusive pruebas de que algunas algas y bacterias que viven en hojas y epifitas en bosques tropicales húmedos fijan cantidades apreciables de nitrógeno atmosférico, una parte del cual la utilizarán acaso los propios árboles. En cambio, no se ha podido demostrar que planta superior alguna fije nitrógeno sin algún auxilio. Las leguminosas y algunos géneros contados de otras familias de plantas vasculares (*Alnus*, *Casuarina*, *Coriaria*, *Ceanothus*, *Myrica*, *Araucaria*, *Ginkgo*, *Elaeagnus*, por ejemplo) sólo lo hacen con ayuda de bacterias simbióticas. Y en forma análoga, algunos líquenes son capaces de fijar nitrógeno a causa de las algas verdeazules simbióticas. En resumen, tal parece que la fijación biológica de nitrógeno por microorganismos libres y simbióticos tiene lugar en los estratos tanto autotróficos como heterotróficos de los ecosistemas y en las zonas tanto anaeróbicas como aeróbicas de los sedimentos acuáticos y del suelo.

En 1944, Hutchinson calculó que la cantidad de nitrógeno fijada del aire se sitúa entre 140 y 700 mg por  $\text{m}^2$  y por año (aproxima-

damente de uno a cinco Kg por hectárea) para la biosfera conjunta. La mayor parte de esta fijación se supone que es biológica, siendo únicamente una pequeña proporción (no más de 35 mg por  $\text{m}^2$  y por año en las regiones templadas) producto de electrificación y de fijación fotoquímica. Cálculos recientes (véase Delwiche, 1965, 1970) indican que la fijación biológica de N es de al menos 1 g por  $\text{m}^2$  y por año en la superficie terrestre de la tierra, o sea unos 10 Kg por Ha. En áreas fértiles, la fijación biológica será acaso mucho mayor que estos promedios, pudiendo llegar, según Fogg (1955), hasta 20 g por  $\text{m}^2$  y año (aproximadamente 200 Kg por Ha). Los cálculos de los tipos anuales de fijación de los grandes lagos y los mares no están disponibles todavía. Dugdale (1966) ha indicado que la fijación de N en las zonas fóticas de pequeños lagos va de 1 a 50  $\mu\text{g}$  por litro y día; las cifras más altas provienen de lagos un poco contaminados con grandes poblaciones de algas verdeazules. Si bien la proporción de fijación de N por metro cuadrado es indudablemente menor en el mar que en la tierra (a causa de la productividad general más baja en aquél), la cantidad total de nitrógeno fijada en los mares ha de ser grande y muy importante, con todo, en el ciclo global. En toda la biosfera, la precipitación pluvial es importante para un proceso rápido de nuevo ciclo del nitrógeno disponible. En la mayoría de las regiones, hay bastante nitrógeno (y otros elementos nutritivos) en el agua de lluvia como para sostener a plantas epifíticas que no tienen otra fuente de elementos nutritivos minerales, aunque la mayoría de las epifitas los obtienen disueltos en las gotas que les caen de las hojas situadas arriba de ellas. Se ha encontrado que el suministro de nitrógeno a los ecosistemas por la lluvia anual era de hasta 0.75 g por  $\text{m}^2$  en la mayoría de las regiones templadas, y de hasta 3.0 g por  $\text{m}^2$  en los trópicos húmedos (véase Goldschmidt, 1954). Una gran parte del mismo es amoníaco o algún otro componente volátil de los liberados por las comunidades biológicas, siendo de fijación no biológica en la atmósfera una fracción desconocida.

Por supuesto, la importancia de las bacterias nitrificantes asociadas a leguminosas (figura 4-5) es bien conocida, y en la agricultura moderna la fertilidad de un campo se mantiene tanto por la rotación de cultivos que comprenden leguminosas como por la aplicación de fertilizantes nitrogenados. La secreción de la

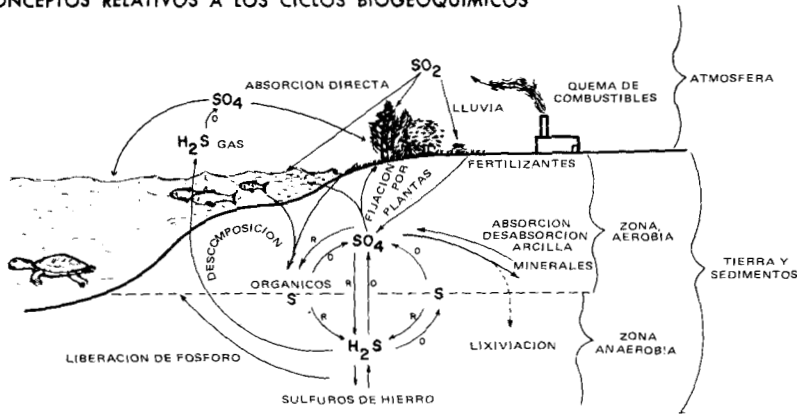


FIG. 4-5. El ciclo del azufre enlaza aire, agua y tierra. El diagrama central en "forma de rueda" muestra la oxidación (O) y la reducción (R) que producen cambios básicos entre la reserva de sulfato ( $SO_4$ ) disponible y el depósito de sulfuro de hierro en la profundidad de suelos y sedimentos. Unos organismos especializados son los que en gran parte provocan las siguientes transformaciones:  $H_2S \rightarrow S \rightarrow SO_4$ , bacterias del azufre, incoloras, verdes y púrpuras;  $SO_4 \rightarrow H_2S$  (reducción anaerobia del sulfato), bacterias desulfobactérias;  $H_2S \rightarrow SO_4$  (oxidadores aerobios del sulfuro), bacterias tiobacilos; S orgánico  $\rightarrow SO_4$  y  $H_2S$ , microorganismos heterotróficos aerobios y anaerobios respectivamente. El metabolismo de estas diversas bacterias del azufre se describe en el capítulo 2. Por supuesto, la producción primaria explica la incorporación del sulfato en materia orgánica, en tanto que la excreción animal es una fuente de recirculación del sulfato (véase fig. 4-11). Los óxidos de azufre ( $SO_2$ ) expulsados hacia la atmósfera en la quema de combustibles fósiles, especialmente carbón, se están convirtiendo cada vez más en componentes molestos de la contaminación industrial.

raíz de la leguminosa estimula el desarrollo de las bacterias de los nódulos, y las secreciones bacterianas provocan la deformación del pelo de la raíz, lo que constituye el primer paso en la formación de los nódulos (Nutman, 1956). Se han desarrollado algunas cepas de bacterias que sólo crecen en determinadas especies de leguminosas. El servirse de la fijación biológica del N presenta ventajas con respecto a la fuerte fertilización con nitratos por lo que se refiere a la conservación de la estructura del suelo y a evitar la contaminación por derrame. Desafortunadamente, el proceso cíclico "natural" requiere barbechar y rotación de cultivos, lo que no produce el rendimiento rápido del cultivo continuo de los granos. Sin embargo, según se vio ya en el capítulo anterior, existen pruebas fehacientes de que la tierra necesita "descansar" a intervalos, si su calidad y la productividad a largo término han de conservarse. En Oriente se ha observado que las algas verdeazules que crecen naturalmente en los arrozales son muy importantes en la conservación de la fertilidad en condiciones de cultivo intenso. El sembrar los campos de arroz con algas complementarias se traduce a menudo en rendimiento aumentados (Tamiya, 1957). Un punto importante que ay que destacar, en resumen, es que el prin-

cipal mecanismo para hacer pasar el nitrógeno del depósito del aire al ciclo de la productividad es la fijación biológica del mismo por las bacterias y las algas. Si el hombre se dispone a compartir el alimento con estos "microbios amigos" y no envenena sus tierras y aguas circundantes, ellos seguirán llevando a cabo esta labor vital sin costo alguno.

Los mecanismos autorreguladores de retroalimentación que se muestran en forma muy simplificada por medio de flechas en el diagrama (fig. 4-2) hacen que el ciclo del nitrógeno sea un ciclo relativamente perfecto, siempre que se consideren áreas extensas o la biosfera en su conjunto. Una parte del nitrógeno de regiones muy pobladas, de agua dulce y de aguas someras se pierde en los sedimentos profundos del océano y desaparece así de la circulación, cuando menos por algún tiempo (acaso por unos pocos millones de años). Esta pérdida es compensada por el nitrógeno que se introduce en la atmósfera en forma de gases volcánicos. Así, pues, la actividad volcánica no ha de lamentarse por completo, pues presenta también, a fin de cuentas, cierta utilidad. Si otra cosa no, la ecología nos enseña a no formular juicios superficiales acerca de si un organismo es "útil" o "dañino". Hay que considerar la "totalidad" del problema.



en efecto, antes de llegar a una decisión. El cubrir los volcanes del mundo, aun si fuera técnicamente posible, mataría acaso más gente de hambre de la que salvaría del daño de las erupciones. Veremos muchos ejemplos más de esto en los capítulos subsiguientes.

En comparación con el del nitrógeno, el ciclo del fósforo parece ser algo más sencillo. Como puede verse en la figura 4-3, el fósforo, elemento constitutivo importante y necesario del protoplasma, propende a "circular", a través de la descomposición de compuestos orgánicos hasta acabar en fosfatos, que quedan nuevamente a disposición de las plantas. El gran depósito de fósforo no es el aire, en este caso, sino que son las rocas u otros depósitos que se han formado durante edades geológicas pasadas. Estos van siendo erosionados gradualmente y liberan fosfatos hacia los ecosistemas, pero una gran parte de fosfato va al mar, en donde una parte se deposita en las aguas someras, en tanto que otra parte se pierde en los sedimentos profundos. Es posible que la manera de devolver fósforo al ciclo sea actualmente inadecuada para compensar la pérdida. En algunas partes de la tierra no se produce actualmente elevación extensa alguna de sedimentos, y la acción de las aves marinas y de los peces (que son llevados a tierra por animales y por el hombre) no es adecuada. Las aves marinas han desempeñado manifiestamente un papel importante en la restitución de fósforo al ciclo (como lo atestiguan los fabulosos depósitos en la costa de Perú). Esta transferencia de fósforo y otros materiales del mar a la tierra por las aves marinas se prosigue, pero por lo visto no al paso al que solía ser el caso en algunas edades pasadas. Desafortunadamente, el hombre parece acelerar la velocidad de la pérdida de fósforo y contribuye así a hacer el ciclo del fósforo menos perfecto. Pese a que el hombre pesca una gran cantidad de peces marinos, Hutchinson calcula que sólo aproximadamente 60 000 toneladas de fósforo elemental son devueltas anualmente en esta forma, frente al millón o los dos millones de toneladas de roca fosfatada que se extraen y cuya mayor parte es arrastrada por el agua y se pierde. Los agrónomos nos dicen que no existe causa alguna de preocupación inmediata, puesto que las reservas conocidas de roca fosfatada son grandes. En este preciso momento, el hombre está más preocupado por el "atascamiento del tráfico" del fosfato disuelto en las vías acuáticas, que resulta de la "erosión" aumen-

tada, imposible de compensar mediante "síntesis de protoplasma" y "sedimentación" (véase diagrama, figura 4-3). Sin embargo, es posible que el hombre deba acabar por completar el ciclo del fósforo en gran escala si quiere evitar su carestía. Sin duda, algunos levantamientos geológicos que elevaran el "sedimento perdido" podrían hacerlo por nosotros, ¿quién sabe? Un procedimiento para hacer remontar el ciclo del fósforo "cuesta arriba", que se está experimentando actualmente, implica el rociado de agua de desagüe en la vegetación de las tierras altas, en lugar de dirigirla directamente por medio de tubería a las vías acuáticas.

En todo caso, considere el lector bien el diagrama del ciclo del fósforo, pues es posible que su importancia crezca mucho en el futuro.

Un diagrama completo del ciclo del azufre puede verse en la figura 4-5. Muchas de las características principales del proceso del ciclo biogeoquímico resultan ilustradas por este diagrama, tales como el gran pozo de depósito en la tierra y sedimentos y un depósito menor en la atmósfera; el papel capital desempeñado en la rápida corriente del pozo (la "rueda" central en la fig. 4-5) por microorganismos especializados que funcionan como un equipo de relevo, llevando cada uno a cabo una oxidación o reducción química particular (véase el pie de grabado de la fig. 4-5); la "recuperación microbiana" de sedimentos profundos, que resulta del movimiento hacia arriba de una fase gaseosa ( $H_2S$ ), como se vio en la pág. 27; la acción recíproca de procesos geoquímicos y meteorológicos (erosión, sedimentación, lixiviación, lluvia, adsorción-desorción, etc.) y de procesos biológicos (producción y descomposición), y la interdependencia del aire, el agua y la tierra en la regulación del ciclo al nivel global. El sulfato ( $SO_4$ ), al igual que el nitrato y el fosfato, es la forma principal disponible que es reducida por autótrofos e incorporada a proteínas, siendo el azufre un componente indispensable de determinados aminoácidos. El ecosistema no necesita tanto azufre como nitrógeno y fósforo, ni es aquél con tanta frecuencia limitativo para el crecimiento de las plantas y los animales; no obstante, el ciclo del azufre es un ciclo capital en el esquema conjunto de la producción y la descomposición, a lo que se aludió ya en el capítulo 2 (pág. 24). Por ejemplo, cuando se forman sulfuros de hierro en los sedimentos, el fósforo es convertido de una forma

insoluble a una forma soluble (obsérvese la flecha de "liberación de fósforo" en la figura 4-5) y se hace asequible, así, a los organismos vivos. Tenemos aquí una excelente ilustración de cómo un ciclo regula otro. El interesante metabolismo de las diversas clases de bacterias del azufre lo vimos ya en la página 26, y el papel que desempeña el ciclo del azufre en la zonación de los sedimentos marinos se expone en la figura 12-13, capítulo 12.

Los ciclos tanto del nitrógeno como del azufre van resultando cada vez más afectados por la contaminación industrial del aire. Los óxidos de nitrógeno ( $\text{NO}$  y  $\text{NO}_2$ ) y de azufre ( $\text{SO}_2$ ) no son normalmente más que pasos transitorios en sus respectivos ciclos y están presentes en la mayoría de los ambientes en concentraciones muy bajas. Sin embargo, la combustión de carburantes fósiles ha aumentado considerablemente las concentraciones de los óxidos volátiles en el aire, especialmente en las áreas urbanas, hasta un punto en que se convierten en venenos para los componentes bióticos de los ecosistemas. En 1966, estos óxidos constituían aproximadamente la tercera parte de los 125 millones de toneladas de contaminadores industriales del aire que se calcula que se descargan en la atmósfera de Estados Unidos de Norteamérica. Las centrales eléctricas que queman carbón constituyen un manantial principal de  $\text{SO}_2$ , y el automóvil lo es de  $\text{NO}_2$ . El anhídrido sulfuroso perjudica el proceso fotosintético (la destrucción de vegetación alrededor de las fundiciones de cobre es causada por este contaminante; véase fig. 2-1), y los óxidos de nitrógeno pueden pesar en los procesos respiratorios de los animales superiores y del hombre. Por otra parte, las reacciones químicas con otros contaminantes producen un sinergismo (= el efecto total de la acción recíproca es superior a la suma de los efectos de cada sustancia separadamente) que aumenta el peligro. Por ejemplo, en presencia de radiación ultravioleta en la luz solar, el  $\text{NO}_2$  reacciona con hidrocarburos no quemados (producidos ambos en grandes cantidades por los automóviles) para producir el "smog fotoquímico" que provoca lágrimas en los ojos (véase la composición química de esta clase de contaminación del aire en el cap. 16). Es de esperar que un nuevo diseño del motor de combustión interna, la eliminación del azufre de la gasolina y la transición a la energía atómica para la producción de energía eléctrica atenua-

rán estos graves trastornos en los ciclos del nitrógeno y el azufre. (Sin embargo, estos cambios en la estrategia del hombre relativa al empleo de energía crearán otros problemas que es necesario prever; véase cap. 16).

## 2. ESTUDIO CUANTITATIVO DE LOS CICLOS BIOGEOQUIMICOS

### Enunciado

La velocidad de los intercambios o transferencias de un lugar a otro son más importantes para averiguar la estructura y la función de un ecosistema de lo que son las cantidades presentes en cualquier momento en algún lugar. Para comprender el papel del hombre —y por consiguiente controlarlo mejor— en los ciclos de materiales, deben cuantificarse tanto las *velocidades* del proceso cíclico como los *estados constantes*. Durante los últimos 25 años, las mejoras en las técnicas de los trazadores, química de masa, control y sensibilidad a distancia (cuatro de las seis "revoluciones" en materia de medición mencionadas en el cap. 1; véase pág. 4) han hecho posible medir las velocidades de los ciclos en unidades apreciables, como los lagos y los bosques, y empezar la importantísima tarea de cuantificar los ciclos biogeoquímicos mismos al nivel global.

### Ejemplos

Los diagramas como los de las figuras 4-2, 4-3 y 4-5 sólo muestran las grandes líneas de los ciclos biogeoquímicos. Las relaciones cuantitativas, esto es, la cantidad de material que pasa por las vías señaladas por las flechas se conoce solamente de modo muy imperfecto. Los isótopos radiactivos, asequibles de modo general desde 1946, proporcionan un estímulo enorme a tales estudios, toda vez que estos isótopos pueden utilizarse como "trazadores" o "marcas" para seguir el movimiento de los materiales. Conviene recalcar que los estudios de trazadores en los ecosistemas, lo mismo que en los organismos, están dispuestos de modo que la cantidad de elemento radiactivo introducida es sumamente pequeña en comparación con la cantidad del elemento no radiactivo, que se encuentra ya en el sistema. Por consiguiente, ni la radiactividad ni los iones extra trastornan el sistema; lo que le ocurre al trazador (cosa que puede descubrirse en

cantidades sumamente pequeñas por las radiaciones reveladoras que emite) refleja simplemente lo que ocurre normalmente con el material considerado en el sistema.

Los estanques y los lagos son lugares particularmente buenos para el estudio, puesto que son relativamente autónomos por breves periodos de tiempo. A continuación de los experimentos iniciales de Coffin, Hayes, Jodrey y Whiteway (1949), así como de los de Hutchinson y Bowen (1948, 1950), aparecieron numerosos trabajos informando de resultados del empleo de fósforo radiactivo ( $^{32}\text{P}$ ) y otras técnicas complicadas en estudios sobre la circulación del fósforo en lagos. Hutchinson (1957) y Pomeroy (1970) ha resumido estos estudios y ha reseñado los conocimientos generales acerca del ciclo del fósforo y de otros elementos vitales en lagos.

Se ha observado en términos generales que el fósforo no pasa del organismo al medio y vuelta al organismo de modo uniforme y suave, como cabría suponerlo viendo el diagrama de la figura 4-3, aun teniendo presente, según ya se indicó, que tiende a establecerse un equilibrio de largo plazo. En cualquier momento, la mayor parte del fósforo está ligada ya sea en organismos o en sólidos (esto es, en detritus orgánicos y partículas inorgánicas que constituyen los sedimentos). En los lagos, la cantidad máxima susceptible de encontrarse en forma soluble es 10 por 100 en cualquier momento. Un rápido movimiento de vaivén o intercambio tiene lugar en todo momento, pero el movimiento intenso entre los estados sólido y de disolución es a menudo irregular o "brusco", con periodos de franca liberación por parte de los sedimentos, seguidos por periodos de franca absorción por los organismos o los sedimentos, según las condiciones estacionales de temperatura y las actividades de los organismos. Por regla general, la velocidad de absorción es mayor que la de liberación. Las plantas absorben fácilmente fósforo en la obscuridad o en otras condiciones, cuando no pueden utilizarlo. Durante los periodos de crecimiento rápido de los productores, que a menudo tiene lugar en primavera, todo el fósforo disponible podrá resultar ligado en los productores y los consumidores. Podrá ocurrir, en tal caso, que el sistema deba "hacerse más lento", hasta que los cuerpos, heces, etc. puedan ser descompuestos y liberados los elementos nutritivos. Sin embargo, la concentración del fósforo en cualquier momento tendrá acaso

poca relación con la productividad del ecosistema. Un nivel bajo de fosfato disuelto podría significar que el sistema está empobrecido o que es muy activo metabólicamente; la verdadera situación no puede averiguarse más que midiendo la velocidad del flujo. Pomeroy (1960) resume este importante punto como sigue: "La medición de la concentración del fosfato disuelto en aguas naturales proporciona una indicación muy limitada de la disponibilidad de fosfato. Una gran parte del fosfato del sistema, o aun virtualmente todo, podrá encontrarse en cualquier momento dentro de los organismos vivos, pero se renovará acaso cada hora, con el resultado de que habrá un suministro constante de fosfato para los organismos capaces de concentrarlo a partir de una solución diluida. Tales sistemas podrán permanecer acaso biológicamente estables por periodos considerables, pese a la ausencia aparente de fosfato disponible. Las observaciones aquí expuestas sugieren que una rápida circulación del fosfato es típica de sistemas altamente productivos, y que la velocidad de circulación es más importante que la concentración en cuanto a mantener altas intensidades de producción orgánica."

El concepto de renovación, tal como se introdujo primero en el cap. 2 (véase página 16 y 18), es útil para comparar velocidades de intercambio entre componentes diversos de un ecosistema. En términos de intercambios después de haber establecido el equilibrio, la *velocidad de renovación* es la fracción de la cantidad total de la substancia en un componente que es liberada (o que entra) en una duración determinada de tiempo, en tanto que el *tiempo de renovación* es la cantidad recíproca de aquélla, esto es, el tiempo necesario para reemplazar una cantidad de substancia igual a la cantidad en el componente (véase un examen de estos conceptos en Robertson, 1957). Por ejemplo, si hay presentes en el componente 1 000 unidades y 100 salen o entran cada hora, la velocidad de renovación es de  $10/1\ 000$  ó  $0.01$ , ó 1 por 100 por hora. Y el tiempo de renovación sería, en tal caso, de  $1\ 000/10$  ó 100 horas. El *tiempo de residencia*, término de empleo muy generalizado en la literatura geoquímica, es un concepto similar al tiempo de renovación, por cuanto refiere al tiempo una determinada cantidad de restos de substancia en un determinado compartimiento de un sistema. Los datos relativos al tiempo de renovación de dos grandes componentes, el agua

Cuadro 4-1

CÁLCULOS DEL TIEMPO DE RENOVACIÓN DEL FÓSFORO EN EL AGUA Y EN LOS SEDIMENTOS DE TRES LAGOS, MEDIANTE EL EMPLEO DE <sup>32</sup>P (SEGÚN HUTCHINSON, 1957)

Lago	Area (Km <sup>2</sup> )	Profundidad (m)	Renovación agua	Tiempo en días sedimentos	Proporción del P móvil al P total en el agua
Bluff	0.4	7	5.4	39	6.4
Punchbowl	0.3	6	7.6	37	4.7
Crecy	2.04	3.8	17.0	176	8.7

y los sedimentos, en tres lagos se dan en el cuadro 4-1. Los lagos más pequeños tienen un tiempo de renovación más pequeño probablemente porque la razón de la superficie del "barro" del fondo al volumen de agua es mayor. Por regla general, el tiempo de renovación para el agua de lagos pequeños o poco profundos es una cuestión de días o semanas; en el caso de lagos grandes podrá ser cuestión de meses.

Estudios con fertilizantes marcados con <sup>32</sup>P en ecosistemas terrestres han revelado unos tipos similares; una gran parte del fósforo está "encerrado" y es inasequible a las plantas en cualquier momento dado (véase un resumen de algunos de estos experimentos en Comar, 1957). Un resultado muy práctico de estudios intensos de ciclos de elementos nutritivos ha sido la demostración reiterada de que la fertilización excesiva podrá ser exactamente tan "mala" desde el punto de vista de los intereses del hombre como la fertilización insuficiente. Cuando se añaden más materiales de los que pueden utilizar los organismos activos en aquel momento, el excedente es a menudo ligado rápidamente en el suelo o en los sedimentos o se pierde inclusive por completo (como en la lixiviación), y no está disponible en el momento en que el desarrollo aumentado es más deseado. La "descarga ciega" de fertilizantes en ecosistemas como los estanques de peces constituye no sólo un despilfarro por lo que se refiere a los resultados perseguidos, sino que creará probablemente tanto cambios imprevistos en el sistema como contaminación "río abajo". Puesto que organismos distintos están adaptados a niveles específicos de materiales, la fertilización excesiva proseguida podrá traducirse en un cambio en las clases de organismos, desanimando acaso la que el hombre

quiere y fomentando las que no quiere. Entre las algas, por ejemplo, *Botryococcus braunii* muestra un desarrollo óptimo con una concentración de fósforo de 89 mg por m<sup>3</sup>, en tanto que *Nitzschia palea* crece mejor con 18 mg por m<sup>3</sup>. Así, pues, el hecho de aumentar la cantidad de P de 18 a 89 se traduciría probablemente en que la *Botryococcus* reemplazará la *Nitzschia* (suponiendo las demás condiciones favorables para ambas especies), lo que a su vez podría tener efectos considerables sobre las clases de animales que se quería apoyar. En el capítulo 5 (véase pág. 123) se describe la destrucción completa de una ostricultura como consecuencia de una fertilización aumentada con fósforo y materiales nitrogenados.

Como ya se recaló en el capítulo 2, las extensiones de agua no son sistemas cerrados, sino que han de considerarse como partes de cuencas de desagüe o sistemas de "vertiente" mayores. Y según también se señaló, los sistemas de vertiente proporcionan una especie de unidad de ecosistema mínimo, en lo que se refiere a la administración práctica por el hombre. La figura 4-6 representa un modelo cuantitativo del ciclo del calcio para pequeñas vertientes montañosas y boscosas en New Hampshire. Los datos se basan en estudios de seis vertientes que van, en tamaño, de 12 a 48 hectáreas (Bormann y Likens, 1967). La precipitación, con un promedio de 123 cm al año, se medía por medio de una red de estaciones de medición, y la cantidad de agua que dejaba la vertiente en la corriente de desagüe de cada una de sus unidades se medía en una presa de aforo entallada en forma de V, parecida a la que puede verse en la figura 2-4, página 16. Averiguando la concentración de minerales en el agua de entrada y de salida, la cuenta de la entrada y salida de mineral

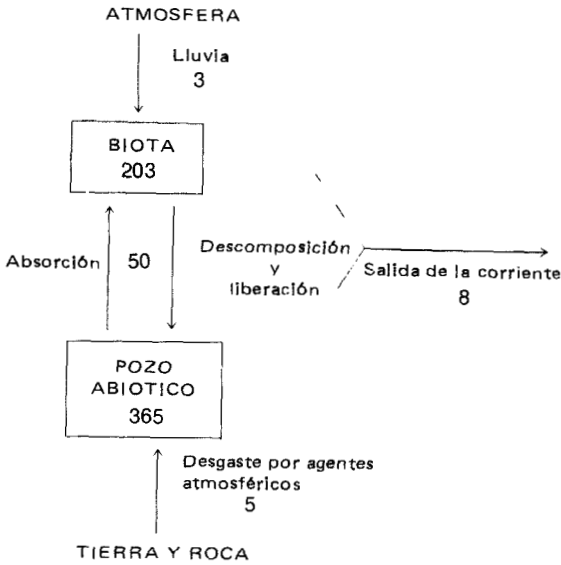


FIG. 4-6. Ciclo del calcio en una vertiente boscosa septentrional, basado en datos de Bormann y Likens (1967) y Ovington (1962). Todas las cifras son kilogramos por hectárea y por año. Las cifras de las casillas son evaluaciones del contenido de los pozos o "estados constantes" principales; todas las demás representan evaluaciones de las velocidades anuales del movimiento. Las flechas simples muestran entradas y salidas con respecto al sistema conjunto de la vertiente, y las dobles muestran el intercambio entre los pozos bióticos y abióticos dentro del sistema.

podía calcularse. El contenido de calcio de los pozos biótico y de tierra se calculó a partir de datos de Ovington (1962).

La retención por el bosque inalterado y la renovación del ciclo en el mismo se reveló como tan eficaz, que la pérdida calculada del ecosistema sólo fue de 8 Kg de calcio por Ha y por año (y cantidades igualmente pequeñas de otros elementos nutritivos). Puesto que 3 Kg de esta pérdida eran reemplazados por la lluvia, sólo se habría necesitado un suministro de 5 Kg por Ha para conseguir el equilibrio, y se supone que éste será fácilmente proporcionado por la velocidad normal de desgaste de la piedra subyacente, que constituye el pozo de "depósito". Un estudio reciente de Thomas (1969), quien se sirvió del radionúclido  $^{45}\text{Ca}$  para medir la renovación, demuestra que los árboles más pequeños, como el cornejo, actúan como "bombas" de calcio, lo que contrarresta el movimiento hacia la tierra, abajo, y mantiene así el calcio en circulación entre los organismos y las capas superiores activas del manto y la tierra.

En una de las vertientes experimentales, toda la vegetación fue cortada y el nuevo crecimiento se impidió en la estación siguiente mediante la aplicación aérea de herbicidas. Pese a que la tierra resultara poco afectada y que no se eliminara mediante este procedimiento materia orgánica alguna, la pérdida de elementos nutritivos minerales en la corriente

de salida aumentó de 3 a 15 veces, con todo, con respecto a la de las vertientes intactas de control (Likens, Bormann y Johnson, 1969). El caudal aumentado de corriente del ecosistema desmontado resultó ante todo de la eliminación de la transpiración vegetal, y fue este caudal aumentado el que arrastró minerales complementarios. Según ya se señaló en el capítulo anterior (véase pág. 48), la transpiración, que tradicionalmente se venía considerando como una carga inútil en los sistemas agrícolas, parece ser, antes bien, tanto un mecanismo de conservación de elementos nutritivos como un subsidio de energía en un bosque. Una vez más, los estudios cuantitativos de esta clase revelan los verdaderos costos para la sociedad conjunta de aumentar la corriente de agua río abajo para satisfacer las demandas, que a la larga podrán resultar absurdas e innecesarias, de una sociedad industrial derrochadora. El eliminar los bosques de las montañas acrecentará el "rendimiento" de agua para los valles, pero a expensas tanto de la calidad del agua como de la capacidad productiva y regeneradora del aire de la vertiente. Nos extenderemos más sobre estos aspectos en la sección siguiente.

La figura 4-7 es un modelo de compartimiento del intercambio de fósforo en una vertiente estuarina de pantano marino, en Georgia, que es un sistema mucho más abierto que el de la vertiente de montaña. En este modelo

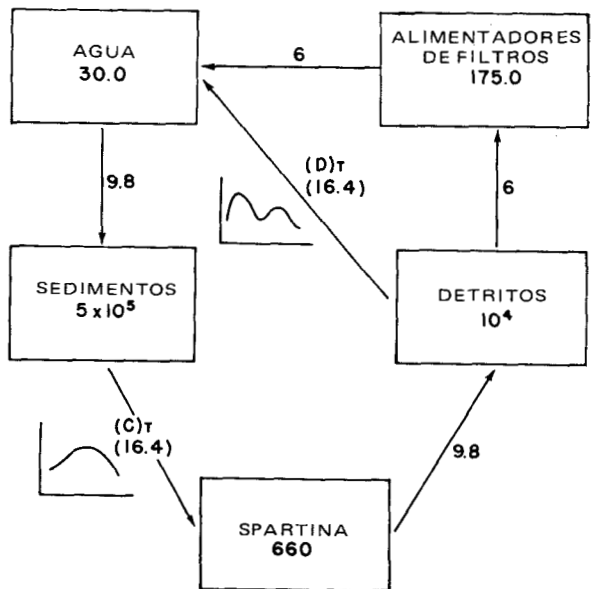
están integradas al circuito pulsaciones estacionales, puesto que, según ya se dijo, el movimiento de los materiales no es ni continuo ni una función lineal del tiempo. En el pantano, hay un brote mayor en el desarrollo de la hierba durante los meses más cálidos, cuando el fósforo es "bombeado" hacia fuera a través de las raíces de la hierba, que penetran profundamente en el sedimento anaeróbico. Este proceso de "recuperación" se verificó experimentalmente inyectando <sup>32</sup>P en sedimentos profundos. Se dan dos pulsaciones mayores de descomposición que liberan fósforo en el agua, una en la parte más calurosa del verano, y la otra en otoño, cuando grandes cantidades de hierba muerta son arrojadas del pantano por las altas mareas estacionales. Al establecerse ecuaciones diferenciales para describir la manera en que el contenido de fósforo en un compartimiento afecta el de partes adyacentes del sistema, examinándose luego el modelo entero con una computadora análoga, se encontró que había que efectuar algunos ajustes en varios de los "suministros", con objeto de mantener estable los "contenidos" de los compartimientos más pequeños. Estos procedimientos ilustran los dos puntos recalcados en la sección 3 del capítulo 1, a saber: 1) que puede construirse un modelo verídico, aunque muy simplificado, a partir de una cantidad relativamente pequeña de datos directos, y 2) que dichos modelos han de "sintonizarse" mediante manipulación de computadora, para averi-

guar cuáles coeficientes de traspaso harán del modelo una imitación más exacta del mundo real (véase también capítulo 10).

La importancia de los animales que se nutren de elementos filtrados y de detritus para la renovación del ciclo del fósforo en este sistema de estuario se verificó con el modelo. Trabajos anteriores de Kuenzler (1961) habían revelado que la sola población de mejillones (*Modiolus demissus*) vuelve a poner en circulación cada dos días y medio a partir del agua una cantidad de fósforo en partículas equivalente a la cantidad presente en el agua (esto es, un tiempo de renovación de sólo 2.5 días para el fósforo en partículas en el agua). Kuenzler midió asimismo la corriente de energía de la población y llegó a la conclusión de que la población de mejillones es más importante para el ecosistema como agente biogeoquímico como transformadora de energía (esto es, como fuente potencial de alimentos para otros animales o el hombre). Esto constituye una ilustración excelente del hecho de que una especie no necesita ser un eslabón de la cadena de alimentos del hombre para ser valiosa para él; en efecto, muchas especies son valiosas en formas indirectas, que no son manifiestas al examen superficial.

En capítulos ulteriores volveremos nuevamente sobre la pregunta, muy a menudo planteada, de: "¿De qué sirven todas las especies, en la naturaleza, que el hombre no puede ni comer ni vender?"

FIG. 4-7. Diagrama de compartimientos de la circulación del fósforo en un ecosistema de marisma en Georgia (véase Pomeroy, Johannes, Odum y Roffman, 1967). Pueden verse dos grandes depósitos de fósforo (sedimentos y detritus) y los tres compartimientos más activos (agua, *Spartina* o hierba de pantano, y animales detritívoros). Las cantidades en los compartimientos son existencias permanentes en mg de P por m<sup>2</sup>; las corrientes de transporte se expresan en mg de P por m<sup>3</sup> y por día. Se trata de un modelo lineal de dos coeficientes variables, (D)<sub>t</sub> y (C)<sub>t</sub>, que imitan las pulsaciones estacionales en la liberación de fósforo, a partir del detritus en descomposición, y la absorción de fósforo por la hierba del pantano respectivamente. Puede verse una gráfica de cada pulsación estacional. La cantidad entre paréntesis son medianas integradas de las transferencias variables.



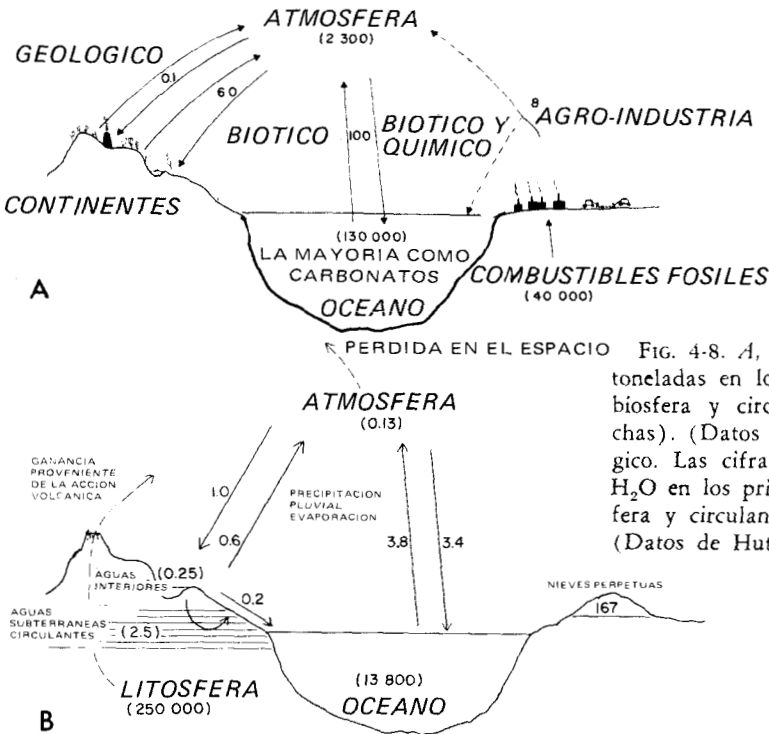


FIG. 4-8. A, El ciclo del CO<sub>2</sub>. Las cifras son 10<sup>6</sup> toneladas en los principales compartimientos de la biosfera y circulando entre compartimientos (flechas). (Datos de Plass, 1959.) B, El ciclo hidrológico. Las cifras son geogramos (10<sup>20</sup> gramos) de H<sub>2</sub>O en los principales compartimientos de la biosfera y circulando entre compartimientos (flechas). (Datos de Hutchinson, 1959.)

**El ciclo global de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O**

Si nos trasladamos ahora al nivel global, la figura 4-8 ilustra los intentos provisionales de cuantificar aquellos que son probablemente los dos ciclos más importantes, por lo que se refiere al hombre, esto es, el ciclo del CO<sub>2</sub> y el ciclo hidrológico. Los dos se caracterizan por depósitos atmosféricos pequeños pero muy activos, que son muy vulnerables a las perturbaciones provocadas por el hombre, perturbaciones que, a su vez, pueden cambiar, advertida o inadvertidamente, el tiempo y los climas. Independientemente de si nuestros pensamientos se orientan hacia la evitación de desastres o hacia la modificación meteorológica deliberada para el beneficio supuesto de alguien en algún lugar, es sumamente importante, en todo caso, establecer una red de mediciones a escala mundial, para detectar cambios significativos en los ciclos de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, susceptibles de afectar decididamente el futuro del hombre sobre la tierra.

Si examinamos primero el ciclo del CO<sub>2</sub> (fig. 4-8, A), la teoría del clima del CO<sub>2</sub> y el reciente aumento gradual de contenido de CO<sub>2</sub> en la atmósfera se expuso ya en el capítulo 2 (véase pág. 34). De los ocho mil millones de toneladas de CO<sub>2</sub> que se calcula

que la actividad agroindustrial del hombre inyectó en la atmósfera en 1970, seis mil millones de toneladas provienen de la quema de combustibles fósiles, y dos mil millones de toneladas del cultivo de la tierra para la agricultura. La mayor parte de esta cantidad, pero no toda, pasa rápidamente al mar y es "almacenada" en forma de carbonatos. Una pérdida neta de CO<sub>2</sub> en la agricultura podrá parecer sorprendente, pero resulta efectivamente del hecho de que el CO<sub>2</sub> fijado por los cultivos (muchos de los cuales sólo son activos durante una parte del año) no compensa el CO<sub>2</sub> liberado del suelo, especialmente el que resulta del arado frecuente. La rápida oxidación del humus y la liberación de CO<sub>2</sub> gaseoso retenido normalmente en la tierra produce otros efectos más sutiles de los que sólo empezamos ahora a darnos cuenta, incluidos efectos sobre el proceso cíclico de otros elementos nutritivos. Por ejemplo, en un estudio elegante, Nelson (1967) utilizó conchas de almeja para demostrar que la deforestación y la agricultura se han traducido en una baja en la cantidad de ciertos elementos de traza en el desagüe de la tierra. Encontró que conchas de almeja de unos depósitos de basura indios, viejas de 1 000 a 2 000 años, contenían 50 por 100 más de manganeso y bario que las conchas contem-

poráneas (diferencia estadísticamente significativa). Mediante un proceso de eliminación, Nelson llegó a la conclusión de que la corriente reducida de agua ácida cargada de  $\text{CO}_2$  que se filtra profundamente en el suelo ha reducido la intensidad de disolución de estos elementos a partir de las rocas subyacentes. En otros términos: el agua tiende ahora a escurrirse rápidamente por la superficie, en lugar de filtrarse hacia abajo, a través de las capas de humus, en la tierra. En términos de ecología diríamos que el flujo entre el depósito y la reserva cambiante ha sido alterado en forma relativamente fundamental por el tratamiento actual del paisaje por el hombre. A condición que percibamos lo que ha tenido lugar y aprendamos a compensar, tales cambios no han de ser necesariamente perjudiciales. Tal vez no sea una coincidencia el que los agricultores vayan descubriendo ahora que deben añadir minerales de traza a los fertilizantes, con objeto de mantener los rendimientos en muchas áreas.

En este lugar resultará indicado recordar cómo llegó la atmósfera de la tierra a tener su contenido muy bajo de  $\text{CO}_2$  y su contenido muy alto de  $\text{O}_2$ . La evolución de la atmósfera se describe con cierto detalle en el capítulo 9. Al empezar la vida en la tierra, hace unos dos mil millones de años, la atmósfera estaba compuesta, como la del planeta Júpiter actualmente, de gases volcánicos (formación atmosférica por "emisiones gaseosas corticales", ¿como dirían los geólogos!). Contenía cantidades de  $\text{O}_2$ , pero poco oxígeno, si acaso contenía alguno, y la primera vida fue anaerobia. Según se describe en el capítulo 2, la acumulación de oxígeno y la reducción de  $\text{CO}_2$  a través de las edades geológicas han resultado del hecho de que P (la producción) ha superado ligeramente, por regla general, R (la respiración). Además, según Hutchinson (1944), la formación de compuestos reducidos de nitrógeno y la producción de hidrógeno a partir del agua y su escape de la atmósfera hacia el espacio han contribuido también a la acumulación de oxígeno. Es tal vez significativo que las dos, la baja concentración de  $\text{CO}_2$  y la alta concentración de  $\text{O}_2$ , sean ahora limitativas para la fotosíntesis. Esto quiere decir que la mayoría de las plantas aumentan su velocidad de fotosíntesis si la concentración de  $\text{CO}_2$  es aumentada o si la de  $\text{O}_2$  es reducida experimentalmente. ¿Esto hace de las plantas verdes unos reguladores muy responsables!

Pese a que el cinturón verde fotosintético de la tierra y el sistema de carbonato del mar hayan sido muy eficaces en eliminar el  $\text{CO}_2$  de la atmósfera, el aumento en espiral del consumo de combustibles fósiles (considérese no más la enorme cantidad de  $\text{CO}_2$  que se liberaría si la totalidad de las reservas de combustible fósil se quemara; véase fig. 4-8, A), sumado al descenso en la "capacidad de eliminación" del "cinturón verde", está empezando a ejercer un efecto sobre el compartimiento atmosférico. Tal como se demostró en el modelo computarizado del ciclo del fósforo en un estuario, es el contenido de los pequeños compartimientos activos el que resulta más afectado por los cambios en las corrientes o los "suministros". Lo que al parecer podemos esperar en los próximos decenios es un nuevo equilibrio, pero inestable, entre un  $\text{CO}_2$  en aumento (contenido en el calor vuelto a irradiar) y una contaminación de polvo o en partículas creciente (lo que refleja energía radiante entrante). Todo cambio *neto* significativo en el presupuesto calorífico, *ya sea en un sentido u otro*, afectará los climas.

Según se mostró en el diagrama del ciclo hidrológico de la figura 4-8, B, el compartimiento atmosférico del  $\text{H}_2\text{O}$  es pequeño, y tiene una velocidad de renovación más rápida y un tiempo de residencia menor que el  $\text{CO}_2$ . El ciclo del agua, al igual que el del  $\text{CO}_2$ , empieza a verse afectado por el hombre a escala global. Mientras realizamos ahora una labor relativamente eficiente de enfrentarnos a la precipitación pluvial y a la corriente de los ríos sobre una base mundial, se plantea la necesidad urgente, en cambio, de un control más completo de todas las corrientes principales. De ahí que una "Década Hidrológica Internacional", comparable al "Programa Biológico Internacional" se encuentre en sus fases de proyección.

Hay otros dos aspectos del ciclo del  $\text{H}_2\text{O}$  que necesitan subrayarse: 1) Obsérvese que se evapora más agua del mar de la que vuelve a través de la lluvia, e inversamente por lo que se refiere a la tierra. En otros términos: una parte de la lluvia que sostiene los ecosistemas terrestres, incluida la mayor parte de la producción de alimentos del hombre, proviene de agua evaporada arriba del mar. En muchas regiones, como el valle del Mississippi, por ejemplo, se calcula que el 90 por 100 de la precipitación pluvial proviene del mar (Benton, Blackburn y Snead, 1950). 2) Puesto que



unos 0.25 geogramos ( $= 10^{20}$  gramos) calculados de agua están en lagos y ríos de agua dulce y que 0.2 geogramos se escurren cada año, el tiempo de renovación de aquella es aproximadamente de un año. La diferencia entre la precipitación pluvial anual (1.0 geogramo) y el escurrimiento (0.2 geogramos), o sean 0.8, es un cálculo de la proporción anual de recarga del agua de la tierra. Como ya se indicó, la tendencia del hombre a aumentar la velocidad del escurrimiento podrá reducir acaso muy pronto el compartimiento, muy importante, del agua del suelo. Deberíamos devolver más agua a los "acuíferos", en lugar de tratar de almacenar totalmente en lagos (donde la evaporación es alta).

Según se expone en detalle más adelante en este capítulo (y en el capítulo 17), el desarrollo de la energía atómica ha creado una contaminación peligrosa de los ciclos biogeoquímicos a escala global. Por otra parte, se han derivado de ello algunas oportunidades únicas para la investigación con trazadores, siendo un buen ejemplo el caso del tritio en el ciclo hidrológico. El tritio ( $^3\text{H}$ ), isótopo radiactivo del hidrógeno, se forma en pequeñas cantidades a una velocidad constante por la acción de los rayos cósmicos en la atmósfera superior y está naturalmente presente, en forma de agua, a todo lo largo del ciclo hidrológico. Es eliminado del ciclo por descomposición radiactiva según la media vida de 12.3 años del isótopo (véase la explicación del concepto de media vida en el cap. 17). Es afortunado que la velocidad de formación del tritio natural y los niveles de equilibrio en diversos compartimientos de agua se midieran antes de iniciarse las pruebas con la bomba de hidrógeno, que durante los años cincuenta y a principios de los sesenta introdujeron en la atmósfera una cantidad de tritio artificial de aproximadamente unas diez veces la que se produce naturalmente. Desde 1964, fecha de la moratoria en materia de pruebas nucleares, el tritio artificial no se ha añadido en cantidades apreciables. Mientras tanto, la carga añadida de tritio ha pasado de la atmósfera y de las aguas de la superficie al agua del suelo, a las aguas profundas de los mares y a las masas de hielo, proporcionando así la oportunidad de averiguar las fuentes, las velocidades de recarga y los tiempos de residencia del agua en estos depósitos. Suess (1969) resume las posibilidades en estos términos y postula un estudio coordinado internacional.

Debido en parte a que las emisiones radiactivas del tritio son "blandas" o débiles (véase la explicación en el cap. 17), la inyección artificial no ha producido efectos generalizados en el bioma o el hombre o, al menos, no se ha descubierto hasta el presente efecto alguno. Sin embargo, a medida que los empleos de la energía atómica se extienden, especialmente el empleo del poder de fusión (véase la explicación en el cap. 17), el tritio sigue siendo uno de los subproductos que proporcionan materia de preocupación. Esperemos que, en el ciclo del agua, el tritio no será jamás otra cosa que un trazador útil. Véase un excelente resumen del ciclo hidrológico en el capítulo 4 del *Treatise on Limnology*, de Hutchinson (1957).

### 3. EL CICLO SEDIMENTARIO

#### Enunciado

La mayoría de los elementos y sus compuestos están más ligados a la tierra que el nitrógeno, el oxígeno, el bióxido de carbono y el agua, y sus ciclos siguen un tipo básico de ciclo sedimentario en el que la erosión, la sedimentación, la formación de montañas y la actividad volcánica, así como el transporte biológico son los agentes principales que efectúan la circulación.

#### Explicación

Un cuadro generalizado del ciclo sedimentario de elementos ligados a la tierra se muestra en la figura 4-9. Algunas valoraciones de las cantidades de material que circulan a través del ciclo se indican en las flechas. Por supuesto, sabemos muy poco todavía acerca del flujo de materiales en la tierra más profunda. El movimiento de materia sólida por el aire en forma de polvo se indica como "precipitación" ("far out"). A la precipitación natural, le está añadiendo materiales complementarios, pequeños en cantidades, pero importantes biológicamente, a causa de sus efectos tóxicos o porque bloquean la radiación que nos viene del sol. Los elementos químicos que están a disposición de las comunidades de la biosfera son los que por su naturaleza geoquímica propenden a estar incluidos dentro de las clases de rocas que llegan a la superficie. Los elementos que abundan en el manto son raros en la superficie.

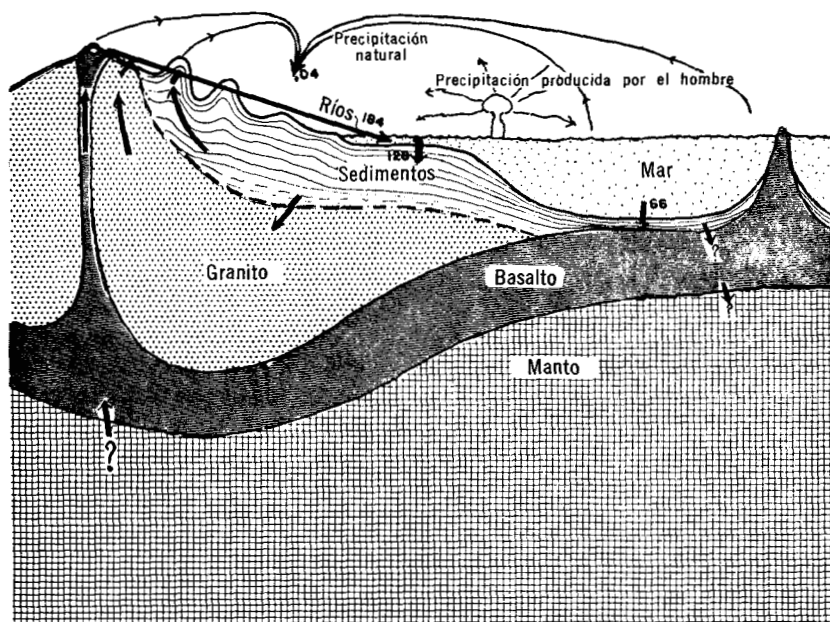


FIG. 4-9. Diagrama del ciclo sedimentario mostrando el movimiento de los elementos más "ligados a la tierra". Allí donde las valoraciones son posibles, las cantidades de material se calculan en geogramos por millón de años (un geogramo =  $10^{20}$  gramos). Los continentes son bloques de granito recubiertos por sedimentos, que flotan como corchos en una capa de basalto subyacente a los mares. Debajo del basalto negro se encuentra la capa del manto, que se extiende unos 2 900 Km hacia abajo, hacia el centro de la tierra. El granito es la roca muy resistente de color claro empleada para las lápidas funerarias, y el basalto es la roca negra que se encuentra en los volcanes. (Diagrama preparado por H. T. Odum.)

Como ya se indicó antes, el fósforo es uno de los elementos cuya rareza en la superficie de la tierra limita a menudo el desarrollo de las plantas.

La tendencia general "montaña abajo" del ciclo sedimentario se muestra bien en la figura 4-9. La corriente anual calculada de los sedimentos de cada uno de los continentes principales hacia el mar se muestra en el cuadro 4-2. Es significativo que el continente de las civilizaciones más antiguas y de la presión humana más intensa, o sea Asia, sea el que pierda más tierra. Pese a que la proporción varía, las tierras bajas y los océanos tienden a ganar elementos nutritivos minerales solubles o utilizables a expensas de las tierras altas durante los periodos de actividad geológica mínima. En tales condiciones, los mecanismos biológicos locales de renovación del ciclo son sumamente importantes en cuanto a evitar que la pérdida del movimiento cuesta abajo supere la regeneración de materiales nuevos a partir de las rocas subyacentes, como ya se subrayó al examinar el ciclo del calcio de la vertiente. En otros términos, por cuanto más tiempo los

elementos vitales puedan mantenerse en un área y utilizarse una y otra vez por generaciones sucesivas de organismos, tanto menos material se necesitará de fuera. Pero desafortunadamente, como ya se mencionó al hablar del fósforo, el hombre propende a romper esta homeostasia, a menudo sin saberlo, por una falta de comprensión de la simbiosis entre la vida y la materia, que puede haber necesitado miles de años para desarrollarse. Por ejemplo, se sospecha actualmente, aunque no se ha logrado probarlo todavía, que la detención de la arribazón del salmón por los diques se está traduciendo en una decadencia no sólo del salmón, sino también, en ciertas regiones altas del oeste de Estados Unidos de Norteamérica, de otros peces no migratorios, de animales de caza e inclusive de la producción de madera. Cuando el salmón desova en las tierras altas, deposita una carga de valiosos elementos nutritivos recuperados del mar. La remoción de grandes masas de madera sin restituir al suelo los minerales que contiene (como ocurriría normalmente durante la descomposición de la leña) contribuye indudablemente asimismo al

Cuadro 4-2  
CORRIENTE ANUAL CALCULADA DE SEDIMENTO  
DE LOS CONTINENTES A LOS MARES \*

Continentes	Area de desagüe 10 <sup>6</sup> ml <sup>2</sup>	Sedimento ton/ml <sup>2</sup> †	Descarga total 10 <sup>9</sup> ton
Norteamérica	8.0	245	1.96
Sudamérica	7.5	160	1.20
Africa	7.7	70	0.54
Australia	2.0	115	0.23
Europa	3.6	90	0.32
Asia	10.4	1 530	15.91
Total	39.2	—	20.16

\* Según Holeman, 1968.

† Conversión en volumen: 1 330 ton = 20.15 Ha-m.

empobrecimiento de las tierras altas allí donde el acopio de elementos nutritivos es ya limitado. Resulta fácil percibir que la destrucción de semejantes mecanismos biológicos de renovación cíclica podría acarrear el empobrecimiento del ecosistema conjunto por muchos años en el futuro, puesto que se requeriría mucho tiempo para el restablecimiento de un acopio circulante de materiales. En tal caso, la invención de medios de restitución de los materiales limitativos (y de mantenerlos in situ) resultaría mucho más eficaz que la cría de peces o la plantación de árboles de pie. Conviene subrayar, además, que el arrastre violento de materiales hacia las tierras bajas tampoco beneficia necesariamente a éstas, porque es posible que estos sistemas no tengan la oportunidad de asimilar los elementos nutritivos antes de que pasen al mar, más allá del ámbito de la luz, y estén así, fuera de la circulación biológica (al menos por algún tiempo).

#### 4. LOS CICLOS DE LOS ELEMENTOS QUE NO SON ESENCIALES

##### Enunciado

Los elementos que no son esenciales van de un lado para otro entre los organismos y el medio en la misma forma general en que lo hacen los elementos esenciales, y muchos de ellos intervienen en el ciclo sedimentario general, pese a que no tengan valor alguno, que se sepa, para el organismo. Muchos de estos elementos se concentran en diversos tejidos, a causa, en ocasiones, de la similitud química con elementos específicos vitales. Sobre

todo a causa de las actividades del individuo, el ecólogo ha de ocuparse ahora de los ciclos de muchos de los elementos no esenciales.

##### Explicación

La mayoría de los elementos que no son esenciales producen poco efecto en las concentraciones en las que se los suele encontrar en los más de los ecosistemas naturales, debido, probablemente, a que los organismos se han adaptado a su presencia. Por consiguiente, el ecólogo tendría poco interés en la mayoría de estos elementos que no son esenciales, sino fuera por el hecho de que la extracción minera y los desechos industriales contienen altas concentraciones de mercurio, plomo y otros materiales potencialmente muy tóxicos, mientras las bombas atómicas y las operaciones de centrales nucleares producen isótopos radiactivos de algunos de dichos elementos, los que luego encuentran su camino hacia el medio ambiente. Por consiguiente, la nueva generación de ecólogos debe ocuparse del proceso cíclico de cualquier cosa que sea. Inclusive un elemento muy raro puede convertirse, si está en forma de un compuesto metálico altamente tóxico o de un isótopo radiactivo, en materia de preocupación biológica, porque es el caso que una pequeña cantidad de material puede tener (desde el punto de vista biogeoquímico) un efecto biológico pronunciado.

##### Ejemplo

El estroncio constituye un buen ejemplo de un elemento apenas conocido anteriormente, pero al que debe prestarse ahora atención especial, porque resulta que el estroncio radiactivo es particularmente peligroso para el hombre y demás vertebrados. El estroncio se comporta como el calcio, con el resultado de que el estroncio radiactivo entra en estrecho contacto con el tejido hematopoyético, que es muy sensible a la radiación. Puesto que diversos aspectos de la radiactividad en el medio se examinan con algún detalle en el capítulo 17, sólo necesitamos considerar aquí el estroncio en relación con los ciclos del calcio.

Uno de los elementos más abundantes que integran el ciclo sedimentario es el calcio; es arrastrado por los ríos, se deposita como piedra caliza, es elevado en las cordilleras y vuelve a ser arrastrado por las aguas hacia el mar. Aproximadamente el 7 por 100 del material

sedimentario total que circula río abajo es calcio. En comparación, la cantidad de fósforo en el ciclo es solamente de cerca del 1 por 100 de la del calcio. Por cada 1 000 átomos de calcio van al mar 2.4 átomos de estroncio, a la manera de ovejas negras en un rebaño de ovejas blancas. Como consecuencia de las pruebas de armas nucleares y de la producción de materiales de desecho en los empleos experimental e industrial de la energía atómica, el estroncio radiactivo se está extendiendo por la biosfera. Este estroncio es un nuevo material añadido a la biosfera, toda vez que es producto de la fisión del uranio. Así, pues, se van añadiendo unas pocas ovejas negras más, sólo que estas ovejas son en cierto modo lobos con piel de oveja. En efecto, minúsculas cantidades de estroncio radiactivo han seguido ahora al calcio del suelo y del agua hacia la vegetación, los animales, los alimentos humanos y los huesos del hombre. En 1970, de uno a cinco picocuries (véase la definición de esta unidad de radiactividad en el cap. 17) de estroncio radiactivo estaban presentes por gramo de calcio en los huesos de la gente. Los estudios del efecto del radioestroncio en la producción del cáncer sugieren a algunos científicos que estos niveles son nocivos.

## 5. LOS CICLOS DE LOS ELEMENTOS NUTRITIVOS ORGANICOS

### Enunciado

Tanto los heterótrofos como muchos autótrofos (muchas especies de algas, por ejemplo) necesitan vitaminas u otros elementos nutritivos que han de obtener de su medio. Estos elementos nutritivos orgánicos circulan "cíclicamente" entre los organismos y el medio en la misma forma general en que lo hacen los elementos nutritivos inorgánicos, excepto en que, en su mayor parte, son de origen más bien biótico que abiótico.

### Explicación y ejemplo

Mientras el carácter químico de las vitaminas y otros compuestos orgánicos que fomentan el desarrollo, así como las cantidades requeridas por el hombre y sus animales domésticos, se conocen desde hace ya mucho, el estudio de estas sustancias al nivel del ecosistema apenas ha empezado todavía. La concentración de elementos nutritivos orgánicos en el agua o

en el suelo es tan pequeña, que cabría llamarlos apropiadamente los "micro-nutrientes", en contraste con los "macronutrientes" como el nitrógeno, o con un "micronutriente" como los metales de traza (véase el capítulo siguiente); con frecuencia, la única forma de medirlos es la del *ensayo biológico* o bioensayo), sirviéndonos de cepas especiales de microorganismos cuyo desarrollo es proporcional a la concentración. Tal como se recaló en la sección anterior de este capítulo, la concentración constituye a menudo un índice muy pequeño de la importancia de la velocidad de la corriente. Se está haciendo manifiesto que los elementos nutritivos orgánicos juegan un papel importante en el metabolismo de la comunidad y que pueden ser limitativos. Es este un estudio sugestivo que indudablemente será objeto de una atención creciente en el futuro. La descripción siguiente del ciclo de la vitamina B<sub>12</sub> (cobalaminas) en el mar, confirmada a partir de Provasoli (1963), ilustra cuán poco sabemos acerca de los ciclos de los elementos nutritivos orgánicos.

Los principales productores de B<sub>12</sub> son los microorganismos (en su mayoría bacterias), aunque no está excluido que las algas autótroficas sean también importantes, ya sea como productoras directas de vitaminas o, después de su muerte, como alimento para los microorganismos productores de éstas. Las bacterias y las algas son los consumidores directos principales, aunque experimentos recientes indican que algunos animales, especialmente los comedores de filtro, de agallas grandes y altamente permeables, pueden absorber vitaminas directamente como sustancias disueltas. Las partículas sin vida (arcilla, micelas orgánicas e inorgánicas, detritus, etc.) absorben grandes cantidades de vitamina B<sub>12</sub> y, al ser ingeridas, proporcionan vitaminas a los fagótrofos.

Ignoramos hasta qué punto la eliminación de vitaminas de las partículas afecte los ciclos de éstas, y ni siquiera sabemos si estas partículas fijan las vitaminas en forma estable o sólo pasajera. ¿Acaso mantiene la elución parcial cierto nivel de vitaminas como sustancias disueltas durante el elevado consumo de vitaminas por el fitoplancton? La elución en los barros profundos podría fertilizar las aguas ascendentes (véase cap. 12).

Así, pues, unos factores de desarrollo del tipo de la vitamina B<sub>12</sub> se comportan como otras variables nutricias ecológicamente significativas, pero, ¿son acaso limitativos, y dónde?

Probable no en las aguas costeras, en donde la concentración suele estar bien por encima de 1  $\mu\text{g}$ /litro, pero tal vez en alta mar, donde la concentración es a menudo inferior a 1  $\mu\text{g}$ /litro. En el Mar de los Sargazos, donde la concentración de  $\text{B}_{12}$  es a menudo tan baja que no se deja medir, el organismo dominante es un flagelado que no necesita dicha vitamina y tiene además una necesidad muy baja de otros elementos nutritivos (aquí la obra de cita de Menzel y Spaettle, 1962).

De lo que hemos aprendido hasta aquí resulta claro que la combinación de los análisis químico y de bioensayo con experimentos enriquecedores (véase pág. 125 con una relación de semejantes experimentos) y la averiguación in vitro de las características alimenticias de la especie dominante proporciona una buena visión de los acontecimientos ecológicos.

El papel desempeñado por las sustancias orgánicas de desarrollo en la distribución y la sucesión de los organismos se examina en los capítulos 5 y 9.

## 6. EL CICLO DE LOS ELEMENTOS NUTRITIVOS EN LOS TROPICOS

### Enunciado

El tipo del ciclo de los elementos nutritivos en los trópicos se distingue, en varios aspectos importantes, del de la zona templada. En efecto, en las regiones frías, una porción importante de materia orgánica y de los elementos nutritivos disponibles está en todo tiempo en el suelo o en sedimento, en tanto que, en los trópicos, un porcentaje mucho mayor está en la biomasa y recorre el ciclo dentro de la estructura orgánica del sistema. Esta es la razón de que la estrategia agrícola de la zona templada, que implica el monocultivo de plantas anuales de vida corta, pueda ser totalmente inapropiada en las regiones tropicales. La reevaluación ecológica de la agricultura tropical en particular y de la manipulación del medio en general es urgente, si el hombre quiere corregir errores pasados y evitar desastres futuros, al abrirse literalmente paso con "*bulldozers*" en la selva virgen, en busca de más alimento y de más espacio vital.

### Explicación

La figura 4-10 compara la distribución de materia orgánica en sendos bosques septentrio-

nal y tropical. En forma curiosa, los dos ecosistemas contienen aproximadamente, en esta comparación, la misma cantidad de carbono orgánico, pero más de la mitad está en el manto y el suelo, en el bosque del norte, mientras que más de las tres cuartas partes está, en el bosque tropical, en la vegetación. Otra comparación de bosques tropicales y septentrionales la proporciona el cuadro 14-5, *B* para más detalles ver cap. 14). Aproximadamente el 58 por 100 del nitrógeno total se encuentra, en el bosque tropical, en la biomasa —de los cuales, 44 por 100 arriba del suelo—, frente a 6 por 100 y 3 por 100 respectivamente en un bosque inglés de pino.

Cuando se elimina un bosque templado, la tierra conserva los elementos nutritivos y la estructura y se la puede cultivar durante muchos años en la forma "convencional", lo que implica arar una o más veces al año, plantar especies anuales y aplicar fertilizantes inorgánicos. Durante el invierno, las temperaturas bajo cero ayudan a conservar los elementos nutritivos y a combatir las plagas y los parásitos. En los trópicos húmedos, por otra parte, la supresión de un bosque suprime la capacidad de la tierra de retener y permitir el ciclo de los elementos nutritivos (así como de combatir plagas), en presencia de altas temperaturas durante el año entero y de periodos de lluvias lixivadoras. Con demasiada frecuencia, la productividad del cultivo decrece rápidamente y la tierra es abandonada, creando así el tipo de "agricultura móvil", acerca de la cual tanto se ha escrito. Así, pues, el ciclo de los elementos nutritivos, en particular, y el control de la comunidad, en general, suelen ser más "físicos" en el norte y más "biológicos" en el sur. Por supuesto, esta breve descripción simplifica con exceso situaciones complejas, pero el contraste subraya aquello que ahora resulta ser la razón ecológica básica de que los lugares de los subtrópicos o trópicos que soportan bosques tan frondosos y altamente productivos rindan tan poco con un tratamiento de cultivo al estilo del norte.

Es de esperar que los estudios de los ecosistemas naturales que manifiestamente han desarrollado mecanismos para resolver el "problema" del ciclo de los elementos nutritivos proporcionen datos para concebir sistemas agrícolas y forestales que sean más apropiados para los climas cálidos. Dos tipos de ecosistema de esta clase, que son altamente productivos, son los arrecifes de coral y los bosques

DISTRIBUCION DEL CARBONO ORGANICO  
(Unas 250 tons/ha)

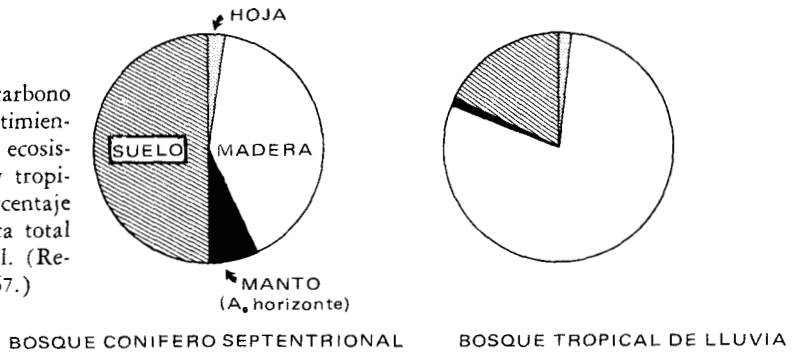


FIG. 4-10. Distribución del carbono orgánico acumulado en compartimientos abióticos (suelo, manto) de ecosistemas de bosques septentrional y tropical respectivamente. Hay un porcentaje mucho mayor de materia orgánica total en la biomasa del bosque tropical. (Reproducido de Kira y Shidei, 1967.)

tropicales de lluvia. Los estudios llevados a cabo durante los últimos 20 años han revelado que unas simbiosis intrincadas entre autótrofos y heterótrofos, simbiosis que implican microorganismos especiales como intermediarios, podrían constituir la clave del éxito en ambos tipos de ecosistema. En el arrecife de coral, podrá ser acaso la simbiosis única de coral y alga, tal como se describe en el capítulo 12. Un voluminoso estudio de un bosque de lluvia puertorriqueño por un equipo de científicos revela, según se informa en una importante nueva monografía (H. T. Odum y Pigeon, 1970), un número de mecanismos de conservación de elementos nutritivos (cap. 14). Entre ellos hay los micorrizas fungales asociados al sistema de las raíces (cap. 7), que actúan como "trampas de elementos nutritivos" vivientes. Sobre la base de observaciones en la cuenca del Amazonas, Went y Stark (1968) proponen lo que designan como una "teoría del ciclo mineral directo" como sigue:

La teoría se basa en el hecho de que la masa de los minerales disponibles en los ecosistemas de bosque tropical de lluvia está ligada en sistemas orgánicos muertos y vivos. Poco mineral disponible se presenta alguna vez libre a un mismo tiempo en la tierra. Se supone que los micorrizas, que son sumamente abundantes en el manto superficial y el delgado humus del piso del bosque, son capaces de digerir manto orgánico muerto y de pasar, a través de sus hifas, minerales y sustancias alimenticias a las células vivas de las raíces. En esta forma, poco mineral soluble rezuma en el suelo, donde puede ser lixiviado.

Si bien esta teoría arrolladora podrá ser, una vez más, una simplificación excesiva, las

pruebas demuestran, con todo, que debería emprenderse el desarrollo y el examen de plantas de cultivo con sistemas de raíces micorrizales bien desarrollados. El empleo de grandes plantas perennes y la eficiencia del ciclo nutricio del cultivo del arroz en los trópicos se mencionaron ya en el capítulo 3. Es tal vez significativo que arrozales hayan sido cultivados en el mismo lugar por más de 1 000 años en las Islas Filipinas (Sears, 1957), lo que constituye una marca de éxito a la que pocos de los sistemas agrícolas actualmente en uso pueden aspirar. Según Sears, estas terrazas de arroz están entremezcladas con pequeños bosques preservados por "tabús religiosos". Con objeto de evitar aquello que Hutchinson (1967a) ha designado como "el fija-rápido tecnológico con un retroceso ecológico", deberíamos empezar por averiguar si el entremezclado de bosque y arrozales tiene o no algo que ver con este admirable equilibrio, antes de lanzarnos a recomendar que se desmonten los bosques para plantar más arroz.

Una cosa es cierta, y es que el siguiente mensaje ha de comunicarse a las oficinas de ayuda bien intencionadas de los países nórdicos: *La tecnología agrícola industrializada de la zona templada no puede transportarse, tal cual, a las regiones tropicales.*

## 7. VIAS DE RENOVACION DE CICLO

### Enunciado

Formando paralelo con el diagrama de la corriente de energía de dos conductos (figura 3-8), cabe distinguir dentro de la cadena de alimentos dos vías principales para la re-

novación del ciclo o regeneración de los elementos nutritivos, como sigue: I) retorno por vía de excreción animal primaria, y II) retorno por vía de la descomposición microbiana de detritus. Si bien las dos funcionan en todo ecosistema, la vía de renovación de ciclo I predominará, con todo, en las comunidades de plancton y otras, en las que la principal corriente de energía es a través de la cadena de alimentos de pasto. E inversamente, la vía de renovación de ciclo II predominará en las praderas, en los bosques de la zona templada y en otras comunidades en que la corriente principal de energía es a través de la cadena de alimentos de detritus. Se ha propuesto también una vía III, que implica una renovación cíclica directa, de planta a planta, a través de organismos simbióticos.

### Explicación

Habiendo esbozado los movimientos de masa de los elementos nutritivos a las escalas local y global, resulta apropiado que terminemos este capítulo fijando nuestra atención en el ciclo de los elementos nutritivos dentro de la porción biológicamente activa del ecosistema. Recuérdesse que el mismo procedimiento se utilizó en el capítulo 2 en relación con la energía; en efecto, el medio energético total se consideró primero, y luego fijamos la atención en el destino de aquella pequeña porción que está comprendida dentro de la cadena de alimentos.

Por otra parte, importa recalcar finalmente la regeneración biológica, porque, según ya se subrayó, la "renovación de los ciclos" ha de convertirse cada vez más en un objetivo principal de la sociedad humana.

Las vías básicas de renovación de ciclo están representadas en diagrama en la figura 4-11. Este modelo de compartimientos está dispuesto del mismo modo general que los modelos comparables para las cadenas de alimentos, sólo que aquí nos interesamos más por el comportamiento circular de los elementos nutritivos que por la corriente en un solo sentido de la energía. El supuesto clásico ha sido que las bacterias y los hongos son los principales agentes en la regeneración de los elementos nutritivos, porque la vía de renovación de ciclo II de la figura 4-11 es sin duda dominante en los suelos de la zona templada, donde el proceso de regeneración ha sido más estudiado que en otra parte alguna. Sin embargo, en

relación con el mar, Rittenberg (1963) y Johannes (1968) han puesto dicho supuesto en entredicho. Rittenberg señaló que la importancia de las bacterias en la regeneración de los elementos nutritivos en el mar nunca había sido demostrada, mientras que Johannes postula, por su parte, que, en la columna de agua, la regeneración del nitrógeno y el fósforo, al menos, resulta en primer lugar de la excreción animal, tal como se muestra en la vía I de renovación de ciclo de la figura 4-11. Las excreciones de animales muy pequeños, o "microzooplancton", que son demasiado pequeñas para ser recogidas con las redes de plancton (y pasaron inadvertidas, en consecuencia, en los estudios anteriores de las comunidades marinas), parecen ser especialmente importantes (Johannes, 1964). Mediciones recientes de la velocidad de renovación indican que el zooplancton en general (los herbívoros y los carnívoros de la fig. 4-11) liberan en el curso de su vida muchas veces la cantidad de materiales solubles que estarían presentes para la descomposición microbiana después de su muerte (Harris, 1959; Rigler, 1961; Pomeroy y col., 1963, y muchos otros). Dichas excreciones comprenden compuestos inorgánicos y orgánicos disueltos de fósforo y nitrógeno (y, por supuesto,  $\text{CO}_2$ ), que son directamente utilizables por los productores, sin necesidad de desintegración ulterior alguna por las bacterias. Cabe presumir, que otros elementos nutritivos vitales se regeneran también en esta forma, pese a que no se hayan efectuado estudios cuantitativos al respecto. En resumen, allí donde los productores están limitados al fitoplancton de la columna de agua, como en los ecosistemas de agua profunda, cabe esperar que predomine la vía de renovación de ciclo I, lo que explicará acaso por qué los biólogos han encontrado por regla general que las poblaciones bacterianas eran muy bajas en el agua de mar. Hay que confesar, sin embargo, que los métodos para establecer el "censo" de las bacterias y comprobar sus actividades en la naturaleza son aún muy primitivos y faltos de precisión cuantitativa. En otros ecosistemas, la importancia de esta vía debería ser proporcional a la importancia de la cadena de alimentos de pasto. Puesto que los animales (esto es, los fagótrofos, en contraste con los saprótrofos) podrán ser así desintegradores y regeneradores de elementos nutritivos importantes, el término "desintegrador", sinónimo anteriormente de las bacterias y los hongos saprofágicos, ne-





posibilidad de renovación del ciclo está indicada por la vía de la "autólisis" en la fig. 4-11. En los medios acuáticos o húmedos, especialmente allí donde los cuerpos o las partículas muertas son pequeños (exponiendo así una relación de superficie a volumen grande), de 25 a 75 por 100 de los elementos nutritivos podrán ser liberados acaso por autólisis antes de que empiece el ataque microbiano, según el resumen de la literatura por Johannes (1968). Podríamos ciertamente considerar la autólisis como una *cuarta vía principal de renovación de ciclo*, esto es, una vía que no implica energía metabólica. Según se destacó ya

en el capítulo 3 (fig. 3-17, C), la labor de renovación de ciclo realizada por medios mecánicos o físicos puede proporcionar un subsidio de energía al sistema conjunto. Al diseñar sistemas de disposición de materiales de desecho, el hombre considera a menudo provechoso proporcionar un suministro de energía mecánica para pulverizar la materia orgánica y acelerar así su descomposición. La desintegración física por la actividad de grandes animales es también de indudable importancia en la liberación de elementos nutritivos de grandes pedazos resistentes de detritus, como las hojas o las ramas.

## Capítulo 5

# Principios relativos a los factores limitativos

### 1. "LEY" DEL MINIMO, DE LIEBIG

#### Enunciado

Para producirse y prosperar en una situación determinada, el organismo ha de tener materiales esenciales que son necesarios para el desarrollo y la reproducción. Estos requisitos básicos varían con las especies y con las situaciones. En condiciones de "estado constante", el material esencial disponible en cantidades que más se aproximen al mínimo crítico necesario propenderá a ser el material limitativo. Esta "ley" del mínimo es menos aplicable en condiciones de "estado transitorio", en que las cantidades de muchos de los elementos constitutivos, y por consiguiente sus efectos, cambian rápidamente.

#### Explicación

La idea de que un organismo no es más fuerte que el eslabón más débil de su cadena ecológica de requisitos fue expresada claramen-

te antes que nadie por Justus Liebig, en 1840. Liebig fue un precursor en el estudio de los efectos de diversos factores sobre el desarrollo de las plantas. Encontró, como lo hacen los agricultores actualmente, que el rendimiento de los cultivos estaba limitado a menudo no por elementos nutritivos necesitados en grandes cantidades, como el bióxido de carbono y el agua, puesto que éstos eran a menudo abundantes en el medio, sino por alguna materia prima, como el boro, por ejemplo, necesitado en cantidades diminutas pero muy raro en la tierra. Su formulación de que el "desarrollo de una planta depende de la cantidad de alimento que le es presentado en cantidad mínima", se ha llegado a conocer como "ley" del mínimo, de Liebig. Muchos autores (véase Taylor, 1934, por ejemplo) han ampliado el enunciado para incluir factores distintos de los alimenticios (temperatura, por ej.), así como también el elemento tiempo. Para evitar confusiones, parece más indicado restringir el concepto del mínimo a los materiales químicos (oxígeno, fósforo, etc.) necesarios para

el desarrollo fisiológico y la reproducción, de acuerdo con su sentido inicial, incluyendo los demás factores y el efecto limitativo del máximo en la "ley" de la tolerancia. En esta forma, los dos conceptos pueden juntarse en un principio amplio de los factores limitativos, tal como se esboza más abajo. De este modo, la "ley" del mínimo no es más que un aspecto del concepto de los factores limitativos, que no es otra cosa, a su vez, que un aspecto del control de los organismos por el medio ambiente.

Estudios extensos desde los tiempos de Liebig han revelado que, para que resulte útil en la práctica deberían añadirse al concepto dos principios subsidiarios. El primero es la restricción en el sentido de que la ley de Liebig es *sólo aplicable estrictamente en condiciones de estado estable*, esto es, cuando las entradas de energía y materiales compensan las salidas. Para ilustrarlo, recordemos lo que sigue, del capítulo 3 (pág. 61):

Por ejemplo, supongamos que el bióxido de carbono era el factor limitativo principal en un lago y que, por consiguiente, la productividad estaba en equilibrio con la proporción de bióxido de carbono proveniente de la descomposición de materia orgánica. Hemos de suponer que la luz, el nitrógeno, el fósforo, etc., se hallaban disponibles en cantidad superior a la necesaria, en este equilibrio de estado constante (y no eran, por consiguiente, factores limitativos en dicho momento). Si una tormenta acontecía llevar al lago más bióxido de carbono, la velocidad de la producción variaría y dependería también de otros factores. Mientras la velocidad cambia, no se da estado constante, en el lago, ni existe elemento constitutivo mínimo alguno, sino que, antes bien, la reacción depende de la concentración de *todos* los elementos constitutivos presentes, la que, en este periodo transitorio, difiere de la velocidad a la que el menos abundante de ellos va siendo añadido. La intensidad de producción cambiaría rápidamente, en estas condiciones, a medida que los diversos elementos constitutivos se fueran agotando, hasta que alguno de ellos, tal vez el bióxido de carbono, se hiciera limitativo y el sistema del lago volviera a funcionar a la intensidad regida por la ley del mínimo.

El ejemplo del bióxido de carbono es particularmente interesante en presencia de las controversias corrientes en la literatura relativa a la contaminación del agua, acerca de si en el agua dulce es el principal factor limitativo y, por consiguiente, el elemento nutritivo capital en el proceso de la eutroficación cultural

(véase Kuentzel, 1969), el carbono o el fósforo. Puesto que la eutroficación cultural suele producir un estado altamente "inestable", que implica fuertes oscilaciones (esto es, abundantes floraciones de algas seguidas de marchitamiento que, al liberar elementos nutritivos, pone a su vez en marcha otra floración), resulta que la discusión acerca de "el uno o el otro" perderá mucho de su significado, porque es el caso que el fósforo, el nitrógeno, el bióxido de carbono y muchos otros elementos constitutivos podrán eventualmente reemplazarse rápidamente uno a otro, como factores limitativos, en el curso de las oscilaciones transitorias. Por consiguiente, no existe base teórica alguna, en estas condiciones de estado transitorio, en favor de cualquiera hipótesis de "un solo factor". La estrategia del control de la contaminación destinada a prevenir la eutroficación ha de comprender la reducción de la entrada *tanto* de la materia orgánica (que produce CO<sub>2</sub> y, probablemente, elementos orgánicos que fomentan el desarrollo) *como* de los elementos nutritivos minerales, que se necesitan asimismo para intensidades cancerosas de producción.

La segunda concentración importante es la del *factor de interacción*. Así, por ejemplo, la alta concentración o la disponibilidad de una sustancia o la acción de algún otro factor distinto de aquel del mínimo podrá modificar acaso la intensidad de utilización de éste. En ocasiones, los organismos son capaces de substituir, al menos en parte, una sustancia química deficiente en el medio por otra estrechamente emparentada. Así, por ejemplo, allí donde el estroncio es abundante, los moluscos son capaces de substituir parcialmente en sus conchas el calcio por aquél. Se ha comprobado que algunas plantas requieren menos cinc cuando crecen en la sombra que cuando lo hacen en plena luz del sol; así, pues, una cantidad determinada de cinc en el suelo sería menos limitativa para las plantas a la sombra que, en las mismas condiciones, para las que crecen a la luz del sol.

## 2. "LEY" DE LA TOLERANCIA DE SHELFORD

### Enunciado

La existencia y la prosperidad de un organismo dependen del carácter completo de un conjunto de condiciones. La ausencia o el desmedro de un organismo podrán ser debidos a

la deficiencia o al exceso cualitativos o cuantitativos con respecto a uno cualquiera de diversos factores que se acercarán tal vez a los límites de tolerancia del organismo en cuestión.

### Explicación

No sólo la exigüidad de algo podrá constituir un factor limitativo, como lo propuso Liebig, sino también el exceso de algo, como en el caso de factores como sol, luz y agua. Así, pues, tienen los organismos un máximo y un mínimo ecológicos, con un margen entre uno y otro que representa los *límites de tolerancia*. La idea del efecto limitativo del máximo, tanto como el del mínimo, fue incorporada a la "ley" de tolerancia por V. E. Shelford en 1913. Desde más o menos 1910, mucho se ha estudiado la "ecología de la tolerancia", de modo que se conocen actualmente los límites dentro de cuyo margen diversas plantas y animales pueden existir. Son particularmente útiles las que se designan como "pruebas de tensión", llevadas a cabo en el laboratorio o en el campo, en que los organismos son sometidos a una serie sucesiva de experimentos (véase Hart, 1952). Este método fisiológico nos ha ayudado a comprender la distribución de los organismos en la naturaleza; sin embargo, debemos apresurarnos a añadir que esto no es más que una faceta de la cuestión. En efecto, podrá ocurrir que todos los requisitos físicos estén perfectamente dentro de los límites de tolerancia de un organismo y que éste no prospere, con todo, como resultado de relaciones biológicas recíprocas. Tal como se indicará en una serie de ejemplos que seguirán, los estudios del ecosistema intacto han de ir acompañados de estudios de laboratorio, los cuales aíslan necesariamente a los individuos con respecto a sus poblaciones y comunidades respectivas.

Algunos principios subsidiarios de la "ley" de tolerancia pueden enunciarse como sigue:

1) Los organismos pueden tener acaso un amplio margen de tolerancia para un factor, y un margen angosto, en cambio, para otro.

2) Los organismos con márgenes amplios de tolerancia para todos los factores son los que tienen más probabilidades de estar extensamente distribuidos.

3) Cuando las condiciones no son óptimas para una especie con respecto a un determinado factor ecológico, los límites de tolerancia podrán acaso reducirse con relación a otros fac-

tores ecológicos. Por ejemplo, Penman (1956) informa que cuando el nitrógeno del suelo es limitativo, la resistencia de la hierba a la sequía se reduce. En otros términos, encontró que se requería más agua para prevenir el marchitamiento con niveles bajos de nitrógeno que con niveles altos.

4. Con mucha frecuencia se descubre que los organismos no viven efectivamente, en la naturaleza, en las condiciones óptimas (averiguadas experimentalmente) con respecto a algún factor físico particular. En tales casos se encuentra que algún otro factor, o algunos, poseen mayor importancia. Algunas orquídeas tropicales, por ejemplo, se desarrollan de hecho mejor en pleno sol que a la sombra, a condición que se las mantenga frescas (véase Went, 1957); en la naturaleza, en cambio, sólo crecen en la sombra, porque no pueden soportar el efecto caluroso de la luz solar directa. En muchos casos, acciones recíprocas entre la población (como competición, organismos rapaces, parásitos, etc.) impiden que los organismos se aprovechen de las condiciones físicas óptimas (como se verá en detalle en el cap. 8).

5. El periodo de la reproducción suele ser un periodo crítico en que los factores ambientales tienen más probabilidades de ser limitativos. Los límites de tolerancia suelen ser más angostos entonces para los individuos reproductores (semillas, huevos, embriones, retoños y larvas) que para los animales o las plantas adultas que no se reproducen. Así, por ejemplo, un ciprés adulto crecerá acaso en terreno alto y seco, o sumergido continuamente en agua, pero no puede reproducirse a menos que sea en un terreno húmedo, pero no inundado, donde los retoños puedan desarrollarse. Los cangrejos azules adultos, por otra parte, así como muchos otros animales marinos, toleran el agua salobre o agua dulce con un alto contenido de cloruro, de modo que algunos de sus individuos se encuentran en ocasiones a cierta distancia río arriba. Pero sus larvas, en cambio, no pueden vivir en dichas aguas y, por consiguiente, la especie no puede reproducirse en el ambiente del río ni se establece nunca en éste con carácter permanente. La extensión geográfica de las aves de caza la decide a menudo el efecto del clima sobre los huevos o las crías, más bien que sobre los adultos.

Para expresar los grados relativos de tolerancia se ha generalizado en ecología el empleo de una serie de términos que se sirven

de los prefijos "esteno", que significa angosto, y "euri", que tiene el significado de amplio.

Así, por ejemplo,

- estenotermal — euritermal se refiere a la temperatura
- estenohídrico — eurihídrico se refiere al agua
- estenohalino — eurihalino se refiere a la salinidad
- estenofágico — eurifágico se refiere a los alimentos
- estenoecio — euriecio se refiere a la elección del hábitat.

A título de ejemplo, comparemos las condiciones en que se producirán y empollarán huevos de la trucha de arroyo (*Salvelinus*) y los de la rana leopardo (*Rana pipiens*). Los huevos de la trucha se desarrollan entre los 0° y los 12°C, con una temperatura óptima alrededor de 4°C. Los de la rana, por su parte se desarrollan entre los 0° y los 30°C, con una temperatura óptima alrededor de 22°C. Así, pues, los huevos de la trucha son estenotermales, tolerantes de baja temperatura, frente a los de la rana, que son euritermales y toleran temperaturas tanto altas como bajas. Las truchas en general, tanto los huevos como los adultos, son relativamente estenotermales, aunque algunas especies son más euritermales que la trucha de arroyo. Y en forma análoga difieren también, por supuesto, las especies de las ranas. Estos conceptos y el empleo de los términos en relación con la temperatura se ilustran en la figura 5-1. En cierto modo, el desarrollo de límites angostos de tolerancia podría considerarse como una forma de especialización, tal como se examinó en el capítulo sobre el ecosistema, que se traduce en una mayor eficiencia a expensas de la adaptabilidad, y con-

tribuye a una diversidad aumentada en la comunidad conjunta (véase sec. 5, cap. 6).

*Trematomus bernacchi*, pez del Antártico, y el pez del desierto *Cyprinodon macularius* presentan un contraste extremo en cuanto a los límites de tolerancia en relación con los ambientes muy distintos en que viven. En efecto, el pez del Antártico tiene un límite de tolerancia de temperatura de menos de 4°C, en el margen de -2° a +2°, y está así adaptado al frío de modo sumamente estenotérmico. Al subir la temperatura del agua a 0°, la intensidad del metabolismo aumenta, pero decrece, luego, a medida que la temperatura del agua va aumentando hasta +1.9°, en que el pez se queda inmóvil, postrado por el calor (véase Wohlschlag, 1960). En contraste, el pez del desierto es euritérmico y también eurialino y tolera temperaturas entre los 10° y los 40°C, así como salinidades que van desde el agua dulce hasta una salinidad mayor que la del agua de mar. Por supuesto, la actividad ecológica no es la misma en todo este margen, sino que la conversión del alimento, por ejemplo, es máxima a 20°C y 15 por 100 de salinidad.

La compensación de los factores y los ecotipos

Según lo hemos subrayado ya reiteradamente en este libro, los organismos no son simplemente "esclavos" del medio físico, sino que se adaptan ellos mismos y modifican dicho medio, de modo que resulten reducidos los efectos limitativos de temperatura, luz, agua y otras condiciones físicas de existencia. Semejante *compensación de los factores* es particularmente eficaz al nivel de organización de la

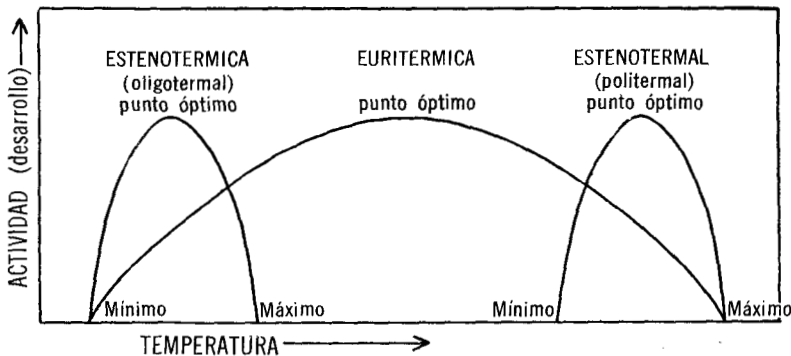


FIG. 5-1. Comparación de los límites relativos de tolerancia de organismos estenotérmicos y euritérmicos. Para una especie estenotérmica las mínima, óptima y máxima, quedan bastante cerca una de otra, de modo que una pequeña diferencia de temperatura, que en una especie euritérmica tendría poco efecto, podría resultar acaso peligrosa. Obsérvese que los organismos estenotérmicos parecen tolerar temperaturas bajas (oligotérmicos), altas (politérmicos) e intermedias. (Según Ruttner, 1953.)

comunidad, pero se produce también en el seno de la especie. Las especies de gran extensión geográfica desarrollan casi siempre poblaciones localmente adaptadas, que se designan como *ecotipos* y poseen grados óptimos y límites de tolerancia adaptados a las condiciones del lugar. La compensación siguiendo gradientes de temperatura, luz u otros factores podrá producir subespecies genéticas (con o sin manifestaciones morfológicas) o simplemente aclimatación fisiológica. Los trasplantes recíprocos proporcionan un método conveniente para averiguar hasta qué punto interviene la fijación genética en los ecotipos. McMillan (1956), por ejemplo, encontró que las hierbas de pradera de la misma especie (y en cuanto a todos los aspectos idénticas) que eran trasplantadas a jardines experimentales de diversas partes de su esfera de actividad respondían a la luz de modo muy distinto. En cada caso, los tiempos de desarrollo y reproducción estaban adaptados al área de donde las hierbas procedían, y la conducta de desarrollo adaptado persistía al trasplantarse aquéllas. La posibilidad de fijación genética en cepas locales se ha pasado a menudo por alto en la ecología aplicada, y podrá ocurrir que la repoblación o el trasplante de animales y plantas fracasen por haberse utilizado individuos de regiones remotas, en lugar de elementos localmente adaptados. La compensación de factor según gradientes local o estacionales podrá producir también subespecies genéticas, pero va acompañada a menudo de ajustes fisiológicos en las funciones de los órganos o de cambios en las relaciones entre enzima y substrato al nivel celular. Somero (1969) señala, por ejemplo, que una compensación inmediata de la temperatura es favorecida por una relación inversa entre la temperatura y la afinidad de enzima y substrato, en tanto que la adaptación evolutiva a largo plazo presenta más probabilidades de implicar cambios en la afinidad enzima-substrato misma. Los animales, especialmente los mayores, con facultades de movimiento bien desarrolladas, compensan mediante una conducta adaptada que evita los extremos en los gradientes ambientales locales. Se citan ejemplos de semejante regulación de conducta (que puede ser exactamente tan eficaz como la regulación fisiológica interna) en el capítulo 8, sección 8.

Al nivel de la comunidad, la compensación de factores se efectúa las más de las veces mediante reemplazo de especies en el gradiente

del medio. Toda vez que se describirán muchos ejemplos de esto en la parte segunda de este texto, no necesitamos citar más aquí que un solo ejemplo. En las aguas litorales, los copépodos del género *Acartia* son a menudo formas dominantes en el zooplancton. Por regla general, las especies presentes en el invierno son reemplazadas en verano por otras especies que están más especialmente adaptadas a temperaturas más altas (véase Hedgepeth, 1966).

La figura 5-2 ilustra dos casos de compensación de temperatura, uno al nivel de la especie y el otro al nivel de la comunidad. Como puede verse en la figura 5-2, *A*, el aguamar del norte nada más activamente a temperaturas más bajas, las que inhibirían por completo, en cambio, los individuos de las poblaciones meridionales. Las dos poblaciones están adaptadas a nadar aproximadamente a la misma velocidad, y las dos funcionan, en una extensión notable, independientemente de variaciones de temperatura en sus medios respectivos. En la figura 5-2, *B*, vemos que la velocidad de respiración de la comunidad entera resulta menos afectada por la temperatura en un microcosmo equilibrado que la de una especie determinada (*Daphnia*). En la comunidad, muchas especies de respuestas óptimas distintas a la temperatura desarrollan ajustes y aclimataciones recíprocos que permiten al conjunto compensar las altas y bajas en materia de temperatura. En el ejemplo reproducido (fig. 5-2, *B*) temperaturas de 8 a 10°C arriba o abajo de la temperatura a la que el microorganismo estaba aclimatado se tradujeron en un ligero descenso en la respiración; sin embargo, el efecto era negligible en comparación con el efecto de más del doble de este margen de temperatura en *Daphnia*. Por regla general, pues, las curvas de temperatura de la intensidad metabólica serán más planas para los ecosistemas que para las especies, lo que constituye otro ejemplo de la homeostasia de la comunidad.

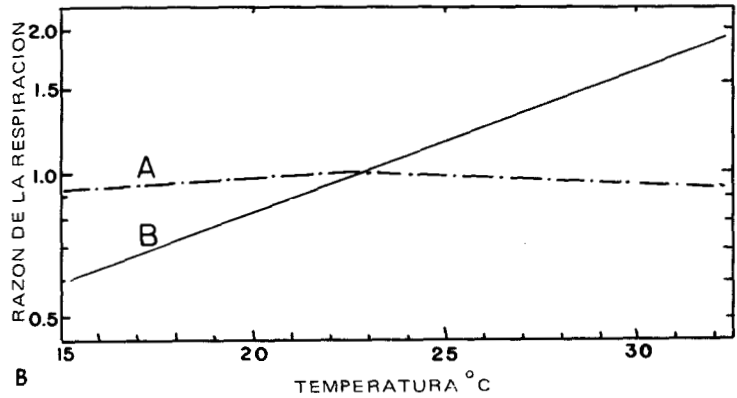
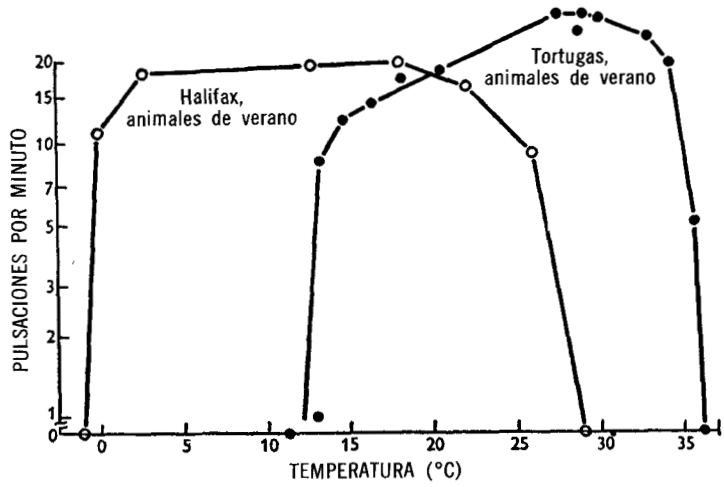
Véase un resumen de la base fisiológica para la compensación de factores en Bullock (1955), Fry (1958) y Prosser (1967).

### 3. CONCEPTO COMBINADO DE LOS FACTORES LIMITATIVOS

#### Enunciado

La presencia y el éxito de un organismo o de un grupo de organismos dependen de un conjunto de condiciones. Toda condición que

FIG. 5-2. Compensación de temperatura a los niveles de la especie y de la comunidad. A, La relación entre la temperatura y el movimiento natatorio en individuos septentrionales (Halifax) y meridionales (Tortugas) de la misma especie de aguamar, *Aurelia aurita*. Las temperaturas de los hábitats eran 14° y 29°C respectivamente. Obsérvese que cada población está aclimatada para nadar a una velocidad máxima a la temperatura de su medio local. La forma adaptada al frío muestra un grado particularmente alto de independencia con respecto a la temperatura. (De Bullock, 1955, según Mayer.) B, Efecto de la temperatura sobre la respiración de A, comunidad equilibrada de microcosmo de laboratorio, y de B, componente singular de una especie, *Daphnia* (pequeño crustáceo, véase figura 11-7). El cambio relativo en la velocidad de producción de CO<sub>2</sub> está representando como curva de la razón de la velocidad a 23°C, temperatura a la que se adaptó el microcosmo. (Reproducido de Beyers, 1962.)



se aproxima a los límites de tolerancia o los rebasa se designa como una condición limitativa o como un factor limitativo.

**Explicación**

Combinando la idea del mínimo y el concepto de los límites de tolerancia llegamos al concepto más útil y general de los factores limitativos. Así, por ejemplo, los organismos están regidos en la naturaleza: 1) por la cantidad y la variabilidad de materiales de los que existe un requisito mínimo y por los factores físicos que son críticos, y 2) por los límites de tolerancia de los organismos mismos a éstos y otros componentes del medio.

La utilidad principal del concepto de los factores limitativos reside en el hecho de que proporciona al ecólogo una "cuña de entrada" al estudio de situaciones complejas. Las relaciones ambientales de los organismos propen-

den a ser complejas, de modo que es una suerte que no todos los factores posibles sean de igual importancia en una situación determinada o en relación con un organismo determinado. Algunas hebras de la cuerda que guían al organismo son más débiles que las otras. En el estudio de una situación particular, el ecólogo puede por lo regular descubrir los eslabones probablemente débiles y centrar su atención, al menos para empezar, en las condiciones ambientales que tienen mayores probabilidades de ser críticas o "limitativas". Si un organismo posee un amplio límite de tolerancia con respecto a un factor que sea relativamente constante y se encuentre en el medio en cantidad moderada, no es fácil que este factor sea limitativo. E inversamente, si se sabe que un organismo posee límites estrictos de tolerancia con respecto a un factor que es también variable en el medio, entonces hay que prestar a este factor una atención cuidadosa, puesto que podría ser li-

mitativo. Por ejemplo, el oxígeno es tan abundante, constante y de fácil acceso en el medio terrestre, que rara vez es limitativo para los organismos terrícolas excepto los parásitos o los que viven en el suelo o a grandes alturas. Por otra parte, el oxígeno es relativamente raro y a menudo sumamente variable en el agua, con lo que constituye a menudo un importante factor limitativo para los organismos acuáticos, especialmente los animales. Por consiguiente, el ecólogo acuático tiene listo su aparato para la averiguación del oxígeno y toma mediciones como uno de sus métodos en el estudio de una situación desconocida. El ecólogo terrestre, en cambio, sólo necesitará medir el oxígeno con menor frecuencia, pese a que esto constituya un requisito fisiológico tan vital en la tierra como en el agua.

Para resumir, pues, la atención primera y principal deberá dedicarse a los factores que son "funcionalmente significativos" para el organismo en algún momento de su ciclo vital. Es particularmente importante que el ecólogo principiante se percate de que el objeto del análisis del medio no está en establecer largas listas indiscriminadas de "factores" posibles, sino más bien en conseguir los siguientes objetivos, más significativos, a saber: 1) descubrir, por medio de observación, análisis y experimento, cuáles factores son "funcionalmente significativos", y 2) averiguar cómo estos factores producen sus efectos sobre el individuo, la población o la comunidad en su caso. Véase en la figura 12-5 un ejemplo de modelo predictivo basado en la selección de unos pocos factores funcionalmente significativos.

Como puede verse en la figura 5-3, Fry (1947) ha presentado un modelo gráfico que resume el principio general de los factores limitativos. Este diagrama pone de relieve el punto importante de que el margen real de tolerancia es casi siempre más angosto en la naturaleza (como lo muestran las líneas en la figura) que el margen potencial de actividad (las líneas punteadas de la figura), como el que podría indicarse observando respuestas de conducta a plazo breve, por ejemplo, en el laboratorio. Por regla general, factores accesorios (el factor de acción recíproca anteriormente mencionado) y el costo metabólico de la regulación fisiológica en condiciones extremas reducen los límites de tolerancia tanto hacia arriba como hacia abajo. Según puede verse en la figura 5-3, tanto el ámbito (la dimensión horizontal) como el margen (la di-

mensión vertical) de la actividad metabólica resultarán acaso reducidos por dichas acciones recíprocas. Además, el grado óptimo podrá verse desplazado hacia la izquierda. Así, pues, los límites de tolerancia del pez a la contaminación térmica no podrán averiguarse observando simplemente la supervivencia en un tanque. En efecto, si un pez ha de dedicar toda su energía metabólica a la adaptación fisiológica, no tendrá energía suficiente para conseguir alimento y para las actividades de reproducción que se necesitan para la supervivencia en la naturaleza. La adaptación se va haciendo cada vez más costosa, pues, en términos de energía, a medida que se producen condiciones extremas. Y todo aquello que reduce este costo libera energía que puede utilizarse para el desarrollo o la reproducción o para una actividad aumentada de otras clases (véase el concepto de la energía como subsidio o carga, en los caps. 3 y 16).

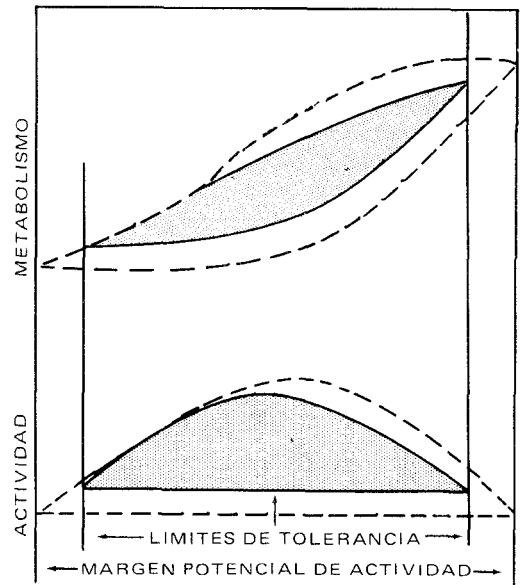


FIG. 5-3. Modelo que resume los principios de los factores limitativos. Las intensidades potenciales superior e inferior (basal) del metabolismo y el margen potencial de actividad están indicados por las líneas punteadas, en tanto que los márgenes reales de metabolismo o actividad lo están por las líneas continuas que delimitan áreas sombreadas, que representan los límites reducidos de tolerancia resultantes: 1) del costo de la regulación fisiológica, que eleva la intensidad mínima (o basal) del metabolismo, y 2) de los factores accesorios del medio, que bajan la capacidad superior de metabolismo, especialmente en los límites superiores de tolerancia. (Reproducido de F. E. J. Fry, 1947.)

## Ejemplos

Varios ejemplos servirán para ilustrar tanto la importancia del concepto de los factores limitativos como de las limitaciones del propio concepto.

1. A medida que uno avanza en automóvil por las anchas carreteras de América del Norte desde el Río Mississippi hasta las Rocosas de Colorado, la precipitación pluvial decrece gradualmente de este a oeste. El agua se convierte en el máximo factor limitativo y en el más importante para las plantas, los animales y el hombre. Los árboles ceden el paso a las praderas a medida que la cantidad de agua disponible va quedando por debajo de los límites de tolerancia de los bosques. Y en forma análoga, con la aridez creciente, la hierba grande va cediendo el paso a especies más pequeñas (véase pág. 2). Así, por ejemplo, una precipitación pluvial anual de 40 cm está por debajo del límite necesario para la pequeña hierba del tallo azul *Andropogon scoparius*, pero es apropiada, en cambio, para la grama *Bouteloua gracilis*. Sin embargo, en determinadas condiciones que aumentan la disponibilidad de agua para la planta, la hierba de tallo azul es capaz de sobrevivir y de competir localmente en regiones de 40 cm de precipitación (Rübel, 1935).

2. Los ecosistemas que se desarrollan en formaciones geológicas poco comunes proporcionan a menudo lugares instructivos para el análisis de los factores limitativos, ya que podrá ocurrir que uno o varios de los elementos químicos importantes sea sumamente escaso o extraordinariamente abundante. Una situación de esta clase la proporcionan los terrenos de serpentina (derivados de piedras de silicato ferromagnésico), en los que escasean los elementos nutritivos principales (Ca, P, N), pero abundan el magnesio, el cromo y el níquel, con concentraciones de estos dos últimos que se aproximan a niveles tóxicos para los organismos. La vegetación que crece en tales terrenos presenta un aspecto desmedrado que contrasta vivamente con la vegetación adyacente en terrenos de otra composición y comprende una flora poco común, con muchas especies endémicas (véase el simposio dirigido por Whittaker, 1954). Al tratar de aislar los factores limitativos importantes, Tadros (1957) practicó experimentos con dos especies de arbustos del género *Emmeranthe*, confinada una de ellas a las tierras de serpentina del oeste de

EE.UU., en tanto que la otra nunca se encuentra en tales terrenos. Se encontró con que la especie no serpentina no crecía en terrenos de serpentina, pero que la otra, en cambio, podía crecer perfectamente bien en tierra normal de jardín, a condición que se la esterilizara previamente, indicando que está confinada a dicho terreno peculiar a causa de su incapacidad para tolerar competición biótica de alguna clase. Véase una comparación de la función del ecosistema en suelos de serpentina y en otros que no lo son, en McNaughton, 1968 (véase también el cap. 9). El papel que desempeñan las limitaciones del suelo en el desarrollo de la comunidad se estudia en el capítulo 9, sección 2 (véanse especialmente las figs. 9-6 y 9-7).

3. Great South Bay, en Long Island Sound, Nueva York, proporciona un ejemplo impresionante de cómo el exceso de una cosa buena puede cambiar un ecosistema por completo, en detrimento, en este caso, de los intereses del hombre (recuérdese, del cap. 2, que "el exceso de una cosa buena" está llamado a convertirse en un problema general para la humanidad; véase también sec. 3, cap. 9). Este relato, que podría llevar el título de "Los patos contra las ostras", ha sido bien comprobado, y las relaciones de causa y efecto que implica han sido verificadas experimentalmente (Ryther, 1954). El establecimiento de grandes criaderos de patos a lo largo de los ríos tributarios que desembocan en la bahía se tradujo en una fertilización excesiva de las aguas por el estiércol de pato y en un aumento, en consecuencia, de la densidad del fitoplancton. La baja intensidad de circulación de la bahía permitió que los elementos nutritivos se acumularan, en lugar de ser arrastrados hacia el mar. El aumento de productividad primaria podría haber sido beneficioso, a no ser por el hecho de que la forma orgánica del alimento añadido y el bajo valor de la proporción de nitrógeno y fósforo produjeron un cambio completo en la clase de los productores; en efecto, el fitoplancton normalmente mezclado del área, que constaba de diatomeas, flagelados verdes y dinoflagelados fue reemplazado casi por completo por unos flagelados verdes muy pequeños y poco conocidos, de los géneros *Nannochloris* y *Stichococcus*. (La especie más común era tan poco conocida de los botánicos marinos, que hubo de ser descrita como una especie nueva.) Las famosas ostras "punto azul", que durante años habían pros-



perado con una dieta del fitoplancton normal y servían de base a una industria floreciente, no fueron capaces de servirse como alimento de los elementos nuevos y fueron desapareciendo, en consecuencia, gradualmente; se encontraron ostras muertas de hambre, con el intestino lleno de flagelados verdes no digeridos. Otros crustáceos fueron eliminados asimismo, y todos los intentos para volver a introducirlos han fracasado. Los experimentos de cultivos revelaron que los flagelados verdes prosperan bien cuando el nitrógeno está en forma de urea, ácido úrico y amoníaco, en tanto que la diatomea *Nitzschia*, fitoplancton "normal", requiere nitrógeno inorgánico (nitrato). Era obvio que los flagelados podían cerrar por "corto circuito" el ciclo del nitrógeno, es decir, no necesitaban esperar que la materia orgánica fuera reducida a nitrato (véase cap. 4, sec. 7, fig. 4-11). Este caso constituye tal vez un magnífico ejemplo de cómo un "especialista" que normalmente es raro en el medio fluctuante habitual "se impone" al establecerse condiciones inusitadas.

Este ejemplo ilustra también la experiencia corriente entre biólogos de laboratorio (en la que se vuelve a insistir en el cap. 19), quienes encuentran que las especies comunes de carácter incontaminado son a menudo difíciles de cultivar en el laboratorio en condiciones de temperatura constante y medios enriquecidos, porque están adaptadas a lo contrario, esto es, a elementos nutritivos de bajo valor y condiciones variables. Por otra parte, las especies de "hierba", normalmente raras o transitorias en la naturaleza, son fáciles de cultivar, porque son estenotróficas y prosperan en condiciones enriquecidas (es decir, "contaminadas"). Un buen ejemplo de estas especies de hierba es *Chlorella*, el alga muy vigilada actualmente con miras a los viajes espaciales y a la solución del problema mundial de la alimentación del hombre (véase el cap. 20).

4. *Cordylophora caspa* es manifiestamente un ejemplo de organismo eurihalino que no vive de hecho en aguas de salinidad óptima para su desarrollo. Kinne (1956) ha efectuado un estudio detallado de esta especie de hidroide (celenterado) marino en condiciones de laboratorio de salinidad y temperatura controladas. Encontró que una salinidad de 16 partes por 1 000 es la que aseguraba el mejor desarrollo y, sin embargo, el organismo en cuestión nunca se encontraba en tal grado de salinidad al natural, sino siempre, antes bien,

a una salinidad mucho más baja. La razón de este hecho no se ha encontrado todavía.

En este punto será tal vez indicado comentar la importancia de combinar la observación y el análisis directos con los experimentos de laboratorio, toda vez que la ventaja de este método se desprende claramente de los tres ejemplos mencionados. En el caso del terreno de serpentina, por ejemplo, el análisis detallado sobre el terreno reveló alguno de los factores limitativos probables, pero la labor experimental puso de manifiesto una posibilidad que la observación directa no habría descubierto por sí sola. En el ejemplo de los patos y las ostras, los experimentos de laboratorio verificaron los hallazgos del análisis de campo; por supuesto, tampoco estos hallazgos podrían haberse logrado mediante el solo estudio de campo. Y en el caso del hidroide, finalmente, el método experimental reveló un grado de tolerancia que no habría cabido sospechar a partir de la observación directa; en este caso es obvio que ha de seguir a la experimentación el análisis de campo para llegar a comprender la situación natural. De hecho, parece probable que ninguna situación de la naturaleza podrá comprenderse realmente ya sea por la observación o por el experimento solos, toda vez que cada uno de estos métodos posee sus limitaciones obvias. En la preparación de biólogos ha imperado durante estos últimos 40 años una lamentable separación entre el laboratorio y el campo, con el resultado de que un grupo tendía a entrenarse por completo en los métodos de laboratorio (lo que despertaba poca apreciación o tolerancia para la labor del campo), en tanto que otro propendía a entrenarse con la misma limitación de criterio en las técnicas directas. Por supuesto, el ecólogo moderno se ha hecho especialmente importante en nuestra época, porque rompe esta barrera artificial y proporciona un terreno de acuerdo entre el bioquímico y el físico por una parte y el administrador de vastas extensiones de terreno de pasto, de bosque o de cultivos por la otra.

Incidentalmente, el estudio de una serie de situaciones en que los factores ambientales varían siguiendo un determinado gradiente constituye un buen método para decidir cuáles factores son realmente los factores limitativos (véase también el cap. 16). Podemos ser inducidos fácilmente en error o podemos adoptar una conclusión precipitada como consecuencia de una observación limitada a una sola situa-

ción. Los cazadores, pescadores, naturalistas aficionados y legos interesados en las complejidades de la naturaleza y que son a menudo observadores sagaces, cometen con demasiada frecuencia el error de "conclusiones precipitadas" acerca de los factores limitativos. Así, por ejemplo, un aficionado verá acaso un halieto cazar un pez o un halcón cazar una codorniz y llegará a la conclusión de que las aves de rapiña son los principales factores limitativos en relación con los peces y las codornices. En realidad, si la situación se estudia bien, suelen encontrarse factores más básicos, aunque menos espectaculares, que son más importantes que los grandes animales rapaces. Por desgracia, se desperdician mucho tiempo y dinero en combatir a los animales de rapiña sin que los factores realmente limitativos se descubran siquiera o sin que la situación mejore desde el punto de vista de un rendimiento aumentado.

5. A menudo, un buen modo de averiguar cuáles factores son limitativos para determinados organismos es el de estudiar su distribución y comportamiento en los bordes de sus ámbitos respectivos. Si aceptamos la aserción de Andrewartha y Birch (1954) en el sentido de que la distribución y la abundancia están regidas por los mismos factores, el estudio en los bordes de los respectivos campos de actividad debería resultar doblemente instructivo. Es el caso, sin embargo, que muchos ecólogos creen que factores muy distintos podrán acaso limitar la abundancia en el centro de las áreas y la distribución en los bordes, sobre todo desde que los geneticistas han observado que los individuos de las poblaciones marginales pueden tener dispositivos genéticos distintos de los de las poblaciones centrales (véase Carson, 1958). En todo caso, el método biogeográfico (véase el cap. 14) se hace particularmente importante cuando uno o varios factores experimentan un cambio repentino o pronunciado, proporcionando así un experimento natural que es a menudo superior al de laboratorio, porque los factores distintos del que está bajo control siguen variando en forma normal, en lugar de estar "controlados" de modo constante y anormal. Algunas aves que en los últimos 50 a 100 años han extendido sus respectivas áreas de actividad proporcionan otros ejemplos de experimentos fortuitos de campo que contribuyen a la averiguación de los factores limitativos. Por ejemplo, cuando algunas aves canoras como el petirrojo ameri-

cano (*Turdus migratorius*), el gorrión canoro (*Melospiza melodia*) y el reyezuelo doméstico (*Troglodytes aedon*) extendieron su área más hacia el sur, los análisis indicaron que la alteración de la vegetación por parte del hombre era la causa de ello y que, por consiguiente, la temperatura (u otros factores climáticos) no era el factor limitativo en cuanto al establecimiento del límite inferior en el área anterior (Odum y Burleigh, 1946; Odum y Johnston, 1951). En la mayoría de los casos, se produce un retraso apreciable entre el momento de un cambio generalizado y la ocupación efectiva de un nuevo territorio, porque se requiere algún tiempo para que se produzca un aumento de población. En cambio, una vez iniciada, la invasión tiene lugar, en ocasiones, en forma muy rápida y casi explosiva (véase Elton, 1958). Los estudios de ambientes extremos, como el Antártico o los manantiales termales, proporcionan indicaciones no sólo acerca de los límites de la adaptación fisiológica, sino también con relación al papel que desempeñará acaso la organización de la comunidad en cuanto a reducir los límites físicos. Por ejemplo, algunas moscas de los manantiales termales que no están particularmente bien adaptadas a las altas temperaturas viven en "microclimas" más frescos creados por la estera de algas que son tolerantes (véase el cap. 11).

#### Expresión cuantitativa de los factores limitativos

Para que un principio se establezca firmemente y se revele como útil en la práctica ha de resistir a fin de cuentas el análisis tanto cuantitativo como cualitativo. Klages (1942) ha desarrollado un método sencillo de averiguar las regiones óptimas para los cultivos agrícolas. Tiene en cuenta no sólo el rendimiento medio durante cierto número de años, sino también los coeficientes de variación de las cosechas. La región con el rendimiento medio más alto y el coeficiente de variación más bajo (y por consiguiente con la menor falla de cosechas) es la región óptima. Según puede verse en la figura 5-4, Wisconsin y Ohio se revelaron como los estados óptimos para la cebada, de conformidad con este método. Mientras los rendimientos son altos más al oeste, la variación fue mucho mayor, en cambio, debido a la inseguridad de la lluvia de un año a otro.

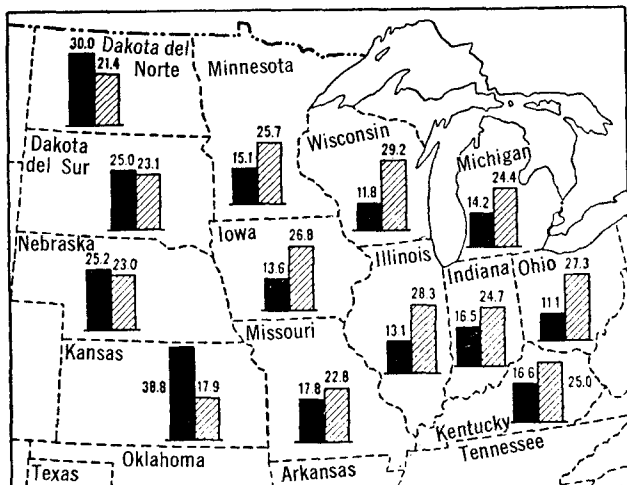


FIG. 5-4. Método para averiguar cuáles son las regiones óptimas para los cultivos agrícolas, comparando los rendimientos medios y la variabilidad de éstos de año en año. Las columnas rayadas indican los rendimientos medios en bushels por acre, y las columnas negras indican el coeficiente de variación en los rendimientos de cebada en los estados del valle superior del Mississippi. (Según Klages, 1942.)

Desde los tiempos de Liebig para acá, el método de empleo más generalizado para la averiguación de los factores limitativos ha sido el que podría designarse como el "experimento de enriquecimiento artificial". Esta amplia categoría comprende tanto los experimentos de fertilización "por tanteo", que nada tienen de cuantitativos y caracterizan el desarrollo temprano de la agricultura, como la eutrofización cultural no proyectada acerca de la cual hemos hablado ya, como otros experimentos más cuidadosamente dispuestos. Como ya se subrayó en la sección 1 de este capítulo, el problema con cualquier experimento de enriquecimiento es que crea un estado temporalmente transitorio o inestable, que podrá dificultar acaso la interpretación de los resultados. No obstante, si los conocimientos básicos del ecosistema son apropiados y si se consideran los factores accesorios, entonces el método del enriquecimiento podrá ser útil y cuantitativo. Los experimentos de Menzel y Ryther (1961) y de Menzel, Hulbert y Ryther (1963) pueden citarse como ejemplo. Estos investigadores estaban interesados en averiguar cuáles elementos nutritivos limitan la productividad del fitoplancton en el Mar de los Sargazos, que es una especie de "desierto marino". Sus experimentos pusieron de manifiesto la importancia del factor tiempo. En efecto, los experimentos que duraban respectivamente una hora, 24 horas y varios días daban a menudo resultados distintos, porque es el caso que la composición de las especies cambiaba en ocasiones durante los experimentos más prolongados, en respuesta al enriquecimiento. Se llegó

a la conclusión de que, si el objetivo está en averiguar qué es lo que limita las poblaciones originales, los experimentos no deberían durar más que el tiempo de generación o renovación de los organismos. Por otra parte, si el experimento es demasiado breve, las conclusiones podrán ser engañosas asimismo. Por ejemplo, el enriquecimiento en hierro produjo una absorción aumentada por el fitoplancton durante las primeras 24 horas, pero, con objeto de mantener la intensidad de producción aumentada por varios días, fue necesario aumentar asimismo el nitrógeno y el fósforo. Menzel y colaboradores concluyeron que el valor principal de los experimentos de enriquecimiento era el de averiguar cuáles poblaciones eran capaces de convertirse en otras más productoras en presencia de más elementos nutritivos.

Según lo hemos subrayado ya en este capítulo, es sumamente conveniente llevar a cabo experimentos en el campo (los experimentos descritos más arriba fueron llevados a cabo a bordo de un barco oceanográfico). Goldman (1962) ha descrito un método de estudiar factores nutritivos limitativos in situ, en columnas de agua aisladas por películas de polietileno. La importancia de esta clase de cercado de campo ya se mencionó en el capítulo 2.

#### 4. LAS CONDICIONES DE EXISTENCIA COMO FACTORES REGULADORES

##### Enunciado

La luz, la temperatura y el agua (la lluvia) son factores ambientales ecológicamente im-

portantes en la tierra; la luz, la temperatura y la salinidad son los "tres grandes" en el mar. En el agua dulce, otros factores, como el oxígeno, podrán revestir una importancia principal. En todos los medios, la naturaleza química y las velocidades de los ciclos de los elementos nutritivos minerales constituyen condiciones principales. Todas estas condiciones físicas de existencia podrán ser acaso no sólo factores limitativos en el sentido perjudicial, sino también factores reguladores beneficiosos, en el sentido de que la comunidad de organismos alcanza, en dichas condiciones, el grado máximo de homeostasia posible.

### Explicación y ejemplos

Los organismos no sólo se adaptan al ambiente físico en el sentido de tolerarlo, sino que "se sirven" de las periodicidades naturales del medio físico para reglamentar sus actividades y "programar" sus vidas de modo que puedan sacar provecho de las condiciones favorables. Si añadimos interacciones entre organismos y selección natural recíproca entre especies (coevolución, véase el cap. 9), la comunidad entera resulta programada para responder a ritmos estacionales y otros. La literatura biológica está llena de ejemplos de respuestas de adaptación. Por regla general, éstas se describen con referencia a un grupo particular de organismos (por ejemplo, *Environmental Control of Plant Growth*, editado por Evans, 1963) o en relación con algún hábitat determinado (por ejemplo, *Adaptations of Intertidal Organisms*, editado por Lent, 1969). El examen detallado de las adaptaciones reguladoras no entra en los límites de este texto, pero tal vez dos ejemplos bastarán para poner de manifiesto algunos aspectos de interés ecológico especial.

Uno de los datos más seguros mediante los cuales los organismos regulan sus actividades temporales en las zonas templadas es el de la duración del día o *fotoperiodo*. En contraste con otros factores más estacionales, la duración del día es siempre la misma en unas estación y localidad determinadas. La amplitud en los ciclos anuales aumenta con la latitud, lo que proporciona datos tanto latitudinales como estacionales. En Winnipeg, Canadá, el fotoperiodo máximo es de 16.5 horas (en junio), y el mínimo es de 8 horas (a fines de diciembre). En Miami, Florida, el margen es solamente de 13.5 a 10.5 horas. Se ha

mostrado que el fotoperiodo es el regulador cronométrico o el disparador que pone en marcha sucesiones fisiológicas que producen el desarrollo y el florecimiento de muchas plantas, así como la muda, la deposición de grasa, la migración y la cría en muchas aves y muchos mamíferos, y también el principio de la diapausa (fase de reposo) en los insectos. La fotoperiodicidad está asociada a lo que actualmente se conoce de modo muy generalizado como el *reloj biológico*. para crear un mecanismo de regulación temporal de gran versatilidad. Las dos teorías contrastantes acerca de los mecanismos de dicha asociación se mencionan brevemente en el capítulo 8. El largo del día actúa a través de un receptor sensible, como el ojo en animales o un pigmento especial en las hojas de la planta, que acciona a su vez uno o más sistemas adosados de hormonas y enzimas que producen la respuesta fisiológica o de comportamiento. No sabemos exactamente dónde la medición del tiempo tiene de hecho lugar en esta sucesión. Pese a que los vegetales y los animales superiores sean muy divergentes en cuanto a morfología, el enlace con la fotoperiodicidad ambiente es, con todo, muy similar en ambos.

Entre las plantas superiores, algunas especies florecen al alargarse el día y se las designa como plantas de día largo, en tanto que otras florecen en los días breves (de menos de 12 horas) y se las llama plantas de día corto. También los animales pueden responder, en forma análoga, a los días cortos o largos. En muchos organismos sensibles a la fotoperiodicidad, pero de ningún modo en todos, la regulación temporal puede alterarse por manipulación experimental o artificial del fotoperiodo. Como puede verse en la figura 5-5, un régimen de luz artificialmente acelerado puede llevar la trucha de arroyo a la cría algunos meses antes de tiempo. Los floristas logran a menudo obtener la floración de algunas especies alterando el fotoperiodo. En las aves migratorias hay un periodo de varios meses después de la migración de otoño en que aquéllas son refractarias a la estimulación fotoperiódica. Los días cortos de otoño son por lo visto necesarios para volver a "dar cuerda" al reloj biológico, en cierto modo, y preparar el sistema endocrino para la respuesta a los días largos. En cualquier momento después de fines de diciembre, un alargamiento artificial del día producirá la sucesión de muda, depósito de grasa, inquietud migratoria

y alargamiento de las gónadas, que normalmente tiene lugar en la primavera. La fisiología de esta respuesta en las aves se conoce ahora relativamente bien (véanse resúmenes de Farner, 1964, 1964a), pero no hay seguridad acerca de si la migración de otoño es producida por el estímulo directo de los días cortos o está regulada por el reloj biológico que fue puesto a la hora por los fotoperiodos largos de la primavera.

La fotoperiodicidad es notable en algunos insectos, porque proporciona una especie de "control del nacimiento". En efecto, los días de fines de la primavera y principio del verano estimulan el "cerebro" (de hecho, un ganglio del cordón nervioso) para producir una neurohormona que pone en marcha la producción de una diapausa o huevo de reposo, que no empollará hasta la primavera siguiente, por muy favorables que sean la temperatura, el alimento y las demás condiciones (véase Beck, 1960).

En esta forma, el aumento de la población es detenido antes que el suministro de alimento se haga crítico, más bien que después.

Se ha mostrado inclusive que el número de nódulos radiculares subterráneos fijadores del nitrógeno de las leguminosas (véase pág. 97, fig. 4-4) está controlado por el fotoperiodo que actúa a través de las hojas de la planta. Puesto que la bacteria fijadora del nitrógeno en los nódulos necesita energía alimenticia manufacturada por las hojas para realizar su labor, cuantas más luz y clorofila haya, tanto más alimento se le proporciona a la bacteria; así, pues, la coordinación máxima entre la planta

y sus socios microbianos se ve reforzada por el regulador fotoperiódico.

En violento contraste con el largo del día, la lluvia es sumamente difícil de anticipar en el desierto; sin embargo, las plantas anuales, que constituyen la mayor parte de las especies en muchas floras de desierto (véase capítulo 14), se sirven como regulador de este factor. Las semillas de muchas especies contienen un inhibidor de la germinación que ha de ser lavado por una cantidad mínima de precipitación pluvial (un centímetro, por ejemplo, o más), que proporcionará el agua necesaria para completar el ciclo vital de retorno a las semillas. Si estas semillas se ponen en suelo húmedo en el invernadero, no germinan, pero lo hacen rápidamente, en cambio, cuando se las trata con un rocío artificial de magnitud suficiente (véase Went, 1955). Las semillas podrán permanecer viables, en el suelo, por muchos años, "esperando", en cierto modo, la lluvia apropiada; esto explica por qué los desiertos "florecen", esto es, se cubren rápidamente de flores poco después de una precipitación pluvial.

Véanse resúmenes de la fotoperiodicidad en Evans, 1963; Salisbury, 1963; y Searle, 1965 (por lo que se refiere a las plantas), y Withrom, 1959 (referente a los animales).

##### 5. BREVE RESUMEN DE ALGUNOS FACTORES FISICOS IMPORTANTES CUAL FACTORES LIMITATIVOS

Tal como se ha subrayado ya reiteradamente en la exposición precedente, el concepto

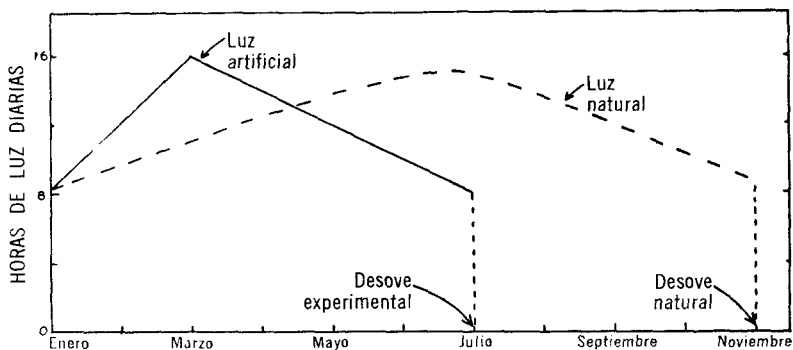


FIG. 5-5. Control de la estación de cría de la trucha de arroyo mediante manipulación artificial del fotoperiodo. La trucha, que normalmente cría en otoño, desova en verano si se aumenta artificialmente el largo del día en primavera y se reduce luego en el verano, para simular las condiciones del otoño. (Tomado de Hazard y Eddy, 1950.)

amplio de factores limitativos no se reduce a los factores físicos solamente, puesto que las relaciones biológicas recíprocas ("coacciones" o "factores biológicos") son exactamente tan importantes como aquéllos en el gobierno de la distribución y la abundancia de los organismos en la naturaleza. Sin embargo, las segundas se examinarán mejor en los capítulos subsiguientes que tratan de las poblaciones y las comunidades, de modo que podemos dedicar el presente a resumir, en esta sección, los aspectos físicos y químicos del medio ambiente. Exponer todo lo que se sabe al respecto requeriría un libro propio y cae fuera del objeto del presente esbozo de principios ecológicos. Por otra parte, si nos envolviéramos en los detalles, nos apartaríamos de nuestro objetivo consistente en obtener una visión general de la materia de estudio propia de la ecología. Por consiguiente, sólo necesitamos pasar brevemente en revista los aspectos que los ecólogos han considerado ser importantes y dignos de estudio.

1. *Temperatura.* En comparación con el margen de miles de grados que sabemos se dan en nuestro universo, la vida en cualquiera de sus formas sólo puede existir dentro del margen exiguo de aproximadamente 300° centígrados, esto es, de aproximadamente —200° a 100°C. De hecho, la mayoría de las especies y la mayor parte de la actividad están restringidas a una banda de temperatura más angosta todavía. Algunos organismos pueden existir a temperaturas muy bajas, cuando menos por breves periodos, especialmente en estado de reposo, en tanto que unos pocos microorganismos, principalmente bacterias y algas, pueden vivir y reproducirse en manantiales calientes en donde la temperatura se mantiene cerca del punto de ebullición 85-88°C (véase cap. 11). De modo general, los límites superiores son más rápidamente críticos que los inferiores, pese al hecho de que muchos organismos funcionan más eficazmente hacia los límites superiores de su margen de tolerancia. El margen de las variaciones de temperatura propende a ser menor en el agua que en la tierra firme, y los organismos poseen por regla general un límite de tolerancia a la temperatura más angosto que los animales terrestres equivalentes. Por consiguiente, la temperatura es universalmente importante y constituye muy a menudo un factor limitativo. El ritmo de la temperatura, juntamente con la periodicidad de la luz, de la humedad y de las mareas rige en gran

parte las actividades estacionales y diarias de las plantas y los animales. La temperatura es a menudo la causa de la formación de zonas y la estratificación que se producen tanto en el agua como en los medios terrestres (según se describirá en la parte 2 de este libro). Es asimismo uno de los factores ambientales más fáciles de medir. El termómetro de mercurio, uno de los primeros instrumentos científicos de precisión y uno de los de uso más generalizado, ha sido completado recientemente por aparatos "sensibles" eléctricos, como los termómetros de resistencia de platino, termopares (uniones bimetálicas) y termistores (resistencias de óxido metálico termosensibles), que no sólo permiten mediciones en lugares de "difícil acceso", sino también el registro continuo y automático de aquéllas. Por otra parte, los avances en la tecnología de la telemetría permiten ahora transmitir por radio información relativa a la temperatura del cuerpo de un lagarto, desde lo profundo de su madriguera, o de un ave migratoria volando muy alto en el aire (véase cap. 18).

La variabilidad de la temperatura es sumamente importante en ecología. Una temperatura que oscile entre los 10° y los 20°C con un promedio de 15° no ejerce necesariamente sobre los organismos el mismo efecto que una temperatura constante de 15°C. Se ha observado *que los organismos sujetos normalmente a temperaturas variables en la naturaleza (como es el caso en la mayor parte de las regiones templadas), propenden a sentirse deprimidos, inhibidos o retardados por una temperatura constante.* Así, para dar los resultados de muchos estudios, Shelford (1929) observó que los huevos y las fases larval y de crisálida del gusano del manzano se desarrollaban de 7 a 8 por 100 más aprisa en condiciones de temperatura variable que a una temperatura constante equivalente al promedio de la variación. En otro experimento (Parker, 1930), unos huevos de saltamontes mantenidos a una temperatura variable mostraban una aceleración media de 38.6 por 100, y las ninfas una aceleración de 12 por 100, con respecto al desarrollo a una temperatura correspondiente constante.

No se sabe a ciencia cierta si la variación es causa ella misma del efecto acelerador, o si la temperatura más elevada causa un desarrollo mayor que el que queda compensado por la temperatura más baja. En todo caso, el efecto estimulante de la temperatura va-

riable, en la zona templada cuando menos, puede aceptarse como un principio ecológico perfectamente definido, y aun uno sobre el que convendría insistir, toda vez que la tendencia ha sido la de efectuar la labor experimental en los laboratorios en condiciones de temperatura constante.

Por el hecho de que los organismos son sensibles a los cambios de temperatura y debido a que ésta es tan fácil de medir, su importancia como factor limitativo se ha sobreestimado con frecuencia. Hay que guardarse de suponer que la temperatura es limitativa mientras otros factores podrán ser acaso más importantes. La capacidad generalizada de las plantas, animales y especialmente de las comunidades en cuanto a compensar la temperatura o aclimatarse a ella se ha mencionado ya. Será tal vez un buen consejo para el joven ecólogo algo por el estilo de lo que sigue: en el estudio de un organismo o un problema particular, téngase siempre en cuenta la temperatura, pero no se detenga aquí.

2. *Radiación: luz.* Según lo ha expresado Pearse (1939) apropiadamente, los organismos se encuentran entre las astas de un dilema por lo que se refiere a la luz. En efecto, la exposición directa del protoplasma a la luz provoca la muerte y, sin embargo, la luz es la fuente última de la energía, sin la cual la vida no podría existir. Por consiguiente, una gran parte de las características de estructura y de comportamiento de los organismos están afectadas por la solución de este problema. De hecho, según se describirá con cierto detalle en el capítulo 9, la evolución de la biosfera conjunta ha implicado principalmente la "doma" de la radiación solar que llega a la tierra, de modo que sus componentes útiles puedan explotarse, atenuando o eliminando, en cambio, los peligrosos. Por consiguiente, la luz es no sólo un factor vital, sino también un factor limitativo, en los niveles tanto máximo como mínimo. No hay otro factor alguno que revista mayor interés para los ecólogos.

El ambiente total de radiación y algo de su distribución espectral se examinó en el capítulo 3, así como el papel principal de la radiación solar en la energía del ecosistema. Por consiguiente, sólo necesitamos considerar la luz, en este capítulo, como factor limitativo y regulador. La radiación consiste en ondas electromagnéticas de una gran variación de longitud. Como puede verse en la figura 5-6, dos bandas de longitudes de onda penetran

fácilmente en la atmósfera terrestre, esto es, la banda visible, juntamente con algunas partes de las bandas adyacentes, y la banda de radio de baja frecuencia, de longitudes de onda mayores de un centímetro. No se sabe si las ondas largas de la radio poseen o no significado ecológico, pese a las afirmaciones de la prensa popular acerca de efectos positivos sobre las aves migratorias y otros organismos. Como puede verse en la figura 3-1, las radiaciones solares que penetran en la atmósfera superior y llegan a la superficie de la tierra consisten en ondas electromagnéticas que van aproximadamente de 0.3 a 10 micrones ( $\mu$ ) de largo: esto equivale a de 300 a 10 000  $m\mu$  o de 3 000 a 100 000 Å.\* Para el ojo humano, la luz visible se sitúa en el ámbito de 3 900 a 7 600 Å (390 a 760  $m\mu$ ), como se aprecia en la figura 5-6. Esta figura muestra asimismo la acción recíproca entre energía y materia de diversas bandas, así como la clase de sensores utilizados para descubrirlas y medirlas (véanse detalles complementarios en el cap. 18). El papel de los rayos ultravioleta (por debajo de 2 900 Å) e infrarrojos (arriba de 7 600 Å) se examinó en el capítulo 3. El papel que puedan jugar la radiación gamma, de alta energía y longitud de onda muy corta, lo mismo que otros tipos de radiación ionizante, cual factores limitativos en la edad atómica, implica muchas consideraciones especiales y complejas, que se examinan mejor en el capítulo 17.

Se sabe que, desde el punto de vista ecológico, la calidad de la luz (longitud de onda o color), su intensidad (la energía real medida en calorías-gramo o pies-bujía) y su duración (largo del día) son importantes. Sabemos que tanto las plantas como los animales responden a diversas longitudes de onda. La visión del color por los animales presenta una ocurrencia "irregular" en distintos grupos taxonómicos, siendo al parecer bien desarrollada en ciertas especies de artrópodos, peces, aves y mamíferos, pero no, en cambio, en otras especies de los mismos grupos (entre los mamíferos, por ejemplo, la visión del color solamente está bien desarrollada en los primates). La velocidad de la fotosíntesis varía un poco con diferentes longitudes de onda. En los ecosistemas

\* La micra ( $\mu$ ) es la milésima parte de un milímetro ( $10^{-3}$  mm); la milimicra ( $m\mu$ ) es la millonésima parte de un milímetro ( $10^{-6}$  mm); el angstrom (Å) es la décima parte de una milimicra ( $10^{-7}$  mm).

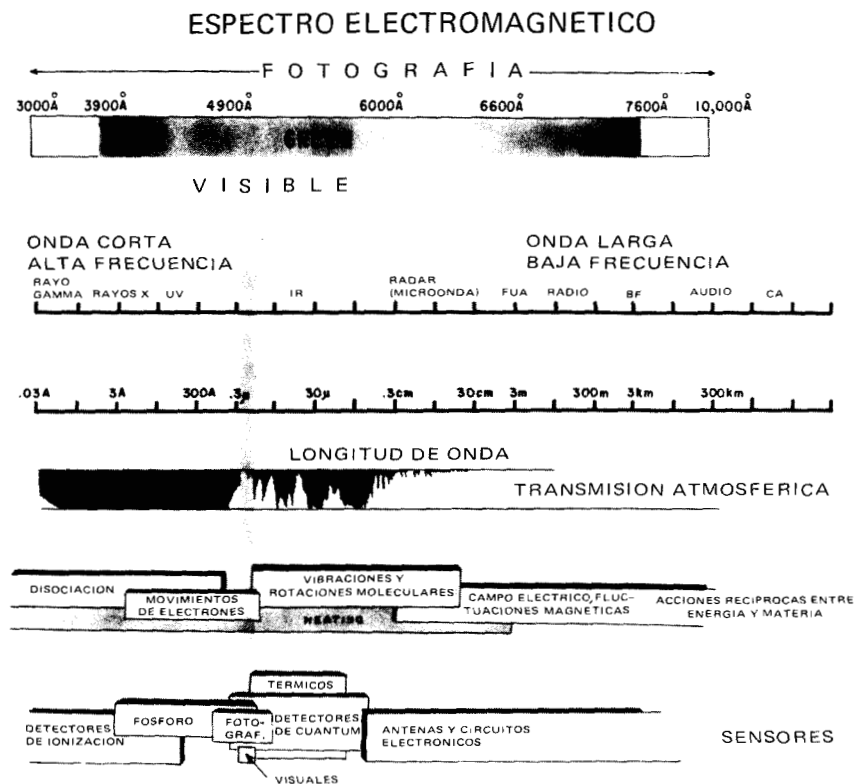


FIG. 5-6. El espectro electromagnético en relación con la luz visible, con una indicación de transmisión atmosférica, energía y métodos de detección de diversas bandas de frecuencia de onda.  $\text{Å} = \text{angstrom} = 0.1 \text{ milimicra (m}\mu\text{)} = 0.0001 \text{ micras } (\mu\text{)}$ . (Modificado de Colwell y col., 1963.)

terrestres, la calidad de la luz solar no varía lo bastante como para ejercer un efecto diferencial importante sobre la velocidad de la fotosíntesis, pero cuando la luz penetra en el agua, los rojos y los azules quedan eliminados por filtración, y la luz verdusca restante es absorbida deficientemente por la clorofila. Las algas rojas, en cambio, tienen pigmentos suplementarios (ficoeritrinas) que las ponen en condiciones de utilizar dicha energía y de vivir a mayores profundidades de lo que sería posible para las algas verdes.

Como ya vimos en el capítulo 3, la intensidad de la luz (esto es, la entrada de energía que cae en la capa autotrófica) controla el ecosistema entero por su influencia sobre la producción primaria. La relación de la intensidad de la luz a la fotosíntesis sigue, tanto en las plantas terrestres como las acuáticas, el mismo tipo de aumento lineal o nivel de saturación de luz, seguida en muchos casos de un descenso a intensidades muy altas (Ra-

binowitch, 1951; Thomas, 1955). En la figura 5-7 pueden verse curvas de la relación intensidad-fotosíntesis para diversas poblaciones y comunidades. Como cabría esperar, la compensación de factores se impone desde el momento que tanto plantas individuales como comunidades se adaptan a diferentes intensidades de luz haciéndose "adaptadas a la sombra" (esto es, alcanzan saturación a intensidades bajas) o "adaptadas al sol" (véase cap. 3, especialmente fig. 3-5). Los extremos de saturación lumínica se muestran en la figura 5-7. Las diatomeas que viven en la arena de playas o en lodazales de marea son notables en que alcanzan una intensidad máxima de fotosíntesis cuando la de la luz es de menos del 5 por 100 con respecto a la plena luz solar, y pueden mantener una producción neta a menos de 1 por 100 (Taylor, 1964). Y sin embargo, estas diatomeas sólo resultan ligeramente inhibidas por altas intensidades de luz. El fitoplancton marino está adaptado a la sombra, pero se ve



muy inhibido por altas intensidades, lo que explica el hecho de que la producción máxima en el mar tenga lugar por lo regular, más bien debajo de la superficie que en ella (véase figura 3-3). En el otro extremo, la planta de maíz, "amante del sol", no se satura de luz hasta haber sido alcanzadas las más altas intensidades de luz solar (fig. 5-7).

No se admite de modo tan general que la luz solar normal pueda ser limitativa tanto en plena intensidad como a intensidades bajas. A altas intensidades, la fotooxidación de las enzimas reduce al parecer la síntesis, y la respiración rápida agota el fotosintato. La síntesis de las proteínas resulta especialmente reducida, de modo que se producen altos porcentajes de hidratos de carbono a altas intensidades, siendo ésta una de las razones de que sea difícil obtener buenos rendimientos de cultivos de alto contenido de proteína en los trópicos.

Ya se habló en la cuarta sección del papel de la duración de la iluminación, o fotoperiodicidad.

3. *Agua*. Necesidad fisiológica para todo protoplasma, el agua es principalmente, desde el punto de vista ecológico, un factor limitativo en los medios terrestres y también en los medios acuáticos, allí donde su cantidad está sujeta a grandes fluctuaciones o donde una salinidad elevada favorece pérdidas de agua, en los organismos, por ósmosis (véase figura 11-3). La precipitación pluvial, la humedad, la fuerza de evaporación del aire y el suministro disponible de agua de superficie son los principales factores medidos. Sigue un breve resumen de cada uno de estos aspectos.

La precipitación pluvial es regida en gran parte por la geografía y por las características de los grandes movimientos de aire o "sistemas meteorológicos". En la figura 5-8 se mues-

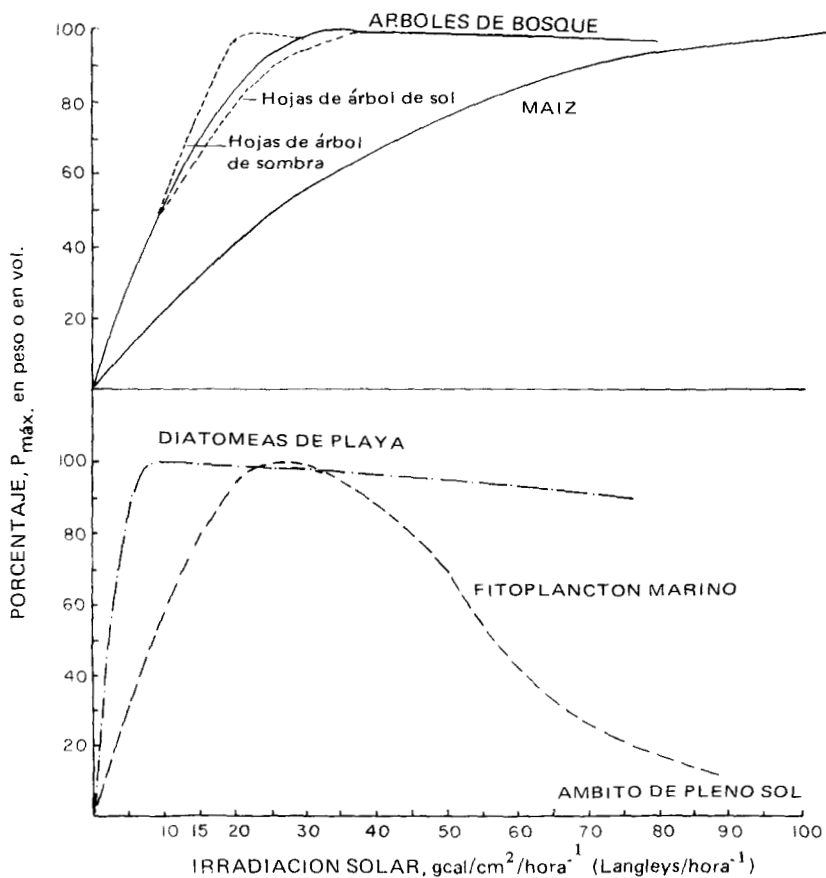


FIG. 5-7. Curvas de luz y fotosíntesis de diversas poblaciones vegetales, reveladoras de un amplio margen de respuestas en términos de saturación de luz (energía lumínica de la fotosíntesis máxima). El diagrama superior dibujado a partir de datos tabulados por Hesketh y Baker, 1967; los datos relativos a las diatomeas de playa son de Taylor, 1964, y los del fitoplancton marino son de Ryther, 1956.

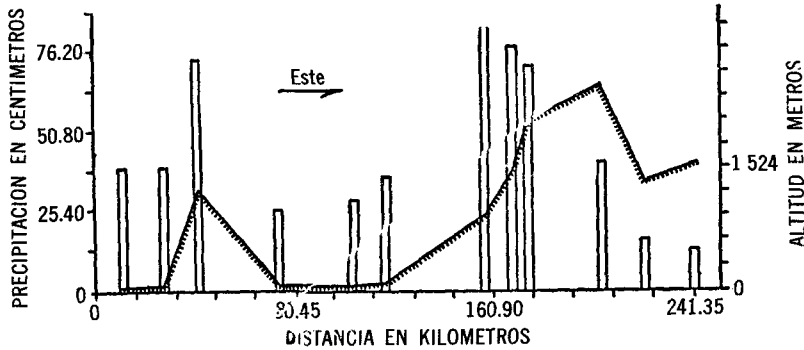


FIG. 5-8. Precipitación pluvial media anual (columnas verticales) en relación con la altitud (línea de trazos) en una serie de estaciones, desde Palo Alto, en la costa del Pacífico, en dirección Este a través de la Cordillera Costera y la Sierra Nevada, hasta Rancho del Oasis, en el desierto de Nevada. El diagrama muestra : 1) el efecto de acceso sobre el lado occidental de la Sierra; 2) la zona de precipitación máxima en la vertiente centrooccidental de la Sierra, y 3) las "sombras de lluvia" tierra adentro de las dos cordilleras. (Daubenmire, "Plants and Environment", John Wiley & Sons, Inc., 1947.)

tra un ejemplo relativamente sencillo. Vientos cargados de humedad que soplan desde el mar depositan la mayor parte de la misma en las pendientes de cara al mar, de lo que resulta una "sombra de lluvia", que produce un desierto, del otro lado; cuanto más altas son las montañas, tanto mayor es el efecto, en general. Si el aire sigue más allá de las montañas, se recoge alguna humedad y la lluvia podrá aumentar nuevamente un poco. Así, pues, los desiertos suelen encontrarse detrás de las altas cordilleras o a lo largo de la costa, allí donde los vientos soplan más bien desde grandes extensiones terrestres interiores secas que desde el mar, como en el ejemplo de la costa del Pacífico, según se muestra en la figura 5-8. La distribución de la precipitación durante el año constituye un importante factor limitativo para los organismos. La situación proporcionada por 85 centímetros de precipitación pluvial regularmente distribuida es totalmente distinta de la que brinda una precipitación de 85 cm que cae en gran parte durante un periodo relativamente reducido del año. En este último caso, en efecto, las plantas y los animales han de estar en condiciones de resistir prolongados periodos de sequía. En términos generales, la precipitación pluvial propende a estar distribuida irregularmente entre las estaciones en los trópicos y los subtropicos, lo que se traduce a menudo en estaciones respectivamente secas y húmedas perfectamente definidas. En los trópicos, esta periodicidad estacional de la humedad es la que regula las actividades, en las estaciones (especialmente la reproducción), de

los organismos, en forma muy parecida a como los ritmos estacionales de temperatura y luz regulan los organismos en la zona templada. En los climas templados, la precipitación pluvial propende a estar más uniformemente distribuida a través del año entero, con muchas excepciones, sin embargo. La tabulación que sigue da una aproximación burda de las comunidades bióticas culminantes (véase cap. 14, sec. 7) que cabe esperar con cantidades anuales diversas de precipitación distribuidas regularmente en las latitudes templadas:

- 0-25 cm anuales . . . . . desierto
- 25-75 cm anuales . . . . . pradera, sabana \*  
o bosque abierto
- 75-125 cm anuales . . . . . bosque seco
- más de 125 cm anuales . . . bosque húmedo

En realidad, la situación biótica no está regida solamente por la precipitación pluvial, sino por el equilibrio entre la precipitación y la evaporación-transpiración potencial, siendo esta última la pérdida de agua por evaporación del ecosistema, según veremos más abajo.

La humedad representa la cantidad de vapor de agua en el aire. La humedad absoluta es la cantidad real de agua en el aire, expre-

\* La sabana es una pradera con árboles o grupos de árboles aislados, esto es, un tipo de comunidad intermedia entre la pradera y el bosque (véase figura 14-14).

sada como peso de agua por unidad de aire (gramos por kilogramo de aire, por ejemplo). Toda vez que la cantidad de vapor de agua que el aire puede contener (en estado de saturación) varía con la temperatura y la presión, la *humedad relativa* representa el porcentaje de vapor efectivamente presente, en comparación con la saturación en las condiciones de temperatura y presión existentes. La humedad relativa suele medirse observando la diferencia entre dos termómetros de bulbos respectivamente seco y húmedo, montados en un instrumento llamado *psicrómetro*. Si los dos termómetros dan la misma lectura, la humedad relativa es de 100 por 100; si el termómetro de bulbo húmedo señala menos que el de bulbo seco, como suele ser el caso, la humedad relativa es inferior a 100 por 100, y el valor exacto se averigua consultando los cuadros correspondientes. La humedad relativa puede medirse asimismo apropiadamente mediante un *higrógrafo*, que proporciona un registro continuo. El pelo humano, especialmente el pelo rubio largo, se extiende y se contrae proporcionalmente a la humedad relativa, de modo que cabe disponer mechones de éste en forma que accionen una palanca que escriba sobre un tambor que gira. Como ocurre con la medición de la temperatura, se están introduciendo de modo muy general diversos dispositivos eléctricos sensibles. Uno de éstos se sirve de la propiedad de una película de cloruro de litio de cambiar su resistencia eléctrica en proporción con los cambios de humedad relativa. Otros materiales higroscópicos se están estudiando.

En general, la humedad relativa ha sido la medición más utilizada en la labor ecológica, aunque el valor inverso de dicha humedad, o sea el déficit de presión de vapor (la diferencia entre la presión parcial del vapor de agua a saturación y la presión de vapor real), se prefiere a menudo como medida de las relaciones de humedad, porque es el caso que la evaporación tiende a ser proporcional más bien al déficit de la presión de vapor que a la humedad relativa.

Toda vez que se da por lo regular un ritmo diario, en la naturaleza, en materia de humedad (alta por la noche, por ejemplo, y baja durante el día), así como diferencias verticales y horizontales, la humedad desempeña un importante papel, juntamente con la temperatura y la luz, en la regulación de las actividades de los organismos y en la limitación de su

distribución. La humedad desempeña un papel particularmente importante en la modificación de los efectos de la temperatura, según veremos en la próxima sección.

La fuerza de evaporación del aire constituye un importante factor ecológico, especialmente en relación con las plantas terrestres, y suele medirse por medio de evaporímetros, que miden la evaporación del agua en cacerolas, o de atmómetros, que la miden sobre la superficie de un bulbo poroso lleno de agua. Los animales pueden a menudo regular sus actividades de modo que eviten la deshidratación pasando a lugares protegidos o haciéndose activos de noche (véase el cap. 8); las plantas, en cambio, han de "aguantar" y soportar. Del 97 al 99 por 100 del agua que penetra en las plantas proveniente del suelo se pierde por la evaporación de las hojas, evaporación que se designa con el nombre de transpiración, la cual, como se indicó en el capítulo 2, constituye una característica única de la energía de los ecosistemas terrestres. Si el agua y los elementos nutritivos no son limitativos, el desarrollo de las plantas terrestres es aproximadamente proporcional al suministro total de energía en la superficie del suelo, según ya se indicó. Toda vez que la mayor parte de la energía es calor y toda vez que la fracción que proporciona calor latente para la transpiración es prácticamente constante, resulta que el desarrollo es también proporcional a la transpiración (Penman, 1956). Las relaciones entre la evapotranspiración y la productividad primaria se expresan en forma de un modelo de ecuación que se muestra en el capítulo 14). La razón del desarrollo (producción neta) al agua transpirada se designa como *eficiencia de transpiración* y suele expresarse en gramos de materia seca producidos por 1 000 gramos de agua transpirada. La mayoría de las especies de cultivo, lo mismo que una gran variedad de especies no cultivadas, tienen una eficiencia de transpiración de 2 por 100 ó menos, o sea que se pierden 500 gramos de agua o más por cada gramo de materia seca producido (Briggs y Shantz, 1914; Norman, 1957). Los cultivos resistentes a la sequía, como el sorgo y el mijo, pueden tener eficiencias de 4 por 100. En forma asaz curiosa, las plantas del desierto apenas pueden hacer algo más, si a tanto llegan; en efecto, su única adaptación implica no la capacidad de desarrollarse sin transpiración, sino la propiedad de hacerse durmientes cuando falta el

agua (en lugar de marchitarse y morir, como lo harían las plantas que no son del desierto). Las plantas del desierto que pierden las hojas y sólo exponen yemas o tallos verdes durante los periodos secos presentan una gran eficiencia de transpiración (Lange y col., 1969), aunque, por supuesto, no producen mucho alimento en estas condiciones (recuérdese que la alta eficiencia en la utilización de la luz va acompañada asimismo de un rendimiento bajo; véase pág. 66). Conviene subrayar que las plantas del desierto, al igual que todos los organismos, tienen límites de tolerancia tanto superiores como inferiores, y cada especie podrá tener un margen algo diferente. Cuando la humedad aumenta grandemente en áreas áridas, como mediante irrigación, por ejemplo, la productividad primaria del ecosistema entero aumenta, pero la mayoría de las especies de plantas del desierto, si no todas, mueren, y son reemplazadas por otras especies mejor adaptadas a la alta humedad. (¿Puede ocurrir que el agua sea "demasiado de una cosa buena" para la planta del desierto!)

La reserva de agua de superficie disponible se relaciona, por supuesto, con la precipitación pluvial del área considerada, pero se dan a menudo grandes discrepancias. Así, por ejemplo, debido a manantiales subterráneos o de suministros provenientes de regiones vecinas, podrá ocurrir que las plantas y los animales tengan acceso a más agua de la que cae en forma de lluvia. Y en forma análoga, podrá ocurrir que el agua de lluvia se haga rápidamente inaccesible a los organismos. Wells (1928) habló de las colinas de arena de Carolina del Norte como de "desiertos en la lluvia", porque la lluvia abundante de la región se escurre tan rápidamente por el suelo poroso, que las plantas, especialmente las herbáceas, encuentran muy poco de ella disponible en la capa superficial. La vida vegetal y animal de tales áreas se parece a la de regiones mucho más secas. Otras tierras de los llanos occidentales de EE.UU., en cambio, retienen el agua tan tenazmente, que las plantaciones pueden cultivarse sin que caiga una sola gota de lluvia durante la estación de desarrollo, ya que las plantas están en condiciones de servirse del agua almacenada de las lluvias invernales.

El carácter general del ciclo hidrológico se ha examinado en detalle en el capítulo 4, en el que se llamó la atención sobre las relaciones importantes, pero poco comprendidas todavía,

entre el agua de superficie y el agua subterránea, así como entre la precipitación pluvial y las reservas atmosférica y marina. Los ecólogos suelen coincidir unánimemente en que necesitamos saber más acerca de los recursos acuáticos y realizar una mejor tarea de administrarlos, antes de pensar seriamente en manipular la lluvia, a medida que esto se va haciendo técnicamente posible. Porque podríamos encontrarnos en un verdadero desbarajuste manejando chapuceramente la lluvia y el agua de la superficie a la vez. Tal como están las cosas, una eliminación excesiva de la vegetación y una práctica de utilización de la tierra deficiente, con la destrucción de la estructura del suelo y el aumento de erosión resultantes, han aumentado a menudo el desagüe a tal grado, que se han producido desiertos en regiones de precipitación pluvial apropiada. Al paso que del lado más positivo, la irrigación y el embalsamiento artificial de los ríos han contribuido a aumentar los recursos locales de agua. Sin embargo, estos procedimientos de ingeniería mecánica, por muy útiles que sean por lo regular, no deberán considerarse nunca como substitutivos adecuados de unas prácticas sanas de utilización de tierra agrícola y forestal, que retienen el agua en sus fuentes o cerca de ellas, para el mayor provecho de las plantas, los animales y el hombre. El punto de vista ecológico de considerar *el agua como un elemento cíclico en el ecosistema conjunto* es muy importante. Aquellos que creen que todos nuestros problemas de inundación, erosión y empleo del agua pueden resolverse construyendo simplemente grandes diques o cualquier otro dispositivo mecánico tendrán acaso buenas ideas en materia de ingeniería, pero harán bien, con todo, en refrescar sus nociones de ecología (véanse caps. 9, 11 y 15). La idea de que la unidad de la vertiente de agua es una especie de ecosistema mínimo para la administración se mencionó primero en el capítulo 2, y ejemplos de estudios importantes basados en la vertiente conjunta se citan con frecuencia en este texto. Los estudios de vertientes experimentales (véase la fig. 2-4, con la reproducción de un arreglo de esta clase) proporcionan una información importante, susceptible de ahorrar vidas y utilidades, siempre que los que deciden en materia de política y de negocios se tomen la molestia de enterarse. Por ejemplo, el abrir vías de acceso para el corte y transporte de madera, más que el corte y el transporte mismos, constituye a menudo

el daño principal infligido a la vertiente boscosa. En cambio, si estas vías de acceso se proyectan y construyen apropiadamente, se reduce el daño de la erosión subsiguiente y se acelera la regeneración, siendo además la operación igualmente provechosa. Otros experimentos han demostrado que lo que importa es no destruir la vigorosa acción recíproca entre plantas, animales y microorganismos que mantiene la superficie del suelo como una "esponja viva", capaz de retener agua y de liberarla gradualmente, sin pérdida excesiva de materiales valiosos. En esta forma, la vegetación puede modificarse de diversas maneras para que rinda productos útiles o sirva para fines provechosos, sin destruir la salud indispensable de la comunidad biótica, necesaria para la productividad futura.

El rocío puede representar una contribución apreciable, y aun vital en áreas de lluvia escasa, a la precipitación. El rocío y la "niebla baja" pueden ser importantes no sólo en los bosques costeros, en los que podrá acaso precipitarse un total de agua mayor, en esta forma, que en la lluvia (véase el cap. 14), sino también en los desiertos. El perfeccionamiento reciente de los medidores de rocío y de lisímetros de peso automático, que indican la absorción real de agua por la vegetación, se han traducido en mediciones más precisas. En muchos casos, la cantidad anual y la capacidad de las plantas para utilizar el agua han sido mayores de lo que anteriormente se creía.

4. *Acción conjunta de la temperatura y la humedad.* Al considerar el concepto del ecosistema en primer lugar entre los demás conceptos ecológicos, evitamos crear la impresión de que los factores ambientales funcionaban independientemente unos de otros. En este capítulo tratamos ahora de mostrar que la consideración de los factores individuales constituye un medio de enfocar problemas ecológicos complejos, pero no el objetivo último del estudio ecológico, que es el de apreciar la importancia relativa de diversos factores que operan juntos en los ecosistemas reales. La temperatura y la humedad son de una importancia tan general en los medios terrestres y operan en una reciprocidad tan estrecha, que se suele convenir en que constituyen el aspecto más importante del clima. Así, pues, será conveniente examinarlos juntos, antes de proceder a la consideración de otros factores.

La acción recíproca entre la temperatura y la humedad depende, como en el caso de la

mayoría de las acciones recíprocas de otros factores, de los valores tanto *relativo* como *absoluto* de cada factor. Así, pues, la temperatura ejerce sobre los organismos un efecto limitativo más grave cuando las condiciones de humedad son extremas, esto es, o muy altas o muy bajas, que cuando estas condiciones son moderadas. Y en forma análoga, la humedad juega un papel más crítico en el caso de temperaturas extremas. En cierto sentido, esto constituye otro aspecto del principio de interacción o acción recíproca que examinamos anteriormente en este capítulo. Por ejemplo, el gorgojo del algodón tolera temperaturas más altas cuando la humedad es baja o moderada que cuando es muy alta. En la zona del algodón, el tiempo caluroso y seco constituye una señal para los cultivadores, que les invita a tener listos sus rociadores y a estar al acecho de un aumento de la población del gorgojo. El tiempo cálido y húmedo es menos favorable para éste, pero por desgracia, no tan bueno, en cambio, para la planta de algodón. Las grandes extensiones de agua modifican considerablemente los climas terrestres a causa del calor latente de evaporación y la característica de fusión del agua (véase el cap. 11). De hecho, cabe hablar de dos tipos básicos de clima, esto es, de los climas continentales, que se caracterizan por extremos de temperatura y humedad, y los climas marítimos, caracterizados por fluctuaciones menos extremadas, a causa del efecto moderador de las grandes extensiones de agua (en esta forma, los grandes lagos producen "climas marítimos" locales).

Las clasificaciones modernas del clima, como las de Köppen o Thornthwaite (1931, 1948), se basan en gran parte en mediciones cuantitativas de temperatura y humedad tomando en cuenta la efectividad de la precipitación y la temperatura (en la época de crecimiento), la distribución estacional y las cifras medias. La comparación entre la precipitación y la evapotranspiración potencial (que depende de la temperatura) proporciona una apreciación particularmente apropiada de los climas, como puede verse en la figura 5-9, que compara entre sí los climas de tres regiones biológicas, o biomas, claramente distintas (véanse mapas de la extensión geográfica de estos biomas en las figs. 14-7 y 14-8). El periodo de "utilización de la humedad del suelo" representa el periodo principal de producción primaria para la comunidad en su conjunto y rige en esta forma la provisión de alimentos

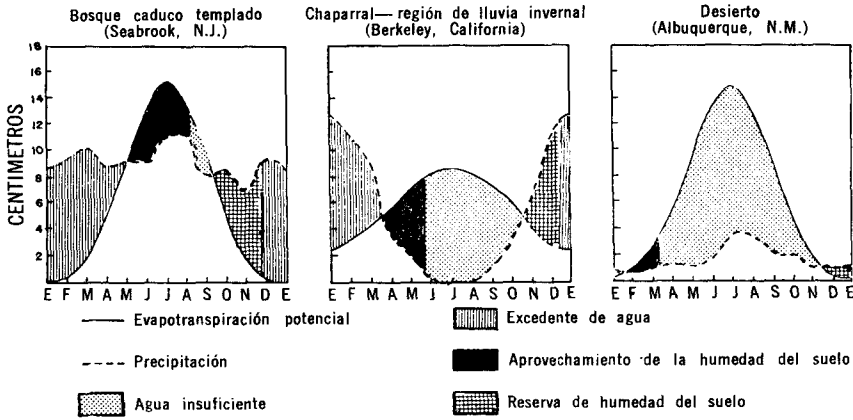


FIG. 5-9. Relación entre la precipitación pluvial y la evapotranspiración potencial (evaporación del suelo más la transpiración de la vegetación) en tres localidades que representan tres regiones ecológicas distintas. El área punteada de las gráficas ("agua insuficiente") indica la estación en que puede esperarse que el agua constituya un factor limitativo, en tanto que la extensión vertical de esta área indica el grado relativo de gravedad de esta limitación. (Según Thornthwaite, 1955.)

disponibles para los consumidores y los desintegradores durante el ciclo anual entero. Obsérvese que en la región de bosque caduco es probable que el agua sólo sea fuertemente limitativa hacia fines del verano, y aún más en la parte meridional que en la septentrional de dicha región. La vegetación nativa está adaptada para resistir las sequías estivales periódicas, pero no lo están, en cambio, la mayoría de los cultivos agrícolas. Después de varias experiencias amargas con pérdidas de cosechas a fines del verano, los agricultores del sur de EE.UU., por ejemplo, empiezan a tomar disposiciones para el riego de los cultivos en dicho momento. En la región de lluvias invernales, la estación principal de producción se sitúa a fines del invierno y en la primavera (véase también cap. 11), en tanto que en el desierto la estación efectiva de crecimiento está muy reducida.

En términos generales, la clasificación de los tipos climáticos basada en los índices de temperatura y humedad corresponde bastante bien a las zonas de los diversos cultivos (Klages, 1942) y las zonas vegetativas generales. Sin embargo, los tipos climáticos objetivos establecidos por los climatólogos son a menudo demasiado amplios para poder ser utilizados por el ecólogo en situaciones locales, de modo que resulta a menudo necesario establecer subdivisiones basadas en la comunidad biótica (véase Daubenmire, 1959).

Los climógrafos, o gráficas en que la curva de un factor climático principal se expone

frente a la de otro, representan otro método eficaz de representación gráfica de la temperatura y la humedad en combinación. En los diagramas de temperatura y precipitación pluvial, o de temperatura y humedad, las cifras mensuales se marcan en relación con la escala de temperaturas en el eje vertical, y la precipitación o la humedad en el eje horizontal, tal como puede verse en la figura 5-10. Los meses se indican con números, empezando con enero. El polígono de 12 lados resultante da un "cuadro" de las condiciones de temperatura y humedad y permite la comparación gráfica de un conjunto de condiciones con otro. Los climógrafos han sido útiles en la comparación de un área con otra y como elemento auxiliar en la verificación de la importancia de las combinaciones de temperatura y humedad como factores limitativos (como en la figura 5-10, A y 5-10, B). Las gráficas de otros pares de factores podrán acaso ser instructivas asimismo; por ejemplo, las de temperatura y salinidad en medios marinos (véase la figura 3 del capítulo 12).

Las cámaras climáticas proporcionan otro método eficaz de estudio de las combinaciones de factores físicos. Varían desde simples gabinetes de temperatura y humedad, de empleo en muchos laboratorios, hasta invernaderos bajo vigilancia, como el "fitotrón", en el que puede mantenerse cualquier combinación de temperatura, humedad y luz deseada. Estas cámaras están concebidas a menudo para controlar las condiciones ambientales, con objeto

de que el investigador pueda estudiar la genética y la fisiología de las especies cultivadas o domesticadas. Pero pueden ser útiles, con todo, para estudios ecológicos, especialmente cuando los ritmos naturales de temperatura y humedad pueden simularse. Como ya se subrayó, los experimentos de esta clase ayudan a aislar factores susceptibles de ser "funcionalmente significativos", pero no pueden revelar más, con todo, que una parte de la cuestión, toda vez que muchos aspectos importantes del

ecosistema no pueden reproducirse al interior, sino que han de estudiarse al aire libre.

5. *Gases atmosféricos.* Excepto en cuanto a las grandes variaciones en materia de vapor de agua examinadas ya bajo el epígrafe de agua, la atmósfera de la mayor parte de la biosfera es notablemente homeostática. En forma interesante, la concentración presente de bióxido de carbono (0.03 por 100 por volumen) y de oxígeno (21 por 100 por volumen) es algo limitativa para ciertas plantas superio-

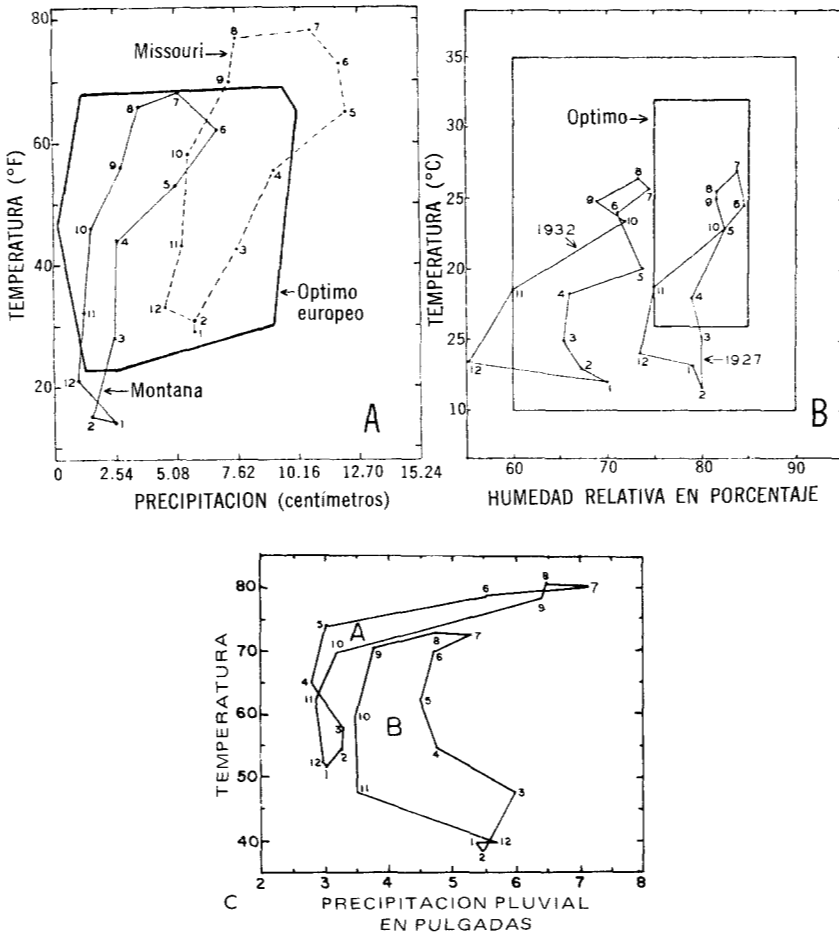


FIG. 5-10. Climógrafos de temperatura y humedad. A. Promedios mensuales de temperatura y precipitación para Havre, Montana, en donde la perdiz húngara ha sido introducida con éxito, y Columbia, Missouri, en donde la introducción ha fracasado, comparados con las condiciones medias en el área europea de cría. (Copiado de Twomey, 1936.) B. Condiciones de temperatura y humedad en Tel Aviv, Israel, de dos años distintos, comparadas con las condiciones óptimas (rectángulo interior) y favorables (rectángulo exterior) para la mosca mediterránea de la fruta. El daño causado a la naranja fue mucho mayor en 1927. (Según Bodenheimer, 1938.) En A. unas estaciones húmeda y seca pronunciadas son la variante estacional típica y característica del clima subtropical, en tanto que en B. las diferencias estacionales en materia de temperatura son más pronunciadas que los cambios estacionales en materia de lluvia. La vegetación de clímax climático (véase la definición de este término en el cap. 9) es, en la región costera, un bosque de hoja ancha siempre verde (véase fig. 14-19), en tanto que en el área templada más al norte lo es el bosque deciduo (véase fig. 14-12, A).

res. Es bien sabido, en efecto, que la fotosíntesis puede ser aumentada en muchas plantas mediante aumentos moderados de la concentración de  $\text{CO}_2$ , pero no es tan sabido, en cambio, que el reducir experimentalmente la concentración de oxígeno puede aumentar asimismo la fotosíntesis. Björkman y colaboradores \* han indicado que las alubias y muchas otras plantas aumentaron su intensidad de fotosíntesis en nada menos que 50 por 100 al reducirse la concentración de oxígeno alrededor de sus hojas al 5 por 100. Se especula en que la inhibición debida al oxígeno es causada por una retroreacción entre un intermedio fotosintético altamente reducido y oxígeno molecular, que aumenta con la concentración de  $\text{O}_2$ . Algunas hierbas tropicales, incluidos el maíz y la caña de azúcar, no mostraron inhibición debida al oxígeno tal vez porque utilizan otra "vía" para la fijación del bióxido de carbono. Cabe especular en que la razón de esta situación es que las plantas de hoja ancha evolucionaron en un momento en que la concentración de  $\text{CO}_2$  era más alta y la concentración de  $\text{O}_2$  era más baja de lo que es el caso ahora, tal como se describe con más explicación en la sección 4 del capítulo 9.

El oxígeno se hace limitativo para los aerobios y la concentración de  $\text{CO}_2$  aumenta a medida que se baja más profundamente en la tierra y los sedimentos (también en el cuerpo de los animales grandes, siendo el rumen del ganado un sistema anaerobio); esto se traduce en una reducción de la velocidad de descomposición, cuya importancia se examinó a fondo en el capítulo 2 (véanse también las figuras 9-9 y 12-13). La función del hombre en los ciclos de  $\text{CO}_2$  se vio en detalle en el capítulo 4.

La situación es muy distinta en los medios acuáticos, porque es el caso que las cantidades de oxígeno, bióxido de carbono y otros gases atmosféricos disueltos en el agua, y disponibles en esta forma para los organismos, son muy variables. El oxígeno es un factor limitador de A-1, especialmente en lagos y en aguas con una pesada carga de material orgánico. Pese al hecho de que el oxígeno es más soluble en el agua que el nitrógeno, la cantidad real de oxígeno que el agua puede contener en las condiciones más favorables es mucho menor que la que está constantemente

presente en la atmósfera. Así, por ejemplo, si el 21 por 100 en volumen de un litro de aire es oxígeno, habrá 210 ml de oxígeno por litro. En cambio, la cantidad de oxígeno por litro de agua no pasa de 10 ml. La temperatura y las sales disueltas afectan mucho la capacidad del agua de contener oxígeno, la solubilidad de este aumenta con temperaturas bajas, y disminuye, en cambio, con salinidades altas. La provisión de oxígeno en el agua proviene principalmente de dos fuentes, a saber: por difusión, del aire, y de la fotosíntesis a través de las plantas acuáticas. El oxígeno se difunde en el agua muy lentamente, a menos que se vea ayudado por el viento y por movimientos de aquella, en tanto que la penetración de la luz es un factor de máxima importancia en la producción fotosintética de oxígeno. Por consiguiente, cabe esperar importantes variaciones diarias estacionales y espaciales en la concentración de oxígeno de los medios acuáticos. Los detalles de la distribución de oxígeno y su relación con las comunidades acuáticas se examinarán en la parte 2.

El bióxido de carbono, al igual que el oxígeno, puede estar presente en el agua en cantidades muy variables, pero su comportamiento en el agua es más bien distinto y su ecología no se conoce tan bien. Resulta difícil, por consiguiente, pronunciarse de modo general en cuanto a su papel como factor limitativo. Aunque presente en bajas concentraciones en el aire, el bióxido de carbono es sumamente soluble en el agua, la que obtiene también grandes provisiones del mismo de la respiración, la putrefacción y de fuentes del suelo o subterráneas. Así, pues, su "mínimo" es probablemente menos importante que el del oxígeno. Por otra parte, a diferencia del oxígeno, el bióxido de carbono entra en combinación química con el agua para formar  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , el cual reacciona a su vez con las piedras calizas disponibles para formar carbonatos ( $-\text{CO}_3$ ) y bicarbonatos ( $-\text{HCO}_3$ ). Como se ve en la fig. 4-8, A, un depósito mayor de  $\text{CO}_2$  biosférico en el sistema de carbonato de los mares. Estos compuestos no sólo proporcionan una fuente de elementos nutricios, sino que actúan asimismo como amortiguadores, ayudando a mantener la concentración de iones de hidrógeno de los medios acuáticos cerca del punto neutro. Aumentos moderados de  $\text{CO}_2$  en el agua parecen acelerar la fotosíntesis y los procesos de desarrollo de muchos organismos. El papel del enriquecimiento de  $\text{CO}_2$  en la eutro-

\* Véase el Informe Anual del Presidente del Instituto "Carnegie", de Washington, p. 66, 1966-67.



ficación cultural se ha mencionado ya (véase pág. 117 y también Lange, 1967, Kuentzel, 1969, Legge y Dingeldein, 1970). Las altas concentraciones podrán ser decididamente limitativas para los animales, especialmente puesto que semejantes concentraciones elevadas de bióxido de carbono van asociadas a bajas concentraciones de oxígeno. Los peces reaccionan vigorosamente a las altas concentraciones y perecerán acaso si el agua está demasiado cargada con  $\text{CO}_2$  libre.

La concentración de los iones de hidrógeno, o pH, se relaciona íntimamente con el complejo del bióxido de carbono (véase página 64), y, toda vez que es fácil de medir, ha sido muy estudiada en medios acuáticos naturales. Durante la renovación del interés por el estudio ecológico organizado, a principios del siglo xx, se consideró que el pH constituía un importante factor limitativo y, como tal, un instrumento indicador prometedor para la averiguación general del estado ecológico de los medios acuáticos, pero tal no parece haber sido el caso. La visión del ecólogo emprendiendo su campaña equipado únicamente con un juégo de pH era muy corriente. El fisiólogo que le contemplaría partir desde la ventana de su laboratorio se sonreiría tal vez, con tolerancia, porque el interés primero en el pH en la labor ecológica se debía al descubrimiento, por aquel, de que el pH era muy importante en la regulación de la respiración y de los sistemas de las enzimas en el organismo, siendo críticas cantidades muy exiguas del mismo. A menos que los valores sean extremos, las comunidades compensan diferencias mediante mecanismos descritos ya en este capítulo y muestran una amplia tolerancia para el margen que se produce normalmente. Sin embargo, cuando la alcalinidad total es constante, el cambio del pH es proporcional al cambio de  $\text{CO}_2$  y constituye, por consiguiente, un indicador útil de la intensidad o las intensidades del metabolismo de la comunidad total (fotosíntesis y respiración), tal como se ha descrito en la sección 3, capítulo 3. Las tierras y las aguas de pH bajo (esto es, "ácidas") son con frecuencia deficientes en elementos nutritivos y bajas en productividad.

6. *Sales biogénicas: elementos macronutricios y micronutricios.* Las sales disueltas indispensables para la vida pueden designarse apropiadamente como *sales biogénicas*. Hemos presentado ya varios ejemplos de su importancia como factores limitativos en el suelo

y el agua. De hecho, la "ley" original del mínimo, de Liebig, se basaba en gran parte en la acción limitadora de materias primas vitales que son escasas y variables en el medio. Como ya se indicó, las sales de nitrógeno y de fósforo revisten la mayor importancia, y el ecólogo hará bien empezando sistemáticamente por su examen. Siguiendo muy de cerca las huellas del nitrógeno y el fósforo, merecen gran atención el potasio, el calcio, el azufre y el magnesio. El calcio lo necesitan en cantidades especialmente grandes los moluscos y los vertebrados, y el magnesio es un constituyente necesario de la clorofila, sin la cual ningún ecosistema podría funcionar. Los elementos y sus compuestos que se necesitan en cantidades relativamente grandes se designan a menudo como elementos *macronutricios* o *macroalimentos*. Hutchinson (1957) describe el caso en relación con el fósforo como factor limitativo A-1 como sigue: "De todos los elementos presentes en organismos vivos, es probable que el fósforo sea el más importante ecológicamente, porque la razón de este a los demás elementos en los organismos suele ser considerablemente mayor que la razón en las fuentes primarias de los elementos biológicos. De ahí que una deficiencia de fósforo limite más probablemente la productividad de cualquier región de la superficie de la tierra de lo que hace la deficiencia de cualquier otro material, excepto el agua." Como ya se dijo en el capítulo 4, el hombre crea situaciones, en grado cada vez mayor, en que es el exceso, más que la deficiencia, el que se hace limitativo.

En años recientes ha ido creciendo el interés por el estudio de los elementos y sus compuestos que son necesarios para el funcionamiento de sistemas vivos, pero que sólo se requieren en cantidades extremadamente pequeñas, como componentes, a menudo, de enzimas vitales. Estos elementos suelen designarse como indicios o microalimentos. Toda vez que las necesidades minúsculas parecen ir acompañadas de una existencia igualmente minúscula o inclusive menor de dichos elementos en el medio, resulta que los microalimentos poseen importancia como factores limitativos. El desarrollo de métodos modernos de microquímica, espectrografía, difracción por rayos X y ensayo biológico ha aumentado mucho nuestra capacidad de medir aun las cantidades más pequeñas. Por otra parte, la disponibilidad de isótopos radiactivos de muchos de los indicios ha estimulado en gran manera los estudios

experimentales. Las enfermedades por deficiencia, debidas a la ausencia de alguno de los indicios, se conocen desde hace tiempo, cuando menos de modo general. Los síntomas patológicos se han observado en plantas y animales de laboratorio, domésticos y silvestres. En condiciones naturales, los síntomas de deficiencias de esta clase van acompañados a menudo de una historia geológica peculiar y, en ocasiones, de un medio deteriorado de alguna clase como resultado directo, con frecuencia de una desacertada administración por parte del hombre. Se encuentra un ejemplo de una historia geológica peculiar en el sur de Florida. En efecto, los terrenos orgánicos potencialmente productivos de Everglades no respondieron a las esperanzas puestas en ellos (para la agricultura y el ganado), hasta que se descubrió que esta región sedimentaria adolecía de falta de cobre y cobalto, que suelen estar presentes en la mayoría de las regiones. En la página 106 se examinó un caso posible de deficiencia de microelementos nutritivos como resultado de cambios en el tratamiento de la tierra.

Eyster (1964) enumera diez microelementos nutritivos de los que se sabe a ciencia fija que son indispensables para las plantas. Son los siguientes: hierro, manganeso, cobre, cinc, boro, silicio, molibdeno, cloro, vanadio y cobalto. En términos de función, estos pueden disponerse en tres grupos como sigue: 1) los que son necesarios para la fotosíntesis, esto es: Mn, Fe, Cl, Zn y V; 2) los que se necesitan para el metabolismo del nitrógeno: Mo, B, Co y Fe, y 3) los que se necesitan para funciones metabólicas: Mn, B, Co, Cu y Si. La mayoría de estos son esenciales también para los animales, y unos pocos otros, como el yodo, lo son para ciertos animales, como los vertebrados. Por supuesto, la línea divisoria entre macroelementos y microelementos nutritivos no es estricta ni la misma para todos los grupos; así, por ejemplo, el sodio y el cloro los necesitarán en mayores cantidades los vertebrados que las plantas. De hecho, el sodio se agrega a menudo a la lista anterior como microelemento nutritivo para las plantas. Muchos de los microelementos nutritivos se parecen a las vitaminas por cuanto actúan como catalizadores. Los metales de traza se combinan a menudo como compuestos orgánicos para formar "metaloactivadores"; el cobalto, por ejemplo, es un elemento constitutivo vital de la vitamina B<sub>12</sub>. Goldman (1965) documenta

un caso en que el molibdeno es un factor limitativo para el ecosistema entero, al encontrar que la adición de 100 partes por mil millones al agua de un lago de montaña aumentaba la intensidad de la fotosíntesis. Encontró también que en este mismo lago la concentración de cobalto era lo bastante alta como para resultar inhibitoria para el fitoplancton. Lo mismo que el caso de los macroelementos nutritivos, el exceso podrá también ser limitativo.

7. *Corrientes y presión.* Los medios atmosféricos e hidrosféricos en los que viven organismos, no suelen permanecer completamente quietos, a menudo, por un periodo cualquiera de tiempo. Las corrientes en el agua no sólo influyen mucho sobre la concentración de gases y alimentos, sino que actúan directamente cual factores limitativos. Así, pues, las diferencias entre un río y una pequeña comunidad de un estanque (véase cap. 11, sec. 7) podrán acaso deberse en gran parte a la gran diferencia en el factor de la corriente. Muchos animales y plantas están específicamente adaptados, tanto morfológica como fisiológicamente, para mantener su posición en la corriente, y sabemos que tienen unos límites de tolerancia muy estrictos a este factor específico. En la tierra firme, el viento ejerce un efecto limitativo sobre las actividades e inclusive la distribución de organismos en la misma forma. Las aves, por ejemplo, permanecen quietas en lugares protegidos los días de viento, que son poco indicados, por consiguiente, para el ecólogo que trate de establecer un censo de la población voladora. Las plantas sufrirán acaso modificaciones de estructura por el viento, especialmente si otros factores son igualmente limitativos, como es el caso en las regiones alpinas. Whitehead (1956) ha demostrado experimentalmente que el viento limita el desarrollo de las plantas en lugares montañosos expuestos. Al levantar aquel un muro para proteger a la vegetación del viento, la altura de las plantas aumentaba. Los vendavales revisten gran importancia, inclusive si sólo tienen una extensión local. Los huracanes (lo mismo que los vientos corrientes) transportan animales y plantas a grandes distancias y, cuando azotan la tierra, los vientos podrán cambiar acaso la composición de las comunidades silvestres por muchos años futuros. Se ha observado que los insectos se extienden más rápidamente en la dirección de los vientos dominantes que en otras direccio-

nes, hacia áreas que parecen brindar iguales oportunidades para el establecimiento de las especies. En las regiones secas, el viento es un factor limitativo especialmente importante para las plantas, puesto que aumenta la intensidad de la pérdida de agua por transpiración. Se necesitan buenos estudios críticos del efecto del viento. En su preocupación por la temperatura y la humedad, los ecólogos han descuidado este factor importante.

No se ha demostrado que la presión atmosférica fuera un importante factor limitativo directo para los organismos, aunque algunos animales parecen capaces de percibir diferencias y, por supuesto, la presión barométrica tiene mucho que ver con el tiempo y el clima, que son directamente limitativos para aquellos. En el mar, en cambio, la presión hidrostática reviste importancia, a causa del enorme gradiente que va de la superficie a las profundidades. En el agua, la presión aumenta en una atmósfera cada 10 metros. En la parte más profunda del mar, la presión atmosférica llega a 1 000 atmósferas. Muchos animales pueden tolerar grandes variaciones de presión, especialmente si el cuerpo no contiene aire o gas libres. Pero si los contiene, puede desarrollarse embolia gaseosa. En términos generales, las grandes presiones como las que se dan en el fondo del océano ejercen un efecto deprimente, de modo que el paso de la vida se hace en estos casos más lento.

8. *La tierra.* Es conveniente, en ocasiones, pensar que la biosfera se compone de la atmósfera, la hidrosfera y la pedosfera, siendo esta última la tierra firme. Cada una de estas divisiones debe muchos de sus rasgos característicos a las reacciones y a las acciones ecológicas conjuntas de los organismos y al juego recíproco de ecosistemas y de ciclos básicos entre ellos. Cada una consta de un componente vivo y un componente inerte, más fáciles de distinguir en teoría que en la práctica. Los componentes bióticos y abióticos están especialmente ligados en la tierra, la que, por definición es la capa oreada de la costra terrestre, con organismos vivos y productos de putrefacción entremezclados. Sin vida, la tierra tendría una costra y podría tener aire y agua, pero el aire y el agua, y especialmente el "suelo", serían totalmente distintos de los componentes tal como los conocemos. Así, pues, el suelo es no sólo un "factor" del medio de los organismos, sino que es producido también por ellos. En general, podemos

pensar en el suelo como en el resultado neto de la acción del clima y los organismos, especialmente de la vegetación, sobre el material materno de la superficie de la tierra. En esta forma, el suelo se compone de un material materno, del substrato geológico o mineral subyacente y de un incremento orgánico en el que los organismos y sus productos están entremezclados con las partículas finamente divididas del material en cuestión. Los espacios entre las partículas están llenos de gases y agua. La textura y la porosidad del suelo son características altamente importantes y rigen en gran parte la disponibilidad de alimento para las plantas y los animales terrestres.

Si examinamos el borde cortado de un margen o un foso (fig. 5-11), observaremos que el suelo se compone de diversas capas, que a menudo difieren en color. Estas capas se designan como horizontes del suelo, y la sucesión de horizontes, de la superficie para abajo, se designa como el perfil del suelo. El horizonte superior, u *horizonte A* ("suelo superior"), se compone de los cuerpos de plantas y animales que están siendo reducidos a material orgánico finamente dividido por el proceso conocido como *humificación*, concepto introducido en el capítulo 2 (página 30) y que se describe con mayor detalle más adelante en el capítulo 14. En una tierra madura, este horizonte suele estar subdividido en varias capas que representan etapas progresivas de humificación. Estas capas (figs. 5-11 y 5-12) se designan (de la superficie para abajo) como manto (A-0), humus (A-1) y zona lixiviada (de color claro) (A-2). La capa A-0 se subdivide en ocasiones en A-1 (mantillo propio), A-2 (manto) y A-3 (tierra vegetal). El horizonte del manto (A-0) representa el componente del detritus y se considera como un subsistema ecológico explicado en el capítulo 14. El horizonte siguiente, u *horizonte B*, está compuesto de suelo mineral en el que los compuestos orgánicos han sido convertidos por los desintegradores en compuestos inorgánicos, por el proceso de *mineralización* y mezclados a fondo con la materia materna finamente dividida. Los materiales solubles del horizonte B se forman a menudo en el horizonte A y son depositados, o lixiviados por el agua que baja, en el horizonte B. La franja oscura de la figura 5-11 representa la parte superior del horizonte B donde los materiales se han acumulado. El tercer horizonte, u *horizonte C*, representa al material materno más

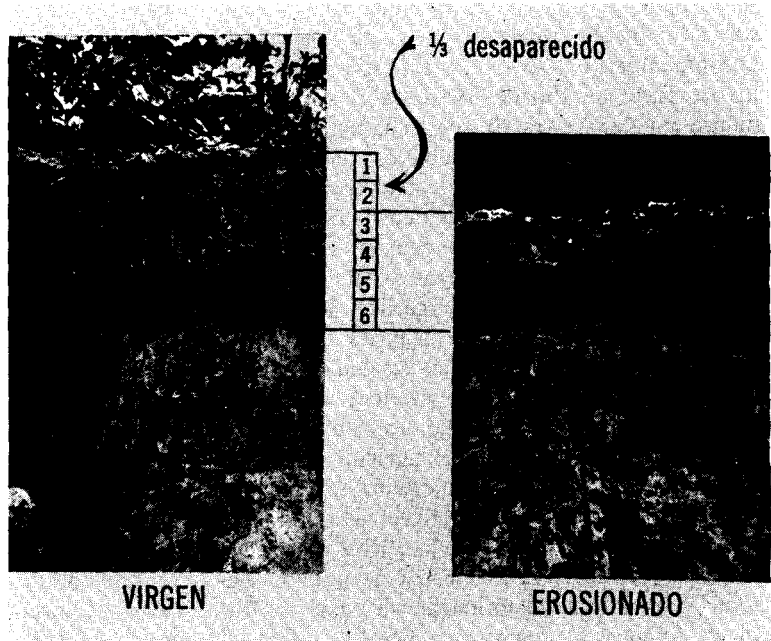


FIG. 5-11. Perfil del suelo de un área virgen, comparado con el de un área erosionada en la región de bosque caduco. En la foto de la izquierda, 1-2 representa el horizonte  $A_1$ , 3-4 el horizonte  $A_2$  y 5-6 la capa  $B_1$  (acumulación de material lixiviado). Compárese con la figura 5-12. (U. S. Soil Conservation Service Photo.)

o menos intacto. Este material materno podrá representar acaso la formación mineral original, que se está desintegrando en el lugar, o podrá haber sido transportado a su sitio por la gravedad (depósito coluvial), por el agua (depósito aluvial), por ventisquero (depósito glaciario), o por el viento (depósito eólico, o loess). Las tierras transportadas son a menudo sumamente fértiles (así lo atestiguan los suelos profundos de loess, de Iowa, y los ricos suelos en los deltas de los grandes ríos).

El perfil del suelo y los gruesos relativos de los horizontes suelen ser característicos de regiones climáticas distintas y de situaciones topográficas (figs. 5-12 y 5-13). Así, por ejemplo, los suelos de pradera difieren de los de bosque en que la humificación es rápida en ellos, pero lenta, en cambio, la mineralización. Toda vez que la planta de hierba entera, incluidas las raíces, es de vida efímera, cada año se añaden grandes cantidades de materia orgánica, que se desintegra rápidamente, dejando poco mantillo o manto, pero mucho humus, en cambio. En el bosque, el manto y las raíces se desintegran lentamente y, toda vez que la mineralización es rápida, la capa de humus permanece delgada (figura 5-12). El contenido medio de humus de la tierra de pradera, por ejemplo, es de unas 1 500 toneladas por hectárea, frente a 125 toneladas por hectárea en los suelos de bos-

que (Daubenmire, 1947). En la zona de manto de bosque y pradera (véase fig. 5-13), en Illinois, resulta fácil adivinar, por el color de la tierra, cuál campo de maíz fue anteriormente pradera y cuál bosque; en efecto, el suelo de pradera es mucho más negro, a causa de su contenido de humus. Si se da una precipitación pluvial apropiada, nada tiene de particular que los "graneros del mundo" se encuentren en regiones de pradera.

Las condiciones topográficas influyen grandemente sobre el perfil del suelo dentro de una determinada región climática. El terreno montañoso o bien desaguado, sobre todo si ha sido maltratado por el hombre, propenderá a tener horizontes A y B delgados, a causa de la erosión (fig. 5-12). En terreno llano, el agua podrá lixiviar los materiales rápidamente hacia capas más profundas, formando en ocasiones una "costra dura", a cuyo través las plantas, los animales y el agua no logran penetrar. La figura 9-7 ilustra un caso extremo de costra dura y el efecto que de ella resulta sobre la vegetación. Las situaciones de desagüe insuficiente, como en el caso de los pantanos, favorecen la acumulación de humus, toda vez que el oreo deficiente hace que la putrefacción sea más lenta. La falta de oxígeno y la acumulación de bióxido de carbono y de otros productos tóxicos se convierten en graves factores limitativos. En ocasiones, los suelos que



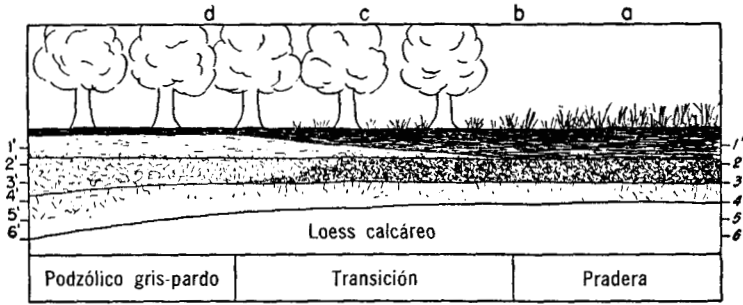


FIG. 5-13. Relaciones entre el suelo y la vegetación en una zona de transición entre bosque y pradera. Bajo la influencia de clima y vegetación distintos, se desarrollan, a partir del mismo material original, suelos manifiestamente diferentes (en este caso, loess calcáreo u horizonte "C" transportado por el viento). La disminución de materia orgánica, el desarrollo de un horizonte A podzólico (con una capa de humus delgada, véase figura 5-12) y el desarrollo estructural aumentado de un horizonte B, tales son los rasgos principales que distinguen los suelos de bosque de los suelos de pradera. (Según Crocker, 1952.)

básico favorable, la acción de los organismos y del clima tenderá a formar un suelo característico de la región (véanse la figura 5-14, con un mapa de comunidades bióticas, y la figura 14-7). Desde un punto de vista ecológico amplio, las tierras de una determinada región pueden dividirse en dos grandes grupos, a saber, las que están abundantemente afectadas por el clima y la vegetación de aquella, y las que están afectadas en gran parte por condiciones locales o edáficas extremadas o poco corrientes de topografía, nivel de agua o de la tierra original. Según veremos con mayor detalle en el capítulo 9, las condiciones locales o edáficas son más importantes: 1) en regiones geológicamente jóvenes y en las que el clima y la vegetación no han logrado todavía "construir" un manto de tierra uniforme, y 2) en regiones donde el clima es extremo, como por ej.: en los desiertos, donde pequeñas diferencias en la tierra podrán dar acaso lugar a grandes diferencias en la comunidad biótica resultante. Por consiguiente, el grado de madurez del suelo (esto es, la extensión en que se ha alcanzado un equilibrio entre suelo, clima y vegetación) varía en gran manera con la región. Wolfanger (1930), por ejemplo, calculó que 83 por 100 de los suelos del Condado de Marshall, Iowa, son maduros, frente a sólo 15 por 100 en el Condado de Bertie, Carolina del Norte, situado en Llano Costal, "geológicamente joven". *Importa destacar que el papel que desempeña en la función ecológica el "tipo del suelo" depende de la etapa en los desarrollos geológico y ecológico* (más detalles al respecto en el cap. 9).

Para buenos estudios generales del suelo puede recurrirse a Russell (1957), Eyre (1963)

y Black (1968); en cambio, se mencionan en el capítulo 14 libros que tratan de la ecología del suelo de modo más específico.

9. *El fuego como factor ecológico.* Los estudios de estos últimos años han hecho necesaria una nueva orientación más bien categórica de nuestras ideas acerca del fuego cual factor ecológico. En efecto, es obvio, ahora que el fuego no es un factor secundario o anormal, sino como un factor principal, por el contrario, que en la mayoría de los medios terrestres del mundo casi forma y ha formado parte por espacio de siglos del "clima" normal. Por consiguiente, las comunidades bióticas se adaptan a este factor y lo compensan, exactamente como lo hacen con la temperatura o el agua. Al igual que con la mayoría de los factores ambientales, el hombre ha modificado su efecto en gran manera, aumentando su influencia en muchos casos y reduciéndola en otros. *El no haber comprendido que los ecosistemas pueden estar "adaptados al fuego" se ha traducido en una gran dosis de "mala administración" de los recursos naturales del hombre.* Al revés, utilizado adecuadamente, el fuego puede convertirse en un instrumento ecológico de gran valor. Así, pues, el fuego es un factor limitativo sumamente importante, siquiera porque el hombre es capaz de controlarlo en una extensión aún mayor que muchos otros factores limitativos.

El fuego es sumamente importante en regiones de bosque y de pradera de las zonas templadas y en las zonas tropicales con estaciones secas. Los arqueólogos suelen considerar corrientemente las pruebas de empleo deliberado del fuego por el hombre como el primer "signo" del desarrollo humano. En muchas

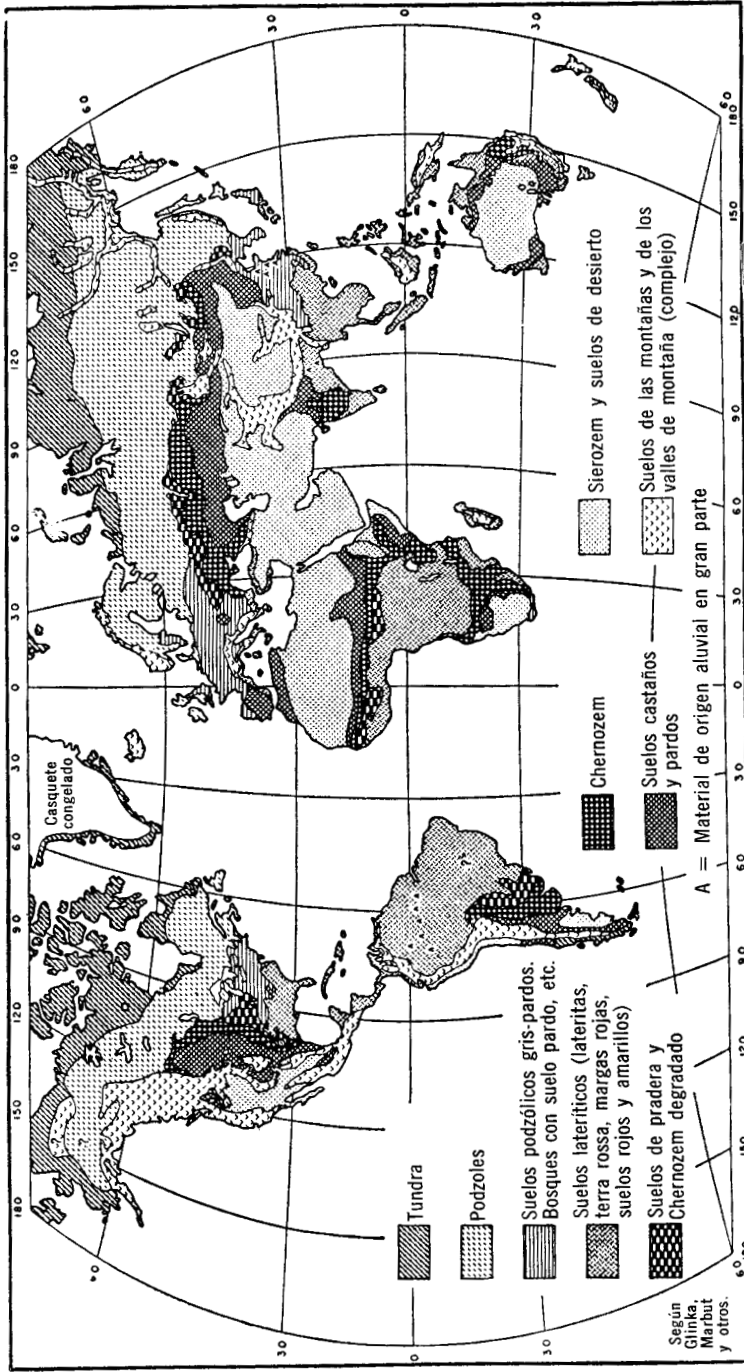


Fig. 5-14. Mapa esquemático de los tipos primarios de suelos del mundo. Son manifestaciones no sólo diferencias entre norte y sur, sino también entre este y oeste, relacionadas con la precipitación pluvial. Los suelos podzólicos y lateríticos de las regiones húmedas se conocen a menudo como "pedalfers", a causa de la acumulación de hierro y aluminio en los horizontes B, en tanto que los chernozems y otros suelos de las regiones más áridas son "pedocals", a causa de la acumulación de calcio (véase la figura 5-12). En años recientes se ha propuesto un conjunto de nombres más uniformes y descriptivos para los tipos zonales de suelo, en los que cada nombre tiene la misma raíz "sol". Así, pues, el podzol norteño se convierte en "spodosol" (= ceniciento), el tipo podzólico gris-pardo templado se convierte en alfisol (Al-FE, con referencia a la acumulación de mineral de B<sub>2</sub>), el suelo de la pradera se convierte en aridisol, y el suelo laterítico tropical se convierte en oxisol (= oxidado). (Mapa del U. S. Department of Agriculture Yearbook, 1938.)

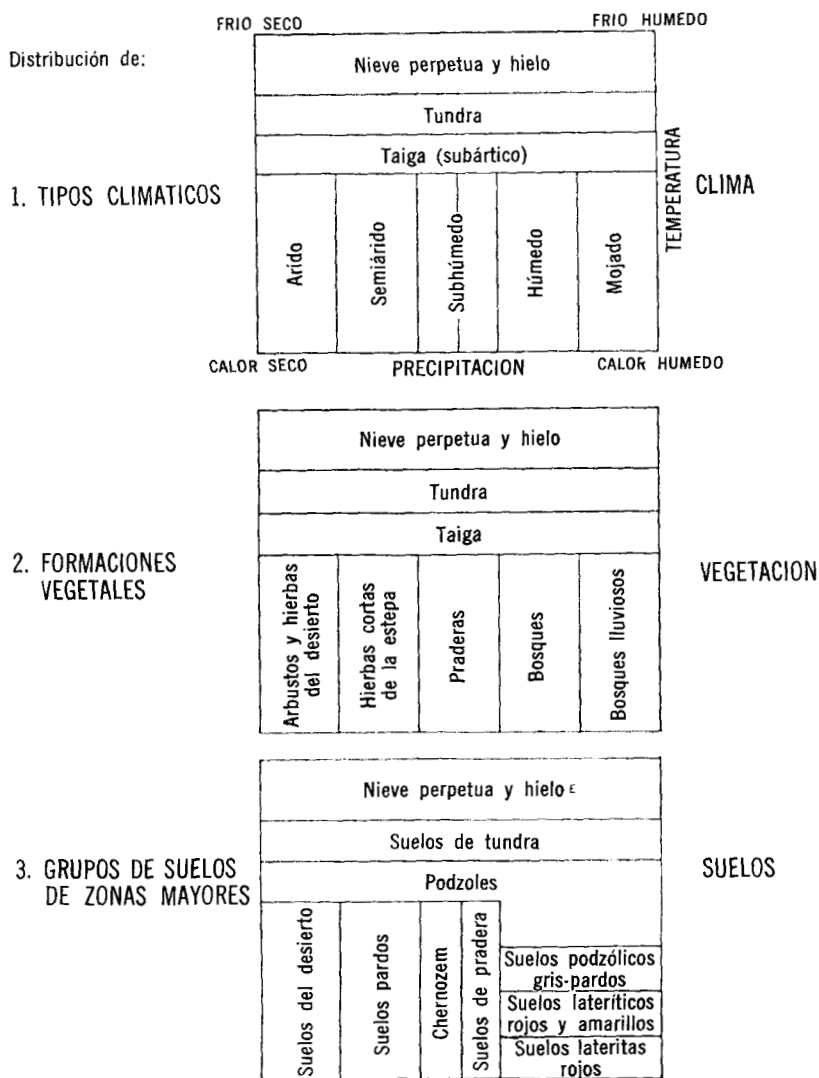


FIG. 5-15. Representación esquemática que muestra las relaciones recíprocas entre los climas, las formaciones vegetales y los grupos de zonas de suelos. (De Oosting, 1952, 2a. ed., según Blumenstock y Thornthwaite.)

partes del oeste y del sudeste de EE.UU. resultaría difícil encontrar un área de alguna extensión que no revele haber sido afectada por el fuego en el transcurso de los últimos 50 años al menos. En muchas secciones, los incendios los originan naturalmente los relámpagos. El hombre primitivo, el indio norteamericano, por ejemplo, incendiaba regularmente bosques y praderas por consideraciones de carácter práctico. Así, pues, el fuego constituyó un factor limitativo mucho antes de que el hombre blanco empezara a modificar energicamente su medio, con el propósito de mejorar

su condición. Pero inadvertidamente, mediante un comportamiento descuidado, el hombre blanco ha aumentado a menudo a tal punto el efecto del fuego, que el mismo fin que persigue —un medio productivo— resulta destruido o dañado. Por otra parte, la protección total frente al fuego no siempre se ha traducido en aquello que el hombre esperaba, esto es, en un medio más productivo para sus fines. Así, pues, se ha hecho claro que el fuego debe considerarse como un factor ecológico, juntamente con otros factores tales como la temperatura, la lluvia y el suelo, y que ha de estu-





FIG. 5-16. Véase la leyenda en la página opuesta.



FIG. 5-16. Los dos extremos de fuego. *Arriba a la izquierda*: Resultado de un grave fuego de corona en Idaho, con grave erosión subsiguiente de la vertiente. *Abajo a la izquierda*: Operación de incendio controlado de un bosque de pino de hoja larga en el suroeste de Georgia, que elimina la competencia de la madera dura, estimula el crecimiento de leguminosas y mejora la reproducción de una madera valiosa de pino. El fuego se prende en condiciones de humedad, a la caída de la tarde (y es detenido en la noche por el rocío). Obsérvese que el humo es blanco (lo que indica poca pérdida de elementos nutritivos) y que el delgado reguero de fuego puede atravesar en muchos puntos. Las hormigas, los insectos y los pequeños mamíferos no sufren daño alguno de estos pequeños fuegos de superficie. *Arriba*: Un bosque maduro de pino de hoja larga que resulta de incendio controlado. En la foto se ve a E. V. Komarek, ecólogo precursor del fuego, dirigiéndose a sus alumnos. *Inserto*: Planta joven de pino de hoja larga, en la que se ve que la yema está bien protegida por las agujas largas. La foto de *arriba a la izquierda* es del U.S. Forest Service Photo, y la de *abajo a la izquierda* es de Leon Neel, Tall Timbers Research Station; *arriba*, fotos de E. P. Odum.

diarse con una mente libre de prejuicios. El que el fuego sea un amigo o un enemigo de la civilización, esto dependerá de un conocimiento y un control inteligentes.

Al hablar del fuego cual factor ecológico, lo primero en que hay que insistir es que hay en la naturaleza diversas clases de fuegos que son distintas en sus efectos. Dos tipos extremos pueden verse en la figura 5-16. Por ejemplo, los *fuegos de corona* destruyen a menudo la totalidad de la vegetación, en tanto que los *fuegos de superficie* tienen un efecto totalmente distinto. El primero de dichos fuegos es limitativo para la mayoría de los organismos; la comunidad biótica ha de empezar a volver a desarrollarse totalmente, a partir más o menos de cero y podrán acaso transcurrir años antes de que el área vuelva a ser productiva desde el punto de vista del hombre. Los fuegos de superficie, en cambio, ejercen

un efecto selectivo: son más limitativos para determinados organismos que para otros, y favorecen así el desarrollo de organismos de alta tolerancia frente al factor fuego. Por otra parte, los fuegos de superficie ligeros ayudan a las bacterias a descomponer los cuerpos de las plantas y en hacer que los elementos nutritivos minerales estén más prontamente disponibles para el desarrollo de estas (véase pág. 30). Las legumbres nitrificantes prosperan a menudo después de un ligero incendio. En regiones especialmente expuestas a incendios, unos ligeros fuegos regulares de superficie reducen considerablemente el peligro de los graves fuegos de corona, por cuanto mantienen a un grado mínimo el manto de combustible. Según ya se mencionó en la página 33, el fuego se combina a menudo con antibióticos producidos por plantas para producir cambios rítmicos en la vegetación (el

"clímax cíclico", véase cap. 9), que se traducen en estabilización y rejuvenecimiento alternados de la producción primaria y en diversidad de las especies. Al estudiar una zona en regiones donde el fuego es un factor, el ecólogo suele encontrar pruebas de la influencia pasada de aquel. El que el fuego deba excluirse en lo futuro (suponiendo que sea posible) o deba utilizarse, por el contrario, cual un instrumento de trabajo, esto dependerá por completo del tipo de comunidad que se desee o parezca ser mejor desde el punto de vista del empleo regional de la tierra.

Un solo ejemplo, tomado de una situación bien estudiada, ilustrará de qué modo actúa el fuego como factor limitativo, y hará ver que el fuego no es necesariamente "malo" desde el punto de vista humano. En el llano costero del sudeste de EE.UU., el pino de aguja larga es más resistente al fuego que otras especies de árboles. La yema terminal de los jóvenes pinos de aguja larga está bien protegida por un manojo de agujas largas, resistentes al fuego (fig. 5-16, inserto). Así, pues, los fuegos bajos favorecen selectivamente esta especie. En ausencia completa de fuego, los arbustos de madera dura crecen rápidamente y ahogan los pinos de aguja larga. Resultan eliminadas asimismo las hierbas y legumbres, y la codorniz común y otros animales que dependen de éstas no prosperan, en ausencia total de fuego, en tierras de bosque. Los ecólogos concuerdan de modo general en que las magníficas plantaciones vírgenes abiertas del pino del llano costal y la caza abundante que les está asociada (figs. 14-12 y 5-16, arriba a la derecha) forman parte de un ecosistema controlado por el fuego o "clímax de fuego".

Un buen lugar para observar los efectos a largo plazo de un uso sagaz del fuego es el de *Tall Timbers Research Station*, en el norte de Florida, y las plantaciones adyacentes de Georgia suroccidental, donde Herbert Stoddard y E. V. y Roy Komarek han estado estudiando por muchos años la relación del fuego con respecto al complejo ecológico entero. Como resultado de estos estudios, Stoddard (1936) fue uno de los primeros en abogar en favor del uso del incendio controlado o "prescrito" para aumentar la producción tanto de madera como de caza, en un tiempo en que el punto de vista "oficial" o "profesional" de los ingenieros forestales era que todo fuego era malo. Por muchos años, altas densidades tanto de

codornices como de pavos silvestres se han conservado en tierras destinadas a plantaciones muy provechosas de madera mediante el empleo de un sistema de incendio "confinado", complementado con una diversificación en el uso de la tierra. Desde 1963 se ha venido celebrando anualmente una conferencia sobre "ecología del fuego" en la Estación de Tall Timbers. Las Actas\* de estas conferencias no sólo resumen la experiencia local, sino también las relaciones recíprocas entre fuego, suelo, vegetación y clima de todo el mundo.

El carácter de otros tipos de vegetación adaptados al fuego se resume en el capítulo 14. El fuego es particularmente importante en las praderas. En condiciones de humedad, el fuego favorece más a la hierba que a los árboles, en tanto que en condiciones de sequía resulta a menudo necesario mantener la pradera contra la invasión de arbustos del desierto. El fuego tiene su empleo en la agricultura de la pradera, como cabría esperarlo. Morris (1968), por ejemplo, observó que el incendio de hierba de Bermuda (*Cynodon dactylon*) a fines del invierno o a principios de la primavera aumentaba los rendimientos de forraje, si se empleaban altos niveles de fertilización.

Un ejemplo del empleo del fuego en la administración de la caza en los brezales ingleses se reproduce en la figura 5-17. Una experimentación intensa de muchos años ha demostrado que quemar por pedazos o tiras de tierra de aproximadamente una hectárea cada uno, con seis de estos fuegos por kilómetro cuadrado, se traduce en los rendimientos más altos de poblaciones de chochas y de caza. Las chochas, que son herbívoros que se alimentan de yemas, necesitan breza madura (no quemada) para anidar y para protección contra sus enemigos, pero encuentran una alimentación más nutritiva en los retoños de los pedazos quemados. Esto constituye un buen ejemplo de compromiso entre madurez y juventud en un ecosistema que es muy importante para el hombre (véase sección 3, cap. 9).

La cuestión acerca de cuándo "deba o no deba quemarse" podrá sin duda resultar desconcertante para el ciudadano. Puesto que, por su negligencia, el hombre suele aumentar los "incendios incontrolados", es necesario promover una fuerte campaña en favor de la

\* Pueden obtenerse copias de estas publicaciones de *Tall Timbers Research Station*, Tallahassee, Florida.



FIG. 5-17. Brezal inglés quemado en tiras y pedazos (las áreas claras de aproximadamente 1 hectárea cada una) para aumentar la producción de caza. Esta foto ilustra una combinación conveniente de vegetación joven y madura (según se expone en la sección 3 del cap. 9), y también el principio del "efecto de borde" (véase cap. 6). (Según Picozzi, 1968, reproducida con autorización del autor.)

protección de los bosques y las áreas de recreo. El ciudadano debe comprender que, en cuanto individuo, él nunca debe empezar o causar fuegos en parte alguna de la naturaleza; sin embargo, deberán comprender también que el empleo científico del fuego como instrumento por personas preparadas forma parte de una buena administración de la tierra. (Ver Garren, 1943; Sweeney, 1956; Ahlgren y Ahlgren, 1960; Cooper, 1961; Komarek, 1964, 1967.)

#### El micromedio

Son factores importantes las diferencias regionales en materia de temperatura, humedad y otras, pero lo son también las diferencias horizontales y verticales locales. En efecto, podrá ocurrir que organismos que ocupen el mismo hábitat vivan en condiciones muy distintas. El concepto de micromedio, o del medio formado por pequeñas áreas en contraste con las grandes, sólo se ha desarrollado en estos 10 últimos años. Otros términos aplicados comúnmente a este concepto, pero mucho más restrictivos en su extensión, son los de "mi-

croclima" y "bioclima". Toda vez que el término de micromedio es relativo, podrá significar tanto el área inmediata del medio ocupado por un pinar como el que ocupa un líquen dentro de éste. Los estudios críticos al nivel del micromedio han afinado singularmente nuestro método de estudio tanto de los organismos individuales como de las comunidades de individuos; estos datos son particularmente útiles para calcular la corriente de energía de varias poblaciones dentro de la comunidad.

El estudio de los micromedios requiere que se preste considerable atención a la instrumentación, puesto que una serie de mediciones en gradientes verticales y horizontales tiene un significado mucho mayor que las mediciones en puntos aislados. Por ejemplo, la estación meteorológica convencional mide la temperatura y otros factores en un resguardo artificial, a la "altura del pecho" arriba del piso, al aire libre, lo que constituye un micromedio particularmente importante para el hombre, pero no para un organismo del suelo o para una hoja de la copa de un árbol. Por consiguiente, el ecólogo ha de establecer su propio sistema de vigilancia ambiental. Pueden

conseguirse ahora cierto número de libros y manuales que describen los tipos y el empleo de sensores, como por ej.: los de Platt y Griffiths (1964) y Wadsworth y col., (1967), para el medio terrestre, o también los de Barnes (1959) y los manuales sobre "Standard Methods" de la *American Public Health Association*.

La figura 5-18 ilustra de modo más bien espectacular la variación microambiental de la tundra, mostrando diferencias de temperatura registradas simultáneamente en diversos puntos, arriba y debajo de la nieve, durante un corto periodo de frío invernal en Alaska central. Obsérvese que, si bien la temperatura era de 60 a 70° debajo de cero arriba de la nieve, la de la superficie del suelo, debajo de la nieve, era, en cambio, ¡de unos 80 grados más alta! Así, pues, los animales que viven arriba de la nieve, como el caribú o el zorro ártico, estaban sometidos a las temperaturas bajas, en tanto que los que viven debajo de la nieve vivían virtualmente ¡en una zona climática más meridional! En la estación donde se efectuaron las mediciones de la gráfica de la figura 5-18, los ratones campestres del género *Microtus* se mostraban

muy activos en el espacio de cinco centímetros comprendido entre la nieve y el suelo. Estos ratones tienen una piel más bien delgada y no están adaptados especialmente al frío extremo (en comparación con la liebre ártica, por ejemplo) y, sin embargo, pueden sobrevivir en una región de clima invernal muy frío, a causa del micromedio debajo de la nieve.

Diferencias microclimáticas muy importantes son creadas por características topográficas del paisaje. Como puede verse en la figura 5-19, una pendiente de vertiente que mira al sur recibe mucha más radiación solar (más de 2.5 veces en invierno) que la pendiente que mira al norte en la *Coweeta Hydrological Research Area*, de las montañas de Carolina del Norte (véase una foto de esta área en la fig. 2-4). Las diferencias de temperatura, humedad, evapotranspiración y otros factores se traducen a menudo en comunidades totalmente distintas en pendientes opuestas de un mismo valle, con comunidades y organismos de tipo más nórdico en el lado que mira al norte y comunidades y organismos más meridionales en el lado que mira al sur. El estudio comparativo de vertientes orientadas respectiva-

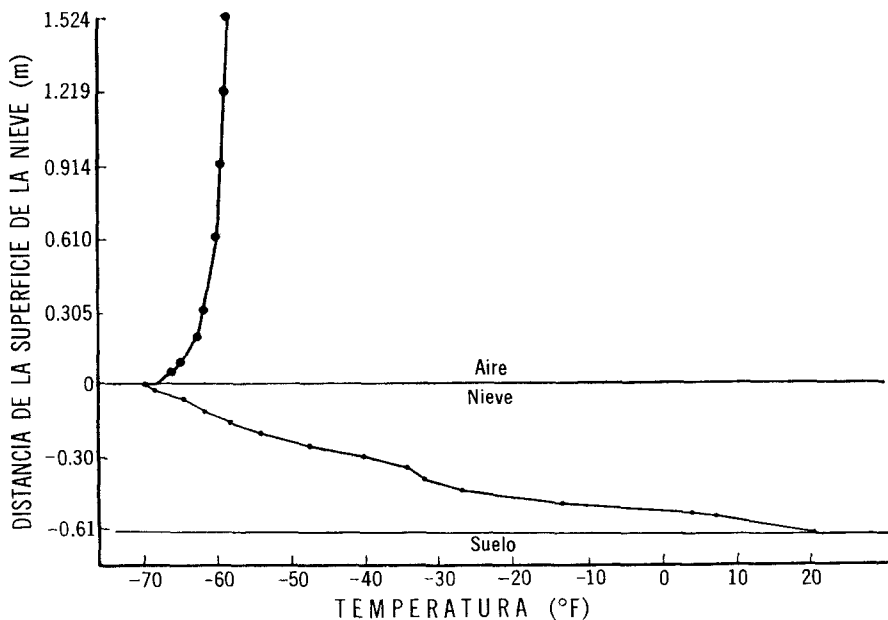


FIG. 5-18. Gradiente vertical de temperatura durante un breve periodo de frío en Alaska central, caso extremo de diferencias microclimáticas arriba y debajo de la nieve. Las mediciones se efectuaron simultáneamente mediante el empleo de pares térmicos de constantano, dispuestos de modo que los errores de la conducción y la radiación fueran mínimos y la cubierta de nieve permaneciera intacta. (Datos de H. McClure Johnson, obtenidos durante los estudios convenidos entre la Cornell University y el Alaskan Air Command Arctic Aero Medical Laboratory, Ladd AFB, Alaska.)

mente hacia el norte y hacia el sur constituye un buen ejercicio de campo para una clase de ecología.

Como ya se indicó, los animales se sirven a menudo de gradientes ambientales para "regular" su propio micromedio, de modo que permanezca a un nivel constante. Otros ejemplos se mencionan en el capítulo 8 (véase también el "nicho térmico" de un ave pequeña, fig. 8-4).

### 6. LOS INDICADORES ECOLOGICOS

Toda vez que, según vimos, los factores específicos deciden a menudo en forma más precisa cuáles clases de organismos estarán presentes, podemos invertir la situación y juzgar la clase de medio físico a partir de los organismos presentes. Con frecuencia es útil servirse de un expediente biológico de esta clase, sobre todo si perseguimos algún objetivo concreto y el factor o los factores correspondientes son difíciles de medir directamente. De hecho, el ecólogo emplea constantemente organismos como indicadores al explorar nuevas situaciones o al apreciar grandes áreas. Las plantas terrestres son particularmente útiles al respecto. En el oeste de Estados Unidos de Norteamérica, por ejemplo, las plantas se han utilizado ampliamente como indicadores de las

condiciones de agua y suelo (especialmente en cuanto afectan las posibilidades del pasto y la agricultura) desde la obra temprana de Shantz (1911) y Clements (1916). El empleo de animales vertebrados, lo mismo que de plantas, como indicadores de zonas de temperatura (desarrollado por Merriam, 1894, 1899) ha sido también objeto de mucho estudio. Más recientemente se ha prestado atención al empleo de métodos funcionales, como los que se describen con mayor detalle en el capítulo 9.

Algunas de las consideraciones importantes que hay que tener presentes al tratar con indicadores ecológicos son las siguientes:

1. En general, las especies "esteno" dan mucho mejores indicadores que las "euri", por razones que son obvias. Tales especies no son a menudo las más abundantes en la comunidad. Un examen complementario al respecto y acerca del concepto de "fidelidad" se encuentra en el capítulo 14, sección 5.

2. Las grandes especies suelen dar mejores indicadores que las pequeñas, porque, según se demostró en el capítulo 3, con una corriente de energía dada, puede soportarse una biomasa o una población estable mayor. El ritmo de renovación de los organismos pequeños podrá ser acaso tan rápido (hoy aquí, mañana muertos), que las especies particulares presen-

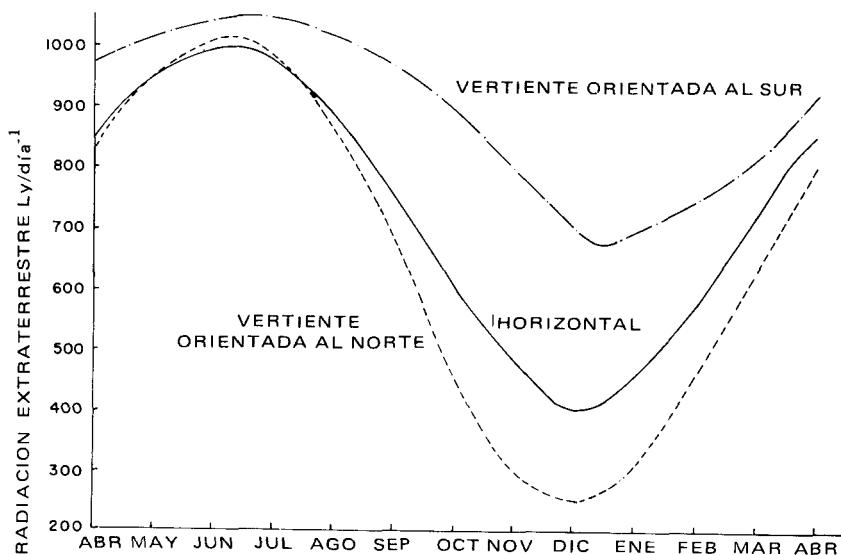


FIG. 5-19. Radiación solar recibida por pendientes orientadas respectivamente al norte y al sur, y horizontal, en la *Coweeta Watershed Experimental Area*, en las montañas del oeste de Carolina del Norte. Las curvas son intensidades de radiación teóricas, recibidas antes de las atenuaciones atmosférica y nubosa. La energía real recibida en la capa autotrófica sería de aproximadamente la mitad de la que aquí se ve (véase sec. 1, cap. 3). (Reproducido de Swift y van Bavel, 1961.)

tes en cualquier momento podrán no resultar muy instructivas como indicadores ecológicos. Rawson (1956), por ejemplo, no encontró especie alguna de algas que pudiera servir de indicadora de las clases de lagos.

3. Antes de confiar en determinadas especies o grupos de especies como indicadoras, deberían tenerse abundantes pruebas de campo y, de ser posible, la prueba experimental de que el factor en cuestión es limitativo. Debería conocerse asimismo la capacidad de compensación o adaptación; si existen ecotipos pronunciados, la ocurrencia de la misma serie de órdenes en diversas localidades no significa necesariamente que existan las mismas condiciones (como ya se subrayó en este capítulo).

4. Las relaciones numéricas entre especies, poblaciones y comunidades enteras proporcionan a menudo indicadores más seguros que las especies singulares, toda vez que el todo refleja una mejor integración de condiciones que la parte. Esto ha sido puesto particularmente de manifiesto en la búsqueda de indicadores biológicos de diversas clases de contaminación, según veremos con cierto detalle en el próximo capítulo. En Europa, Ellenberg (1950) ha demostrado que el conjunto flo-

rístico de las comunidades de hierbas proporciona indicadores cuantitativos excelentes de la productividad agrícola potencial de la tierra.

Una visión interesante propia de la edad atómica, acerca de los indicadores la proporción el descubrimiento de que algunas plantas son útiles en la prospección en busca de uranio (Cannon, 1952, 1953, 1954). Cuando plantas de raíces profundas, como el pino y el enebro crecen arriba de depósitos de uranio, las partes de las plantas arriba de la superficie contienen una concentración de uranio más alta que la normal. Resulta fácil, pues, recoger el follaje, reducirlo a cenizas y examinarlo fluorimétricamente; se considera que más de 2 por 1 000 de uranio en la ceniza indica la presencia bajo tierra de depósitos comercialmente aprovechables. Y toda vez que el selenio acompaña a menudo al uranio, las plantas que indican selenio, como por ejemplo, la especie de *Astragalus*, en la región de las Montañas Rocosas, podrán, asimismo, servir para la localización de depósitos. Y en forma análoga, allí donde el azufre y el uranio están asociados, los miembros acumuladores de azufre de la familia de la mostaza y del lirio proporcionan también indicadores útiles.

## Capítulo 6

# Principios y conceptos relativos a la organización a nivel de la comunidad

### 1. EL CONCEPTO DE LA COMUNIDAD BIOTICA

#### Enunciado

La comunidad biótica es una reunión de poblaciones que viven en un área o en un hábitat físico determinados; es una unidad laxamente organizada, hasta el punto que posee características complementarias de las de sus componentes individuales y de poblacio-

nes (véase principio de los niveles integradores, página 4) y funciona como unidad mediante transformaciones metabólicas acopladas. Es la parte viva del ecosistema, tal como se indicó en el enunciado 1, capítulo 2. El término de "comunidad biótica" es un término general, y debería seguir siéndolo, que puede emplearse para designar reuniones naturales de diversos tamaños, desde los biota de un pedazo de leña hasta los de un gran bosque

o un mar. Las *comunidades mayores* son las que ostentan un tamaño y un grado de organización tales, que son relativamente independientes, o sea que sólo necesitan recibir desde fuera energía solar y son relativamente independientes de las entradas y salidas de las comunidades adyacentes. Las *comunidades menores*, en cambio, son las que dependen en mayor o menor grado de las agrupaciones vecinas. Las comunidades no sólo poseen una unidad funcional precisa, con estructuras tróficas y tipos de corriente de energía característicos sino que poseen también unidad de composición, por cuanto existe cierta posibilidad de que algunas especies aparezcan juntas. Sin embargo, las especies son en gran parte sustituibles en el espacio y el tiempo, de modo que comunidades funcionalmente similares podrán presentar composición distinta en cuanto a aquellas.

#### Explicación

El concepto de comunidad es uno de los principios más importantes de la teoría y la práctica ecológicas. Es importante en la primera, porque destaca el hecho de que diversos organismos viven normalmente juntos de un modo ordenado, y no simplemente como seres independientes esparcidos al azar por la tierra. Lo mismo que una amiba, la comunidad biótica está cambiando constantemente su aspecto (véase un bosque, por ejemplo, en primavera y en otoño), pero posee estructuras y funciones, con todo, que pueden estudiarse y describirse y que son atributos exclusivos del grupo. Victor E. Shelford, un precursor en el campo de la ecología de la comunidad biótica, ha definido a esta como una "reunión, con unidad de composición taxonómica y aspecto relativamente uniforme". A esto podríamos añadir: "y con una organización trófica y una modalidad metabólica perfectamente definidas". Las comunidades pueden distinguirse y definirse con precisión unas respecto de otras; esto será así, sobre todo, cuando el hábitat de la comunidad presenta cambios abruptos; pero límites relativamente claros pueden ser también resultado de la acción al interior de la comunidad misma. Sin embargo, con mucha frecuencia las comunidades se fusionan gradualmente unas con otras, de modo que no existen entre ellas límites estrictamente definidos. Según se pone de manifiesto en la sección 3, la continuidad o discontinuidad es una función, en

gran parte, de la inclinación del gradiente ambiental.

El concepto de comunidad es importante en la práctica de la ecología, porque "según va la comunidad, así va el organismo". Así, por ejemplo, la mejor manera de "controlar" un organismo particular, ya sea que deseemos favorecerlo o combatirlo, consiste más bien en modificar la comunidad que en intentar "atacarlo" directamente. Se ha demostrado una y otra vez, en efecto, que obtenemos una mejor población de codornices, por ejemplo, más bien manteniendo la particular comunidad biótica en la que la codorniz mejor prospera, que criando y exponiendo codornices o manipulando cualquier otro del conjunto de los factores limitativos (como el de los depredadores, por ejemplo). Y los mosquitos pueden combatirse a menudo de modo más eficaz y barato modificando la comunidad acuática entera (haciendo fluctuar los niveles del agua, por ejemplo), que tratando de envenenar los organismos directamente. Puesto que la "maleza" prospera en condiciones de trastorno continuo del suelo, la mejor manera de controlarla a lo largo de los caminos, por ejemplo, consiste en dejar de escarbar y arar el soporte y los bordes de los caminos y estimular el desarrollo de una vegetación estable contra la que la maleza no pueda competir (véase fig. 15-6, E). El bienestar del hombre, al igual que el de la codorniz o del mosquito o la hierba, depende en última instancia de la naturaleza de las comunidades y los ecosistemas en los que impone su cultura.

#### Ejemplos

Tal vez la mejor manera de ilustrar el concepto de comunidad sea la de exponer dos ejemplos de estudios concretos de la misma, uno efectuado sobre todo desde el punto de vista descriptivo del "plantel permanente", y el otro desde el punto de vista funcional del "metabolismo de la comunidad". Para el estudio descriptivo he escogido una de las comunidades bióticas de la región norte del páramo de arbustos, en Utah occidental, efectuado por R. W. Fautin (1946). En esta investigación se seleccionaron cierto número de "áreas de estudio", esto es, áreas lo bastante grandes como para ser características de la región, pero al propio tiempo lo bastante pequeñas como para facilitar el estudio cuantitativo. Durante un periodo de tres años, la



densidad y la frecuencia de las plantas, los números y las clases de animales vertebrados (aves, mamíferos y reptiles) y las poblaciones invertebradas se midieron cuidadosamente según los mejores métodos de muestreo conocidos, y los datos acerca de la biota se correlacionaron con información sobre el hábitat físico de las comunidades, sobre el clima y las relaciones entre el suelo y el agua en aquel. Uno de los puntos más débiles de un estudio descriptivo de esta clase es que el componente de los microorganismos no se deja someter a procedimientos de "reunión de muestras". El estudio reveló que había dos comunidades principales (véase la definición en el Enunciado que precede). Estas eran la comunidad de la artemisia y la del cenizo, nombradas cada una según su organismo más conspicuo, esto es, una planta. Las temperaturas fueron las mismas para ambas comunidades, siendo el principal factor limitativo de estas el agua. La comunidad de la artemisia (véase una reproducción del desierto de artemisia en la figura 15, C del capítulo 14) ocupaba áreas donde "la precipitación es más abundante (aproximadamente el doble) y el suelo es más profundo, o donde el suelo es más permeable y relativamente libre de salinidad". La comunidad del cenizo, por otra parte, estaba presente allí donde el clima era más seco y donde el suelo estaba impregnado a menudo de sales minerales. Dentro de la comunidad principal del cenizo había cierto número de comunidades menores bien desarrolladas, producidas por diferencias en la disponibilidad de la humedad del suelo. Todas las comunidades, tanto las mayores como las menores, presentaban límites relativamente marcados. Se observó que los animales grandes, principalmente los rapaces, vagaban por todas las comunidades mayores y pasaban de una a otra de estas. Los animales más pequeños y muchas plantas, en cambio, estaban confinados a comunidades particulares mayores o menores particulares o mostraban en estas su mayor abundancia. Aves, roedores, lagartos, hormigas, arañas y escarabajos del tipo tenebrio mostraron adaptaciones particulares para vivir en condiciones secas y, por consiguiente, formaron el grueso de la población animal. Los roedores eran particularmente importantes para la comunidad en su conjunto a causa de sus actividades de pasto y excavación. Así, pues, el estudio señaló con precisión factores y organismos "operativamente significativos", con lo que proporcionó una

base para análisis funcionales y de sistemas (según veremos en el cap. 10).

Uno de los ejemplos mejor conocidos del método del metabolismo de la comunidad es el estudio de Silver Springs, Florida, por H. T. Odum (1957). La investigación de un lugar de atracción muy popular para los turistas se mencionó reiteradamente en el capítulo 3 y se vuelve a citar en otra conexión, en el capítulo 10. Análisis del plantel constante se combinaron con mediciones in situ de la corriente de energía y el intercambio de materiales. Dicho estudio está resumido en los dos diagramas de la figura 6-1. De las 40 y tantas conclusiones que se extrajeron del estudio cabe citar las siguientes como de interés general para el estudio de la ecología.

1) Silver Springs es una comunidad ecológica termostática, quimiostática y biostática, en clímax de estado constante y pulsación estacional.

2) La intensidad de la producción primaria de la comunidad conjunta es linealmente proporcional a la intensidad de la luz en condiciones naturales.

3) La eficiencia de la producción primaria en relación con la luz incidente de longitudes de onda utilizables que llega al nivel de la vegetación es de aproximadamente 5.3 por 100.

4) La comunidad experimenta una renovación anual de ocho veces.

5) La mayoría de la producción se va en respiración, pero el 12 por 100 se exporta, con todo, corriente abajo, en forma de materia en partículas.

6) Tiene lugar al anochecer, en todas las épocas del año, una gran aparición de grandes insectos acuáticos, pero sólo aparece siempre una pequeña proporción de producción larval.

7) En este manantial de temperatura constante, algunos de los principales componentes de los invertebrados y de los peces muestran una fotoperiodicidad estricta en los ciclos de cría.

8) El cociente metabólico de la comunidad ( $O_2/CO_2$ ) presentó un promedio de 1.38 en verano y 0.95 en invierno, lo que indica 39 por 100 de proteína en la producción primaria, allí donde interviene la fijación de nitrógeno.

9) Las bacterias constituyen una parte relativamente pequeña de la biomasa del plantel constante, pero son, después de las plantas verdes, los principales consumidores en términos de utilización de energía.

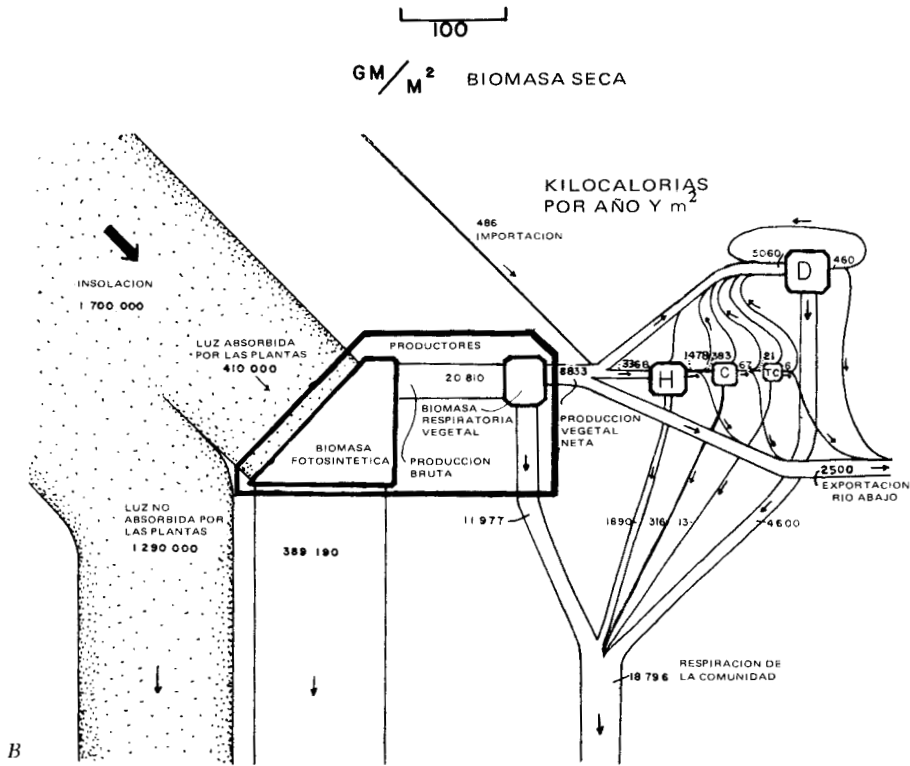
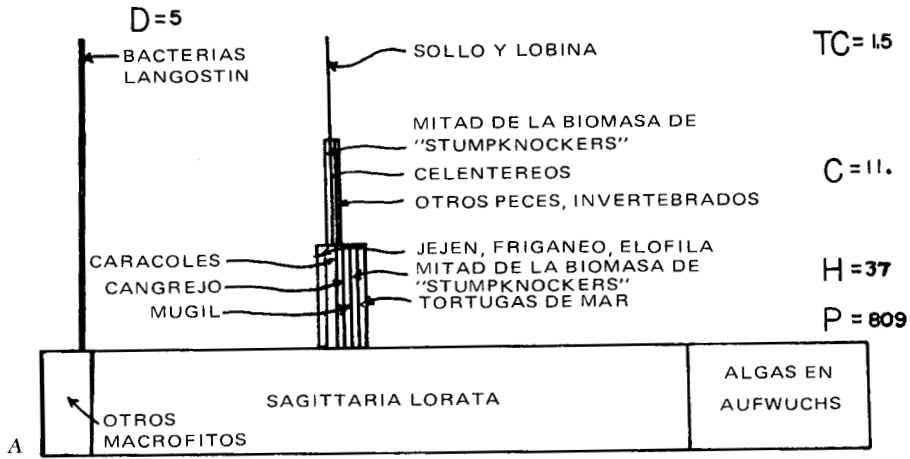


FIG. 6-1. Plantel permanente (A) y corriente de energía (B) de la comunidad de Silver Springs. La biomasa promedio y la corriente anual de energía están distribuidas en cinco grupos tróficos como sigue: productores (P), herbívoros (H), carnívoros (C), carnívoros superiores (TC) y desintegradores (D). Nota: los "Stumpknockers" son peces centrárquidos, *Lepomis punctatus*, el pez pequeño más abundante en el manantial. (Según H. T. Odum, 1957.)

10) Una sucesión de pequeños organismos ("Aufwuchs", véase cap. 13) en hojas individuales de la hierba anguila (*Sagittaria*) tiene lugar continuamente a medida que las hojas van saliendo del fondo, pero para entonces

el área conjunta se encuentra en estado constante, con una especie de distribución de sucesión estable, análoga muy posiblemente a la distribución estable de las edades (remitimos al lector al capítulo siguiente).

2. CLASIFICACION AL INTERIOR DE LA COMUNIDAD Y CONCEPTO DEL PREDOMINIO ECOLOGICO

Enunciado

No todos los organismos de la comunidad son igualmente importantes desde el punto de vista de la caracterización de la comunidad entera. De entre los centenares o millares de clases de organismos que podrían encontrarse en una comunidad, son por lo regular sólo unas pocas especies o unos pocos grupos de estas los que ejercen la mayor influencia, en virtud de sus números, su tamaño o sus actividades, en relación con el control. La importancia relativa en la comunidad no viene indicada por las relaciones taxonómicas, toda vez que los principales organismos que controlan o "rigen" pertenecen a menudo a grupos taxonómicos muy diversos que tienen relaciones más bien sinérgicas que de competición (según veremos en el próximo capítulo). La clasificación al interior de la comunidad va, por consiguiente, más allá del registro taxonómico (de la flora y la fauna) y trata de apreciar la importancia real de los organismos en aquella. La clasificación primaria más lógica desde este punto de vista se basa en los niveles tróficos, u otros niveles funcionales, según se vio en los capítulos 2 y 3. Las comunidades, al menos las mayores, tienen productores, macroconsumidores y microconsumidores. En el seno de estos grupos, las especies o los grupos de especies que controlan en gran parte la corriente de energía se designan como *dominantes ecológicos*. El grado en que el dominio está concentrado en una, varias o muchas especies puede expresarse mediante un *índice de predominio* apropiado, que suma la importancia de cada especie en relación con la comunidad conjunta.

Explicación y ejemplos

El problema de la clasificación al interior de la comunidad biótica se aclarará acaso tomando un ejemplo simplificado. Supongamos que damos un paseo por un pastizal y anotamos los organismos importantes observados.

Después de semejante "censo" tendremos acaso:

gramíneas de tallo verde azulado	ganado bovino	pollos
trébol blanco	ganado lechero	ovejas
robles	pollos	caballos

Una simple relación "taxonómica" de esta clase no nos daría por sí sola un cuadro muy completo del pastizal.

Pero tendríamos una visión mucho más exacta si añadiéramos unas cuantas apreciaciones cuantitativas:

gramíneas de tallo verde azulado	16 hectáreas	pollos	6 ejemplares
trébol blanco	1 hectárea	pavos	2 ejemplares
robles	2 ejemplares	ovejas	1 ejemplar
ganado bovino	2 ejemplares	caballos	1 ejemplar
ganado lechero	48 ejemplares		

Con fundamento en esto estaría claro que las gramíneas de tallo verde azulado son la planta "dominante" entre los "productores" y que el ganado lechero es el animal dominante entre los "consumidores". La comunidad es esencialmente, en este caso, un pastizal de ganado lechero. Por supuesto, se tendría una visión mucho más completa todavía, si el granjero nos señalara la variación en el empleo según la estación, la producción anual de heno y leche, etc., y si supiéramos algo acerca de la actividad de los microorganismos en el suelo.

Por supuesto, hay en realidad muchas otras clases de organismos en un pastizal, pero es el caso que las gramíneas de tallo verde azulado, el ganado y los microorganismos del suelo son los más importantes desde el punto de vista de la influencia rectora (aparte del hombre, que es el dominante supremo en este caso). Las comunidades naturales tendrán acaso un número mayor todavía de especies. Pero aún así, un número relativamente pequeño de especies controla a menudo la comunidad, y de ellas se dice que son dominantes. Esto no significa que las especies raras más numerosas no sean importantes; lo son, en efecto, porque ocasionan básicamente diversidad, aspecto igualmente importante de la estructura de la comunidad que examinaremos en la sección 4. La eliminación de la especie dominante se traduciría en cambios importantes no sólo en la comunidad biótica, sino también en el medio físico (en el microclima, por ejemplo), en tanto que la supresión de una especie que no sea dominante provocará un cambio mucho menor. Por regla general, las especies dominantes son, en sus respectivos grupos tróficos, las que presentan la mayor productividad. En la comunidad de Silver Springs, representada en

la figura 6-1, puede verse que la hierba anguila (*Sagittaria*) es el autótrofo dominante. En relación con los organismos grandes, pero no necesariamente para los pequeños, la biomasa podrá ser acaso un indicador de dominio, según tuvimos ya ocasión de señalarlo anteriormente. Los ecólogos se han servido de una gran diversidad de mediciones para evaluar la importancia relativa de las especies, tales, por ejemplo, como el "área basal", en las comunidades de bosque (esto es, el área de la sección transversal de los troncos), o la "cubierta", en una pradera (la superficie de suelo ocupada). Al igual que con los números y la biomasa, estos índices especializados sólo son aplicables si las poblaciones objeto de comparación tienen aproximadamente las mismas relaciones de tamaño y metabolismo (véase cap. 3, sec. 5).

En las comunidades terrestres, los espermatofitos suelen ser los dominantes principales, no sólo entre los autótrofos, sino en la comunidad conjunta, porque proporcionan refugio a la gran masa de los organismos de la comunidad y modifican factores físicos de diversas maneras. De hecho, el término de "dominante" ha sido empleado abundantemente por los ecólogos de las plantas para significar las plantas de "piso superior" o mayores de la comunidad. Clements y Shelford (1939) han señalado que los animales (consumidores) pueden controlar asimismo las comunidades. En efecto, allí donde las plantas son de tamaño pequeño, los animales producirán acaso cambios relativamente mayores en el hábitat físico. El concepto de predominio no se ha aplicado al nivel saprotrófico, pero hay motivos suficientes para suponer que entre las bacterias, etc., algunas clases son más importantes que otras. (Véase en el cap. 14 un ejemplo de cómo la población microbiana es dominada por grupos distintos, en un gradiente de descomposición en el suelo.)

Cuadro 6-1  
ALGUNOS ÍNDICES ÚTILES DE ESTRUCTURAS  
ESPECIES EN COMUNIDADES

A) ÍNDICE DE PREDOMINIO (c)\*

$c = \sum (ni/N)^2$  donde  $ni$  = valor de importancia de cada especie (número de individuos, biomasa, producción, etc.)  
 $N$  = total de los valores de importancia

B) ÍNDICE DE SIMILITUD (S) ENTRE DOS MUESTRAS †

$$S = \frac{2C}{A + B}$$

donde  $A$  = número de las especies en la muestra  $A$   
 $B$  = número de las especies en la muestra  $B$   
 $C$  = número de las especies comunes a ambas muestras

Nota: Índice de disimilitud =  $1 - S$ .

C) ÍNDICE DE LA DIVERSIDAD DE LAS ESPECIES

(1) Tres índices de riqueza o variedad de especie ( $d$ )‡

$$d_1 = \frac{S - 1}{\log N} \quad d_2 = \frac{S}{\sqrt{N}} \quad d_3 = \frac{S}{1000 \text{ ind.}}$$

donde  $S$  = número de especies  
 $N$  = número de individuos, etc.

(2) Índice de uniformidad (e)§

$$e = \frac{\bar{H}}{\log S}$$

donde  $\bar{H}$  = índice de Shannon (véase más abajo)  
 $S$  = número de especies

(3) Índice de Shannon de la diversidad general

$$\bar{H} = \sum \left( \frac{ni}{N} \right) \log \left( \frac{ni}{N} \right)$$

o bien  
 $-\sum P_i \log P_i$

donde  $ni$  = valor de importancia para cada especie  
 $N$  = total de los valores de importancia  
 $P_i$  = probabilidad de importancia para cada especie =  $ni/N$

\* Véase Simpson (1949).

† Véase Sørensen (1948); véase un índice emparentado de "diferencia en porcentajes" en E. P. Odum (1950).

‡  $d_1$ , véase Margalef (1958a);  $d_2$ , véase Menhinick (1964);  $d_3$ , véase H. T. Odum, Cantlon y Kornicker (1960).

§ Véase Pielou (1966); véase otro índice de "equidad" en Lloyd y Ghelardi (1964).

|| Véase Shannon y Weaver (1949); Margalef (1968).

Nota: En  $d_1$ ,  $e$  y  $\bar{H}$  se han empleado los logaritmos naturales, pero  $\log_2$  se utiliza a menudo para calcular  $\bar{H}$  de modo que se obtengan "pedacitos por individuo".

Las comunidades del norte tienen casi siempre menos especies que puedan clasificarse como dominantes de lo que ocurre con las comunidades del sur. Así, por ejemplo, un bosque septentrional tendrá acaso una o dos especies de árboles que comprendan el 90 por 100 o más de la plantación. En un bosque tropical, en cambio, una docena o más de especies podrán ser tal vez dominantes, aplicando el mismo criterio (véase cap. 11). Por otra parte, los dominantes son también menos en número allí donde los factores físicos son extremos, según se indicó en la sección anterior. Así, por ejemplo, el predominio en todos los grupos ecológicos es mucho más destacado en los desiertos, tundras y otros medios extremos. O dicho en otros términos, la influencia dominante en comunidades en medios extremos está dividida entre un número menor de especies.

La ecuación para un índice simple ( $c$ ) de "concentración de dominio" se muestra en el cuadro 6-1. Para ilustrar la cosa, supongamos que tenemos una comunidad compuesta de cinco especies, cada una de ellas igualmente importante, y que asignamos un valor de importancia de 2 a cada especie (basada tal vez en una densidad de 2 por m<sup>2</sup>). En otra comunidad de cinco especies, supongamos que una de ellas tiene un valor de importancia de 6, y las otras de sólo 1 cada una. Si calculamos  $c$  a partir de la ecuación del cuadro 6-1, obtenemos para la primera comunidad un valor de 0.2 y de 0.4 para la segunda, en la que el predominio estaba más "concentrado" (en una sola especie en este ejemplo). Whittaker (1965) ha calculado índices de predominio para cierto número de bosques basándose en la contribución de cada especie de árbol a la producción primaria total. Los valores encontrados iban de 0.99, para un bosque de madera roja (predominio casi total por una sola especie), a 0.12 y 0.18 para dos bosques de bóveda en las *Smoky Mountains*, donde el dominio está compartido por un gran número de especies, como en el bosque tropical.

### 3. ANALISIS DE LA COMUNIDAD

#### Enunciado

Las comunidades pueden nombrarse y clasificarse adecuadamente según: 1) sus características estructurales más importantes, como las especies dominantes, las formas o los indi-

cadores de vida, 2) el hábitat físico de la comunidad, o 3) sus atributos funcionales, tales como el tipo de metabolismo de la comunidad.

No se ha formulado regla precisa alguna para la denominación de las comunidades, como se ha hecho para nombrar o clasificar organismos, si es que, de hecho, esto es deseable o posible. En efecto, las clasificaciones basadas en las características estructurales son más bien particulares de ciertos medios, y en cuanto a los intentos de establecer una clasificación universal sobre esta base, éstos han sido en gran parte poco satisfactorios. En cambio, los atributos funcionales proporcionan una base mejor para la comparación de todas las comunidades en hábitats muy distintos, como terrestres, marinos o de agua dulce.

El análisis de la comunidad en una región geográfica o un área de paisaje determinados ha creado dos métodos contrastantes, a saber: 1) el método de zonas, en el que se consideran, se clasifican y se relacionan comunidades separadas, en una especie de lista de control de tipos de comunidad, y 2) el método del análisis de gradiente, que implica la disposición de las poblaciones a lo largo de un gradiente de eje ambiental unidimensional o multidimensional, con la consideración de la comunidad basada en coeficientes de frecuencia, distribución y similitud, o en otras comparaciones estadísticas. El término de *ordenación* se utiliza con frecuencia para designar la disposición de las especies y comunidades a lo largo de gradientes, y el de *continuo*, para designar el gradiente que contienen las especies o las comunidades ordenadas. En términos generales, cuanto más supino es el gradiente ambiental, tanto más distintas o discontinuas son las comunidades, no sólo a causa de una mayor probabilidad de cambios abruptos en el medio físico, sino debido a que los límites están más acusados por procesos de competición y coevolución entre especies de acción recíproca e interdependientes.

#### Explicación y ejemplos

Consideremos primero la designación y la clasificación sobre una base estructural. Toda vez que la comunidad se compone de individuos, muchos ecólogos creen que las comunidades deberían nombrarse siempre según sus organismos importantes, o sea, por regla general, los dominantes. Esto va bien cuando no hay más que una o dos especies o grupos

dominantes (o tal vez géneros), como, por ejemplo, en las comunidades de artemisia y de desierto de cenizo, descritas en la sección 1 que se mantienen conspicuas en todo momento. En muchos casos, el predominio no está tan convenientemente concentrado como se indica en la sección 2, o las especies cambiarán acaso con las estaciones, como ocurre en muchas comunidades del tipo de plancton.

Pero como ya se señaló en el primer principio mismo (cap. 2), la unidad básica real es más bien el ecosistema que la comunidad. Por consiguiente, no hay razón lógica alguna en cuya virtud una comunidad no pueda nombrarse según algún rasgo del medio inanimado, si es que este procedimiento proporciona una idea clara de aquélla a algún otro. En efecto, los nombres de las comunidades, lo mismo que los de las demás cosas en general, han de ser significativos, pero lo más breves posible, porque, en otro caso, no se utilizarán. Por consiguiente, la mejor forma de designar una comunidad consiste en escoger algún rasgo conspicuo estable, ya sea biológico o no, y utilizarlo como nombre.

En la tierra, las plantas mayores suelen proporcionar un punto de referencia conspicuo y estable. En las comunidades acuáticas, en cambio, el hábitat físico puede hacer las mismas veces; como por ej.: en una comunidad de

rápidos de un río, de banco lodoso, de marina pelágica (de alta mar) o de playa de arena. Si los animales son conspicuos y altamente característicos, como los animales sésiles de fondo en el hábitat marino de marea, la comunidad podrá designarse apropiadamente según ellos, como, por ejemplo, un ostral o criadero de ostras, o una comunidad de percebes. De modo general, la inclusión en el nombre de la comunidad de animales muy móviles no es satisfactoria, porque la componente animal suele ser demasiado variable de un momento a otro, siendo raro que se dé un predominio claramente definido de una o dos especies a largo plazo. Shelford ha abogado por la inclusión de animales en el nombre de la comunidad, con objeto de destacar que también los animales, tanto como las plantas, son parte integrante de la comunidad biótica. Es el caso, sin embargo, que este objeto lo cumple la descripción de la comunidad que acompaña el nombre. En efecto, tanto como los organismos, las comunidades necesitan tener también descripciones al lado de sus nombres.

El decidir dónde deban trazarse los límites constituye uno de los problemas interesantes de la clasificación de la comunidad, como lo es en cualquier otro tipo de clasificación. Existe tal vez un paralelo entre comunidades y especies en el hecho de que, cuando los gradientes ambien-

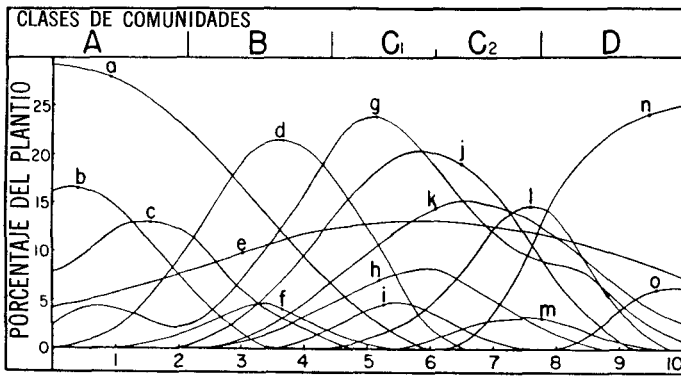


FIG. 6-2. Distribución de poblaciones de árboles dominantes a lo largo de un gradiente hipotético, de 0 a 10, que ilustra la disposición de las poblaciones componentes en el seno de una comunidad de tipo "continuo". Todas las especies muestran una distribución "en forma de campana", con un pico de abundancia relativa (porcentaje del plantel) en un punto distinto a lo largo del gradiente; algunas especies muestran un margen más amplio de tolerancia (y por lo regular un grado menor de dominancia) que otras. Dentro de la comunidad grande cabe delimitar subcomunidades (como se indica de A a D arriba de la gráfica) sobre la base de combinaciones de dos o más dominantes, indicadores u otras características. Tales divisiones serán algo arbitrarias, sin duda, pero útiles, con todo, para fines de descripción y comparación. Las curvas se han configurado según los datos de varios estudios de distribución de árboles a lo largo de un gradiente de altitud u otro. (Según Whittaker, 1954a.)

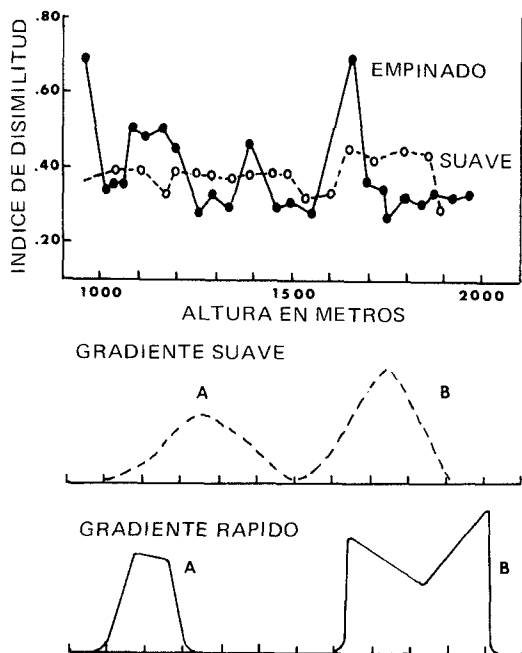


FIG. 6-3. Análisis de gradiente de cambios vegetativos a lo largo de una pendiente rápida (líneas continuas), comparado con una pendiente suave (líneas quebradas), del mismo ámbito de altura ambos, en Etiopía. Arriba: Una gráfica de índices de disimilitud (véase cuadro 6-1) para segmentos adyacentes a lo largo de los gradientes. Abajo: Distribución de frecuencia de dos especies, A —*Acacia senegal*— y B —*Carissa edulis*. Las especies y los grupos están delineados más vigorosamente a lo largo del gradiente empinado. (Copiado de Beals, 1969.)

tales y de evolución presentan discontinuidades, ambas se distinguen más estrictamente unas de otras. Durante los últimos 20 años (de 1950 a 1970), los ecólogos de las plantas han promovido una animada controversia acerca de si las comunidades de plantas terrestres han de concebirse como unidades separadas, con límites perfectamente definidos, como la sugieren Clements (1905, 1916), Braun-Blanquet (1932, 1951) y Daubenmire (1966), o si las poblaciones responden independientemente a los gradientes ambientales a tal punto que las comunidades se sobrepone parcialmente en un continuo, de modo que el reconocimiento de unidades separadas sea arbitrario, como lo creen Gleason (1926), Curtis y McIntosh (1951), Whittaker (1951), Goodall (1963) y otros. Whittaker (1967) ilustra estos puntos de vista contrastantes con el siguiente ejemplo. Si en el punto álgido de la coloración autumnal escogiéramos en el Parque Nacional de la *Great Smoky Mountain*, un punto de observación a lo largo de la carretera, en forma que obtuviéramos la vista de un gradiente de altitud, del fondo del valle hasta la cima de la cordillera, observaríamos cinco zonas de color como sigue: 1) un bosque de bóveda de muchos tonos, 2) un bosque de abeto verde oscuro, 3) un bosque de roble rojo oscuro, 4) una vegetación pardo rojiza de roble y breza, y 5) un bosque verde claro de pino en las cimas. Podríamos considerar cada una de estas cinco zonas como tipos de comunidad

separados y analizarlos en consecuencia, o bien podríamos considerar las cinco como parte de un *solo continuo*, a someter a alguna forma de análisis de gradiente que destacara la distribución y la respuesta de las poblaciones de las especies individuales a las condiciones ambientales cambiantes en el gradiente. Esta situación la ilustra la figura 6-2, que muestra la distribución de frecuencia (cuál curvas hipotéticas en forma de campana) de 15 especies de árboles dominantes (de *a* a *o*) que se sobrepone parcialmente a lo largo de aquel, así como la designación algo arbitraria de cinco tipos de comunidad (*A*, *B*, *C*<sub>1</sub>, *C*<sub>2</sub> y *D*), basada en las características más pronunciadas de uno o varios dominantes. Hay muchas razones en favor de la consideración de la pendiente entera como una sola comunidad principal, puesto que todos los bosques están enlazados por intercambios de elementos nutritivos, de energía y de animales como un ecosistema de vertiente, que, según se subrayó en el capítulo 2, es la unidad de ecosistema de tamaño mínimo susceptible de estudios funcionales y de administración conjunta por el hombre. Por otra parte, la distinción de zonas como comunidades separadas es útil para el ingeniero de bosques o el administrador del terreno, por ejemplo, puesto que cada tipo de comunidad difiere en velocidad de crecimiento de la madera, calidad de esta, valor de recreo, vulnerabilidad al fuego y enfermedades, así como en otros aspectos.

Como ocurre con tanta frecuencia, los conceptos y los métodos son función de la geografía; así, los ecólogos que trabajan en áreas de gradientes suaves y substratos maduros uniformes (ver un examen del concepto de suelos maduros frente a suelos geológicamente jóvenes en página 145) son partidarios del concepto del continuo y de diversas técnicas de *ordenación* (esto es, de los medios estadísticos de ordenar poblaciones y comunidades de especies a lo largo de gradientes), en tanto que los ecólogos que trabajan en áreas de gradientes muy inclinados o de discontinuidades topográficas prefieren el concepto de zona. Beals (1969) ha efectuado una comparación directa de cambios de vegetación según sendos gradientes suave y rápido de altitud en Etiopía, y dos aspectos de este estudio se exponen en la figura 6-3. Hubo una mayor discontinuidad en el gradiente rápido, como lo muestran las varias puntas agudas en la gráfica de índices de disimilitud calculados por pares de muestras adyacentes (fig. 6-3, *arriba*). (Las fórmulas para los coeficientes de similitud y disimilitud se muestran en el cuadro 6-1.) Por otra parte, se observó una tendencia clara hacia una aparición y una desaparición más súbitas de especies a lo largo del gradiente rápido que a lo largo del de pendiente suave. Como puede verse en la figura 6-3, *abajo*, las curvas de distribución de frecuencia de las especies dominantes suelen ser normales y en forma de campana (parecidas a las curvas hipotéticas de la fig. 6-2) a lo largo del gradiente suave, al paso que fueron de lado rápido y truncadas, en cambio, en el gradiente rápido, indicando una delimitación más pronunciada de las poblaciones. Beals concluyó que, "a lo largo de un gradiente rápido, la vegetación puede imponer ella misma disyunciones en un gradiente ambiental extrínsecamente continuo, en tanto que, a lo largo de un gradiente de pendiente suave, podrá no hacerlo" (véase también pág. 174). Tres procesos importantes, que se estudiarán en capítulos ulteriores, podrán ayudar a distinguir una comunidad de otra; a saber: 1) la exclusión competitiva, 2) la simbiosis entre grupos de especies que dependen una de otra (estos dos aspectos se examinan en el cap. 7), y 3) la coevolución de grupos de especies (véase cap. 9, sec. 5). Además, también factores como el fuego y la producción antibiótica pueden crear límites pronunciados (véase fig. 5-17). Buell (1956) describe una situación en el Parque de Itasca,

Minnesota; aquí, dentro de un marco general de bosque de arce y tilo americano, islotes de bosque de pinabete establecen límites más bien pronunciados, que no están asociados a cambios en la topografía. Las comunidades béticas marinas muestran una zonación más bien acusada en gradientes rápidos, según se describe en el capítulo 12 (véanse figuras 12-9 y 12-14, *D*).

En todo análisis de comunidades es sumamente importante considerar el gradiente del tiempo, tanto al nivel de desarrollo como a la escala más lenta de la evolución. Estos aspectos se examinan a fondo en el cap. 9. Baste decir aquí que las comunidades de edades distintas están a menudo delimitadas muy pronunciadamente unas con respecto a otras.

Para resumir, los análisis de gradiente (véase Whittaker, 1967, y McIntosh, 1967, con resúmenes completos), juntamente con métodos matriciales, de esquema o multiaxiales más complejos y hasta el presente poco utilizados, pueden descubrir discontinuidades en forma objetiva y poner de relieve relaciones entre poblaciones de componentes. La forma en que las comunidades deban delimitarse y clasificarse habría de depender de los objetivos del estudio y de las aplicaciones proyectadas. Recordemos aquí una vez más los dos métodos básicos de la ecología mencionados en el capítulo 2, o sea, el método merológico, que parte de las partes (poblaciones de las especies) y construye un sistema a partir de ellas, y el método holístico, que empieza con el todo. Así, pues, un continuo conjunto o una subunidad cualquiera, comoquiera que esté delimitada, podrán constituir el punto de partida.

#### 4. DIVERSIDAD DE LAS ESPECIES EN LAS COMUNIDADES

##### Enunciado

Del número total de las especies en un componente trófico o en una comunidad conjunta, un porcentaje relativamente pequeño suele ser abundante (esto es, estar representado por grandes números de individuos, por una biomasa grande, una gran productividad o alguna otra indicación de "importancia"), y un porcentaje grande es raro (posee pequeños valores de "importancia"). Al paso que las pocas especies corrientes o dominantes (véase sec. 2, en este capítulo) explican en gran parte la co-



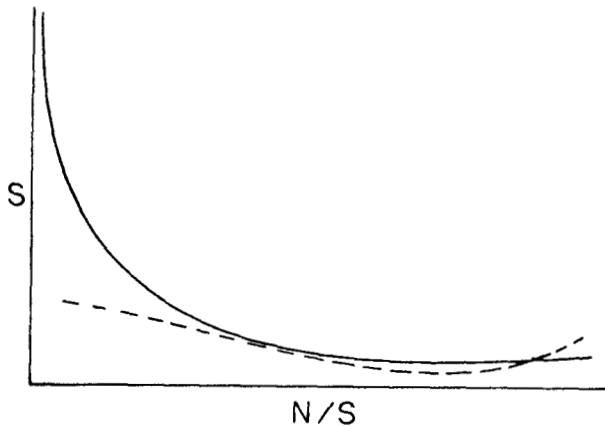


FIG. 6-4. Relaciones generales entre el número de especies ( $S$ ) y el número de individuos por especie ( $N/S$ ). La mayoría de las comunidades naturales contienen unas pocas especies con grandes números de individuos (las especies comunes o dominantes) y muchas especies, representadas cada una por pocos individuos (las especies raras). Un ambiente físico riguroso, contaminación u otras tensiones propenderán a aplanar la curva, como lo muestra la línea punteada.

rriente de energía en cada grupo trófico, es el gran número de las especies raras el que condiciona, en gran parte, la *diversidad de las especies* de los grupos tróficos y de las comunidades enteras. Las razones entre el número de especies y los "valores de importancia" (números, biomasa, productividad, etc.) de los individuos se designan como *índices de la diversidad de especies*. La diversidad de las especies suele ser baja en los ecosistemas controlados físicamente (esto es, sujetos a factores fisicoquímicos fuertemente limitativos) y alta, en cambio, en los ecosistemas controlados biológicamente. Por regla general, la diversidad aumenta al bajar la razón de la conservación antitérmica a la biomasa (esto es, la razón  $R/B$  o "razón de Schrödinger" o renovación ecológica; véase pág. 39). Se relaciona directamente con la estabilidad, pero no consta de modo cierto hasta qué punto esta relación lo sea de causa y efecto.

#### Explicación

Las relaciones generales entre especies y números (u otras indicaciones de "importancia") pueden representarse como una curva cóncava o "hueca", como puede verse en la figura 6-4. Mientras el esquema de unas pocas especies corrientes con grandes números de individuos asociadas a muchas especies raras con pocos individuos es característico de la estructura de la comunidad en todas partes, las relaciones de la abundancia cuantitativa de las especies varían ampliamente. Como puede verse en la figura 6-4, la presión propenderá a aplanar la curva a medida que el número de especies raras se reduce y aumenta la importancia de unas pocas especies corrientes (que son tole-

rantes a la presión o están especialmente adaptadas a ella) o su concentración de predominio. Se utilizan dos métodos generales para analizar la diversidad de especies en situaciones distintas, esto es: 1) las comparaciones basadas en las formas, los tipos o las ecuaciones de las curvas de abundancia de especies, y 2) las comparaciones basadas en *índices de diversidad*, que son razones, u otras expresiones matemáticas, de relaciones de especies e importancia. Algunos ejemplos de diversos tipos de índices útiles de diversidad están formalizados en el cuadro 6-1, y su empleo se ilustra en la figura 6-5, en tanto que en la figura 6-6 se muestran ejemplos de tratamientos gráficos.

Es importante comprender que la diversidad de especies tiene un número de componentes que responderá acaso de modo muy distinto a los factores geográficos, de desarrollo o físicos. Uno de los componentes principales podría designarse como el *componente de la riqueza o la variedad de las especies*, tal como se expresa mediante razones matemáticas simples entre la totalidad de las especies,  $S$ , y los números totales (o valores de importancia),  $N$ , como los tres índices " $d$ " del cuadro 6-1. Estos índices pueden utilizarse para comparar una comunidad o grupo de poblaciones uno con otro, a condición que se averigüe primero que  $S$  es una función lineal del logaritmo o la raíz cuadrada de  $N$ . Un índice de especie/área (esto es, número de especies por unidad de área) se utiliza también para expresar variedad, pero, al efectuar comparaciones, debemos asegurarnos que los tamaños de las muestras sean comparables. Con frecuencia, aunque de ningún modo siempre, las dos relaciones de especies y números y especies y área son logarítmicas o exponenciales (esto es, las nuevas

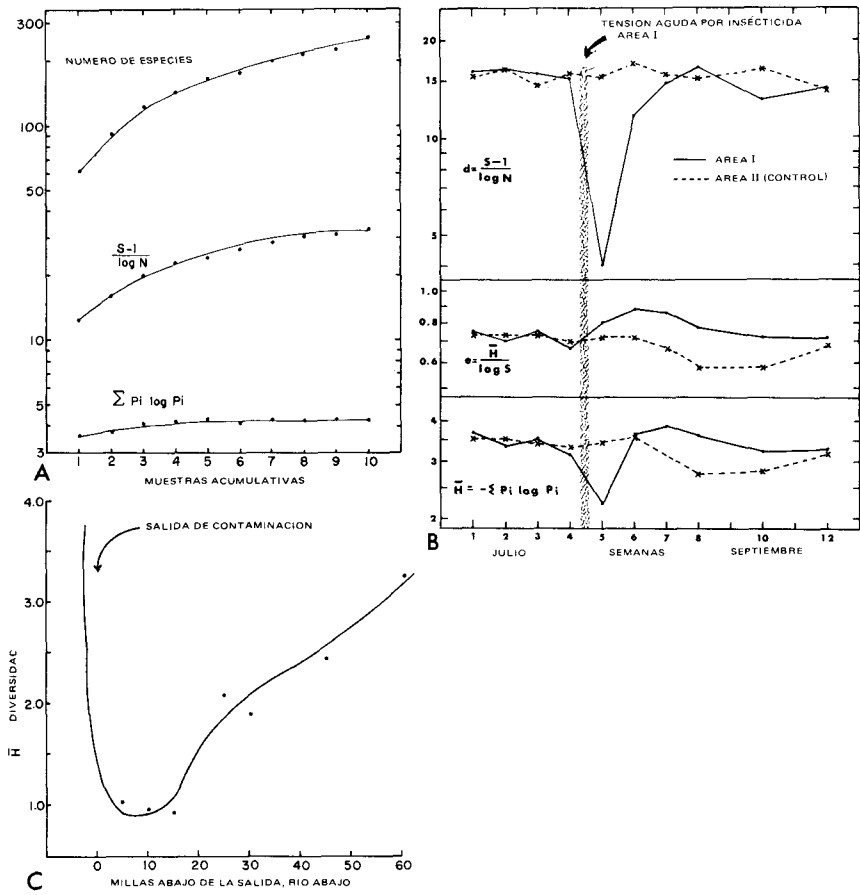


FIG. 6-5. Algunos ejemplos del empleo de los índices de diversidad de especies. A, El efecto de aumentar el tamaño de la muestra sobre dos índices de diversidad representados en papel para gráfica semilogarítmico, juntamente con el nombre de especies acumulado en muestras sucesivas de 0.1 m<sup>2</sup> de artrópodos en la vegetación de un campo de mijo (*Panicum*) en Georgia. (Véase fig. 2-5.) B, El efecto de una aplicación única del insecticida Sevin (insecticida de fosfato orgánico, que sólo se conserva tóxico aproximadamente unos diez días) sobre la población de artrópodos en una porción de un acre del campo de mijo. Dos componentes de diversidad (*d* y *e*) y un índice general de diversidad total ( $\bar{H}$ ) se basan en 10 muestras de 0.1 m<sup>2</sup> tomadas del área tratada y de un área de control, a intervalos semanales o quincenales, de principios de julio hasta fines de septiembre. El trazado semilogarítmico facilita la comparación directa de las desviaciones relativas que resultan de la tensión aguda de la insecticida. C, Cambios, en el índice de diversidad de Shannon ( $\bar{H}$ ), del bentos (organismos que viven en el fondo) río abajo de una desembocadura de contaminación (desagües domésticos e industriales mezclados de una pequeña ciudad), ilustrativos del efecto pronunciado de la contaminación crónica de un río por desagües impropriadamente tratados. (A y B han sido trazados por E. P. Odum a partir de datos de Barrett, 1969; C está copiado de Wilhm, 1967.)

especies se añaden en proporción a la función logarítmica o exponencial del número de individuos o del área objeto del muestreo).

Otro componente principal de la diversidad es el que se ha designado como *uniformidad* o *equidad* en la distribución o prorrato de los individuos entre las especies. Por ejemplo, dos especies que contengan 10 especies y 100

individuos cada una tienen el mismo índice *S/N*, pero podrían tener, con todo, índices de uniformidad muy diferentes, según fuera la distribución de los 100 individuos entre las 10 especies, por ejemplo, 91-1-1-1-1-1-1-1-1-1 en un extremo (uniformidad mínima), y 10 individuos por especie (uniformidad perfecta) en el otro. El índice "e" del cuadro 6-1 es un

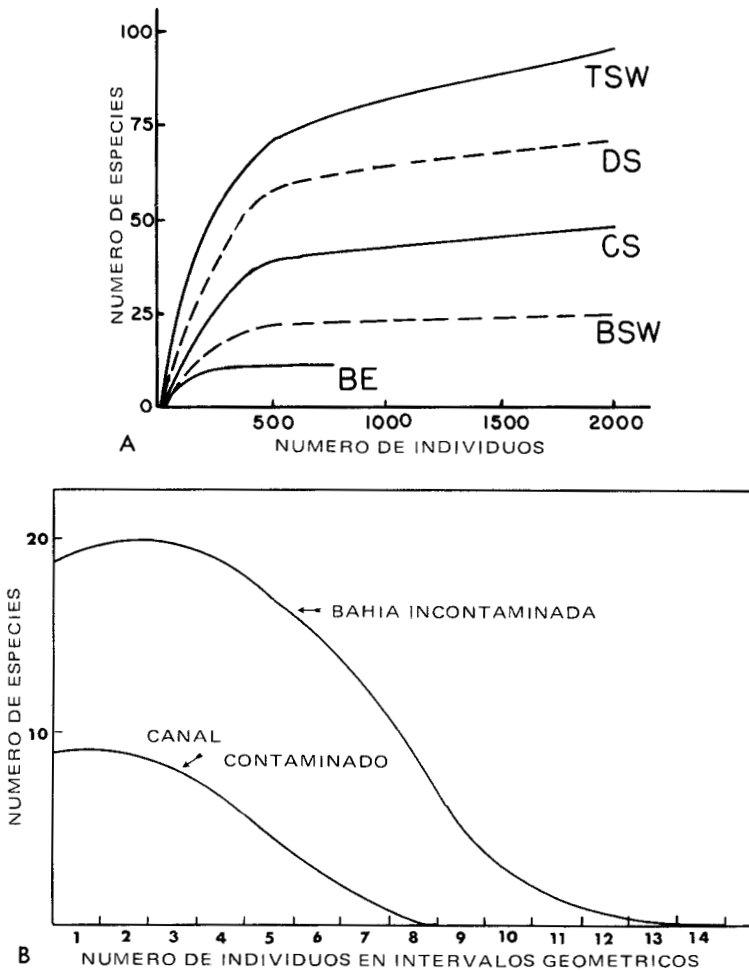


FIG. 6-6. Empleo de curvas de abundancia de especies para comparar la diversidad en distintos hábitats. A, El método de la "rarefacción", que implica la construcción de curvas basadas en la composición en porcentajes de especies, en muestras individuales de sedimentos marinos lo bastante grandes para contener de 500 a 3 000 individuos de poliquetos y bivalvos, que permitan averiguar los números hipotéticos de especies en muestras sucesivamente más pequeñas. Los hábitats, por orden de diversidad de especies de alta a baja son: agua somera tropical (TSW = *tropical shallow water*), mar profundo (DS = *deep sea*), plataforma continental (CS = *continental shelf*), agua somera boreal (BSW = *boreal shallow water*) y estuario boreal (BE = *boreal estuary*). B, La estructura de las especies del componente de la diatomea en dos estuarios de Texas, tal como la muestran las curvas normales quebradas obtenidas marcando el número de especies en intervalos geométricos sucesivos de abundancia, esto es: 1 a 2 individuos forman el primer intervalo, 2 a 4 el segundo, 4 a 8 el tercero, 8 a 16 el cuarto, y así sucesivamente. En el canal contaminado (el canal del barco de Houston), el número de las especies resultó fuertemente reducido en todas las clases de abundancia. (A, copiado de Sanders, 1968; B, copiado de Patrick, 1967.)

ejemplo de una expresión conveniente para este componente. La función de Shannon o índice  $H$ , de empleo muy generalizado, que es una imitación de la llamada fórmula de la teoría de información que contienen factoriales difíciles de calcular, combina los componentes de variedad y uniformidad cual *índice conjunto de diversidad*. Este índice es uno de los mejores para efectuar comparaciones cuando no estamos interesados en separar componentes de diversidad (como se muestra en la figura 6-5, C), porque es razonablemente independiente del tamaño de la muestra (lo que significa que, en la práctica, se requieren menos muestras para obtener un índice seguro

para fines de comparación). Está además distribuido normalmente (Hutcheson, 1970), lo que significa que pueden utilizarse métodos estadísticos corrientes para la significancia de diferencias entre medianas. Puede observarse que tanto  $e$  como  $\bar{H}$  se comportan inversamente al índice de predominio mencionado en la sección 2 (cuadro 6-1, A), puesto que los valores altos indican una baja concentración de predominio.

Hay un número importante de principios ecológicos asociados a los conceptos de diversidad, según se esbozó en el enunciado de resumen más arriba. Según lo expresa Margalef (1968), "el ecólogo ve en toda medida de

diversidad una expresión de las posibilidades de construir sistemas de retroalimentación". Así, pues, una diversidad más alta significa cadenas de alimentos más largas y más casos de simbiosis (mutualismo, parasitismo, comensalismo, etc.; véase cap. 7), así como mayores posibilidades de control de la retroalimentación negativa, que reduce oscilaciones y, por consiguiente, aumenta la estabilidad. Allí donde los costos de conservación antitérmica impuestos por el medio físico se reducen (esto es, cuando la razón R/B es baja, véase cap. 3, pág. 39), una parte mayor de la energía de la comunidad puede destinarse a la diversidad. Por consiguiente, las comunidades en medios estables, como el bosque de lluvia tropical, tienen diversidades de especies más altas que las comunidades sujetas a perturbaciones estacionales o periódicas, ya sea por parte del hombre o de la naturaleza. Lo que no se ha medido todavía es la extensión en que un aumento de diversidad de la comunidad en el mismo hábitat puede aumentar, en sí mismo, la estabilidad del ecosistema en presencia de oscilaciones externas en el hábitat físico. El significado de la diversidad de tendencias en el desarrollo y la evolución de ecosistemas se considera de modo más completo en el capítulo 9. Baste pues, decir aquí que la diversidad suele ser alta en comunidades más viejas, y baja en las de nuevo establecimiento. Aunque la productividad o corriente total de energía afecte ciertamente la diversidad de las especies, las dos magnitudes no se relacionan, con todo, en forma simplemente lineal. En efecto, comunidades muy productivas podrán tener diversidades de especies ya sea muy altas (ejemplo, el arrecife de coral) o muy bajas (como en el caso del estuario templado). Según ya se indicó, la estabilidad parece estar relacionada más directamente con la diversidad de lo que es el caso de la productividad.

Cuando observamos niveles tróficos, componentes taxonómicos bien estudiados (como aves, insectos o poblaciones acuáticas bénticas u otras partes de comunidades, encontramos que la diversidad de las especies está mucho más afectada por las relaciones funcionales entre los niveles tróficos. Por ejemplo, la cantidad de pastoreo o rapacidad afecta fuertemente la diversidad de las poblaciones de pasto o de presa. Una "depredación" moderada reduce a menudo la densidad de los dominantes, proporcionando así a las especies menos competitivas una mejor oportunidad de ser-

virse del espacio y los recursos. Harper (1969) informa que la diversidad de las plantas herbáceas disminuyó en las colinas cretáceas inglesas cuando se guardó en cercados los conejos que pacían. Por otra parte, el pastoreo grave actúa como tensión y reduce el número de las especies a unas pocas, que tienen mal sabor. Paine (1966) observó que la diversidad de especies de los organismos sésiles en el hábitat pedregoso de marea (donde el espacio suele ser más limitativo que el alimento) era más alta, tanto en la región templada como en la tropical, en los lugares donde los rapaces de primero y segundo órdenes eran más activos. La eliminación experimental de los rapaces en estas situaciones redujo la diversidad de las especies de todos los organismos sedentarios, tanto si eran como no objeto directo de presa. Paine concluyó, pues, que "la diversidad local de las especies está directamente relacionada con la eficiencia con que los rapaces impiden la monopolización de los principales requisitos ambientales por una sola de ellas". Esta conclusión no es necesariamente válida en relación con hábitats en los que la competición por el espacio es menos severa. El hombre, en cuanto rapaz, produce el efecto opuesto, por cuanto propende a reducir la diversidad y a favorecer el monocultivo.

Durante los últimos 10 años (de 1960 a 1970), el interés por la diversidad de las especies ha aumentado mucho entre los ecólogos, tal vez porque el hombre está reduciendo la diversidad natural tan rápida y despreocupadamente, que llegan a surgir dudas graves acerca de si esta tendencia es o no en el mejor de sus intereses. En consecuencia, se ha producido al respecto una "explosión de literatura" que, al terminar el decenio, resulta difícil de resumir o apreciar. El ensayo de Hutchinson sobre "*Why are there so many species...*" ("Por qué hay tantas especies...") (1959) puede ciertamente recomendarse como punto de partida del estudio subsiguiente de la demás literatura. El simposio publicado por Woodwell y Smith (1969) proporciona una buena muestra de los puntos de vista y métodos y es particularmente útil para los principiantes, porque los autores de los 19 trabajos del simposio se ocupan de las relaciones entre diversidad y estabilidad, así como de la importancia de los conceptos en relación con los asuntos humanos. Resúmenes más breves incluyen a Connell y Orias (1964), Whittaker (1965), MacArthur (1965), Pianka (1967) y McIntosh (1967).

## Ejemplos

En la figura 6-5 se ilustran ejemplos del empleo de los índices de diversidad para evaluar las tensiones creadas por el hombre, en tanto que en la figura 6-6 se muestran dos tipos de análisis gráficos. Antes de utilizar índices de diversidad para comparar una situación con otra, debería averiguarse el efecto del tamaño de la muestra. Una forma de hacerlo es la que se indica en la figura 6-5, *A*, en la que los índices están calculados para muestras cumulativas de 0.1 m<sup>2</sup> de artrópodos en un campo uniforme de grano, mediante el empleo de una aspiradora de vacío, como puede verse en la figura 2-5, *A*. Como se aprecia en la figura 6-5, *A*, el índice Shannon se niveló a las cuatro o cinco muestras (pese al hecho de que solamente se había tomado muestra de una pequeña porción de las especies presentes), en tanto que el índice de variedad ( $S - 1/\log N$ ) no empezó a nivelarse hasta después de haberse juntado de nueve a diez muestras. En la figura 6-5, *B* se muestra el efecto de una tensión aguda de insecticida. Obsérvese que, pese a que al tratamiento redujera considerablemente el índice de variedad, la uniformidad aumentó y se mantuvo elevada durante la mayor parte de la estación de desarrollo. En este ejemplo, la diversidad de la población de artrópodos anterior al tratamiento era baja, con fuerte predominio de unas pocas especies en cada nivel trófico. Al matar el insecticida grandes números de las especies dominantes, se produjo una mayor uniformidad en la abundancia de las poblaciones supervivientes. Si la diversidad hubiera sido más bien alta que baja en la población original, se habrían reducido los componentes tanto de la variedad como de la uniformidad. El índice de Shannon expresa la acción recíproca de estos dos componentes de diversidad y, por consiguiente, exhibe una respuesta intermedia (fig. 6-5, *B*). Pese a que el insecticida empleado en este experimento sólo permaneciera tóxico durante diez días y que la depresión aguda sólo durara unas dos semanas, se manifestaron excedentes y oscilaciones en las proporciones de diversidad durante muchas semanas. Este ejemplo ilustra la conveniencia de separar la riqueza y los componentes de abundancia relativa de las especies. Tramer (1969), quien analizó estos componentes en poblaciones de aves, observó que las diferencias en la diversidad general en varios tipos de comunidades, desde el ártico

a los trópicos, eran resultado ante todo de diferencias en el componente de la riqueza de la especie, permaneciendo el componente de la abundancia relativa estable a un valor alto (probablemente a causa del comportamiento territorial de muchas especies; véase cap. 7). Tramer sugiere además que las comunidades de medios rigurosos variarían en diversidad según su componente de abundancia relativa, porque es el caso que, en medios que no sean rigurosos (controlados biológicamente), la diversidad será una función del número de la especie. El efecto de unas aguas negras municipales (conteniendo una mezcla de desagües domésticos e industriales) sobre la diversidad de organismos bénticos (del fondo) en un río de Oklahoma se representa gráficamente en la figura 6-5, *C*. La diversidad béntica se vio reducida por más de 75 kilómetros río abajo. Tal como se verá en el capítulo 16, estos desagües deberían introducirse primero en una serie de estanques de retención, o tratarse en alguna otra forma, de modo que el líquido final descargado en el medio general no produzca un efecto tan fuerte. Los índices de diversidad proporcionan uno de los mejores medios de descubrir y calcular la contaminación (véase Wilhm, 1967; Wilhm y Dorris, 1968). Para tal fin, nos basta estar en condiciones de reconocer las especies, sin necesidad de identificarlas por sus nombres. Los errores resultantes del hecho de no distinguir entre especies muy parecidas o de contar etapas diversas de la vida de la especie como especies separadas no son graves, porque: 1) no es fácil que se encuentren especies muy afines en una misma muestra (véase cap. 7), y 2) las etapas distintas de la vida de una especie forman parte ellas mismas de la diversidad. Además, las especies no son las solas unidades útiles. En efecto, una relación entre la clorofila y la biomasa microbiana en portabojos, por ejemplo, puede servir como índice de contaminación (bajo, en un río "contaminado", y alto en un río "limpio").

En la figura 6-6 pueden verse dos tratamientos gráficos de diversidad de especies. En la gráfica superior, la diversidad de componentes invertebrados principales ("infauna", véase cap. 11) de sedimentos de diversos hábitats marinos se compara con lo que se ha designado como el método de "ratificación", que consiste en representar gráficamente el número cumulativo de especies con respecto al número cumulativo de individuos contados,

Cuadro 6-2

DENSIDAD Y DIVERSIDAD PROMEDIAS DE POBLACIONES DE ARTRÓPODOS DE LA COSECHA DE GRANO NO RECOLECTADA DE 1966,\* COMPARADAS CON LA COMUNIDAD SUCESORA NATURAL, QUE LA REEMPLAZÓ EN 1967 †

		<i>Insectos herbívoros</i>	<i>Insectos rapaces</i>	<i>Arácnidos</i>	<i>Total rapaces</i>	<i>Insectos parásitos</i>	<i>Artrópodos mixtos</i>	<i>Total artrópodos</i>
Densidad núm./m <sup>2</sup>	1966	482 ± 36.0§	64 ± 8.9	18 ± 1.9	82 ± 8.8	24 ± 4.3	36 ± 2.5	624 ± 36.6§
	1967	156 ± 13.6	79 ± 12.2	38 ± 8.0	117 ± 19.0	51 ± 6.4§	31 ± 3.1	355 ± 35.8
Índice de variedad (d) †	1966	7.19 ± 0.14	2.75 ± 0.13	1.56 ± 0.22	3.92 ± 0.20	6.32 ± 0.29	3.29 ± 0.29	15.57 ± 0.27
	1967	10.56 ± 0.46§	5.96 ± 0.52§	7.21 ± 0.58§	11.42 ± 0.93§	12.40 ± 1.21§	4.35 ± 0.30§	30.88 ± 1.92§
Índice de uniformidad (e) †	1966	0.65 ± 0.021	0.76 ± 0.014	0.56 ± 0.083	0.77 ± 0.018	0.89 ± 0.019	0.72 ± 0.014	0.68 ± 0.019
	1967	0.79 ± 0.017§	0.76 ± 0.024	0.86 ± 0.030	0.80 ± 0.020	0.90 ± 0.013	0.85 ± 0.017§	0.84 ± 0.006§
Índice de diversidad total (H) †	1966	2.58 ± 0.082	2.04 ± 0.059	1.12 ± 0.216	2.37 ± 0.071	2.91 ± 0.072	1.96 ± 0.066	3.26 ± 0.092
	1967	3.28 ± 0.095§	2.60 ± 0.067§	2.96 ± 0.101§	3.32 ± 0.092§	3.69 ± 0.134§	2.54 ± 0.071§	4.49 ± 0.075§

\* Plantación de mijo, *Panicum*, en un cercado de un acre (véase fig. 2-5, A, pág. 17), poblado con tres especies de pequeños mamíferos. Fertilizante aplicado en el momento de la plantación en la forma prescrita por la agricultura, pero sin emplear tratamiento de insecticida o de otra substancia química alguna (el cuadrado de control del experimento de la gráfica de la fig. 6-5, B).

† Datos no publicados de E. P. Odum, G. Barrett, R. Pulliam, Inst. de Ecología, Universidad de Georgia. Las cifras son promedios, ± un error estándar.

‡ Las fórmulas de los índices se exponen en el cuadro 6-1; estos cálculos se basan en logaritmos naturales.

§ Promedio grande, significativamente distinto de otro más pequeño, al nivel de 99 por 100.

|| Diferencia significativa al nivel de 95 por 100.

y en evaluar las diferencias en materia de diversidad a partir de la forma de la curva (Sanders, 1968). En forma sorprendente, los sedimentos marítimos profundos resultaron alojar una gran diversidad de animales, pese a que la densidad (número por m<sup>2</sup>) fuera muy baja. La sucesión de la diversidad decreciente, de las aguas someras tropicales (TSW = *tropical shallow water*) al estuario boreal (BE = *boreal estuary*), apoya la teoría de que la estabilidad del hábitat es un factor principal en la regulación de la diversidad de las especies. Otro tipo de análisis gráfico se muestra en la figura 6-6, B. Si se representa gráficamente el número de las especies en relación con el número de individuos por intervalos geométricos (esto es, 1-2, 2-4, 4-8, 8-16, etc.), se obtiene una curva normal truncada, que difiere de las curvas cóncavas que aparecen en la fig. 6-4. Una vez más, la contaminación u otras tensiones propenden a bajar y a aplanar la curva (esto es, a reducir, en este caso, la altura del modo).

Los análisis gráficos presentan dos ventajas con respecto a los índices: 1) se reduce la

parcialidad del muestreo, y 2) no se supone relación matemática específica alguna. Sin embargo, las ecuaciones apropiadas a estas curvas podrán contribuir a revelar si hay o no "leyes" matemáticas básicas que rijan las relaciones entre "S" y "N". Esto constituye una materia para estudios avanzados, pero podemos abrir la puerta observando que hay cuatro hipótesis principales, a saber, que la relación es: 1) geométrica (Motomura, 1932); 2) lognormal (Preston, 1948); 3) logarítmica (Fisher, Corbet y Williams 1943), o 4) controlada por nicho al azar (MacArthur, 1957; véase también cap. 8).

El cuadro 6-2 presenta una comparación de densidad y diversidad en poblaciones de artrópodos en un campo de grano y en una comunidad herbácea natural, que lo reemplazó un año después. Las cifras que figuran son los promedios de diez muestras tomadas durante la estación de desarrollo. Después de solamente un año bajo "administración de la naturaleza", por así decir, se habían producido los cambios siguientes (compárese 1966 y 1967): 1) el número de insectos herbívoros (fitófagos) se

redujo mucho, lo mismo que la densidad total de los artrópodos; 2) el componente de variedad de la diversidad y el índice de la diversidad total aumentaron significativamente en cada componente, lo mismo que para el total de la comunidad de artrópodos; 3) el componente de uniformidad aumentó en la muestra total y en algunos de los componentes tróficos, y 4) el número, la diversidad y la composición en porcentaje de los rapaces y los parásitos habían aumentado mucho, representando estos últimos sólo el 17 por 100 de la densidad de población del campo de grano, frente a 47 por 100 en el campo natural (en donde superaron de hecho en número a los herbívoros). Esta comparación proporciona algunas indicaciones acerca de por qué las comunidades artificiales requieren a menudo el control químico u otro de los insectos, siendo así que las áreas naturales no debieran necesitarlo, si sólo diéramos a la naturaleza una oportunidad de desarrollar su propia autoprotección.

Conviene destacar que nos hemos ocupado de la diversidad *en el seno de las comunidades* o porciones funcionales de las mismas (de los productores, por ejemplo) y no de la diversidad en flora y fauna de las áreas geográficas que contienen una variedad de hábitats y comunidades mixtas, aunque las muestras de estos hábitats mixtos (de insectos, por ejemplo, atraídos a una trampa de luz) mostrarán acaso tendencias similares. Sin embargo, las muestras regionales propenderán a reflejar más bien la variedad de los hábitats presentes que la variedad en un hábitat determinado cualquiera. La diversidad geográfica es una función de aislamiento y tamaño del área; las islas pequeñas tienen menos especies que las grandes, las que tienen una diversidad biótica más baja, a su vez, que los continentes.

## 5. ESQUEMA EN LAS COMUNIDADES

### Enunciado

La estructura que resulta de la distribución de organismos en un medio y su actividad recíproca con éste puede designarse como un *esquema* (Hutchinson, 1953). Muchas clases distintas de arreglos en el plantel permanente de organismos contribuyen a la *diversidad del*

*esquema* \* en la comunidad, como, por ejemplo: 1) los esquemas de estratificación (estratificación vertical), 2) los esquemas de zonación (segregación horizontal), 4) esquemas de actividad, (periodicidad), 4) esquemas de tejido de alimentos (organización reticular en las cadenas de alimentos), 5) esquemas reproductivos (asociación de progenitores y descendientes, clones de plantas, etc.), 6) esquemas sociales (manadas y rebaños), 7) esquemas coactivos (que resultan de competición, antibiosis, mutualismo, etc.), y 8) esquemas esto-cásticos (que resultan de fuerzas fortuitas).

### Explicación y ejemplos

La variedad de las especies y su abundancia relativa (tal como se han examinado en la sección anterior) no son en modo alguno los únicos elementos que intervienen en la diversidad de la comunidad. Los esquemas de disposición y las actividades programadas contribuyen asimismo a la función y la estabilidad de aquella. Puesto que se presentan detalles de esquemas de comunidad en hábitats terrestres y acuáticos en la parte 2, bastará ilustrar aquí el principio por medio de algunos ejemplos.

En un bosque, las dos capas básicas —los estratos autotrófico y heterotrófico— que son características de todas las comunidades (véase cap. 2), se hallan a menudo distintamente estratificadas en capas complementarias. Así, por ejemplo, la vegetación podrá exhibir capas de hierbas, arbusto, árboles de piso inferior y árboles de piso superior, en tanto que el suelo estará estrictamente estratificado, como puede verse en las figuras 5-11 y 5-12. Semejante estratificación no está en modo alguno limitada a las plantas sésiles o a pequeños organismos, sino que es característica asimismo de los animales mayores y más móviles. Así, por ejemplo Dowdy (1947) reunió muestras de poblaciones de artrópodos de cinco estratos principales de un bosque de roble y nogal americano, en Missouri, durante el curso del

\* Pielou (1966a) se ha servido del término de "diversidad de esquema" en un sentido mucho más restringido, o sea para referirse al grado de segregación de individuos de una población con respecto a otra.

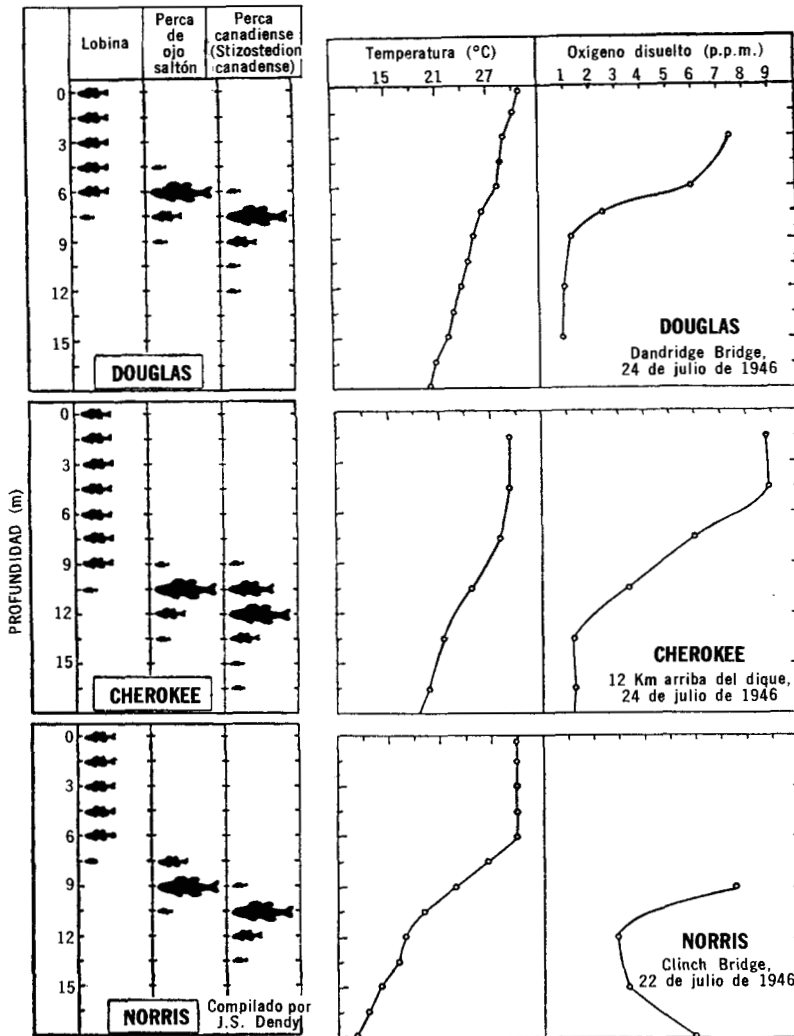


FIG. 6-7. Distribución en profundidad de tres especies de pez de pesca, en tres embalses de TVA (*Tennessee Valley Authority*), a mediados del verano. Las condiciones de oxígeno y de temperatura que rigen el nivel al cual las diversas especies se agregan se indican a la derecha. (Según Dendy, 1945.)

año. Encontró que, de 240 especies de insectos, arácnidos y miriápodos, 181 especies, o sea aproximadamente 75 por 100, se habían obtenido de una sola capa, 32 de dos capas, 19 de tres, y solamente de tres a cinco especies se encontraron en cuatro o inclusive en las cinco capas. Esto indica una adherencia notable a las capas por parte de un grupo de organismos muy móvil.

Inclusive las aves, que pueden volar fácilmente del suelo a las copas más altas de los árboles en unos pocos segundos si lo desean, muestran a menudo una fuerte adherencia a ciertas capas, especialmente durante la estación de cría. No sólo los nidos, sino también las áreas enteras de alimentación están a menudo

restringidas a un ámbito vertical sorprendentemente angosto. La estratificación en los grupos muy móviles, como las aves, está más marcada allí donde hay un número de especies similares (a menudo estrechamente emparentadas) en competición potencial. Por ejemplo, en los bosques siempre verdes de Nueva Inglaterra, el cerrojillo de la magnolia ocupa los niveles bajos, el cerrojillo verde de garganta negra ocupa los medianos, y el cerrojillo negro castaño ocupa en el bosque los niveles altos. Todas estas especies son miembros de la familia de los *Parulidae* y tienen hábitos de alimentación similares. Otras especies de cerrojillos ocupan en el bosque posiciones horizontales distintas. MacArthur y MacArthur



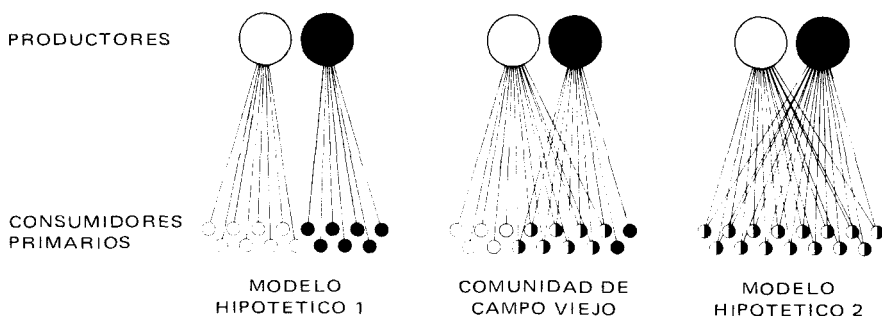


FIG. 6-8. El diagrama del centro representa el tejido de alimentos real tal como resulta de transportes del trazador  $^{32}\text{P}$  para una comunidad de un año de campo viejo, con dos dominantes vegetales principales y 15 especies de insectos que se nutren de una de las dos especies vegetales o de ambos. El tejido real de cadena de alimentos es intermedio, en diversidad de cadena, de alimentos entre los dos extremos hipotéticos representados. (Según Wiegert y E. P. Odum, 1969.)

(1961) han mostrado que, al menos en la zona templada, la diversidad de las especies de aves se relaciona con el alto de la vegetación y su grado de estratificación. Según ya se indicó, en la gran diversidad de especies que se observa en los trópicos intervienen otros factores, además de la diversidad de esquema.

Para obtener un contraste en materia de estratificación de bosque, compárese el bosque de lluvia tropical de muchas capas, de la figura 14-20, con el bosque de pino, controlado por el fuego, de dos capas esencialmente, en la figura 14-12, C.

Un ejemplo interesante de estratificación de población en el agua lo ilustra la distribución en profundidad de tres especies de pez de pesca, en embalsamientos de la TVA (Tennessee Valley Authority), a mediados del verano (fig. 6-7). Al igual que en muchos lagos profundos de las regiones templadas, una estratificación física distinta se desarrolla durante el verano, con una capa de agua circulante cálida, rica en oxígeno, sobrepuesta a una capa más profunda y más fría, no circulante, que a menudo queda vacía de oxígeno. (Véase cap. 11, sec. 5, donde se encontrarán más detalles acerca de la estratificación de los lagos.) Tal como se indica en la figura, la lobina de boca grande es la que mejor tolera las temperaturas elevadas (como lo indica también el hecho de que se lo encuentra al natural más al sur que las otras dos especies) y se mueve cerca de la superficie. Las otras dos especies se agrupan en aguas más profundas, seleccionando la perca canadiense (*Stizostedion canadense*) la más profunda de todas y, por consiguiente, la

más fría, que contiene todavía una reserva apropiada de oxígeno. Así, averiguando la distribución en profundidad del oxígeno y la temperatura, resulta posible predecir dónde se encontrarán los peces en mayores cantidades. De hecho, diagramas como los de la figura 6-7 se han publicado en revistas locales con objeto de indicar a los pescadores a cuál profundidad deben pescar para conseguir las especies que desean.

Sin embargo, como todo pescador sabe, el hecho de saber dónde se encuentran los peces no constituye garantía alguna de éxito, pero, ¿podrá acaso ayudar!

En el océano, los bancos de peces están a menudo notablemente estratificados, a tal punto, que crean "capas difusoras del sonido" estrictamente delimitadas, como puede verse en la figura 12-16.

Una de las fallas de los estudios de la diversidad de las especies, tal como se describen en la sección precedente, es que estos análisis no revelan cómo las poblaciones de las especies están unidas funcionalmente entre sí. Una alta razón de especie a individuos sólo se *presume* para indicar un tejido de alimentos complejo, con acciones recíprocas en consecuencia y estabilidad de retroalimentación. Un método más avanzado consistiría en averiguar la diversidad de eslabones o pasos, en el esquema de la red, directamente. Según se describe con mayor detalle en el capítulo 17, los trazadores radiactivos permiten establecer los mapas del material real y de las corrientes de energía de una población de especie a otra (véase E. P. Odum y Kuenzler,

1963; Wiegert, E. P. Odum y Schnell, 1967). Un buen ejemplo de una porción de tejido de alimentos, cuyo mapa se ha obtenido por medio del trazador fósforo-32, se muestra en la figura 6-8 (diagrama del centro). En este ejemplo, de una comunidad de campo de un año de edad, había dos especies vegetales dominantes principales y más de 120 especies de artrópodos asociados a la capa de vegetación arriba del suelo. De estos últimos, solamente 15 especies se alimentaban efectivamente de los dos vegetales en cuestión, como lo indicó un apreciable desplazamiento de trazador durante el periodo de seis semanas del estudio a mediados del verano. De este modo, la mayoría de las especies animales presentes no intervenían de hecho en el primer eslabón de la cadena de alimentos de pasto; muchas de ellas eran, por supuesto, de rapaces o parásitos, pero es el caso, con todo, que muchas especies se servían de la vegetación las más de las veces como abrigo, o se alimentaban de las plantas no clasificadas, menos corrientes, o de detritus, microorganismos, etc. Como puede verse en la figura 6-8, una de las especies de planta dominante (de la que se sabe que produce antibióticos) era objeto de pasto por más especies que la otra. La diversidad de la red (según puede cuantificarse contando el número de vías e interacciones) se reveló como intermedia entre sendos modelos hipotéticos de baja

y alta diversidad respectivamente, puestos a cada uno de los lados del modelo de la comunidad real.

Toda vez que el progreso diario de la luz, la temperatura y otros factores físicos se deja sentir en todas las comunidades, excepto en las que viven en agua profunda, en el suelo o en cuevas, cabe esperar que la mayoría de las poblaciones exhiban, en las más de las comunidades, periodicidades directa o indirectamente relacionadas con los cambios que tienen lugar durante el periodo de noche y día de 24 horas. El término de *periodicidad diel* (= día) se refiere a acontecimientos que ocurren en intervalos de 24 horas o menos, en tanto que el término de *ritmo circadiano* (= aproximadamente un día) se refiere a la periodicidad persistente regulada por el reloj biológico que conjuga los ritmos ambiental y fisiológico (véase cap. 8). Se produce periodicidad de la comunidad cuando grupos enteros de organismos exhiben tipos de actividad sincrónicos en los ciclos de día y noche. Algunos, por ejemplo, sólo están activos durante el periodo de obscuridad (*nocturnos*), otros durante el periodo de día (*diurnos*), y otros, en fin, solamente durante los periodos del crepúsculo (*crepusculares*).

Un ejemplo llamativo de periodicidad diel en hábitats acuáticos lo tenemos en la "migración" vertical de organismos del zooplancton,

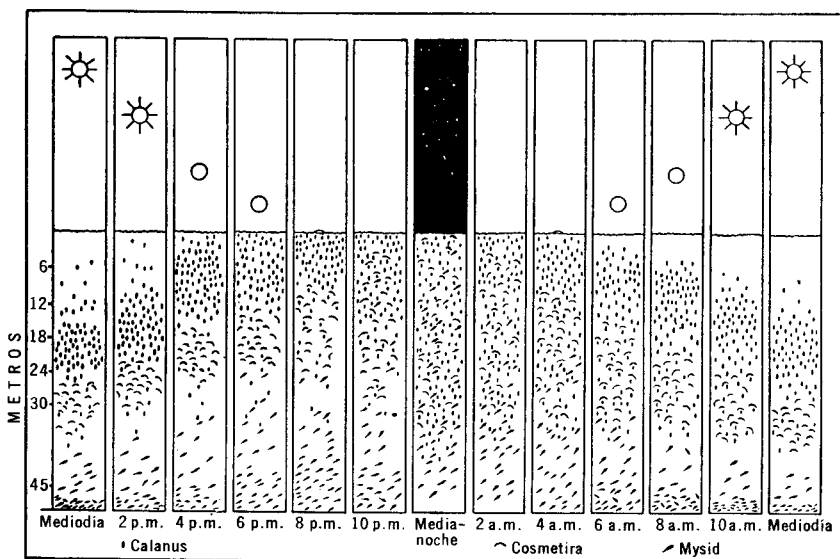


FIG. 6-9. Diagrama de migración vertical diel de tres especies de plancton marino, esto es, un copépodo (*Calanus finmarchicus*), una pequeña medusa (*Cosmetira pilosella*) y un crustáceo mísido (*Leptomysis gracilis*). en el Atlántico del Norte. (De Allee y col., 1949, según Russell y Yonge.)

que se produce regularmente tanto en los lagos como en los mares. En efecto, copépodos, cladóceros, formas larvales, etc., que integran la vasta vida flotante de las aguas profundas suelen moverse hacia arriba, hacia la superficie o hasta ella, durante la noche, y hacia abajo durante las horas de luz diurna (figura 6-9). Aunque la luz sea manifiestamente aquí el factor que rige el fenómeno, estos movimientos diel son complejos, con todo, y sus mecanismos fisiológicos no se han puesto en claro por completo todavía. En efecto, cada especie, y aun a menudo etapas diferentes de una misma especie, responden de modo distinto, de tal manera que no todos los organismos tienden a amontonarse en la misma región, sino que la estratificación es notoriamente mucho más pronunciada a mediodía que a medianoche.

Las *periodicidades estacionales* son asimismo casi universales en las comunidades y se traducen a menudo en un cambio casi completo de la estructura de la comunidad durante el ciclo anual. Los efectos de la temperatura, del fotoperiodo, de las estaciones húmeda y seca, del fuego y de otras periodicidades estacionales se resumieron ya en el capítulo anterior.

En la zona templada, la temperatura actúa en reciprocidad con el largo del día. Así, por ejemplo, Leopold y Jones (1947) observaron que la variación de un año a otro en el tiempo de la floración de las plantas y en la llegada de las aves migratorias es mayor a principios de la primavera, cuando las temperaturas son críticas, que a finales de ella, pese a que algunos experimentos (por otros autores) muestren que la duración del día es el factor que rige la mayoría de estos casos.

Mientras nosotros pensamos, en forma convencional, en términos de cuatro estaciones (primavera, verano, otoño e invierno), los ecólogos que estudian comunidades terrestres y de agua dulce en regiones templadas han observado que (tal como se sugiere en el párrafo anterior) el comienzo y el final de la primavera y el comienzo y el final del verano son tan distintos uno de otro como lo son el otoño y el invierno.

De ahí que seis estaciones parezcan representar mejor las periodicidades de la comunidad, a saber: *hibernal* (invierno o hielmal), *prevernal* (primavera temprana), *vernal* (primavera tardía), *estival* (verano temprano), *serotinal* (verano tardío) y *otoñal*.

## 6. ECOTONOS Y EL CONCEPTO DEL EFECTO DEL BORDE

### Enunciado

Un ecotono es una transición entre dos o más comunidades diversas como, por ejemplo, entre bosque y pradera o entre una comunidad marina de fondo blando y otra de fondo duro. Es una zona de unión o cinturón de tensión que podrá tener acaso una extensión lineal considerable, pero es más angosto, en todo caso, que las áreas de las comunidades adyacentes mismas. La comunidad ecotonal suele contener muchos de los organismos de cada una de las comunidades que se entrecortan y, además, organismos que son característicos del ecotono y que a menudo están confinados en él. Con frecuencia, tanto el número de especies como la densidad de población de alguna de ellas son mayores en el ecotono que en las comunidades que lo bordean. La tendencia hacia una diversidad y una densidad aumentadas en las uniones de comunidades se designa como el *efecto del borde*.

### Explicación

Como ya se esbozó en la sección 3 de este capítulo, las comunidades cambian a menudo muy gradualmente, como a lo largo de un gradiente, o pueden cambiar en forma más bien abrupta. En este último caso, cabría esperar una zona de tensión entre dos comunidades en competición. Lo que podrá no ser tan obvio a la observación ocasional es el hecho de que la zona de transición soporta a menudo una comunidad de características complementarias de aquellas de las comunidades adyacentes al ecotono. Así, pues, a menos que éste sea muy angosto, es probable que se encuentren algunos hábitats y, por consiguiente algunos organismos en la región de interferencia que no se encuentran en ninguna de las dos comunidades contiguas. Toda vez que las comunidades ecotonales bien desarrolladas pueden contener organismos característicos de cada una de las comunidades interferentes más especies que vivan únicamente en la región ecotonal, no nos sorprendería que la variedad y la densidad de vida fueran mayores en el ecotono (efecto del borde). Por otra parte, algunas especies necesitan de hecho, como parte del hábitat o como parte del curso de su vida dos o más comunidades adyacentes que difie-

ran grandemente en estructura. (Véase el ejemplo del hábitat del guaco ilustrado en la fig. 5-17.)

Los organismos que se encuentran ante todo o con mayor abundancia en las comunidades de transición o pasan la mayor parte del tiempo en ellas se designan a menudo como especies de "borde".

### Ejemplos

En las comunidades terrestres, se ha mostrado que el concepto de efecto del borde era particularmente aplicable a las poblaciones de las aves. Por ejemplo, Beecher (1942) efectuó un intento a fondo para localizar todos los nidos de pájaros en una extensión de terreno que contenía cierto número de comunidades de pantano y de tierra alta. Observó que había menos nidos en un amplio lote de pantano de espadaña, por ejemplo, en comparación con un área equivalente formada de numerosos pequeños lotes de la comunidad de la misma planta. En relación con el estudio conjunto, se demostró que la densidad de la población aumentaba al aumentar el número de metros de borde por unidad de superficie de la comunidad. En una escala más amplia, es del conocimiento común que la densidad de las aves canoras es mayor en haciendas, terrenos de colegios y en lugares por el estilo, que tienen un hábitat mixto y, por consiguiente, mucho "borde", comparado con las extensiones de bosques o praderas uniformes.

Tal como se destaca en el enunciado anterior, puede ocurrir que los ecotonos tengan especies características que no se encuentren en las comunidades que las forman. Por ejemplo, en un estudio de poblaciones de aves a lo largo de un gradiente de desarrollo de una comunidad (véase cuadro 9-3) se seleccionaron las áreas de estudio de modo que quedara reducida al mínimo la influencia de las uniones con otras comunidades. Se encontró que 30 especies de aves tenían una densidad de al menos cinco pares por 100 acres en algunas de estas etapas. Sin embargo, alrededor de 20 especies complementarias resultaron ser aves corrientes de cría de comunidades de la tierra alta de la región conjunta; siete de estas se encontraron en pequeñas cantidades, en tanto que 13 especies ni siquiera se registraron en las áreas uniformes de estudio. Entre estas últimas estaban incluidas especies tan corrientes como los petirrojo, azulejo, arrendajo, calandria

añil, gorrioncillo y oriol de los huertos. Muchas de estas especies necesitan árboles para anidar o como puestos de observación, pero se alimentan en gran parte en el suelo, en la hierba o en otras áreas abiertas; por consiguiente, sus necesidades en cuando a hábitat se satisfacen en ecotonos entre comunidades de bosque y de pradera o arbusto, pero no, en cambio, en áreas de una u otra solamente de estas. Así, en este caso, 40 por 100 (20 de cada 50) de las especies corrientes de las que se sabe que crían en la región pueden considerarse como principal o totalmente ecotonales.

Uno de los tipos de ecotono más importante, por lo que se refiere al hombre, es el *borde del bosque*. El lindero del bosque puede definirse como un ecotono entre comunidades de bosque y de hierba o arbusto. Dondequiera que se establece, el hombre propende a mantener comunidades de borde de bosque en la proximidad de sus habitaciones. Así, pues, si se establece en el bosque, lo reduce en pequeñas áreas entremezcladas con tierras de pasto, tierras de cultivo y otros hábitats más abiertos. En cambio, si se establece en el llano, planta árboles, con lo que crea un patrón similar. Algunos de los organismos originales del bosque y de la vega logran sobrevivir en el borde del bosque creado por el hombre, en tanto que los organismos particularmente adaptados al mismo, especialmente muchas especies de "maleza", de pájaros, insectos y mamíferos, aumentan a menudo en número y extienden sus áreas de distribución como resultado de la creación por el hombre de vastos hábitats nuevos (véanse los caps. 5 y 8).

Antes de dejar el tema, queremos insistir en que el aumento de densidad en los ecotonos no constituye en modo alguno un fenómeno universal. De hecho, muchos organismos muestran inclusive el efecto opuesto. Así, por ejemplo, la densidad de los árboles es menor, por supuesto, en un ecotono de borde de bosque que en el bosque mismo. Aunque muchas especies económicas de animales, como los animales de caza, son especies de "borde" o aprovechan los ecotonos en gran parte, Barick (1950) ha mostrado que, en relación con el ciervo y el guaco en la región de Adirondack, el concepto de efecto de borde resulte tal vez exagerado. En efecto, parece probable que los ecotonos adquieran mayor importancia allí donde el hombre ha modificado mucho las comunidades naturales. En Europa, por ejemplo, donde la mayoría del bosque ha sido reducido a borde

de bosque, los tordos y otras aves silvícolas viven en ciudades y suburbios en mayor grado que sus especies afines en América del Norte.

## 7. PALEOECOLOGIA: LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES EN EDADES PASADAS

### Enunciado

Toda vez que sabemos, con fundamento en los fósiles y otras pruebas, que los organismos fueron distintos en edades pasadas y que han evolucionado hasta su condición presente, se entiende, claro, que la estructura de las comunidades y el carácter de los medios hubieron de ser diferentes asimismo. El conocimiento de las comunidades y los climas pasados contribuirá mucho a nuestra comprensión de las comunidades presentes. Este conocimiento constituye la materia de estudio de la paleoecología, que es un campo intermedio entre la ecología y la paleontología, que ha sido definido por Stanley Cain (1944) como "el estudio de la biota del pasado sobre la base de conceptos y métodos ecológicos, en la medida en que puedan aplicarse", o bien, en forma más amplia, como el "estudio de las acciones recíprocas entre la tierra, la atmósfera y la biosfera en lo pasado". Los supuestos básicos de la paleoecología son: 1) que la acción de los principios ecológicos ha sido fundamentalmente la misma a través de varios periodos geológicos, y 2) que la ecología de los fósiles puede inferirse de lo que sabemos de especies equivalentes o emparentadas actualmente vivientes.

### Explicación

Desde que Charles Darwin llevó la teoría de la evolución al primer plano de la especulación humana, la reconstrucción de la vida en lo pasado, mediante el estudio del registro de los fósiles, ha constituido un objetivo científico absorbente. La historia evolutiva de muchas especies, géneros y grupos taxonómicos más altos se ha fundido ahora en una. Por ejemplo, la historia de la evolución esquelética del caballo desde un animal de cuatro dedos en las patas, del tamaño de un zorro, hasta su configuración actual se ilustra gráficamente ahora en la mayoría de los libros de texto elementales de biología. Pero, ¿qué sabemos de los elementos asociados al caballo durante sus etapas de desarrollo? ¿Qué comía y cuáles eran

sus hábitat y nicho? ¿Cuáles eran sus depredadores y sus competidores? ¿Cómo era el clima en aquel entonces? ¿Cómo contribuyeron estos factores ecológicos a la selección natural, que hubo de desempeñar su papel en la configuración de la evolución estructural? Por supuesto, es posible que a algunas de estas preguntas nunca se llegue a poder contestar. Sin embargo, dada una información cuantitativa sobre fósiles que estuvieron asociados en los mismos, tiempo y lugar, debería serles posible a los científicos averiguar algo del carácter de las comunidades y de sus dominantes en lo pasado. Y en forma análoga, estas pruebas, juntamente con las de carácter puramente geológico, podrán ayudar a averiguar las condiciones climáticas y otras existentes en aquella época. El desarrollo del "fechaado radiactivo" y de otros nuevos instrumentos geológicos ha aumentado en gran manera nuestra capacidad de averiguar el tiempo exacto en que vivió un determinado grupo de fósiles.

Hasta hace poco tiempo, se prestaba escasa atención a las preguntas enumeradas en el párrafo anterior. Los paleontólogos se ocupaban en describir sus hallazgos y en interpretarlos a la luz de la evolución en los niveles taxonómicos. Sin embargo, a medida que semejante información se fue acumulando, era fatal que fuera despertando el interés por el grupo, y así es como nació una nueva rama de la ciencia, esto es, la de la paleoecología. En resumen, pues, el paleoecólogo trata de decidir, con fundamento en los documentos fósiles, de qué modo estaban asociados los organismos en lo pasado, cómo actuaban recíprocamente con las condiciones físicas existentes y cómo han cambiado las comunidades con el tiempo. Los supuestos básicos de la paleoecología son muy parecidos a los de la paleontología, esto es, que las "leyes naturales" eran iguales, en lo pasado, a lo que son hoy, y que los organismos de estructuras similares a las de organismos actualmente vivos tenían patrones similares de conducta y de características ecológicas. Así, por ejemplo, si la prueba de los fósiles indicara que hace 10 000 años hubo un bosque de abeto allí donde actualmente hay un bosque de roble y nogal, constituye el clímax, tendremos toda clase de motivos para suponer que el clima era más frío hace 10 000 años, toda vez que las especies de abeto tal como actualmente las conocemos están adaptadas a climas más fríos de lo que están el roble y el nogal.

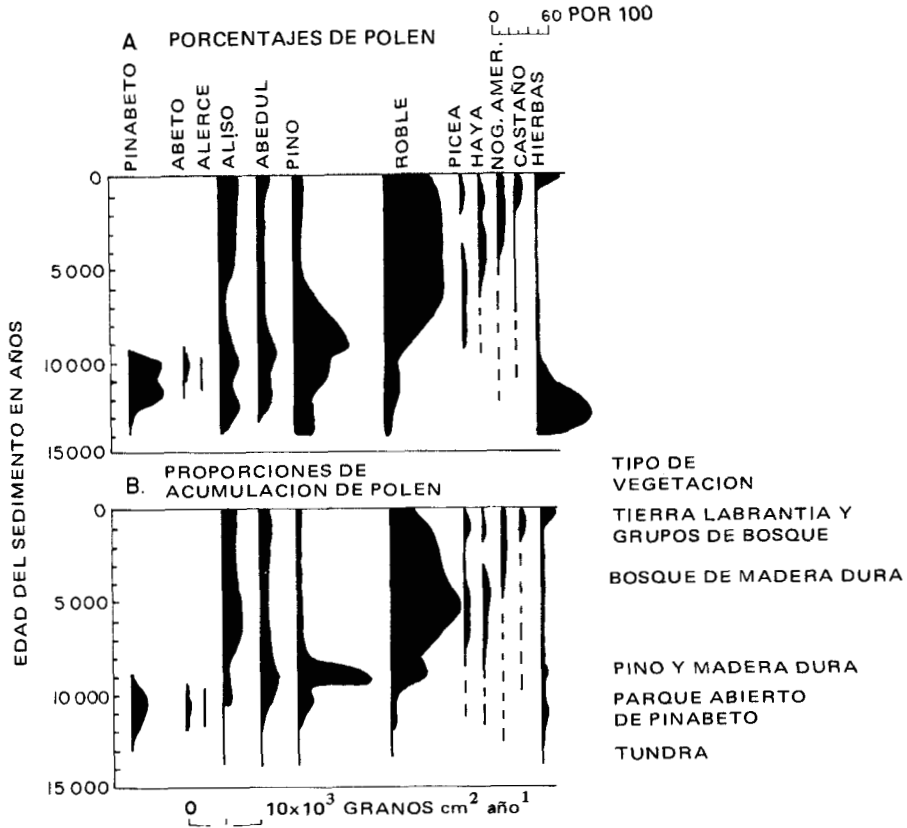


FIG. 6-10. Perfiles de polen fósil de capas fechadas, de sondeos en sedimentos de lago, del sur de Nueva Inglaterra. En A, el número de granos de polen de cada grupo de especie está representado gráficamente como porcentaje del número total en la muestra, mientras que en B, se ha marcado la proporción calculada de depósito de polen para cada grupo de planta. El perfil de la "proporción" da una indicación mejor del carácter cuantitativo de la vegetación pospleistocénica que el perfil del porcentaje. (Copiado de Davis, 1969.)

Cuadro 6-3

DIVERSIDAD COMPARADA DE ESPECIES DE MOLUSCOS DE CONCHA BÉNTICOS EN LA PLATAFORMA MARÍTIMA CONTINENTAL, EN UN GRADIENTE DEL ECUADOR AL POLO NORTE, DURANTE PERIODOS GEOLÓGICOS CÁLIDO (I) Y FRÍO (II) RESPECTIVAMENTE \*

Zonas de latitud	I Polos cálidos		II Polos fríos	
	Núm. de especies	Especies acumuladas (del ecuador)	Núm. de especies	Especies acumuladas (del ecuador)
6 (polo)	850	1 000	250	2 050
5	875	1 000	400	2 000
4	900	1 000	550	1 825
3	925	1 000	700	1 625
2	950	1 000	850	1 350
1 (ecuador)	1 000	1 000	1 000	1 000

\* Según Valentine, 1968.

### Ilustraciones

Puesto que el esquema general de la evolución de la comunidad en todo el transcurso del tiempo geológico se examina en el capítulo 9, podemos escoger aquí ilustraciones de estudios de comunidades en periodos geológicos recientes.

El polen fósil proporciona un material excelente para la reconstrucción de comunidades terrestres que existían ya en el periodo pleistocénico. La figura 6-10 es un diagrama generalizado que muestra de qué modo el carácter de comunidades y climas posglaciales puede reconstruirse averiguando los árboles dominantes. Al retirarse, el glaciar deja a menudo lugares cóncavos que se convierten en lagos. El polen de las plantas que crecen alrededor del lago baja al fondo y se fosiliza en el lodo sedimentado. Un lago de esta clase podrá llenarse acaso y convertirse en pantano. Si se toma una muestra de sondeo vertical del fondo del pantano o del lago, se obtiene un registro cronológico con fundamento en el cual pueden averiguarse los porcentajes respectivos de las diversas clases de polen. Así, por ejemplo, en la figura 6-10, la muestra del polen "más antiguo" se compone sobre todo de pinabeto, abeto, alerce, abedul y pino, lo que indica un clima frío. Un cambio hacia el roble, la píceo y la haya indica un clima cálido y húmedo, unos miles de años más tarde, en tanto que roble y nogal sugieren un clima cálido y seco más adelante todavía, con un retorno a condiciones meteorológicas un poco más frías y húmedas en la parte más reciente del perfil. Finalmente, el "calendario" del polen refleja claramente efectos recientes del hombre al abrir el bosque, como lo muestra un aumento de polen herbáceo. Según Davis (1969), los perfiles de polen en Europa muestran inclusive los efectos de la peste negra, cuando la agricultura decayó, lo que se tradujo en una disminución del polen herbáceo en las capas de sedimento de misma fecha que la muerte abundante de seres humanos.

La figura 6-10 muestra también cómo la cuantificación mejorada puede cambiar las interpretaciones del registro fósil. Cuando la abundancia de polen se representa gráficamente como porcentaje de la cantidad total de la muestra (esto es, el método convencional, al menos hasta hace poco), obtenemos la impresión de que Nueva Inglaterra estaba cubierta de un denso bosque de pinabeto hace 12 000 a 10 000 años. En cambio, cuando el fechado por el carbono hizo posible averiguar la *proporción de deposición de polen en capas fechadas* y las proporciones se representaron gráficamente como en la figura 6-10, B, se puso de manifiesto que los árboles de toda clase eran raros hace 10 000 años, y que la vegetación existente en aquel entonces era, en realidad, una tierra abierta de parque, de pinabeto, no muy distinta, probablemente, de la actual a lo largo del borde meridional de la tundra. Esto constituye un ejemplo de aquello contra lo que los estadistas ponen en guardia, esto es: ¡cuidado con los porcentajes de los análisis, pues pueden resultar engañosos!

En el mar, las conchas y los huesos de animales proporcionan muy a menudo el mejor registro.

Los depósitos de conchas son especialmente buenos para los análisis de diversidad, exactamente del mismo modo que lo son las poblaciones actuales, tal como se representa gráficamente en la figura 6-6, A. Valentine (1968) presenta un modelo interesante (cuadro 6-3) que pone de relieve la importancia de distinguir entre la diversidad "en la comunidad" o la diversidad "geográfica" o "en el gradiente". Así, por ejemplo, en tiempos pasados, cuando no había hielo en los polos (cuadro 6-3, columna 1), había más especies en los fondos del mar del norte de las que hay actualmente (cuadro 6-3, columna II). Sin embargo, en el gradiente conjunto del polo al ecuador, hay dos veces más especies de moluscos bénticos ahora —en que los polos están cubiertos de hielo—, porque el gradiente más rápido aumenta la formación de especies.

# Principios y conceptos correspondientes a la organización al nivel de la población

### 1. PROPIEDADES DE LOS GRUPOS DE POBLACION

#### Enunciado

La población, que hemos definido como grupo colectivo de organismos de la misma especie (u otros grupos en cuyo seno los individuos pueden intercambiar información genética) que ocupa un lugar determinado, presenta características diversas las que, aunque se expresan de la mejor manera como funciones estadísticas, constituyen, con todo, la única posesión del grupo y no son características de los individuos en él. Algunas de estas propiedades son la densidad, natalidad, mortalidad, edad, distribución, potencial biótico, dispersión y forma de desarrollo. Las poblaciones poseen asimismo características genéticas relacionadas directamente con su ecología, esto es, adaptabilidad, capacidad reproductiva (darwiniana) y persistencia (esto es, probabilidad de dejar descendientes por periodos largos de tiempo).

#### Explicación

Según lo ha expresado Thomas Park (en Allee y col., 1949) acertadamente, la población tiene características o "atributos biológicos" que comparte con los organismos que la componen, y posee características o "atributos de grupo" exclusivos de éste. Entre las primeras, la población tiene una biografía, en cuanto crece, se diferencia y se mantiene, como lo hace el organismo. Posee una organización y una estructura estrictas que se dejan definir. Por otra parte, los atributos de grupo, como índice de natalidad, índice de mortalidad y proporción de edades sólo se aplican a la población. Así, pues, el individuo nace, muere y tiene una edad, pero no tiene ni índices de natalidad o mortalidad ni proporción alguna de distribución por lo que se refiere a la edad. Estos últimos atributos sólo tienen sentido al

nivel del grupo. Tal como se indica en el enunciado, los atributos de la población pueden considerarse en dos categorías, a saber: 1) los que se ocupan de las relaciones numéricas y la estructura, y 2) las tres propiedades genéticas generales. En las secciones que siguen se considerarán los atributos importantes del grupo y se darán ejemplos.

En poblaciones simples de laboratorio observadas en condiciones de control, muchos de los atributos de grupo antes mencionados pueden medirse y puede estudiarse el efecto sobre ellos de diversos factores. En las poblaciones naturales, en cambio, resulta a menudo difícil medir la totalidad de los atributos. Algunas de estas dificultades se van superando a medida que progresan los métodos de estudio de la población. Así, pues, el desarrollo de nuevos métodos para medir la población de varios organismos importantes constituye actualmente una orientación muy útil de la investigación ecológica. Pero, inclusive con grandes adelantos en los métodos, es dudoso que todos los atributos de la población puedan medirse con la misma precisión en el estado natural. Por fortuna, a menudo no es necesario, en realidad, medirlos todos con objeto de obtener una visión suficiente de la población estudiada. En efecto, una determinada característica de ésta puede calcularse con frecuencia a partir de otra. Así, pues, la medición exacta de una o dos propiedades podrá ser acaso más valiosa que la medición defectuosa de varias.

### 2. DENSIDAD DE POBLACION E INDICES DE ABUNDANCIA RELATIVA

#### Enunciado

La densidad de la población es la magnitud de esta en relación con alguna unidad de espacio. Se suele verificar y expresar como el número de individuos, o la biomasa de la población, por unidad de superficie o de volumen



—por ejemplo, 400 árboles por hectárea, cinco millones de diatomeas por metro cúbico de agua, o 100 Kg de peces por hectárea de superficie de agua. Tal como se sugiere en el capítulo 2, una gran variedad de atributos puede servir de unidades de biomasa, desde el peso seco hasta el contenido en DNA o RNA. En ocasiones importa distinguir entre la *densidad bruta* —el número (o la biomasa) por unidad de espacio total, y la *densidad específica* o *ecológica* \*— el número (o la biomasa) por unidad de espacio de hábitat (la superficie o el volumen que la población puede efectivamente colonizar). A menudo es más importante saber si la población está cambiando en magnitud (creciendo o disminuyendo) en cualquier momento. En tales casos resultan útiles los índices de *abundancia relativa*: éstos podrán ser "relativos en cuanto al tiempo", por ejemplo, el número de aves vistas por hora, o serán porcentajes de diversas clases, como el porcentaje de parcelas ocupadas por la especie de una planta.

### Explicación

Al emprender el estudio de una población, la densidad será a menudo el primer atributo de esta al que se dedique atención. Cabría decir que la historia natural se convierte en ecología así que se consideran tanto el "número" (¿cuántos?) como las "clases" (¿qué clases?). El efecto que una población ejerce sobre la comunidad y el ecosistema depende no sólo de cuál clase de organismo se trate, sino también del número de estos o, en otros términos, de la densidad de aquella. Así, por ejemplo, una corneja en un campo de maíz de 50 hectáreas tendrá poco efecto sobre el rendimiento definitivo y no causará al cultivador preocupación alguna, en tanto que 1 000 cornejas en 50 hectáreas serían algo totalmente distinto.

Al igual que algunos de los demás atributos de la población, la densidad es muy variable. Sin embargo, no es en modo alguno infinitamente variable, *sino que hay límites superiores e inferiores al volumen de las poblaciones de las especies, límites que, o se observan en la naturaleza o que podrían existir por cualquier periodo de tiempo considerado*. Así, por ejem-

plo, la superficie de un bosque mostrará tal vez un promedio de 10 pájaros por hectárea y 20 000 artrópodos del suelo por metro cuadrado, pero nunca habrá, en cambio, 20 000 pájaros por metro cuadrado, ni solamente 10 artrópodos por hectárea. Como ya se subrayó en los capítulos 3 y 4, el límite superior de la densidad lo decide la corriente de energía (la productividad) del ecosistema, el nivel trófico a que el organismo pertenece y el volumen y la intensidad de metabolismo del organismo. El límite inferior podrá acaso no estar tan perfectamente definido; sin embargo, en los ecosistemas estables, cuando menos, los mecanismos homeostáticos funcionan para mantener la densidad de los organismos comunes o dominantes dentro de límites más bien estrictos. Dentro de estos amplios límites, la densidad variará de acuerdo con la acción recíproca con otras especies (competición) y la acción de los factores físicos limitativos.

### Ejemplos

En la figura 7-1 se muestra el margen de densidad registrado para los mamíferos corrientes. La densidad (expresada como biomasa por hectárea) es la de la especie dentro de su ámbito geográfico normal, en su hábitat preferido (esto es, la densidad ecológica) y en condiciones en que ni el hombre ni las demás fuerzas "externas" sean indebidamente restrictivas. Las especies están dispuestas en el esquema según el nivel trófico, y dentro de los cuatro niveles según el tamaño individual. Vemos así que mientras la densidad de los mamíferos puede oscilar entre aproximadamente 50 órdenes de magnitud, el margen es mucho más pequeño para cualquier especie o grupo trófico. Por supuesto, la influencia del nivel trófico es llamativa, y el efecto del tamaño se indica también, toda vez que los mamíferos grandes de cada nivel propenden a mantener una biomasa mayor que los mamíferos pequeños. El efecto del nivel trófico sobre la densidad de los peces en estanques lo ilustran los datos de la figura 7-1, A, esto es, cuanto más bajo es el nivel trófico, tanto más alta es la densidad. El punto a destacar es que el primer orden de control de la población es el complejo corriente de energía y factor físico, y el segundo orden de control se refiere a lo que constituye la materia de estudio de este capítulo, a saber: las acciones recíprocas de las poblaciones una con otra.

\* Elton la llama también *densidad económica* (1933).

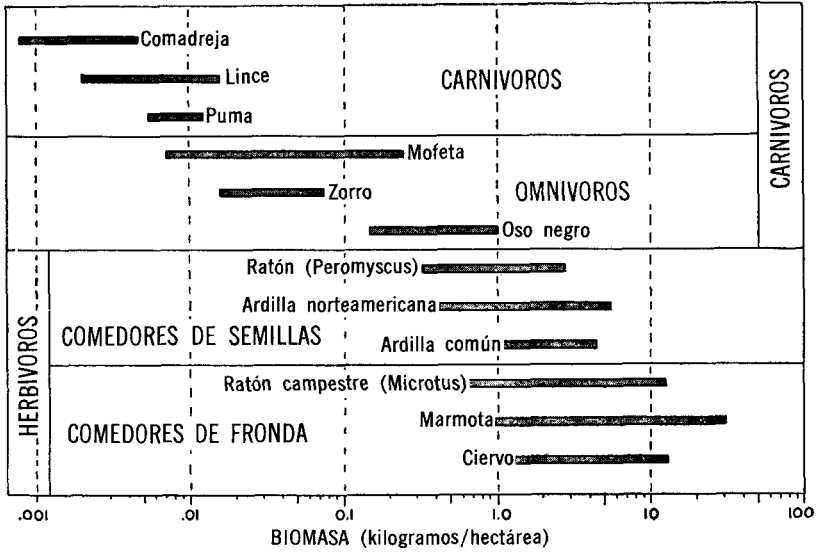


FIG. 7-1. El margen de densidad de población (como biomasa por hectárea) de diversas especies de mamíferos, con fundamento en datos del hábitat preferido de las especies en áreas donde el hombre no se muestra indebidamente restrictivo. Las especies están dispuestas según los niveles tróficos y según el tamaño individual dentro de los cuatro niveles, para ilustrar los límites impuestos por la posición trófica y el tamaño del organismo al plantel permanente esperado. (Gráfica preparada a partir de datos reunidos por Mohr [1940], más los resultados de estudios posteriores.)

Cuando el tamaño y la intensidad metabólica de los individuos de la población son relativamente uniformes, la densidad expresada en términos del número de individuos es perfectamente satisfactoria como medida, pero siempre que se dé la situación expuesta en el cuadro 7-1, B, alguna clase de medida de la biomasa podrá resultar más satisfactoria que la de la densidad. Los méritos relativos de los números, la biomasa y los parámetros de la corriente de energía como índices se examinaron en el capítulo 3 (véase pág. 90 y, especialmente, el cuadro 3-14). Será bueno recordar el siguiente enunciado de dicho capítulo: "Los números exageran la importancia de los organismos pequeños, al paso que la biomasa exagera la de los grandes", pero, es el caso, con todo, que los componentes de la corriente de energía "proporcionan un índice más apropiado para comparar cualquiera y todas las poblaciones en un ecosistema".

Hay numerosos términos y medidas especiales de empleo muy generalizado que sólo se aplican a poblaciones o grupos de poblaciones específicos. Los silvicultores, por ejemplo, se sirven del "pie de tabla por acre" o de otras medidas de la parte comercialmente utilizable

del árbol. Esta, al igual que muchas otras, es una medida de densidad, tal como la hemos descrito en términos amplios, puesto que expresa en alguna forma el tamaño del "plantel permanente" por área de unidad.

Una de las mayores dificultades al medir y expresar la densidad proviene del hecho de que los individuos de las poblaciones están a menudo irregularmente distribuidos en el espacio, esto es, muestran una distribución "en montones". Por consiguiente, hay que poner cuidado en la decisión del tamaño y el número de las muestras utilizadas para averiguar la densidad.

Este problema se examinará más adelante en este capítulo.

Según se indicó en el enunciado al comienzo de esta sección, la abundancia relativa constituye a menudo una medida útil cuando lo que importa es saber cómo cambia la población o cuando las condiciones son tales que la densidad absoluta no se deja averiguar. Los términos "abundante", "común", "raro", etc., son corrientes y son muy útiles cuando están asociados a algo que se ha medido o evaluado en alguna forma que confiera sentido a la comparación. Algunas formas de investigar

Cuadro 7-1

DENSIDAD EN POBLACIONES DE PECES, ILUSTRATIVA DEL EFECTO DEL NIVEL TRÓFICO SOBRE LA DENSIDAD DE LA BIOMASA (A) Y LAS RELACIONES ENTRE NÚMEROS Y BIOMASA EN UNA POBLACIÓN DE CAMBIO RÁPIDO EN LA ESTRUCTURA DE LA EDAD Y EL VOLUMEN

A) POBLACIONES MIXTAS, BIOMASA POR UNIDAD DE AREA:

Peces en estanques artificiales, en Illinois (datos de Thompson y Bennett, 1939). Los grupos de peces se han dispuesto en el orden aproximado de las relaciones de cadenas de alimentos, con los "peces rudos" en el nivel trófico más bajo, y los "peces de pesca" en el más alto.

<i>Peces de los estanques por acre</i>			
	<i>Estanque núm. 1</i>	<i>Estanque núm. 2</i>	<i>Estanque núm. 3</i>
Peces de pesca y de sartén (lobina, pez azulado, etc.)	232	46	9
Siluros (bagres y gatos de canal)	0	40	62
Peces de forraje (pez plateado, alosa de molleja, etc.)	0	236	3
Peces burdos (rémoras, carpas, etc.)	0	87	1 143
Totales	232	409	1 217

B) COMPARACION DE LAS DENSIDADES INDIVIDUAL Y DE LA BIOMASA ALLI DONDE EL TAMAÑO DEL ORGANISMO EXPERIMENTA UN CAMBIO PRONUNCIADO CON LA EDAD:

Salmón delgado de ojo saltón en un lago de Columbia Británica. El salmón se incuba en ríos y, en abril, entra en el lago, donde permanece hasta madurez. Obsérvese que de mayo a octubre los peces crecieron rápidamente en tamaño, con el resultado de que la biomasa aumentó tres veces, pese a que el número de peces se redujera considerablemente. De octubre a abril siguiente se produjo poco desarrollo, y la muerte proseguida de los peces redujo la biomasa total. (Datos de Ricker y Forester, 1948.)

	<i>Mayo</i>	<i>Octubre</i>	<i>Abril</i>
Individuos, millares en el lago	4 000	500	250
Biomasa, toneladas métricas en el lago	1.0	3.3	2.0

la importancia o el predominio (y el concepto de "valor de importancia") de las poblaciones de las especies en la comunidad se vieron en las secciones 4 y 5 del capítulo anterior. Tal como cabría imaginarlo, los "índices" de abundancia relativa son de uso muy general en los casos de animales grandes y de plantas terrestres, donde resulta obligado obtener, sin gasto excesivo de dinero o tiempo, una medida aplicable a grandes áreas. Por ejemplo, los administradores federales encargados de establecer las reglamentaciones anuales para la caza de las aves migratorias acuáticas han de saber si las poblaciones son mayores, más reducidas o iguales a las del año anterior, si es que quieren adaptar las reglamentaciones en cuestión al mejor interés tanto de las aves como de los cazadores. Para hacer esto nece-

sitan basarse en índices de abundancia relativa obtenidos de controles en el campo, de estudios de cazadores, de cuestionarios y de censos de nidificación. Los índices de porcentaje eran de uso muy general en el estudio de la vegetación, y algunos términos especialmente definidos (por ejemplo, frecuencia = porcentaje de parcelas en las que la especie está presente; abundancia = porcentaje de individuos en una muestra; cobertura = porcentaje de superficie de tierra cubierta, tal como se haya averiguado mediante la proyección de partes de área) se han generalizado a su vez. Otros índices de estos se examinan en el capítulo 14. Debemos poner mucho cuidado, sin embargo, en no confundir los índices de abundancia relativa con la verdadera densidad, que es siempre en términos de una magnitud concreta de espacio.

El contraste entre *densidad bruta* y *densidad ecológica* puede ilustrarse mediante el estudio de Kahl (1964) de la cigüeña silvícola en los Everglades de Florida. Como puede verse en la figura 7-2, la densidad de los peces pequeños disminuye en el área conjunta a medida que durante la estación seca de invierno bajan los niveles del agua, pero la densidad ecológica aumenta, en cambio, en los estanques que se contraen, a medida que los peces se van amontonando en superficies de agua cada vez menores. La cigüeña pone sus huevos de modo que la cría sea empollada cuando la densidad de los peces llega a su punto culminante y resulta fácil para los adultos cazarlos, puesto que aquellos proporcionan el alimento principal para las crías.

Se han probado muchas técnicas distintas para medir la densidad de la población, y la metodología constituye ella misma un campo importante de investigación. No tendría objeto entrar aquí en el detalle de los métodos, puesto que estos se detallan mejor en el campo y en manuales sobre los mismos. Además, el individuo encontrará por lo regular en el campo que habrá de repasar primero la literatura ori-

ginal, aplicándola a su situación, y desarrollar luego modificaciones y mejoras de los métodos existentes para adaptarlos a su caso concreto. Cuando se llega al censo del campo, no existe substitutivo alguno de la experiencia. Cabe señalar, sin embargo, que los métodos se dividen en algunas categorías generales, a saber: 1) Cuentas totales, posibles en ocasiones en el caso de organismos grandes o conspicuos o de aquellos organismos agregados en colonias. Por ejemplo, Fisher y Vevers (1944) lograron evaluar el volumen de la población mundial de plagas (*Sula bassana*), ave grande marina que anida en unas pocas colonias densamente pobladas de las costas atlánticas septentrionales de Europa y Norteamérica, en  $165\ 600 \pm 9\ 500$  individuos. 2) Métodos de muestreo de cuadrado, que implican el contar y pesar los organismos en parcelas o cortes de tamaño y número apropiados, para obtener una evaluación de la densidad en el área de la muestra. 3) Métodos de marcado y nueva captura (en el caso de animales móviles), conforme a los cuales se captura una muestra de la población, se la marca, se la vuelve a soltar, y sirve más adelante la proporción de individuos marcados,

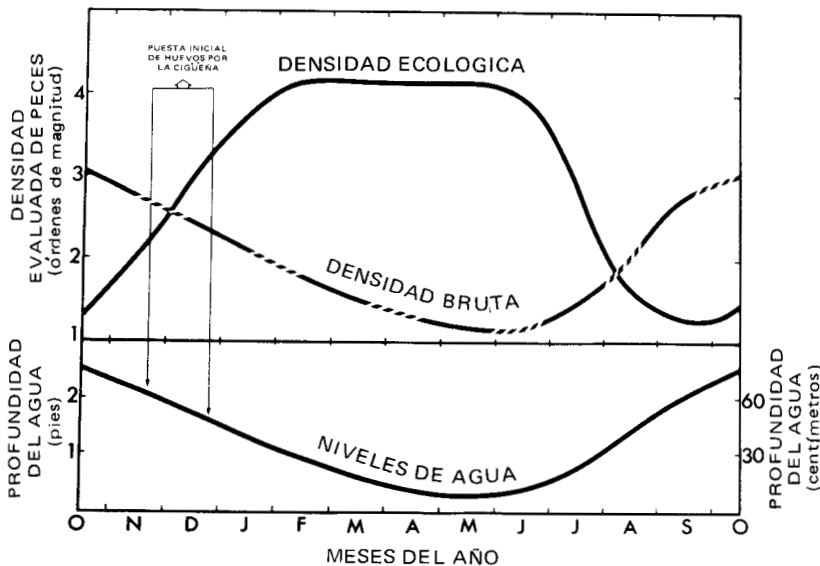


FIG. 7-2. Densidades ecológica y bruta de la presa de peces en relación con la cría de la cigüeña rapaz. A medida que bajan los niveles del agua en Florida del sur durante la estación seca, la densidad bruta de los peces pequeños disminuye (esto es, el número de peces por kilómetro cuadrado del área total disminuye, porque el tamaño y el número de los estanques se reducen), pero la densidad ecológica (esto es, el número por metro cuadrado de la superficie remanente del agua) aumenta, puesto que los peces se amontonan en áreas más pequeñas de agua. La nidificación de la cigüeña está dispuesta de tal modo, que la disponibilidad máxima de alimento coincida con la mayor demanda de alimento por parte de los pollos en desarrollo. (Según Kahl, 1964.)

en una nueva muestra, para calcular la población total. Por ejemplo, si se marcaran 100 individuos y se volvieran a soltar, encontrándose en una segunda muestra de 100 que 10 estaban marcados, la población se calcularía como sigue:  $100/P = 10/100$ , o  $P = 1\ 000$ . Una variante llamada método del "calendario" consiste en registrar un individuo presente entre la primera y la última capturas, tanto si se registró realmente como no en el periodo intermedio. Los métodos de marcado y nueva captura son más seguros cuando la renovación es baja, y por otra parte este método no funciona bien cuando la densidad está sujeta a cambio rápido. 4) El muestreo de supresión, en el que un número de organismos eliminado de un área en muestras sucesivas es transportado al eje de las  $y$  de una gráfica, y el número eliminado anteriormente se transporta al eje de las  $x$ . Si la probabilidad de captura se mantiene razonablemente constante, los puntos quedarán en una recta que puede prolongarse hasta el punto cero (del eje  $x$ ), lo que indicaría una supresión teórica de 100 por 100 del área considerada (véase Zippin, 1958, Menhinick, 1963). 5) Métodos sin parcela (aplicables a organismos sésiles, como los árboles). Por ejemplo, el método del cuartel, esto es: de una serie de puntos al azar se mide la distancia al individuo más cercano en cada uno de cuatro cuarteles distintos. La densidad por unidad de área se mide a partir del promedio de las distancias (véase Phillips, 1959).

### 3. CONCEPTOS BASICOS RELATIVOS AL RITMO

#### Enunciado

Toda vez que la población es una entidad que cambia, nos interesan no sólo su volumen y su composición en cualquier momento, sino también la manera en que está cambiando. Cierta número de características importantes de la población están sujetas a ritmo o velocidad. Esta se obtiene siempre dividiendo el cambio por el periodo de tiempo transcurrido durante el mismo; es la rapidez con que algo varía en el tiempo. Así, el número de kilómetros recorrido por un automóvil en una hora es su velocidad horaria, y el número de nacimientos por año es el índice de natalidad. El vocablo "por" significa "dividido por". Por ejemplo, el índice de crecimiento de una población es el número de organismos añadidos a la misma por el tiempo, y se obtiene divi-

diendo el aumento de población por el tiempo transcurrido. Al tratar con proporciones promedias de cambio de población, la notación estándar es  $\Delta N/\Delta t$ , donde  $N =$  volumen de la población (u otra medida de importancia) y  $t =$  tiempo. En el caso de velocidades instantáneas, la notación es  $dN/dt$ .

#### Explicación

Si se toma como eje del tiempo, en un sistema de coordenadas, el eje horizontal (eje de la  $x$  o abscisa) y se marca en una gráfica el número de organismos en el eje vertical (eje de la  $y$ , u ordenada), se obtiene la curva del crecimiento de la población. En la figura 7-3 se muestran las curvas de crecimiento de dos clases de abejas criadas en el mismo apiario. Se ha marcado asimismo en el diagrama el índice aproximado de crecimiento en relación con el tiempo. Obsérvese que la velocidad de crecimiento aumenta y disminuye a medida que aumenta o disminuye la inclinación de la curva. La velocidad de crecimiento de la población de B es considerablemente menor, durante las primeras ocho semanas poco más o menos, que la de A; pero, por último, la población de B crece tan rápidamente como la de A. Las curvas de crecimiento proporcionan no sólo un medio de resumir estos fenómenos, sino que el tipo de curva proporcionará acaso indicios acerca de los procesos que se hallan a la base de los cambios de población. Ciertos tipos de procesos dan tipos de curvas de población característicos. Según veremos en la sección 8, las curvas de crecimiento en forma de S y las de "joroba" son características de poblaciones que se encuentran en etapa inicial.

Por razones de conveniencia se suele abreviar "el cambio en" algo, escribiendo el símbolo  $\Delta$  (delta) delante de la letra que representa la cosa que está cambiando. Así, por ejemplo, si  $N$  representa el número de organismos y  $t$  el tiempo, tendremos:

$$\begin{aligned} \Delta N &= \text{cambio en el número de organismos.} \\ \frac{\Delta N}{\Delta t} \text{ o } \Delta N/\Delta t &= \text{velocidad media de cambio en el número de organismos por (dividido por, o con respecto a) el tiempo. Esto es el índice o ritmo de crecimiento.} \\ \frac{\Delta N}{N\Delta t} \text{ o } \Delta N/(N\Delta t) &= \text{velocidad media de cambio en el número de organismos por tiempo y por organismo.} \end{aligned}$$

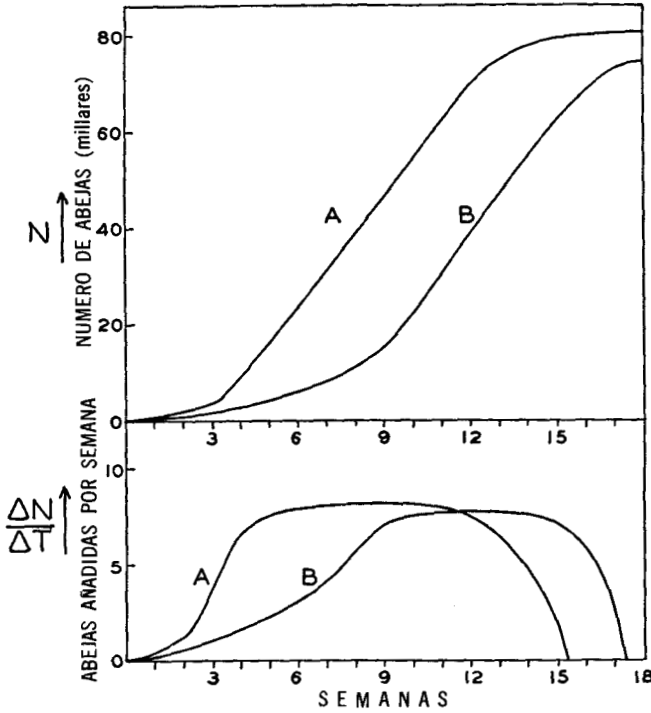


FIG. 7-3. Curva de crecimiento de la población (arriba) y curva del índice de crecimiento (abajo) de dos colonias de abejas en un mismo apiario. A, Abejas italianas; B, abejas de Chile. (Copiado de Bodenheimer, 1937.)

mos (el índice de crecimiento dividido por el número de organismos inicialmente presentes o, alternativamente, por el número promedio de organismos durante el período de tiempo). Esto se designa a menudo como el índice específico de crecimiento y resulta útil cuando deben compararse poblaciones de tamaños distintos. Si se lo multiplica por 100 (esto es,  $\frac{\Delta N}{N\Delta t} \times 100$ ), se convierte en el porcentaje de la velocidad de crecimiento.

A menudo nos interesa conocer no sólo la velocidad media durante un período de tiempo sino también la velocidad instantánea teórica en algún momento particular; en otros términos, la velocidad de cambio cuando  $\Delta t$  se aproxima a cero. En el lenguaje del cálculo diferencial, que es la rama de las matemáticas que se ocupa (en parte) del estudio de los cambios, la letra *d* (la derivada) substituye la  $\Delta$  cuando se consideran velocidades instantáneas. En tal caso, la anotación anterior se convierte en:

$\frac{dN}{dt}$  = velocidad de cambio en el número de organismos por el tiempo en un instante particular.

$\frac{dN}{(Ndt)}$  = velocidad de cambio en el número de organismos por el tiempo y por individuo en un instante particular.

En términos de la curva de crecimiento, la pendiente (la recta tangente) en un punto cualquiera es la velocidad de crecimiento en dicho punto. Así, en el caso de la población A de la figura 7-3, el índice de crecimiento fue máximo entre las cuatro y las 11 semanas y cero después de 16 semanas. La notación  $\frac{\Delta N}{\Delta t}$  sirve para ilustrar el modelo en el caso de los objetivos de medición corrientes, pero hay que substituirlo por la notación  $\frac{dN}{dt}$  en muchos tipos de manipulación matemática real de los modelos.

**Ejemplo**

Supongamos que una población de 50 protozoos en un charco está creciendo por división. Supóngase que la población de 50 a aumentado a 150 después del transcurso de una hora. Entonces:

$$N \text{ (número inicial)} = 50$$

$$\Delta N \text{ (cambio en el número)} = 100$$

$$\Delta N / \Delta t \text{ (índice promedio de cambio/tiempo)} = 100 \text{ por hora}$$

$$\Delta N / (N \Delta t) \text{ (índice promedio de cambio por tiempo y por individuo)} = 2 \text{ por hora y por individuo (un aumento de 200 por 100 por hora)}$$

La velocidad instantánea  $dN/dt$  no puede medirse directamente, ni puede tampoco calcularse  $dN/(Ndt)$  a partir de recuentos de población. En efecto, necesitaríamos saber el tipo de curva de crecimiento de población que exhibe ésta y calcular luego la velocidad instantánea a partir de ecuaciones, según se explicará en la sección 7. No podemos fijar un "velocímetro" a una población y averiguar su índice instantáneo de velocidad como podemos hacerlo con un automóvil. Por supuesto, podría obtenerse una aproximación estableciendo un censo de la población a intervalos muy breves. Descubriríamos probablemente que la velocidad de crecimiento varía de tiempo en tiempo, algo de lo que el promedio no proporciona indicación alguna. En el ejemplo anterior, el índice de crecimiento específico está en términos de la población original presente en el comienzo de la medición (esto es, 50 protozoos). En otros términos, los 50 protozoos dieron origen, en una forma u otra, a 2 protozoos más por cada uno de los 50 originales. Son varias las formas en que esto podría tener lugar; en efecto, algunos individuos pudieron haberse dividido dos veces, otros ninguna, y otros pudieron haber desaparecido de la población. Nuestros censos anterior y posterior no nos dicen cómo esto se produjo. La velocidad específica de crecimiento podría expresarse también en términos de promedio de población durante el periodo de tiempo. Al evaluar el porcentaje del crecimiento anual de población en poblaciones humanas suele tomarse como base la densidad estimada a mitad del año. Así, en uno por 100 de crecimiento al año significa que se añadió a la población una nueva persona por cada 100 personas presentes en la mitad del año. El expresar la velocidad en términos del número presente permite comparar velocidades de crecimiento de poblaciones de muy distinto volumen, como por ejemplo, las poblaciones de un país muy grande y uno muy chico.

4. NATALIDAD

Enunciado

La natalidad es la propiedad de aumento inherente a una población. La natalidad en este sentido es equivalente al "índice de natalidad" en la terminología del estudio de la población humana (demografía); de hecho, no es esto más que un término más amplio que abarca la producción de nuevos individuos de cualquier organismo, ya sea que éstos "nazcan", sean "empollados", "germinen", "se produzcan por división", o como sea. La *natalidad máxima* (llamada a menudo absoluta o fisiológica) es la producción teórica máxima de nuevos individuos en condiciones ideales (esto es, sin factores ecológicos limitativos y estando la reproducción limitada únicamente por factores fisiológicos); es una constante para una población determinada. La *natalidad ecológica o realizada* (o simplemente "natalidad", sin adjetivo calificativo) se refiere al aumento de población en una condición ambiental real o específica. No es una constante para una población, sino que podrá variar con el volumen y la composición de la población y las condiciones físicas del medio. La natalidad suele expresarse como un índice obtenido dividiendo el número de individuos producidos por el tiempo ( $\Delta N_n / \Delta t$ , la velocidad de natalidad absoluta), o como el número de los nuevos individuos por unidad de tiempo y unidad de población [ $\Delta N_n / (N \Delta t)$ , el índice de natalidad específico].

Explicación

La natalidad puede medirse y expresarse de diversas maneras. Siguiendo la notación de la sección precedente tenemos:

$$\Delta N_n = \text{producción de nuevos individuos en la población}$$

$$\frac{\Delta N_n}{\Delta t} = B \text{ o natalidad}$$

$$\frac{\Delta N_n}{N \Delta t} = b \text{ o natalidad por unidad de población}$$

$N$  podrá representar la población total o solamente la parte reproductora de la población. En el caso de organismos superiores, por ejemplo, suele expresarse el índice de natalidad por hembra. El índice específico de natalidad

sidad de la población es baja, en tanto que en otras —por ejemplo, algunos de los vertebrados superiores con procesos complicados de reproducción— el índice máximo ocurre cuando la población es de un volumen mediano o inclusive relativamente grande (efecto de Allee, véase sección 14 y fig. 7-26). Así, pues, el mejor cálculo de la natalidad máxima deberá efectuarse no sólo cuando los factores físicos no son limitativos, sino también cuando el volumen de la población es óptimo. Se hablará más de este aspecto de la población actuando como factor limitativo sobre sí misma en las secciones que siguen.

### Ejemplos

En el cuadro 7-2 se trataron dos ejemplos, uno a partir de datos de campo y otro con datos de laboratorio, para ilustrar conceptos de la natalidad máxima realizada y del índice de natalidad absolutamente específico. La natalidad máxima se basa en condiciones un poco arbitrarias, como habrá de ser siempre el caso, pero estas condiciones se definen claramente en el cuadro. Las natalidades ecológicas son mediciones reales. A partir de estos ejemplos vemos que el insecto aquí considerado tiene una natalidad enormemente mayor que el vertebrado, pero que éste realiza un porcentaje mayor de su potencial en las condiciones consignadas. Por supuesto, esto explica por qué el gorgojo de los granos puede convertirse tan fácilmente en plaga, en tanto que el azulejo norteamericano no es probable que desarrolle una población excesiva; cuando la temperatura y las demás condiciones son favorables en el grano almacenado, el insecto "realiza" una gran porción de su natalidad potencial, produciendo así una explosión de población. Para fines de comparación, es preferible servirse del índice específico (esto es, tantos huevos, crías, etc., por hembra y por unidad de tiempo). En el caso del azulejo norteamericano, el número exacto de hembras de la población no se conocía, de modo que los cálculos de índices contenidos en la parte III del cuadro 7-2 son aproximaciones. Hay que subrayar también que las hembras del azulejo en cuestión pueden poner en realidad más de 15 huevos por estación, si una o varias de las puestas se destruyen. Sin embargo, en condiciones ideales, no se perdería ningún huevo, y tres puestas de cinco huevos cada una constituirían teóricamente todo lo que una hembra podría hacer en el curso

de una estación. Los datos relativos al azulejo norteamericano demuestran, asimismo, una variación estacional llamativa por lo que se refiere a la natalidad; en efecto, en las crías tardías se ponen menos huevos, más de estos son infértiles, no se empollan o se pierden en alguna otra forma. La variación estacional de la natalidad es un fenómeno casi universal, como lo es también la variación debida a diferencias en la distribución por edades y por el sexo en la población.

Uno de los problemas, al comparar la natalidad de poblaciones de especies distintas, consiste en la dificultad de medirla en etapas comparables del curso de la vida; esto se aplica especialmente a organismos como los insectos y las aves que tienen ciclos vitales complicados. Así, pues, en un caso el número de los huevos podría conocerse, en tanto que en otro caso sólo podría averiguarse el número de larvas o de crías independientes. Por consiguiente, al comparar una especie y una población con otra, conviene asegurarse de que existe una base suficiente para la comparación.

## 5. MORTALIDAD \*

### Enunciado

La mortalidad se refiere a la muerte de los individuos en la población. Es más o menos la antítesis de la natalidad, con algunos subconceptos paralelos. Índice de mortalidad es el equivalente de "índice de muertes" en la demografía humana. Al igual que la natalidad, la mortalidad puede expresarse como el número de los individuos que mueren en un periodo determinado (muertes divididas por el tiempo), o bien como índice específico en términos de porcentaje de la población total o de una parte de esta. La *mortalidad ecológica* o *realizada* —la pérdida de individuos en una condición ambiental dada— no es, lo mismo que la natalidad ecológica, una constante, sino que varía con la población y con las condiciones ambientales. Hay una *mortalidad mínima* teórica, que es una constante para una población determinada y representa la pérdida en condiciones ideales o no limitativas. Es decir,

\* El autor agradece al Dr. W. T. Edmondson, de la Universidad de Washington, la sugerencia que le hizo, basada en su larga experiencia en la enseñanza de ecología, de materiales para incluir en esta y las siguientes secciones.



*b*, puede definirse como *índices específicos de natalidad con respecto a la edad* para distintos grupos de edad de una población. Por ejemplo, Lord (1961) encontró en su estudio de una población de conejos silvestres que las hembras de uno y dos años daban un promedio de cuatro crías por año y por hembra, al paso que esta natalidad específica con respecto a la edad era solamente de 1.5 para las hembras de menos de un año. Considerando todas estas "clases" distintas de índices de natalidad, es obvio que podrá producirse fácilmente confusión, a menos que el concepto empleado se defina claramente, sirviéndonos preferentemente de notaciones matemáticas normalizadas, como las anteriores. El concepto que se emplee dependerá de los datos y del tipo de comparaciones o de predicciones que deseemos hacer.

Aunque podrán utilizarse las mismas notaciones para referirse ya sea al índice de natalidad o al índice de crecimiento de la población, las dos cosas no son iguales, con todo, porque  $\Delta N$  representa cantidades un poco diferentes en los dos casos. En efecto, con respecto a la natalidad,  $\Delta N_n$  representa *nuevos individuos* añadidos a la población. *El índice de población es cero, o positivo, pero nunca negativo.* Con respecto al índice de crecimiento,  $\Delta N$  representa *el aumento o el descenso neto* de la población, que es el resultado no sólo de la natalidad, sino también de la mortalidad, la emigración, la inmigración, etc. El índice de crecimiento podrá ser negativo, cero o positivo, toda vez que la población podrá decrecer, permanecer inalterada o crecer. El índice de crecimiento de la población se examinará más adelante, en las secciones 7 y 8.

La natalidad máxima es, según se ha indicado ya, el límite superior teórico al que la población, o la parte reproductiva de la población, podrá llegar en condiciones ideales. Como se concibe fácilmente, ésta es difícil de averiguar, pero es interesante, con todo, por dos motivos, a saber: 1) Proporciona un criterio para la comparación con la natalidad realizada. Así, por ejemplo, un enunciado en el sentido de que la natalidad de una población de ratones fue de 6 crías por hembra y por año significaría más si se supiera hasta qué punto esta cifra podría ser más alta, si las condiciones fueran menos limitativas. 2) Siendo una constante, la natalidad máxima es útil para establecer ecuaciones con objeto de averiguar o de predecir el índice de aumento

de la población, según veremos en las secciones siguientes. Para fines prácticos, la natalidad máxima puede averiguarse aproximadamente por medio de métodos experimentales. Por ejemplo, el promedio más alto de producción de semilla alcanzado en una serie de experimentos con alfalfa, en los que se combinaron las mejores condiciones conocidas de humedad, temperatura y fertilizante, podrían tomarse como natalidad máxima en relación con esta población particular. Otro método para establecer una base consiste en observar la velocidad de reproducción de una población cuando se la pone en un medio favorable, o cuando los principales factores limitativos no actúan temporalmente. Si, por ejemplo, se coloca un pequeño grupo de *paramecios* en una nueva serie de medios favorables, la velocidad de reproducción máxima obtenida constituiría una buena medida del índice de natalidad máxima. Este método puede utilizarse con frecuencia sobre el terreno, si el ecólogo está atento, toda vez que en la naturaleza se dan a menudo circunstancias fortuitas en que los factores limitativos están temporalmente relajados. Según lo señalaremos más adelante, muchas poblaciones naturales presentan regularmente una natalidad máxima durante breves periodos estacionales o de otra clase. Los resultados en materia de reproducción de algún periodo favorable de éstos podrá constituir una buena aproximación práctica de la natalidad máxima. *Toda vez que la utilidad del concepto de natalidad máxima reside en su empleo como constante con la que se puedan comparar natalidades variables observadas, cualquier cálculo razonable podría utilizarse, con tal que se definan las condiciones en que se ha efectuado.*

Conviene repetir que la natalidad y los demás conceptos examinados en esta sección se refieren a la población, y no a individuos aislados. Debería tomarse como medida de la natalidad la capacidad media de reproducción, y no la capacidad de los individuos más productivos o menos productivos de todos. Es bien sabido, en efecto, que ocasionalmente algunos individuos de una población mostrarán índices de reproducción extraordinarios, pero es obvio que la productividad conseguida por tales individuos no constituiría una medida razonable de las posibilidades máximas de la población considerada en su conjunto. Por otra parte, en algunas poblaciones la intensidad más alta de reproducción se dará acaso mientras la den-

Cuadro 7-2

COMPARACION DE LAS NATALIDADES MÁXIMA Y REALIZADA DE DOS ESPECIES  
 Expresadas como índice de natalidad por el tiempo (B) e índice de natalidad por el tiempo y por hembra (b)

I. Población natural de azulejos (*Sialia sialis*) en un parque urbano, Nashville, Tenn., 1938 (de Laskey, 1939):

	Natalidad máxima. Total de huevos puestos	Índice de la natalidad ecológica o realizada			
		Huevos producidos		Crias maduras	
		Núm.	Porcentaje máximo	Núm.	Porcentaje máximo
1a. cría	170 <sup>1</sup>	170	100	123	72
2a. cría	175 <sup>1</sup>	163	93	90	51
3a. cría	165 <sup>1</sup>	122	74	52	32
Total del año	510 <sup>1</sup>	455	89	265	52

II. Población de laboratorio de escarabajos de la harina (*Tribolium confusum*). 18 parejas durante 60 días (aproximadamente una generación) (de Park, 1934):

	Natalidad máxima. Total de huevos puestos	Índice de la natalidad ecológica o realizada			
		Huevos producidos		Crias maduras	
		Núm.	Porcentaje máximo	Núm.	Porcentaje máximo
Harina fresca	11 988 <sup>2</sup>	2 617	22	773	6
Harina vieja o "condicionada" <sup>3</sup>	11 988 <sup>2</sup>	839	7	205	2

III. Natalidad de las poblaciones del azulejo norteamericano y del escarabajo de la harina expresada como índices específicos ( $\Delta N_n / N \Delta t$ ):

Azulejo: Índice de natalidad específica máxima. Huevos por hembra y por año	Natalidad específica realizada por hembra	
	Huevos	Crias maduras
15	13.4	7.8

	Escarabajo de la harina: índice de natalidad específica máxima. Huevos por hembra y por día	Natalidad por hembra realizada	
		Huevos	Larvas
Harina fresca	11.1	2.40	0.61
Harina condicionada	11.1	0.73	0.19

<sup>1</sup> Calculado multiplicando por cinco el número de los niños examinados; cinco huevos por puesta es el número medio que la población es capaz de producir en la parte más favorable de la estación.

<sup>2</sup> Calculado según el índice medio de 11.1 huevos por hembra y por día, que es el promedio de dos cultivos de 60 días en condiciones óptimas (véase cuadro 4 en Park, Ginsburg y Horwitz, 1945).

<sup>3</sup> Harina en la que ha vivido un cultivo previo; contiene productos metabólicos o de "desecho". Esta situación podría ser similar a la del medio natural, en que el organismo no tiene continuamente el beneficio de un medio "no utilizado".

inclusivo en las mejores condiciones, los individuos morirían "por vejez", causada por su longevidad fisiológica, la que es mucho mayor, por supuesto, que la longevidad ecológica media. Con frecuencia, el índice de supervivencia reviste mayor interés que el de mortalidad. Si este último se expresa con una fracción, M, el índice de supervivencia es  $1 - M$ .

Explicación y ejemplos

Natalidad y mortalidad son características complejas de la población, que pueden expresarse de diversas maneras. Por consiguiente, para prevenir confusión, el término general de

"mortalidad" ha de calificarse y expresarse siempre que sea posible, por medio de símbolos matemáticos concretos, como ya se dijo en la sección precedente. Por regla general la mortalidad específica se expresa como porcentaje de la población inicial que muere en un periodo determinado.\* Toda vez que solemos estar más interesados en los organismos que sobreviven

\* Lo mismo que en el caso de los demás índices que hemos examinado, el índice de mortalidad puede expresarse como porcentaje de la población media, en lugar de la población inicial; esto podría revestir interés durante los periodos en que la densidad cambia mucho durante el periodo de la medición.

que en los que no lo hacen, tiene a menudo más sentido expresar la mortalidad en términos del índice recíproco de supervivencia. Lo mismo que en el caso de la natalidad, revisten interés tanto el índice de mortalidad mínimo (constante teórica) como el índice ecológico o real de mortalidad (variable), esto es, el primero para servir de base o de elemento de referencia al efectuar comparaciones. Toda vez que inclusive en condiciones ideales los individuos de toda población mueren de "edad avanzada", existe una mortalidad mínima que es la que ocurriría en las mejores condiciones imaginables posibles, y esta estaría provocada por la longevidad fisiológica media de los individuos. En la mayoría de poblaciones al estado natural, la longevidad media es muy inferior al tiempo fisiológicamente inherente a la vida y, por consiguiente, los índices reales de mortalidad son muy superiores a la mortalidad mínima. Sin embargo, en algunas poblaciones, o por breves periodos en otras, la mortalidad podrá alcanzar acaso, para todos los fines útiles, un mínimo, y proporcionará así una oportunidad para la medición práctica en condiciones de población.

Toda vez que la mortalidad varía mucho con la edad, especialmente en el caso de los organismos superiores, las mortalidades específicas en tantas edades distintas o en tantas etapas distintas de la vida como sea posible revisten gran interés, sobre todo por cuanto nos permiten indagar las fuerzas que se hallan a la base de la mortalidad indistinta total de la población. Una visión completa de la mortalidad en una población determinada nos es proporcionada en forma sistemática por medio del *cuadro de vida*, que es un expediente estadístico desarrollado por los que se dedican al estudio de las poblaciones humanas. Raymond Pearl fue el primero en introducir el cuadro de vida en la biología general, aplicándola a datos obtenidos de estudios de laboratorio de la mosca de la fruta (*Drosophila*) (Pearl y Parker, 1921). Deevey (1947 y 1950) reunió datos para la construcción de cuadros de vida para cierto número de poblaciones naturales, que van desde rotíferos a ovejas de montaña. Desde los estudios de Deevey, se han publicado numerosos cuadros de vida para una diversidad de poblaciones naturales y experimentales. En una población de laboratorio, podemos empezar con una cohorte de digamos 1 000 individuos jóvenes y seguir la pista del número que sobrevive a intervalos de tiempo, hasta el final

de dicha generación. En el campo es también posible, a menudo, averiguar a intervalos los individuos que sobreviven de una población inicial marcada. Pueden contruirse, asimismo, cuadros de vida aproximados para poblaciones naturales si se conoce la edad en el momento de la muerte o si la estructura de las edades (esto es, la proporción de edades distintas) se puede averiguar a intervalos.

A título de ejemplo, consideramos la oveja de montaña de Dall (cuadro 7-3). La edad de estas ovejas puede averiguarse a partir de los cuernos. Cuando una oveja es muerta por un lobo o perece en cualquier otra forma, sus cuernos se conservan inalterados durante mucho tiempo. Adolph Murie dedicó varios años a un estudio intenso de campo de las relaciones entre lobos y ovejas de montaña en Mt. McKinley National Park, Alaska. Durante este tiempo recogió una gran cantidad de cuernos, proporcionando así datos magníficos sobre la edad en que mueren las ovejas en un medio sujeto a todos los riesgos naturales, incluida la rapacidad de los lobos (pero no, en cambio, la del hombre, toda vez que las ovejas en cuestión no se cazaban en el McKinley National Park). Como puede verse en el cuadro 7-3 el cuadro de vida consta de varias columnas, encabezadas por notaciones normalizadas que indican:  $l_x$  el número de individuos de una población determinada (1 000 u otro número conveniente cualquiera) que sobreviven después de intervalos regulares de tiempo (día, mes, año, etc., véase columna  $x$ );  $d_x$  el número de los que mueren durante intervalos sucesivos de tiempo;  $q_x$  el índice de muertes o de mortalidad durante intervalos sucesivos (en términos de la población inicial al empezar el periodo, y  $e_x$  la perspectiva de vida al final de cada intervalo. Como se desprende del cuadro 7-3, la edad media es de más de siete años, y si una oveja logra sobrevivir el primer año, más o menos, sus probabilidades de supervivencia son buenas hasta una edad relativamente avanzada, a pesar de la abundancia de lobos y de los demás peligros del medio.

Las gráficas construidas a base de datos del cuadro de vida pueden ser muy instructivas. Si los datos de la columna  $l_x$  se conjugan con el intervalo de tiempo en la coordenada horizontal y el número de sobrevivientes en la coordenada vertical, la curva resultante se designa como *curva de supervivencia*. Si se utiliza una gráfica semilogarítmica con el tiempo en

Cuadro 7-3

CUADRO DE VIDA DE LA OVEJA DE DALL MOUNTAIN (OVIS D. DALLI) \*

Basado en la edad y la muerte conocidas de 608 ovejas muertas antes de 1937 (combinados los dos, sexos). † Duración media de la vida: 7.09 años.

$x$	$x'$	$d_x$	$l_x$	$1000q_x$	$e_x$
Edad (años)	Edades como porcentaje de desviación del tiempo medio de vida	Número de los que mueren, de cada 1 000, en el intervalo de edad	Número de sobrevivientes, de cada 1 000 nacimientos, al principio del intervalo de edad	Índice de mortalidad por millar de individuos vivos al principio del intervalo de edad	Perspectiva de vida o tiempo medio de vida restante para aquellos que han alcanzado el intervalo de edad (años)
0-0.5	-100	54	1 000	54.0	7.06
0.5-1	-93.0	145	946	153.0	—
1-2	-85.9	12	801	15.0	7.7
2-3	-71.8	13	789	16.5	6.8
3-4	-57.7	12	776	15.5	5.9
4-5	-43.5	30	764	39.3	5.0
5-6	-29.5	46	734	62.6	4.2
6-7	-15.4	48	688	69.9	3.4
7-8	-1.1	69	640	108.0	2.6
8-9	+13.0	132	571	231.0	1.9
9-10	+27.0	187	439	426.0	1.3
10-11	+41.0	156	252	619.0	0.9
11-12	+55.0	90	96	937.0	0.6
12-13	+69.0	3	6	500.0	1.2
13-14	+84.0	3	3	1 000	0.7

\* De Deevey (1947); datos de Murie (1944).

† Un reducido número de cráneos, sin cuernos, pero que con base en su osteología se consideran pertenecer a ovejas de nueve años, se han repartido proporcionalmente entre las clases de más edad.

la coordenada horizontal expresado como porcentaje del largo medio de la vida (véase columna  $x'$ , cuadro 7-3), pueden compararse especies de tiempos de vida muy distintos. Por otra parte, una recta en una gráfica semilogarítmica indica un índice específico constante de supervivencia.

Las curvas de supervivencia son de tres tipos generales, como puede verse en la figura 7-4. Una curva altamente convexa (*A*, en la fig. 7-4) es característica de especies como la oveja de montaña de Dall, en la que el índice de mortalidad de la población permanece bajo hasta cerca del fin del tiempo de vida. (Sugerimos que el lector dibuje una gráfica de la columna  $l_x$  del cuadro 7-3 en papel semilogarítmico y compare la forma de la curva con los modelos de la fig. 7-4.) Muchas especies de animales grandes, así como el hombre, por supuesto, presentan este tipo de supervivencia. En el otro extremo, una curva altamente cóncava (*C* en la fig. 7-4) se produce cuando la

mortalidad es alta durante las etapas jóvenes. Las ostras y demás crustáceos, así como los robles, constituirían buenos ejemplos; la mortalidad es sumamente alta durante las etapas larvales de natación libre o de bellota de la planta joven, pero, una vez que el individuo está bien establecido en un substrato favorable, la expectativa de vida aumenta considerablemente. Son intermedios los esquemas en que la supervivencia específica de la edad es más aproximadamente constante, de modo que las curvas se acercan a la recta diagonal en una gráfica en papel semilogarítmico (*B* en la fig. 7-4). Una curva de supervivencia de tipo de "peldaño de escalera" puede esperarse si la supervivencia difiere mucho en etapas sucesivas del curso de la vida, como ocurre con frecuencia en el caso de los insectos holometábolos (esto es, insectos de metamorfosis completa, como las mariposas). En el modelo *B-1* de la figura 7-4, los segmentos rápidos representan etapas de huevo, de crisálida y de adulto

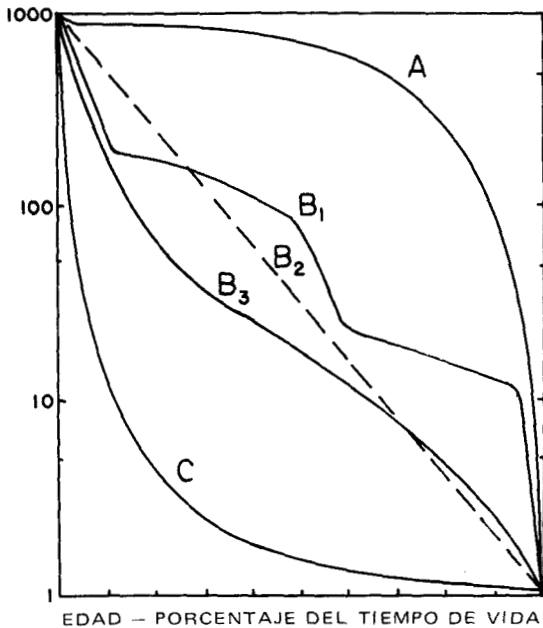


FIG. 7-4. Varios tipos de curvas de supervivencia, construidas sobre la base de supervivientes por millar de la escala logarítmica (coordenada vertical) y la edad cual porcentaje del tiempo de vida (coordenada horizontal). A, Tipo convexo, en que la mayor parte de la mortalidad tiene lugar hacia el final del promedio de vida. B<sub>1</sub>, Tipo de peldaño de escalera, en que el índice de supervivencia experimenta cambios bruscos en transición de una etapa del curso de la vida a otra. B<sub>2</sub>, Curva teórica (recta), en que la supervivencia específica de la edad permanece constante. B<sub>3</sub>, Tipo ligeramente sigmoide, que se acerca a B<sub>2</sub>. C, Tipo cóncavo, en que la mortalidad es muy alta durante las etapas jóvenes.

de vida breve, en tanto que los segmentos más planos representan etapas larvales y de ninfa que experimentan menos mortalidad (véase Itô, 1959). Probablemente ninguna población del mundo real tiene un índice de supervivencia específica de edad constante durante el tiempo entero de su vida (B-2, fig. 7-4), pero una curva ligeramente cóncava o sigmoide (B-3, figura 7-4) es característica de muchas aves, ratones y conejos. En estos casos, la mortalidad es alta en los jóvenes, pero más baja y más aproximadamente constante en los adultos (de un año o más).

Itô (1959) ha señalado que la forma de la curva de supervivencia se relaciona con el grado de los cuidados paternos o de la demás protección dispensada a los jóvenes. Así, por ejemplo, las curvas de supervivencia de las

abejas obreras y de los petirrojos (que protegen sus crías) son mucho menos cóncavas de lo que son las de los saltamontes o de la sardina (que no protegen a sus crías). Por supuesto, estas últimas especies compensan poniendo más huevos.

La forma de la curva de supervivencia podrá variar con la densidad de la población, como puede verse en la figura 7-5. Taber y Dasmann (1957) utilizaron datos relativos a la estructura de las edades para construir curvas para dos poblaciones estables de ciervos que viven en la región de chaparral de California. Como se desprende de la figura, la curva de supervivencia de las poblaciones más densas es muy cóncava. En otros términos, los ciervos que viven en el área administrada, en la que la provisión de alimento se controla

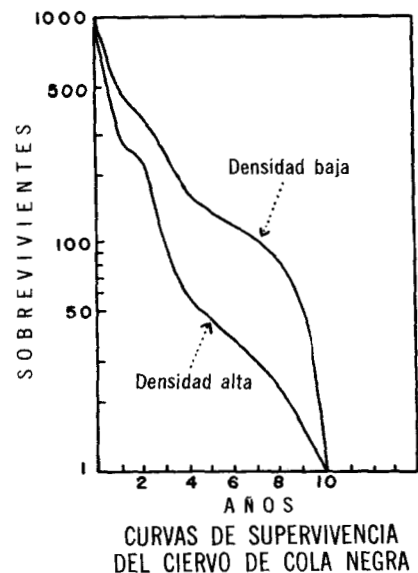


FIG. 7-5. Curvas de supervivencia de dos poblaciones estables de ciervos de la región de chaparral en California. La población de alta densidad (unos 24 ciervos por Km<sup>2</sup>) se encuentra en un área manipulada, en la que se mantiene un manto de arbusto abierto y de herbáceas mediante incendio controlado, proporcionando así una mayor cantidad de renuevos en forma de nuevo crecimiento. La población de baja densidad (aproximadamente 10 por Km<sup>2</sup>) se encuentra en un área no manipulada de viejos arbustos que no han sido quemados durante 10 años. Las áreas recientemente incendiadas pueden soportar hasta 86 ciervos por Km<sup>2</sup>, pero la población es inestable, y de ahí que las curvas de supervivencia no puedan construirse a base de los datos de la distribución de las edades. (Según Taber y Dasmann, 1957.)

mediante incendio, tienen una probabilidad de vida menor que los ciervos del área no vigilada, probablemente a causa de la presión aumentada de la caza, a la competición intraespecíficamente. Desde este punto de vista del cazador el área regenteada es la más favorable, pero desde el punto de vista del animal individual el área de población menos densa ofrece más oportunidades de vida larga. La historia registra cierto número de casos paralelos de esta situación, en los que la densidad no siempre fue favorable al individuo. Muchos ecólogos creen que la presente explosión de la población humana no constituye tanto una amenaza para la supervivencia del hombre como para la calidad de vida del individuo, pese a que el hombre civilizado haya aumentado mucho su propia longevidad "ecológica" como resultado de los conocimientos médicos modernos, de una mejor alimentación, etc., de modo que su curva se acerca a la curva de ángulo agudo de mortalidad mínima. Sin embargo, el hombre no ha aumentado, al parecer, su longevidad máxima o "fisiológica", puesto que no llega ahora más gente a 100 años de edad de lo que fue el caso en los siglos pasados. Se hablará más de estas paradojas en el capítulo 21.

Es obvio que ni el volumen ni la tendencia de la población que puedan esperarse (ya se trate de aumento o disminución) se dejan averiguar a partir del solo conocimiento de la mortalidad. En efecto, hay que tener en cuenta también la natalidad y otras características de aquella.

Con objeto de preparar el camino para los modelos matemáticos de crecimiento de población que se examinarán en las secciones siguientes, es instructivo añadir al cuadro de vida la natalidad específica de la edad, de modo que no sea simplemente un cuadro de "muerte" (como lo es el cuadro 7-3). Se incluyen en el cuadro 7-4 dos cuadros de vida abreviados que comprenden tanto datos sobre la natalidad como acerca de la supervivencia. El cuadro 7-4, A presenta un juego hipotético simplificado de datos, para ilustrar los principios y los cálculos. El cuadro 7-4, B se basa en datos de un estudio real de una población de laboratorio de gorgojos de los granos. Las notaciones  $x$ ,  $d_x$ , y  $l_x$  son tales como se describieron anteriormente; los índices de natalidad específica de la edad (como descendencia por hembra producida en una unidad de tiempo) las indican las columnas encabezadas con  $m_x$ . Si multiplicamos  $l_x$

por  $m_x$  y obtenemos los valores para clases distintas de edad, tendremos lo que podría designarse como un índice reproductor neto ( $R_0$ ). Así:

$$R_0 \text{ (índice reproductor neto)} = \sum l_x m_x$$

(En este caso,  $l_x$  se refiere únicamente a las hembras.) En el cuadro 7-4, A, el índice reproductor neto de 1.9 indica que, por cada hembra de las que partimos, se produce una descendencia de 1.9. Si la proporción de los sexos fuera igual, esto significaría que la población se reproduce casi exactamente durante la generación. En el gorgojo de los granos, una población de laboratorio en condiciones óptimas se multiplica 113.6 veces en cada generación (esto es,  $R_0 = 113.6$ ). En condiciones

Cuadro 7-4

CUADROS DE VIDA QUE COMPRENDEN TANTO LA SUPERVIVENCIA COMO LA NATALIDAD ESPECÍFICAS DE LA EDAD

A) CUADRO DE VIDA PARA UNA POBLACIÓN HIPOTÉTICA CON UNA HISTORIA SIMPLE DE VIDA

Edad	Índice de supervivencia específico de la edad (como fracción)	Índice de mortalidad específico de la edad	Índice de natalidad específica de la edad (descendencia por hembra de x años)	$l_x m_x^*$
$x$	$l_x$	$d_x$	$m_x$	
0	1.00	0.20	0	0.00
1	0.80	0.20	0	0.00
2	0.60	0.20	1	0.60
3	0.40	0.20	2	0.80
4	0.20	0.10	2	0.40
5	0.10	0.05	1	0.10
6	0.05	0.05	0	0.00
7	0.00			

$\sum l_x m_x =$  índice neto de reproducción ( $R_0$ ) = 1.90

estables al natural,  $R_0$  debería ser, en términos de la población total, de alrededor de 1. Paris y Pitelka (1962), sirviéndose del método del cuadro de vida y de los datos de las clases de años en  $l_x$  y  $m_x$ , calcularon  $R_0$  para una población de cochinilla de tierra, en una pradera, en 1.02, lo que indica un equilibrio casi perfecto entre los nacimientos y las muertes.

Es importante subrayar que el esquema de reproducción influye mucho en el desarrollo y en otros atributos de la población. La selección natural podrá afectar diversas clases de cambio, en el curso de la vida, que se traducirán en esquemas adaptados. Así, por ejemplo, la presión de la selección podrá afectar el tiempo en que empieza la reproducción, sin afectar, en cambio, el número total de las crías

producidas, o afectará la producción o "apretará el tamaño", sin cambiar el momento de la reproducción. Este y muchos otros aspectos los revelarán acaso los análisis de los cuadros de vida.

## 6. DISTRIBUCION DE EDADES EN LA POBLACION

### Enunciado

La distribución por edades constituye una característica importante de la población, que influye tanto sobre la natalidad como sobre la mortalidad, según lo han mostrado los ejemplos examinados en la sección anterior. Por consiguiente, la proporción de los diversos grupos de edades en una población decide la condición de esta por lo que se refiere a la reproducción e indica lo que puede esperarse en el futuro. Por regla general, una población en expansión rápida comprenderá una gran proporción de individuos jóvenes, y una población estable comprenderá una distribución más uniforme de las clases de edad, en tanto que la población decadente contendrá una gran proporción de individuos viejos. Sin embargo, podrá ocurrir que una población atraviese cambios en la estructura de la edad sin por esto cambiar en cuanto al volumen. Existen pruebas en el sentido de que las poblaciones tienen una distribución de edades "normal" o estable, hacia la cual tienden las distribuciones reales de edad. Una vez que se ha logrado una distribución estable en materia de edad, los aumentos extraordinarios de natalidad o mortalidad se traducen en cambios temporales, seguidos de un retorno espontáneo a la situación estable.

### Explicación

En la medida en que se trata de la población, hay tres edades ecológicas que han sido catalogadas por Bodenheimer (1938) como *prerreproductiva*, *reproductiva* y *posreproductiva*. La duración relativa de estas edades en proporción con el tiempo de vida varía mucho de un organismo a otro. En el hombre moderno, las tres "edades" son relativamente iguales en cuanto a duración, con aproximadamente un tercio de la vida correspondiendo a cada clase. En comparación, el hombre primitivo tenía un periodo postreproductivo mucho más corto. Muchos animales y plantas tienen un periodo

B) CUADRO DE VIDA PARA UNA POBLACIÓN DE LABORATORIO DE GORGOJOS DEL ARROZ (*Calandra oryzae*) BAJO CONDICIONES ÓPTIMAS (29°C y 14 por 100 de contenido de humedad del arroz), RAZÓN DE SEXOS IGUAL †

Edad pivote en semanas	Supervivencia específica de la edad (como fracción)	Natalidad específica de la edad (núm. de descendencia femenina por hembra de x años)	$l_x m_x$
x	l	m	$l_x m_x$
4.5	0.87	20.0	17.400
5.5	0.83	23.0	19.090
6.5	0.81	15.0	12.150
7.5	0.80	12.5	10.000
8.5	0.79	12.5	9.875
9.5	0.77	14.0	10.780
10.5	0.74	12.5	9.250
11.5	0.66	14.5	9.570
12.5	0.59	11.0	6.490
13.5	0.52	9.5	4.940
14.5	0.45	2.5	1.125
15.5	0.36	2.5	0.900
16.5	0.29	2.5	0.800
17.5	0.25	4.0	1.000
18.5	0.19	0	0.190
			$R_0 = 113.560$

\* Basado en  $l_x$  en el comienzo del periodo de edad.

† Según Birch, 1948.

prerreproductivo muy largo. Algunos animales, sobre todo los insectos, tienen un periodo prerreproductivo extremadamente largo, un periodo muy breve de reproducción, y no tienen periodo postreproductivo alguno. La mosca de mayo (o *Ephemeridae*) y el saltamontes de 17 años constituyen ejemplos clásicos. La primera requiere de uno a varios años para desarrollarse en la etapa larval en el agua, y sólo vive unos pocos días en la forma adulta, en tanto que la segunda tiene un desarrollo extraordinariamente largo (aunque no necesariamente de 17 años, con todo), con una vida adulta de menos de una estación. Es obvio, por consiguiente, que la duración de las edades ecológicas ha de tenerse en cuenta al interpretar los datos relativos a la distribución en edades.

Con fundamento en consideraciones teóricas, Lotka (1925) mostró que la población propende a desarrollar una distribución de edades estable, esto es, una proporción más o menos constante de individuos de edades diversas, y que si esta estabilidad se rompe a causa de cambios temporales en el medio o por la entrada temporal de otra población o la salida hacia otra, la distribución de las edades propenderá a volver a la situación anterior tan pronto como se restablezcan las condiciones normales. Cambios más permanentes se traducirían, por supuesto, en el desarrollo de una nueva situación estable. Una cita directa de Lotka constituirá tal vez la mejor manera de aclarar el importante concepto de distribución estable de las edades: "...la fuerza de la mortalidad varía muy decididamente con la edad, y cabría suponer, por consiguiente, que todo estudio del índice de aumento de la población de organismos ha de tomar cabalmente en cuenta la distribución de las edades. Sin embargo, este supuesto implica otro, esto es, el de que la distribución de las edades es variable ella misma. Ahora bien, la distribución de las edades es ciertamente variable, pero solamente dentro de unos límites muy restringidos. En efecto, algunas distribuciones no ocurrirán prácticamente nunca, y si, por una interferencia arbitraria o por alguna catástrofe natural, alguna forma totalmente excepcional se imprimiera sobre la distribución de edades de una población aislada, las irregularidades propenderían a desaparecer prontamente. Existe, en efecto, un determinado tipo estable de distribución de las edades a cuyo alrededor oscila la distribución real y hacia

la que esta vuelve si por alguna fuerza exterior ha sido apartado de ella. La forma de esta distribución en una población aislada (esto es, con una inmigración y una emigración negligibles) es fácil de deducir..." La demostración matemática de este parámetro y el método de calcular la distribución de edad estable teórica no entran en los límites de la presente exposición (véase Lotka, 1925, cap. IX, págs. 110-115). Baste decir que los datos del cuadro de vida y el conocimiento del índice específico de crecimiento (véanse secciones 2 y 7) son necesarios para averiguar la distribución estable de las edades.

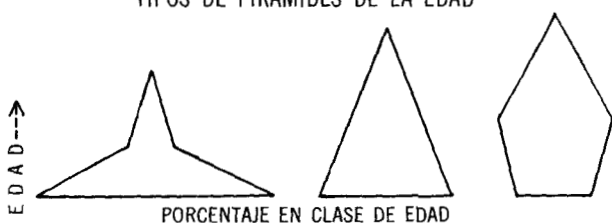
La idea de la distribución estable de las edades es muy importante. Una vez más, como en el caso de la constante de la natalidad máxima, nos proporciona una base para calcular las distribuciones reales de la edad tal como pueden ocurrir. Es una constante más que nos ayuda a desenredar la madeja aparentemente inextricable de variables que existen en la naturaleza. Por supuesto, la teoría conjunta de la población es la de que esta es una unidad biológica real con constantes biológicas estrictas y límites estrictos de las variaciones que pueden producirse alrededor de estas constantes o en separación de ellas.

### Ejemplos

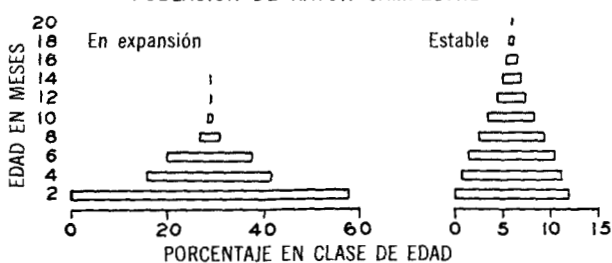
Una forma conveniente de representar la distribución de la edad en una población consiste en disponer los datos en forma de un polígono o una pirámide de las edades (lo que no debe confundirse con la pirámide ecológica examinada en el capítulo 3), en los que el número de individuos o los porcentajes de las diversas clases de edad se indican por el grueso relativo de barras horizontales sucesivas. Las pirámides superiores de la figura 7-6 ilustran tres casos hipotéticos, esto es, a la izquierda, una pirámide de base ancha, indicando un alto porcentaje de individuos; en el centro, un polígono en forma de campana, que indica una proporción moderada de jóvenes con respecto a viejos, y a la derecha, una figura en forma de urna, correspondiente a un porcentaje bajo de individuos jóvenes. Estas últimas serían por lo regular características de una población senil o decadente. Las pirámides del ratón campestre, del centro de la figura 7-6, muestran distribuciones estables de edad en



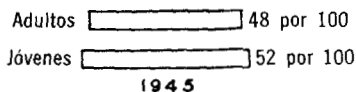
TIPOS DE PIRAMIDES DE LA EDAD



POBLACION DE RATON CAMPESTRE



FAISANES



RATAS ALMIZCLERAS

Extremos en 14 estudios

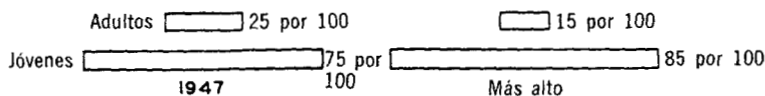
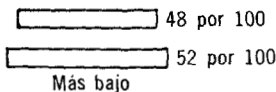


FIG. 7-6. Pirámides de la edad. Arriba. Tres tipos de pirámides de la edad que representan respectivamente sendos porcentajes grande, moderado y pequeño de jóvenes individuos en la población. Centro. Pirámides de la edad de poblaciones de laboratorio del ratón campestre (*Microtus agrestis*) (a la izquierda) en expansión al índice exponencial en un medio ilimitado, y (a la derecha) cuando los índices de natalidad y mortalidad son iguales (datos de Leslie y Ransom, 1940). Abajo. Extremos en las proporciones entre jóvenes y adultos, en faisanes de North Dakota (datos de Kimball, 1948), y en ratas almizcleras del Este de EE.UU. de Norteamérica (datos de Petrides, 1950).

condiciones de un índice máximo de aumento de población (izquierda) y sin aumento alguno (a la derecha), esto es, con la natalidad igual a la mortalidad. La población de crecimiento rápido es la que tiene también la proporción mucho mayor de individuos jóvenes.

En las aves de caza y en los mamíferos portadores de piel, la razón de los animales del primer año a los animales de más edad, averiguada durante la estación de la cosecha (en otoño o invierno) examinando muestras de población tomadas por cazadores o tramperos, proporciona un índice de las tendencias de esta. En términos generales, una proporción alta de jóvenes a adultos, como se ve en los diagramas de la parte inferior de la figura 7-6, indica una estación de cría muy favorable y la probabilidad de una población mayor en el año siguiente, a condición que la mortalidad juvenil no sea excesiva. En el ejemplo de la rata almizclera (fig. 7-6, abajo a la derecha) el porcentaje más alto de jóvenes (85 por 100) tuvo lugar en una población que había sido objeto de una fuerte caza con trampa en los años anteriores; al parecer, la reducción de la población total en esta forma se había

traducido en una natalidad aumentada en los individuos supervivientes. Así, pues, la población estaba volviendo "espontáneamente", como diría Lotka, a una distribución más estable de edades, que se situaría probablemente entre los extremos señalados.

De modo igual a como han mejorado las técnicas del envejecimiento, así lo han hecho también los conocimientos de la distribución de edad en las poblaciones silvestres. En los conejos se ha encontrado que el peso del cristalino del ojo constituye un buen indicador de la edad. Sirviéndose del mismo, Meslow y Keith (1968) investigaron la distribución de la edad en poblaciones de la liebre de la nieve (*Lepus americanus*), las que, según se describe en la sección 9, son famosas por ciclos pronunciados de abundancia. Cuando la población aumentaba rápidamente (un año o dos antes de la máxima abundancia), nada menos que 76 por 100 de la población veraniega era de un año de edad, con sólo un 4 por 100 de individuos de tres años o más. En contraste, 35 por 100 tenían tres o más años, y solamente el mismo porcentaje más o menos se encontraba en la clase de un año, en los años de



Como ejemplos finales, la figura 7-8 muestra una serie de pirámides interesantes de edad correspondientes a poblaciones humanas en dos localidades de Escocia. En 1861, las dos poblaciones eran jóvenes y vigorosas, y para 1901 habían adoptado la distribución de edades de una población estacionaria. En 1931, una de ellas había adquirido una estructura de edad desproporcionadamente grande en la clase de edad avanzada (relativamente pocos niños y una gran proporción de gente anciana),

como consecuencia de un hábitat deteriorado. Estas cifras son interesantes porque muestran que la distribución según el sexo puede representarse juntamente con la relativa a la edad.

### 7. EL INDICE INTRINSECO DE AUMENTO NATURAL

#### Enunciado

Cuando el medio no está limitado (esto es, si el espacio, alimento y otros organismos no

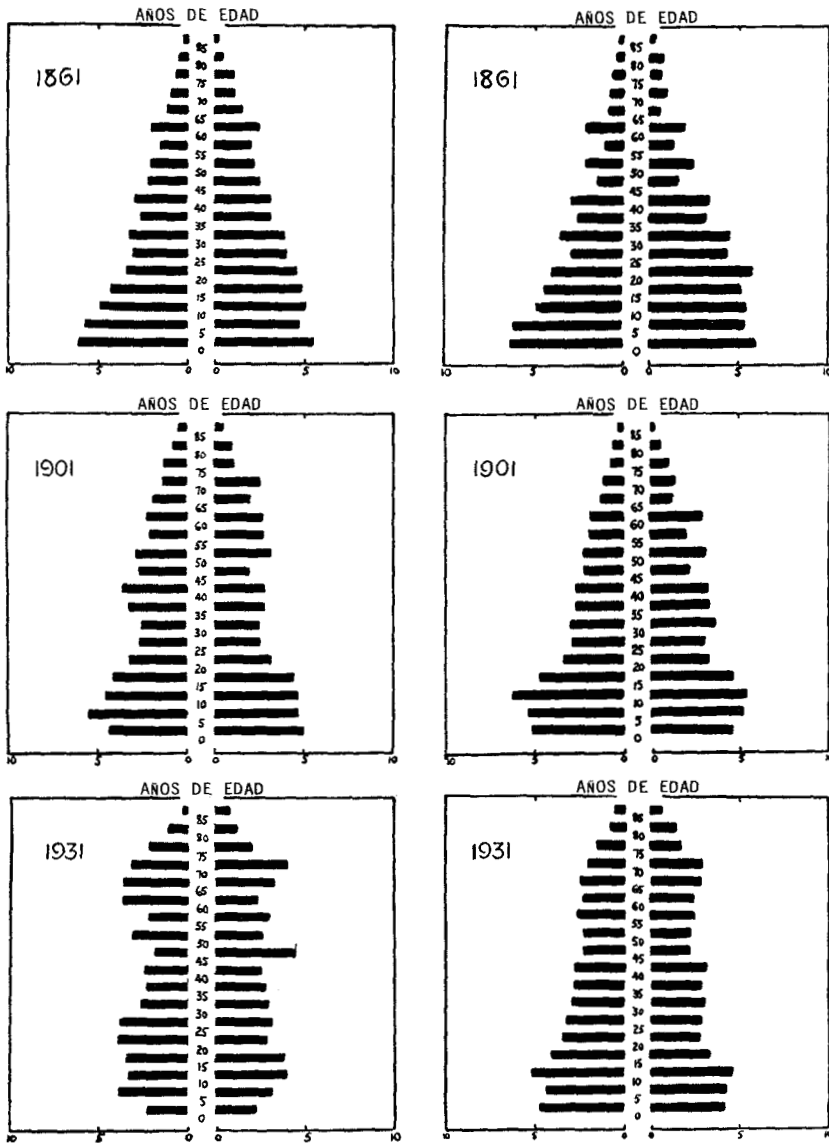


FIG. 7-8. Pirámides de la edad del hombre en dos localidades en Escocia. La serie de la izquierda corresponde a una parroquia con una estructura de edad desproporcionadamente grande en la clase de edad avanzada, en 1931, en un hábitat deteriorado. La serie de la derecha se refiere a una población en un medio más sano. Las clases de edad se han reducido a porcentajes de la población total, con los hombres representados a la izquierda y las mujeres a la derecha de cada pirámide. (Según Darling, 1951.)

ejercen un efecto limitativo), el índice de crecimiento específico (esto es, el índice de crecimiento de población por individuo) se hace constante y máximo en las condiciones microclimáticas existentes. El valor del índice de crecimiento en estas condiciones favorables es máximo, es característico de una determinada estructura de edad de la población y constituye un índice único de la capacidad de una población para crecer. Se lo puede representar mediante el símbolo  $r$ , que es el exponente en la ecuación diferencial para el crecimiento de población en un *medio ilimitado* en determinadas condiciones físicas:

$$dN/dt = rN; r = dN/(Ndt) \quad (1)$$

Obsérvese que esta es la misma forma utilizada en la sección 3. Cabe concebir el parámetro  $r$  como un *coeficiente instantáneo de crecimiento de la población*. La fórmula integrada exponencial se obtiene automáticamente mediante manipulación diferencial:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

donde  $N_0$  representa el número en el tiempo cero,  $N_t$  el número en el tiempo  $t$ , y  $e$  la base de los logaritmos naturales. Tomando el logaritmo normal ( $\ln = \log \text{ normal} = \log_e$ ) de ambos lados, la ecuación se convierte en una forma que se utiliza al hacer los cálculos reales. Así:

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt; r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t} \quad (3)$$

En esta forma, el índice  $r$  puede calcularse a partir de dos mediciones del tamaño de la población ( $N_0$  y  $N_t$  o en dos tiempos cualesquiera durante la fase de crecimiento ilimitado, en cuyo caso podrán substituirse  $N_0$  y  $N_t$  por  $N_{t1}$  y  $N_{t2}$  y  $t$  por  $(t_2 - t_1)$  en las ecuaciones anteriores).

El índice  $r$  es, en realidad, la diferencia entre el índice de natalidad específica instantáneo (esto es, la velocidad por tiempo y por individuo) y el índice de mortalidad específica instantáneo, y puede expresarse sencillamente, pues, como sigue:

$$r = b - d \quad (4)$$

El índice general de crecimiento de la población en condiciones de ambiente ilimitado ( $r$ ) depende de la composición de la edad y de los índices específicos de crecimiento debidos

a la reproducción de grupos de edad de los componentes. Así, pues, podrá haber varios valores de  $r$  en relación con una especie, según sea la estructura de la población. Si existe una distribución de edades estacionaria y estable, el índice específico de crecimiento se designa como *índice intrínseco de aumento natural* o  $r_{\text{máx}}$ . El valor máximo de  $r$  se designa a menudo con la expresión menos específica, pero de empleo muy generalizado, de *potencial biótico*, o potencial reproductivo. La diferencia entre el  $r$  o el potencial biótico máximo y el índice de aumento que se produce en las condiciones reales de laboratorio o de campo se toma a menudo como medida de la *resistencia ambiental*, que es la suma total de los factores limitativos del medio, que impiden que se realice el potencial biótico.

#### Explicación

Hemos llegado ahora al punto en que deseamos juntar natalidad, mortalidad y distribución de edad —importante cada una de ellas, pero incapaz en el sentir de todos de decirnos mucho por sí sola— y proclamar lo que realmente queremos saber, esto es, cómo crece la población en su conjunto; qué haría si las condiciones fueran diferentes, y cuál es su mejor realización posible, con referencia a la cual podamos medir su resultado diario. Chapman (1928) propuso el nombre de *potencial biótico* para representar la máxima capacidad reproductora. Lo definió como "la propiedad inherente de un organismo de reproducirse, de sobrevivir, esto es, de aumentar en números. Es una especie de suma algebraica del número de crías producidas en cada reproducción, el número de reproducciones en un periodo determinado de tiempo, la proporción de los sexos y su capacidad general para sobrevivir en condiciones físicas determinadas". El concepto de potencial biótico, o *potencial reproductivo*, sugerido por algunos como más descriptivo (véase Graham, 1952), se ha generalizado ampliamente. Sin embargo, como cabría imaginárselo a partir de la definición muy generalizada dada más arriba, el potencial biótico ha llegado a representar cosas diversas para personas distintas. Para unos vino a ser como una especie de nebuloso poder reproductivo acechando en la población, terrible de aspecto, pero al que afortunadamente nunca se permite salir a la superficie, a causa de la acción directa del medio (esto es, "si no se

combatieran, los descendientes de un par de moscas llegarían a pesar más que la tierra, en unos pocos años"). Para otros, en cambio, vino a significar simple y más concretamente el número de huevos, semillas, esporas, etc., que el individuo más fecundo fuera capaz de producir, pese a que esto no tendría sentido alguno, en el sentido de la población, en muchos casos, puesto que la mayoría de las poblaciones no contienen individuos todos los cuales sean continuamente capaces de la producción máxima.

Les estaba reservado a Lotka (1925), Dublin y Lotka (1925), Leslie y Ranson (1940), Birch (1948) y otros traducir la idea relativamente vaga del potencial biótico en términos matemáticos susceptibles de comprenderse en cualquier idioma (con el concurso, en ocasiones, de un buen matemático). Esto lo expresó muy bien Birch (1948), al decir: "Si al 'potencial biótico' de Chapman hay que darle expresión cuantitativa mediante un solo índice, el parámetro  $r_i$  parece ser la mejor medida que se pueda adoptar, puesto que da la capacidad intrínseca del animal en cuanto a aumentar en un medio no limitado". El índice  $r$  es utilizado también con frecuencia como expresión cuantitativa de "capacidad reproductora" en el sentido genético, como se observará más adelante.

En términos de las curvas de crecimiento examinadas en la sección 3,  $r$  es el índice específico de crecimiento ( $\Delta N/N\Delta t$ ) cuando el crecimiento de la población es exponencial. Se apreciará que la ecuación (3) del Enunciado anterior es la ecuación de una recta. Por consiguiente, el valor para  $r$  puede obtenerse gráficamente. En efecto, si el crecimiento se lleva al dibujo como logaritmos o en papel

semilogarítmico, el log de la población con respecto al tiempo dará una recta si el crecimiento es exponencial;  $r$  es la inclinación de esta recta. Cuanto más rápida sea la pendiente, tanto más alto será el índice intrínseco de crecimiento. En la figura 7-9, la misma curva de crecimiento se traza en dos formas distintas, esto es, con números ( $N$ ) en una escala aritmética (gráfica de la izquierda) y con  $N$  en una escala logarítmica (gráfica de la derecha, en papel semilogarítmico). En este ejemplo, una población hipotética de microorganismos experimenta seis días de crecimiento exponencial, en los que la población aumenta según un factor de 10 cada dos días. La inclinación de la línea de la gráfica semilogarítmica es 1.15, que es el valor de  $r$ . Podemos comprobar este resultado introduciendo en la ecuación (3) dos valores cualesquiera de la población, por ejemplo, la densidad el día 2 y el día 4 como sigue:

$$r = \frac{\ln N_{t_2} - \ln N_{t_1}}{(t_2 - t_1)}$$

$$r = \frac{\ln 100 - \ln 10}{2}$$

De la tabla de logaritmos naturales obtenemos:

$$r = \frac{4.6 - 2.3}{2} = 1.15$$

El coeficiente de crecimiento de población,  $r$ , no debe confundirse con el índice de reproducción neta,  $R_0$ , según se vio en la sección 5

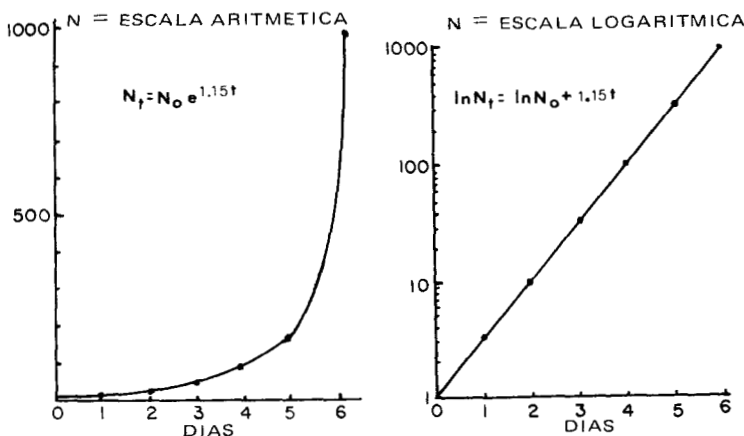


FIG. 7-9. La misma curva de crecimiento de población representada en dos formas: A la izquierda, Los números ( $N$ ) en una escala aritmética. A la derecha, Los números en una escala logarítmica. En este ejemplo hipotético, una población de microorganismos experimenta seis días de crecimiento exponencial, durante los cuales la población aumenta diez veces cada dos días. Véase la explicación de las ecuaciones en el texto.

(véase cuadro 7-4), puesto que este último se refiere estrictamente al tiempo de la generación y no se presta a comparar poblaciones distintas, a menos que sus tiempos de generación sean similares. Sin embargo, el tiempo promedio de generación ( $T$ ) se relaciona con  $R_0$  y con  $r$  como sigue:

$$R_0 = e^{rT}; \text{ por consiguiente, } T = \frac{\log_e R_0}{r}$$

Las relaciones entre  $T$ ,  $R_0$  y  $r$  están representadas gráficamente, para una diversidad de animales, en la página 52 del libro de Slobodkin (1962). Al natural, las poblaciones exhiben a menudo crecimiento exponencial durante breves periodos, cuando hay abundante alimento y no se producen efectos de amontonamiento, enemigos, etc. En tales condiciones, la población conjunta aumenta a una velocidad espantosa, aun si cada organismo se reproduce a la

misma velocidad de antes, esto es, si el índice específico de crecimiento es constante. Las "floraciones" de plancton mencionadas en capítulos anteriores, los brotes de plagas o el desarrollo de las bacterias en un nuevo medio de cultivo constituyen ejemplos de situaciones en las que el crecimiento podrá ser logarítmico. Muchos otros fenómenos, como la absorción de la luz, las reacciones químicas monomoleculares y los intereses compuestos se comportan del mismo modo. Es obvio que este aumento exponencial no puede prolongarse por mucho tiempo, y aun en muchos casos no llega a realizarse en absoluto. En efecto, tanto las acciones recíprocas en el seno de las poblaciones como las resistencias ambientales externas retardan la velocidad de crecimiento y desempeñan, por modos varios, un papel en la configuración del desarrollo de la población, como lo veremos en las próximas secciones.

Cuadro 7-5

COMPARACIÓN DE DATOS RELATIVOS A LOS ÍNDICES DE CRECIMIENTO DE DETERMINADOS INSECTOS Y ROEDORES Y DEL HOMBRE

Organismos y condiciones	Índice intrínseco ( $r$ )		Dura- ción me- dia de la genera- ción ( $T$ ) Semanas	Índice neto de repro- ducción ( $R_0$ )	Índice finito * ( $e^r$ )		Tiempo de duplicación † Semanas ( $w$ ) o años (yrs)
	Semana	Año			Semana	Año	
<i>Calandra</i> (gorgojo del arroz) ‡ a temp. óptima, 29°C	0.76	39.6	6.2	113.56	2.14	$1.58 \times 10^{16}$	0.91 (w)
<i>Calandra</i> ‡ a 23°C	0.43	22.4	10.6	96.58	1.54	$5.34 \times 10^8$	1.61 (w)
<i>Calandra</i> ‡ a 33.5°C	0.12	6.2	9.2	3.38	1.13	493	5.78 (w)
<i>Tribolium castaneum</i> § (escarabajo de la harina) a temp. ópt. 28.5°C	0.71	36.8	7.9	275.0	2.03	$1.06 \times 10^5$	0.96 (w)
<i>Pediculus humanus</i>    (piojo humano)	0.78	40.6	4.4	30.93	2.18	$4.27 \times 10^{16}$	0.88 (w)
<i>Microtus agrestis</i> ¶ (ratón campes- tre) ópt. lab.	0.088	4.5	20.2	5.9	1.09	90	7.90 (w)
<i>Rattus norvegicus</i> # (rata parda) ópt. lab.	0.104	5.4	31.1	25.66	1.11	221	6.76 (w)
Hombre, blanco, EE.UU. 1920 **	—	0.0055	—	—	—	1.0055	126.0 (yrs)
Hombre, EE.UU., 1968 ††	—	0.0077	—	—	—	1.0077	90.0 (yrs)
Hombre, mundo, 1968 ††	—	0.02	—	—	—	1.0202	34.7 (yrs)

\* Número de veces en que la población se multiplicaría en el tiempo indicado.

† Tiempo necesario para duplicación de la población =  $0.6931/r$ .

‡ De Birch (1948).

§ De Leslie y Park (1949).

¶ De Leslie y Ranson (1940).

\*\* De Dublin y Lotka (1925).

|| De Evans y Smith (1952).

# De Leslie (1945).

†† De Ehrlich y Ehrlich (1970).

### Ejemplos

El cuadro 7-5 expone el índice intrínseco de aumento natural de varios insectos y roedores y del hombre, juntamente con otros datos conexos. Se supone que los valores para los roedores y los insectos son "r máximo", a 29°C, puesto que las poblaciones en que se basaron los cálculos vivían tan cerca de las condiciones óptimas como fue posible averiguarlas experimentalmente. Las diferencias sumamente grandes en la capacidad potencial de diversas poblaciones en cuanto a aumentar se ponen de manifiesto en las dos últimas columnas, que muestran el número de veces en que una población se multiplicaría si se prolongara el índice exponencial, por una parte, y el tiempo necesario para doblar la población, por la otra. Estos dos parámetros están derivados matemáticamente del índice intrínseco o tipo de "interés de la población",  $r$ , como sigue:

Índice finito de aumento,  $\lambda = e^r$ ;  $\log_e \lambda = r$ ;  $\lambda = \text{antilog}_e r$

Tiempo de duplicación,  $t = \log_e 2/r = 0.6931/r$  (derivado de la ecuación exponencial (2), página 198, poniendo  $N_t/N_0 = 2$ ).

En el caso del gorgojo del arroz, se observará que el variar la temperatura por arriba y por abajo de la óptima tiene efectos pronunciados sobre la capacidad de la población para aumentar. La diferencia entre el  $r$  máximo y el que se encuentra a una temperatura distinta de la óptima (pero dentro de los límites de tolerancia, con todo) constituye un ejemplo de control ambiental en ausencia de hacinaamiento. Se observará que, aun en estas condiciones menos favorables de temperatura, la población está todavía en estado de aumentar varios centenares de veces en el curso del año, si las condiciones bióticas siguen siendo no limitativas. Toda vez que se considera a menudo a los insectos como los competidores más peligrosos del hombre, es una suerte que no debamos depender únicamente de factores físicos (¡o de rociadores de insecticida!) para mantener los insectos a raya, ya que los parásitos, las enfermedades, los animales rapaces, las competiciones entre las especies y en el seno de estas y otros factores biológicos constituyen poderosos controles también, a condi-

ción que facilitemos su acción. Cuanto más aprendamos acerca de estas "resistencias ambientales vivientes", tanto mejor equipados estaremos en la "guerra" contra los insectos.

En el caso de organismos más pequeños que los insectos, el índice intrínseco será acaso mayor todavía que el que se muestra en el cuadro 7-5. Smith (1963) encontró que para *Daphnia* (un pequeño crustáceo)  $r$  era, en un medio de alimento ilimitado, de 0.44 por día ó 3.08 por semana. En otro trabajo, Smith (1954) sugiere que el margen de  $r$  en el reino biótico podrá extenderse acaso a través de seis ciclos log.

## 8. FORMA DEL CRECIMIENTO DE LA POBLACION Y CONCEPTO DE LA CAPACIDAD DE PORTE

### Enunciado

Las poblaciones tienen modos característicos de crecimiento que se designan como formas de crecimiento de la población. Para fines de comparación, podemos designar dos tipos básicos de estas, a saber, la *forma de crecimiento en J* y la *forma de crecimiento en S* o *sigmoide*. Estos tipos contrastantes pueden combinarse o modificarse, o ambas cosas a la vez, de diversas maneras, según las peculiaridades de los diversos organismos y sus medios. En la forma en J, la densidad aumenta rápidamente, a la manera exponencial o del interés compuesto (como puede verse en la fig. 7-9) y se detiene luego bruscamente, al hacerse la resistencia ambiental eficaz de modo más o menos repentino. Esta forma puede representarse mediante el simple modelo basado en la ecuación exponencial considerada en la sección precedente, esto es:

$$\frac{dN}{dt} = rN \text{ con un límite preciso en } N$$

En la figura sigmoide, la población aumenta primero lentamente (fase de establecimiento o de aceleración positiva) y luego más rápidamente (acercándose tal vez a una fase logarítmica), como en el otro tipo pero no tarda en decrecer gradualmente a medida que la resistencia ambiental aumenta por porcentajes (fase de aceleración negativa), hasta que se alcanza un nivel más o menos equilibrado.

Esta forma puede representarse mediante el simple modelo logístico:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K - N)}{K}$$

El nivel superior, más allá del cual no puede darse crecimiento importante alguno, tal como lo representan la constante  $K$ , es la *asíntota superior* de la curva sigmoide y ha sido designada adecuadamente como *capacidad de porte*. En la forma J, podrá no haber acaso nivel de equilibrio alguno, pero el límite de  $N$  representa el límite superior impuesto por el medio. Las dos formas de crecimiento y algunas de sus variantes se muestran esquemáticamente en la figura 7-10.

**Explicación**

Cuando unos pocos individuos son introducidos o penetran en un área no ocupada (por ejemplo, al principio de una estación), se han observado a menudo tipos característicos de aumento de la población. Si se realiza una gráfica a escala aritmética, la parte de la curva de crecimiento que representa el aumento de población adopta a menudo la forma de una S o J, como puede verse en las figuras 7-10, A y B. Es interesante observar que estas dos formas básicas de crecimiento son similares a los dos tipos metabólicos o de crecimiento que se han descrito en el caso de organismos individuales (Bertalanffy, 1957). Sin embargo, no sabemos si existe o no una relación causal entre el desarrollo de los individuos y el crecimiento de las poblaciones; y no se puede hacer buenamente más, en este punto, que llamar la atención sobre el hecho de que existen ciertas similitudes en los tipos.

Se observará que la ecuación dada anteriormente como simple modelo para la forma en J es la misma que la ecuación exponencial examinada en la sección precedente, excepto en cuanto hay aquí un límite impuesto a  $N$ , lo que significa que el crecimiento relativamente libre se ve súbitamente detenido, al quedarse la población sin algún recurso (por ejemplo, alimento o espacio), o al intervenir el hielo o algún otro factor estacional. Una vez alcanzado el límite superior de  $N$ , la densidad podrá permanecer a este nivel por algún tiempo, o bien, como ocurre con frecuencia, se produce un descenso inmediato que provoca una modalidad de "oscilación de relajamiento",

como la que se ve en la figura 7-10, A-1 y A-2. Este tipo de figura, al que Nicholson (1954) ha llamado "densidad disparada", parece ser característico de muchas poblaciones en la naturaleza, como la floración de algas, las plantas anuales, algunos insectos y tal vez los lemmings en la tundra.

Un tipo de forma de crecimiento observado asimismo frecuentemente sigue un dibujo en S o sigmoide cuando se representan densidad y tiempo en una gráfica aritmética. La curva sigmoide es resultado de una acción cada vez mayor de factores contrarios (resistencia ambiental), a medida que la población aumenta, en contraste con el modelo anterior, en que la resistencia ambiental se veía retardada casi hasta el fin del aumento. Esta es la razón de que Nicholson (1954) hablara del tipo sigmoide como de "densidad condicionada". El caso más simple que puede concebirse es aquel en que los factores perjudiciales son linealmente proporcionales a la densidad. De tal forma simple o "ideal" de crecimiento se dice que es logística y es conforme a la ecuación logística \* que nos ha servido de base para nuestro modelo del tipo sigmoide. La ecuación en cuestión puede escribirse como sigue (se muestran tres formas y la forma integrada a la derecha):

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \frac{(K - N)}{K} \quad \text{o} \quad = rN - \frac{r}{K} N^2 \quad \text{o} \\ &= rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \\ &= \frac{K}{1 + e^{a-rt}} \end{aligned}$$

en donde  $dN/dt$  es el índice del crecimiento de la población (el cambio del número en el tiempo);  $r$  el índice de crecimiento específico o índice intrínseco de crecimiento, tal como se indicó en la sección 6;  $N$  el volumen de la población (el número);  $K$  el volumen máximo posible de la población o "asíntota superior";

\* La ecuación logística la propuso antes que nadie P. F. Verhulst, en 1838; fue utilizada abundantemente por Lotka y "vuelta a descubrir" por Pearl y Reed (1920). Véase una explicación de las derivaciones matemáticas y los procedimientos matemáticos de adaptación de curvas en Pearl (1930).



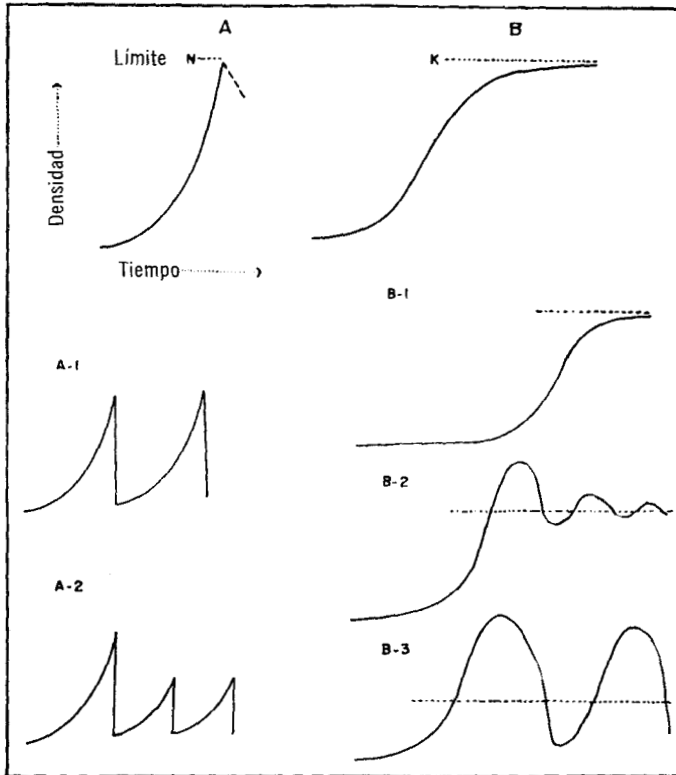


Fig. 7-10. Algunos aspectos de formas de crecimiento de población, transportadas a escala aritmética, con las formas en J (exponencial), (A) y en S (sigmoide), (B), y algunas variantes. A-1 y A-2 muestran oscilaciones que serían inherentes a la forma en J. B-1, B-2 y B-3 muestran algunas posibilidades (pero no todas, en absoluto) en las que se produce una dilación en el efecto de densidad, lo que tiene lugar cuando transcurre tiempo entre la producción de jóvenes individuos y la plena influencia de éstos (lo que es el caso en los animales y las plantas superiores). Cuando los elementos nutricios y otros requisitos se acumulan antes del crecimiento de la población, puede producirse un "excedente", como ocurre en A-2 y B-2. (Esto explica por qué los nuevos estanques o lagos proporcionan a menudo una mejor pesca que los viejos.) (Curvas adaptadas de Nicholson, 1954.)

$e$  la base de los logaritmos naturales, y  $a$  la constante de integración que define la posición de la curva con respecto al origen; es el valor de  $\log_e (K - N)/N$ , cuando  $t = 0$ .

Como se observará, esta es la misma ecuación que la exponencial escrita en la sección anterior, con la adición de la expresión  $(K - N)/K$  o  $(r/K)N^e$ , o  $(1 - N/K)$ .

Estas últimas expresiones son dos maneras de indicar la resistencia ambiental creada por la población en crecimiento ella misma, que produce una reducción creciente en el índice potencial de reproducción a medida que el volumen de la población se acerca a la capacidad de porte. En forma teórica, estas ecuaciones son simplemente:

Índice de crecimiento de la población	igual a	índice máximo posible de aumento (índice específico no limitado de crecimiento multiplicado por el número de la población)	multiplicado por o menos	el grado de realización del índice máximo	el crecimiento no realizado
---------------------------------------	---------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------	-------------------------------------------	-----------------------------

En resumen, pues, este sencillo, modelo es producto de tres componentes, a saber: 1) una constante de índice ( $r$ ), 2) una medida del volumen de la población ( $N$ ), y 3) una medida de la porción de factor limitativo disponible no utilizada por la población  $(1 - N/K)$ .

La ecuación logística puede escribirse asimismo en términos del índice de aumento por generación,  $R$ , como sigue:

$$\frac{dN}{dt} = N \log_e R \left( \frac{K - N}{K} \right)$$

Conviene subrayar ahora que, pese a que se ha mostrado que el crecimiento de una gran diversidad de poblaciones —que representan microorganismos, plantas y animales—, tanto de laboratorio como naturales, siguen el tipo de curva sigmoide, no se sigue necesaria-

mente, de ahí que tales poblaciones aumenten conforme a la ecuación logística. En efecto, hay muchas ecuaciones matemáticas que producen una curva sigmoide. Casi todas las ecuaciones en que los factores negativos aumentan en alguna forma con la densidad producirán curvas sigmoides. Ha de evitarse la simple adaptación a la curva. Necesitamos pruebas, antes de intentar comparar los datos reales con una curva teórica, de que los factores de la ecuación funcionan bien en el control de la población. La situación simple en que la resistencia ambiental crece linealmente con la densidad parece ser cierta en el caso de poblaciones de organismos de historia de vida muy simple, como, por ejemplo, en el de las levaduras que se desarrollan en un espacio limitado (como en un cultivo; véase fig. 7-11). En las poblaciones de plantas y animales superiores, que tienen ciclos de vida complicados y períodos prolongados de desarrollo individual, es probable que se produzcan respuestas diferidas que modifican grandemente la forma de desarrollo y dan lugar a lo que Nicholson (1954) ha designado como formas de "densidad retardada condicionada". En tales casos podrá

tenerse una curva de crecimiento más cóncava (se requiere un periodo más prolongado para que la natalidad se haga sentir) y casi siempre "rebase" la población la asíntota superior y experimenta oscilaciones antes de establecerse en el nivel de porte (véase fig. 7-10, curva B-2). Wangersky y Cunningham (1956 y 1957) han sugerido una modificación de la ecuación logística, para incluir dos clases de "retraso temporal": 1) el tiempo que necesita un organismo para empezar a aumentar cuando las condiciones son favorables, y 2) el tiempo que necesitan los organismos para reaccionar a un hacinamiento desfavorable que altera los índices de natalidad y mortalidad. Si suponemos que estos retrasos temporales sean  $t_1$  y  $t - t_2$  respectivamente, obtenemos:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN_{(t-t_1)} \frac{K - N_{(t-t_2)}}{K}$$

Si esta clase de ecuación se estudia mediante el empleo de una computadora análoga, la densidad "rebase" y oscila con amplitud decreciente con el tiempo, en forma muy parecida a la que puede verse en el modelo gráfico de

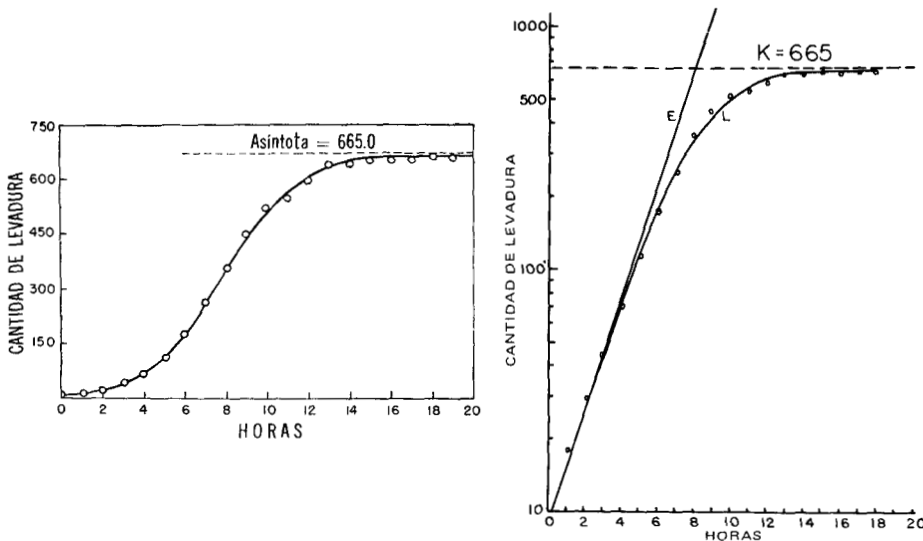


FIG. 7-11. Crecimiento de levadura en un cultivo. Caso simple de la forma sigmoide de crecimiento, en que la resistencia ambiental (en este caso, factores perjudiciales producidos por los organismos mismos) es linealmente proporcional a la densidad. Los círculos abiertos son valores de crecimiento observados, y las líneas continuas son curvas trazadas a partir de las ecuaciones. En la gráfica de la izquierda, el crecimiento de la levadura está representado en escala aritmética, y una curva logística (L) está adaptada a los datos. En la curva inferior, los mismos datos están representados, con la cantidad de la levadura en una escala logarítmica; se ha incluido una curva exponencial (E), para ilustrar cómo sería el crecimiento sin restricciones autolimitadoras. Véanse los datos y las ecuaciones en el cuadro 7-6. (Dibujado a partir de datos de Pearl, 1927; la gráfica izquierda es de Allee y col., 1949.)

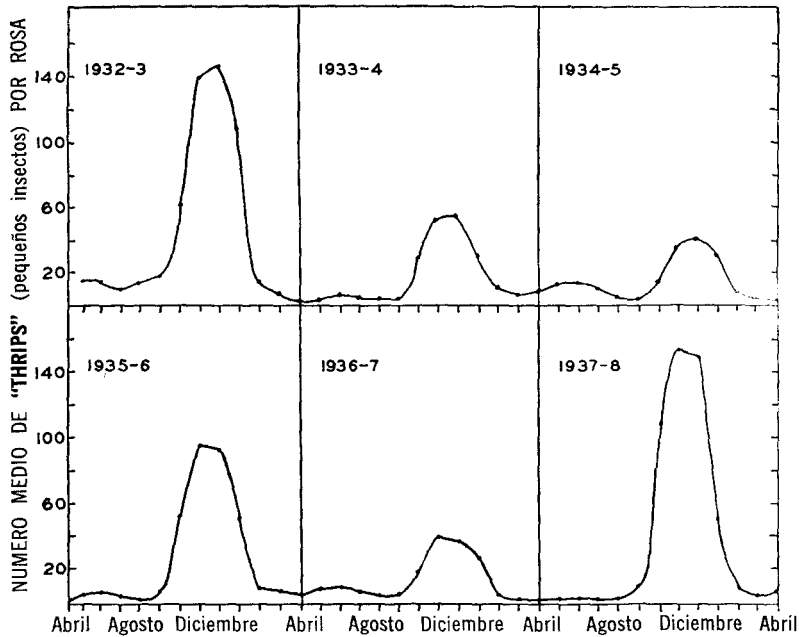


Fig. 7-12. Cambios estacionales en una población de "thrips" adultos que viven en rosas. (Gráfica construida con datos de Davidson y Andrewartha, 1948.)

la figura 7-10, B-2. Deevey (1958) sugiere que esta forma de crecimiento es tal vez la más corriente y el tipo que más probablemente exhibirá la población humana si sólo está controlada por sus propios efectos de "autohacinamiento" (esto es, si no se aplica control "externo" alguno, como la planeación familiar sistemática). La razón de esto es sencilla, y observamos este "rebasar" con frecuencia a escala local. Así, por ejemplo, cuando las condiciones son favorables (el espacio y los recursos baratos), la gente podrá reaccionar acaso teniendo muchos niños; luego, 10 ó 20 años después (el retraso temporal), las escuelas y las viviendas se hacen, ya que la gente rara vez "anticipa" las necesidades antes de que se produzcan realmente. Las ciudades de crecimiento rápido (donde la inmigración es a menudo el factor de crecimiento) experimenta casi siempre esta clase de "rebasamiento" y la oscilación subsiguiente. Mientras la oscilación sea moderada y si quisiéramos proyectar con anticipación, no habría en ello gran daño. De hecho, con fundamento en la experiencia en materia de ingeniería, podrá ocurrir que una "oscilación atenuada" sea más fácil de tratar que una situación totalmente asintótica. Lo que

alarma es la probabilidad cada vez mayor de que todas las ciudades pudieran rebasar sus recursos simultáneamente y ya no pudiera conseguirse alivio trasladándose simplemente la población excedente a otra parte, o mediante el suministro de capital de alivio (impuestos, etc.) de alguna otra parte (porque el "otra parte" se encontrara apurado a su vez).

En intentos enderezados a tener en cuenta las acciones recíprocas complejas de la historia de la vida que caracterizan a los organismos superiores, se han sugerido muchas modificaciones del modelo logístico básico. Smith (1963), por ejemplo, sugirió añadir una constante de mantenimiento,  $c$  (= índice de sustitución a saturación), de modo que una razón  $r/c$  (crecimiento por mantenimiento) modifique el componente autolimitador de la ecuación; una forma de esta clase proporcionó un modelo más real para el crecimiento de poblaciones de *Daphnia* en un medio limitado por el alimento. Slobodkin (1962, cap. 9), examina en detalle la posibilidad de añadir coeficientes de primero, segundo y tercer orden, susceptibles de representar la competencia, la alteración metabólica del medio y las interacciones sociales respectivamente.

Ejemplos

La figura 7-11 ilustra la forma sigmoide de crecimiento en su modalidad más simple, en tanto que la figura 7-12 ilustra la forma en J. En esta última, los "ibrips" (pequeños insectos) crecen rápidamente, en años favorables, hasta que el fin de la estación produce un alto, después del cual tiene lugar un descenso igualmente rápido de la densidad. En años menos favorables, la forma de crecimiento es más sigmoide. En términos generales, cabe considerar la forma en J como una curva sigmoide incompleta, toda vez que tiene lugar un súbito efecto limitativo antes de que los efectos autolimitativos dentro de la población adquieran importancia.

En la figura 7-11, el crecimiento de la levadura está representado gráficamente en escalas aritmética (gráfica izquierda) y logarítmica (gráfica derecha), habiéndose adaptado una curva logística a los datos. Obsérvese que, en la gráfica semilogarítmica, la segunda asume la forma de una "J" invertida, más bien que la de una "S". En la gráfica inferior se muestra también una curva exponencial (la recta E), para ilustrar cómo sería el crecimiento si no estuviera limitado por el tamaño del recipiente de cultivo y la densidad de la población. Los datos y las ecuaciones se muestran en el cuadro 7-6; obsérvese que las ecuaciones son las formas integradas de las ecuaciones logística y exponencial (curva del crecimiento en forma de J) ya descritas, con valores reales introducidos en lugar de las constantes K, a y r. El crecimiento real (observado) de la levadura fue esencialmente exponencial durante las tres primeras horas, pero se hizo considerablemente más lento a continuación, de acuerdo con la forma logística de crecimiento. El área entre las dos curvas (diagrama derecha, fig. 7-11) podría considerarse como medida cuantitativa de la resistencia del medio. La ventaja de las gráficas semilogarítmicas es que toda desviación con respecto a una recta indica un cambio en el índice de crecimiento de la población (dN/dt) cuanto más la curva se arquea, tanto mayor es el cambio.

Pese a que el crecimiento logístico simple esté probablemente restringido a pequeños organismos o a los de historia de vida simples, el tipo de crecimiento sigmoide podrá acaso observarse, con todo, en organismos mayores cuando se los introduce en un medio nuevo y temporalmente ilimitado. Los rebasamientos y

las oscilaciones suelen ser como los que se indican en el Enunciado. Un buen ejemplo de crecimiento de una población de éstas lo muestra la figura 7-13. En la Isla de Tasmania, cerca de Australia, se introdujeron ovejas alrededor del año 1800 y se llevaron registros razonablemente buenos del número presente. Este número siguió la curva sigmoide con un rebasamiento moderado y una oscilación alrededor de una asíntota general de aproximadamente 1 700 000 ovejas. Por supuesto, algunas de las variaciones posteriores a 1860 se debieron, probablemente, a variaciones en los factores climáticos.

La validez general de la forma sigmoide de crecimiento la indica el hecho de que el índice de crecimiento suela ser una función decreciente de la densidad dentro de los límites de

Cuadro 7-6  
CRECIMIENTO DE LA LEVADURA EN UN CULTIVO \*

Tiempo en horas	Biomasa observada de levadura	Biomasa calculada a partir de la ecuación logística †	Biomasa observada con base en la ecuación exponencial ‡ (cifras redondeadas)
0	9.6	9.9	9.6
1	18.3	16.8	17
2	29.0	28.2	28
3	47.2	46.7	48
4	71.1	76.0	82
5	119.1	120.1	139
6	174.6	181.9	238
7	257.3	260.3	408
8	350.7	348.2	694
9	441.0	433.9	1 238
10	513.3	506.9	2 042
11	559.7	562.3	3 504
12	594.8	600.8	5 904
13	629.4	625.8	
14	640.8	641.5	
15	651.1	651.0	
16	655.9	656.7	
17	659.6	660.7	
18	661.8	662.1	14 765

\* Según Pearl (1927) de datos de Carlson. 665

$$\dagger N = \frac{1 + e^{4.1896 - 0.5355t}}{e^{0.5355t}}$$

$$\ddagger N_t = N_0 e^{0.5355t}$$

(N<sub>0</sub> = 9.6).

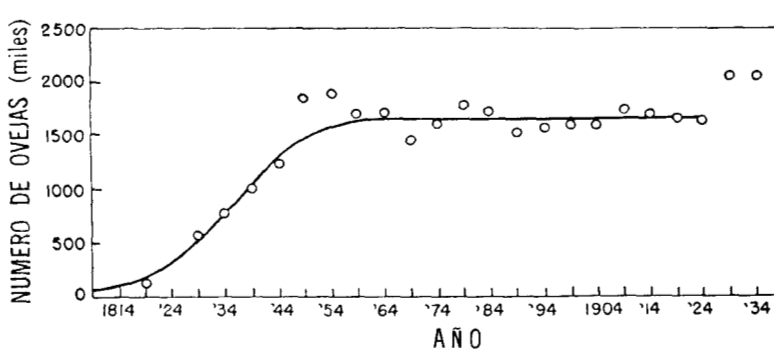


FIG. 7-13. Crecimiento de una población de ovejas introducidas en un nuevo medio, en la Isla de Tasmania. Los círculos son promedios para periodos de cinco años. (Davidson, 1938.)

los volúmenes "normales" de población encontrados en ecosistemas estables. Tanner (1966) encontró una correlación negativa estadísticamente significativa entre el índice de crecimiento y la densidad en dos tercios de 63 poblaciones de laboratorio y de campo de insectos y vertebrados de los que había datos disponibles en la literatura. En forma interesante, *la población humana fue la única que mostró una correlación positiva significativa*. Sin embargo, muchas poblaciones animales "escapan" de cuando en cuando al control de la densidad (como lo hace el hombre actualmente), en cuanto que el índice de crecimiento se hace independiente o una función creciente de la densidad. La situación parece ser similar en el caso de las poblaciones vegetales. Harper y col. (1965) informan que el establecimiento de retoños está limitado por la densidad cuando los "micro-lugares" en el suelo son escasos, pero no, en cambio, cuando son abundantes. En la próxima sección examinaremos casos de oscilaciones, erupciones y rebasamientos, con la esperanza de que tales ejemplos revelen mecanismos que funcionan en la situación más "normal" en que el volumen de la población se desvía de la asíntota en menor grado.

### 9. FLUCTUACIONES DE POBLACION Y LAS LLAMADAS OSCILACIONES "CICLICAS"

#### Enunciado

Cuando las poblaciones completan su crecimiento y  $\Delta N/\Delta t$  es en promedio cero, la densidad de la población suele fluctuar por encima

y por debajo del nivel asíntótico o de capacidad de porte superior, aun en poblaciones que están sometidas a una forma de crecimiento autolimitada o a otras formas de control de retroalimentación. Tales fluctuaciones podrán resultar de cambios en el medio físico, los que, efectivamente, suben y bajan el nivel asíntótico o las acciones recíprocas, o ambas cosas a la vez, dentro de la población o entre poblaciones que actúan directamente una sobre otra. Así, pues, podrán producirse fluctuaciones inclusive en un medio constante, como el que cabría mantener en un laboratorio. En la naturaleza importa distinguir entre: 1) cambios estacionales en el volumen de la población, regidos en gran parte por los cambios estacionales en los factores ambientales, y 2) las fluctuaciones anuales. Para fines de análisis, estas últimas pueden examinarse bajo dos capítulos, a saber: a) fluctuaciones regidas ante todo por diferencias anuales en el medio físico de la población, o por factores extrínsecos (esto es, en la esfera exterior a las acciones recíprocas de la población), y b) oscilaciones dependientes en primer lugar del dinamismo de la población, o de factores intrínsecos (esto es, factores dentro de las poblaciones mismas). Por regla general, las primeras propenden a ser irregulares y están claramente relacionadas con la variación de uno o más factores limitativos físicos principales (como la temperatura, la lluvia, etc.), en tanto que las segundas presentan a menudo una regularidad tal, que los términos "oscilaciones" o "ciclos" parecen serles apropiados (y las especies que presentan una variación tal del tamaño de la población se designan a menudo como "cíclicas"). Según ya vimos en la sección precedente, las oscila-

ciones violentas serán inherentes a poblaciones que presentan la forma de crecimiento en J, en tanto que las oscilaciones atenuadas serían características del crecimiento en forma de S, en el que se dan retrasos temporales relacionados con la historia de la vida. Se entiende, por supuesto, que tanto los factores extrínsecos como intrínsecos influyen sobre todas las fluctuaciones, y que el problema fundamental consiste en apreciar la importancia de cada uno o, cuando menos, en averiguar cuál es la causa principal de variación en casos específicos. Se ha observado reiteradamente que la densidad de población de las especies animales fluctúa de un año a otro de modo sumamente violento en ecosistemas relativamente simples, en los que las comunidades están compuestas de unas poblaciones relativamente escasas de especies (esto es, en los que la diversidad de las especies y la diversidad del esquema son bajas; véase capítulo 6), como por ejemplo, en las comunidades árticas y en las comunidades de bosques de pino artificiales.

#### Explicación y ejemplos

1. *Muestras de diversos tipos de variaciones de la densidad de población.* El mecanismo que se encuentra a la base del flujo y reflujo del volumen de la población constituye un problema apasionante de la ecología, no resuelto en gran parte todavía. Como ya se ha indicado en el párrafo precedente, las fluctuaciones podrían resultar lógicamente de variaciones en el medio físico externo, como, por ejemplo, en el caso de las variaciones climáticas. Por nuestra parte clasificaríamos tales fluctuaciones como extrínsecas en sí, por cuanto son causadas por factores externos a la población, o la comunidad, o sea, no biológicos. Por otra parte, es lógico, asimismo, que las fluctuaciones pronunciadas pudieran ser resultado de factores intrínsecos, esto es, de acontecimientos internos en parte a la comunidad, como la rapacidad, enfermedad o tipo inherente de forma de crecimiento. Resulta a menudo difícil distinguir cuantitativamente entre estas posibilidades. Algunas veces podemos solamente establecer que determinados tipos concretos de fluctuación son característicos de las poblaciones de determinadas regiones, sin estar en condiciones, con todo, de señalar las causas. Puesto que, según se ha destacado en capítulos anteriores, las poblaciones modifican y compensan las perturbaciones de factor físico, po-

demos reafirmar el principio básico siguiente: Cuanto más altamente organizada esté y más madura sea la comunidad, y cuanto más estable sea el medio, tanto más baja será la amplitud de las fluctuaciones, con el tiempo, en la densidad de la población. Examinaremos el desarrollo de la homeostasia de la comunidad en el capítulo 9.

Estamos familiarizados todos con las variaciones estacionales en el volumen de las poblaciones. Contamos todos con que en determinadas épocas del año los mosquitos serán abundantes, o que los bosques estarán llenos de aves o los campos llenos de ambrosía, en tanto que, en otros momentos, las poblaciones de estos organismos disminuirán acaso hasta el punto de desaparecer. Aunque sería difícil encontrar en la naturaleza poblaciones de animales, microorganismos y plantas herbáceas que no presenten algún cambio estacional de volumen, las fluctuaciones más pronunciadas tienen lugar, con todo, entre los organismos que tienen estaciones limitadas de cría y especialmente entre los de ciclos breves de vida y los de tipos pronunciados de dispersión estacional (por ejemplo, migración). La figura 7-12, a la que ya nos hemos referido, ilustra no sólo formas de crecimiento en J (sin nivel de equilibrio a densidades elevadas), sino también fluctuaciones estacionales y anuales, como lo revela el estudio sistemático durante cierto número de años. Es probable que una modalidad de esta clase sea típica de la mayoría de los insectos y de la mayoría de las especies "anuales" entre las plantas y los animales. En situaciones acuáticas, tanto marinas como de agua dulce, los ciclos estacionales en las poblaciones de plancton han sido intensamente estudiados y modelados, según se expone en el capítulo 11 (pág. 340, fig. 11-8).

Las variaciones estacionales pronunciadas en la densidad de la población son tan características de los trópicos como de las regiones templadas o las árticas. Bates (1945), por ejemplo, encontró que la abundancia relativa de una sola de siete especies tropicales de mosquitos no mostraba variaciones estacionales (figura 7-14). Las fluctuaciones en los trópicos se relacionan a menudo con la lluvia, pero pueden relacionarse también con periodicidades inherentes a la comunidad. Las densidades de los insectos y las aves podrán fluctuar con el florecimiento y la producción de frutos periódicos de plantas, que tienen lugar aun en un medio constante de bosque de lluvia.

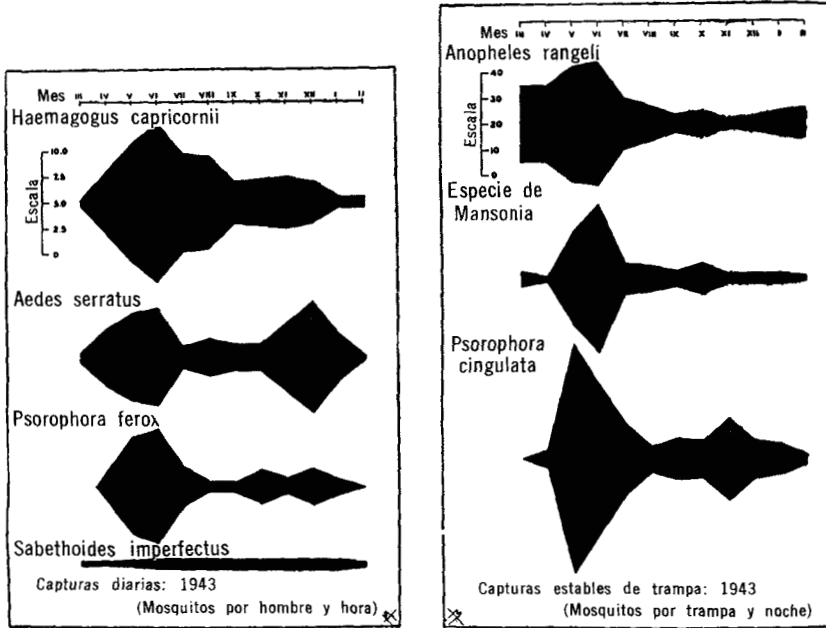


FIG. 7-14. Cambios estacionales en la abundancia de siete especies de mosquitos en el medio tropical del Este de Colombia. (Según Bates, 1945.)

Un ejemplo típico de una variación relativamente irregular en el volumen de la población, que parece relacionarse con el clima, se muestra en la figura 7-15. Durante la mayoría de los años, la población de garzas permanece en las dos áreas de Gran Bretaña relativamente constante; al parecer, los medios locales proporcionaban una capacidad de porte rela-

tivamente estable para las garzas. Sin embargo, un pronunciado descenso de densidad con la recuperación subsiguiente se produjo a continuación de cada una de tres series de siete inviernos severos (como se indica a lo largo de la parte superior de la fig. 7-15). El hecho de que los cambios de densidad en las dos áreas fueran sincrónicos confiere credibili-

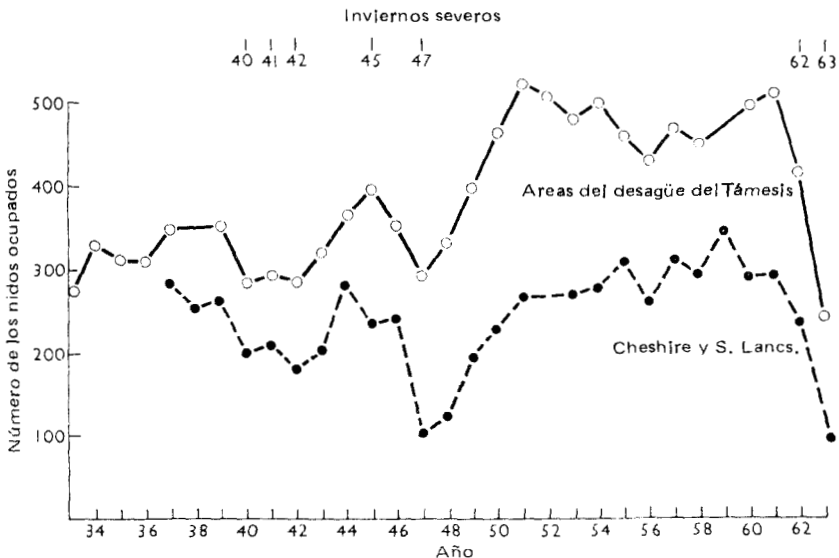


FIG. 7-15. Cambios en la abundancia de la garza (*Ardea cinerea*) en dos áreas de Inglaterra, entre 1933 y 1963. Se indica una correlación entre los inviernos severos y la reducción de la abundancia. (De Lack, 1966.)

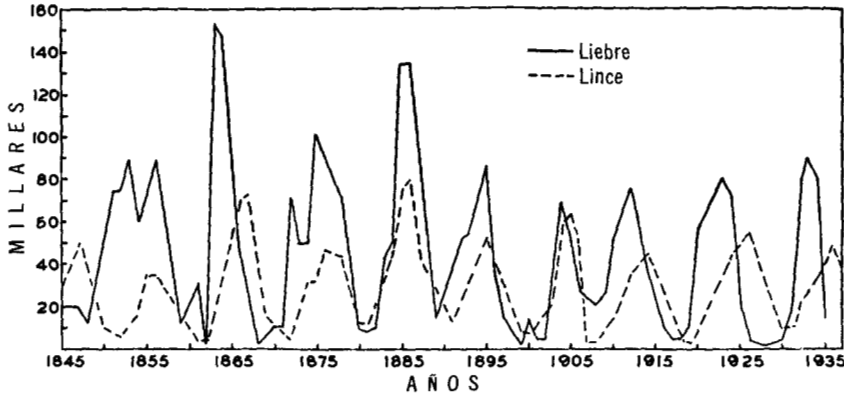


FIG. 7-16. Cambios en la abundancia del lince y de la liebre de la nieve, tal como resulta del número de pieles recibidas por la Hudson Bay Company. Se trata de un caso clásico de oscilación cíclica en la densidad de la población. (Copiado de MacLulich, 1937.)

dad a la correlación con la mortalidad invernal. El contar con más de un área de estudio constituye una buena regla para el estudio ecológico de campo. Incidentalmente, las poblaciones de aves han sido de las más intensamente estudiadas, y los resultados de tales estudios han contribuido en gran parte a la teoría de la población. Véase un resumen legible de los estudios sobre la población de las aves en Lack (1966). Interesantes y solamente comprendidas en parte son las variaciones de densidad que no se relacionan con cambios estacionales o anuales obvios, pero implican, con todo, oscilaciones o ciclos regulares de abundancia, con puntos altos y depresiones cada pocos años, que ocurren a menudo con tanta regularidad, que el volumen de la población puede predecirse de antemano. Los casos mejor conocidos de estos se refieren a mamíferos, insectos, pe-

ces y producción de semillas en las plantas, en medios septentrionales. Entre los mamíferos, los ejemplos mejor estudiados exhiben una periodicidad ya sea de nueve a diez años o de tres a cuatro años. Un ejemplo clásico de la oscilación de nueve a diez años es el de la liebre de la nieve y el lince (fig. 7-16). Desde aproximadamente el año 1800, la Hudson Bay Company, de Canadá, ha llevado registros de pieles de los animales cazados cada año. Si se construyen las gráficas correspondientes, estos registros muestran que el lince, por ejemplo, ha alcanzado un máximo de población todos los nueve o 10 años, con un promedio de 9.6 años durante este largo período de tiempo. Siguen a menudo a las puntas de abundancia "hundimientos" o descensos rápidos, y el lince se hace sumamente raro durante algunos años. La liebre de la nieve sigue el mismo ciclo, con

FIG. 7-17. La liebre de la nieve o liebre variable, famosa en los anales ecológicos por su espectacular abundancia cíclica (véase figura 7-16). El ejemplar que aquí se ve lleva su blanco pelaje de invierno. Se ha comprobado que el cambio del pelaje pardo de verano al blanco del invierno está regido por fotoperiodicidad (véase pág. 96). (U. S. Soil Conservation Service Photo.)





una punta de abundancia que generalmente precede a la del lince en uno o más años. Toda vez que el lince depende en gran parte para su alimentación de la liebre, es obvio que el ciclo del animal carnívoro se relaciona con el de su presa, pero los dos ciclos no son estrictamente una acción recíproca de causa y efecto entre el animal carnívoro y su presa, puesto que la liebre realiza su "ciclo" en áreas donde no hay lince. El ciclo menor, de tres a cuatro años, es característico de muchos muridos (lemmings, ratones, ratones campestres) y sus perseguidores (especialmente la lechuza nival y los zorros). Los ciclos del lemming de la tundra y del zorro ártico y la lechuza nival son casos clásicos bien documentados (Elton, 1942). Todos los tres o cuatro años, en enormes extensiones del norte de la tundra de dos continentes, los lemmings (dos especies en Eurasia y una en Norteamérica del género *Lemmus*, y una especie de *Dicrostonyx* en esta última) se hacen sumamente abundantes, pero solamente para volver a "desplomarse" en el transcurso, a menudo, de una sola estación. Los zorros y las lechuzas, que aumentan en número así que aumenta su alimento, decrecen a continuación muy rápidamente. Las lechuzas emigrarán acaso hacia el sur, a Estados Unidos de Norteamérica (hasta llegar, en ocasiones, a Carolina del Norte), en busca de alimento. Esta migración eruptiva de un excedente de aves es por lo visto un movimiento de dirección única, porque es lo cierto que pocas lechuzas regresan al norte, si algunas lo hacen. Así, pues, la población de la lechuza se "desploma" como consecuencia de un movimiento de dispersión. Esta oscilación es tan regular, que los estudiantes de las aves en Estados Unidos de Norteamérica pueden contar con una invasión de lechuzas nivas todos los tres o cuatro años. Toda vez que estas aves son conspicuas y hacen su aparición en todas partes alrededor de las ciudades, atraen mucho la atención, y sus fotos salen en los periódicos, en tanto que sus pieles van a dar a los escaparates de las tiendas de taxidermia. En cambio, en los años entre las invasiones apenas se ven lechuzas en Estados Unidos de Norteamérica y en el sur de Canadá, si acaso llega a verse alguna. Gross (1947) y Shelford (1943) analizaron los registros de las invasiones y han mostrado que se relacionan con la disminución en abundancia periódica del lemming, su principal artículo de alimentación.

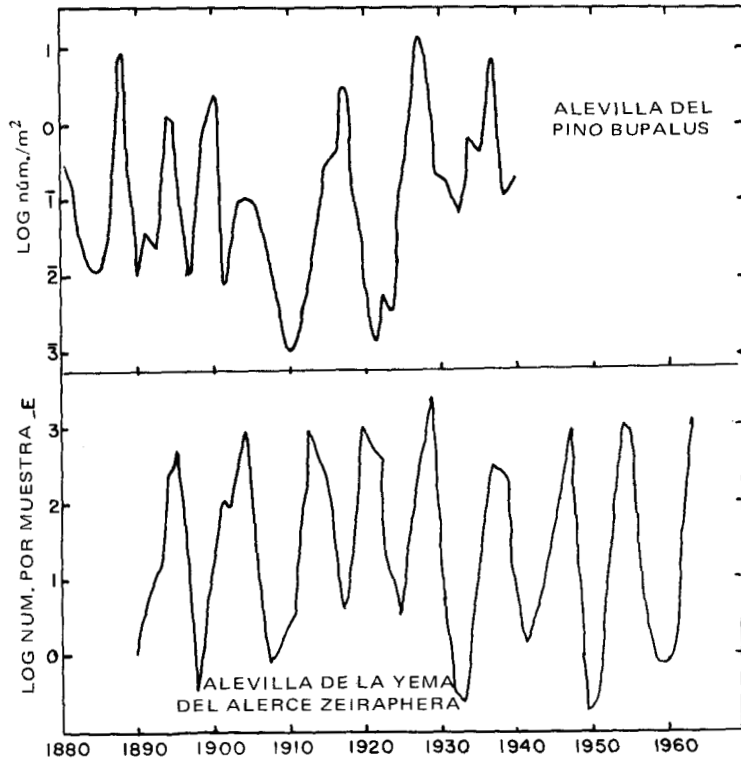
En Europa, pero por lo visto no en Norte-

américa, los lemmings mismos se hacen tan abundantes en la cresta del ciclo, que llegan a emigrar de sus madrigueras hacinadas. Elton (1942) describe en forma vívida las famosas "migraciones" de lemmings en Noruega. Los animales atraviesan las aldeas en cantidades tales, que los perros y los gatos se cansan de matarlos y acaban por ignorar las hordas.

Al llegar al mar, muchos de ellos se ahogan. Así, al igual que en el caso de la lechuza, el movimiento de los lemmings es también en una sola dirección. Sin embargo, estas emigraciones espectaculares no se producen todos los cuatro años en ocasión de una punta de densidad, sino sólo durante los picos realmente excepcionales. A menudo, la población se reduce sin que los animales abandonen la tundra o las montañas.

Se muestran en la figura 7-18 dos ejemplos de registros prolongados de oscilaciones violentas en insectos de la fronda en bosques europeos. Se ha informado de semejantes ciclos pronunciados de bosques septentrionales, las más de las veces, sobre todo en relación con plantaciones de coníferas. Según puede verse en la figura 7-18, la densidad variará acaso a través de cinco órdenes de magnitud (ciclos log). Por ejemplo, la densidad de la ninfa del *Bupalus* (las orugas se dejan caer en el manto del piso del bosque para encapullar, con lo que proporcionan un punto conveniente, en el ciclo de vida, para el censo) varió de menos de 1 por 1 000 metros cuadrados a más de 10 000 por mil metros cuadrados (de 0.001 a 10 por metro cuadrado). Cabe imaginar fácilmente que con 10 000 alevillas potenciales emergiendo de cada 1 000 metros y varias generaciones en una estación, podrían producirse orugas suficientes para deshojar e inclusive matar los árboles, como ocurre con frecuencia. Los ciclos de las orugas roedoras de las hojas no son tan regulares como las oscilaciones de la liebre de la nieve, y su periodicidad parece situarse en algún punto entre los cuatro y los diez años (las puntas de abundancia muestran un promedio de 7.8 y 8.8 años en los dos ejemplos mencionados). Como tampoco son sincrónicos los ciclos de especies distintas. Las erupciones periódicas de los gusanos de las yemas y de tienda, del pinabeto, son ejemplos bien conocidos de tipos similares en la parte septentrional de Norteamérica. Según observaremos en el capítulo 9, la "coevolución" de la acción recíproca entre el insecto y el árbol se traduce en un comportamiento cíclico del ecosistema entero.

FIG. 7-18. Fluctuaciones en los números de dos especies de alevillas, cuyas larvas se nutren de la fronda de coníferas. *Arriba*: la alevilla del pino, *Bupalus*, en los bosques de pinos alemanes cerca de Litzlingen, cuidados como plantaciones puras. *Abajo*: la alevilla de la yema del alerce, *Zeiraphera griseana*, en los bosques de alerces del valle suizo del Engadín. (La gráfica superior, copiada de Varley, 1949, y la inferior, de Baltensweiler, 1964.)



Es probable que las más famosas de todas las oscilaciones de poblaciones de insectos sean las de la langosta o saltamontes. En Eurasia, las plagas de la langosta migratoria (*Locusta migratoria*) se remontan a la antigüedad (Carpenter, 1940a). La langosta vive en desiertos o en regiones semiáridas, y en la mayoría de los años no es migratoria, no destruye cosechas ni llama particularmente la atención. Sin embargo, a intervalos crece la densidad de la población en forma enorme, las langostas se hacen en realidad diferentes morfológicamente (desarrollan alas más largas, etc.) bajo los efectos del hacinamiento\* y emigran a países de cultivo, consumiendo todo lo que encuentran a su paso. Uvarov (1957) señala que las actividades del hombre, tales como el cambio de los cultivos y el destinar temporalmente la tierra a pasto para su ganado, propenden más bien a aumentar que a disminuir las probabilidades de una plaga, porque es el caso que un centón o mosaico de vegetación y suelo árido (en el

que los saltamontes ponen los huevos) es favorable para el crecimiento de la población en la forma exponencial o en J. Parecemos hallarnos en presencia aquí de una explosión de población originada por la inestabilidad y la simplicidad combinadas en el medio. Como en el caso del lemming, es probable que no toda densidad máxima de población vaya acompañada de una emigración; por consiguiente, la frecuencia de las plagas no representa necesariamente una verdadera periodicidad de las oscilaciones de la densidad. Aun así, se han registrado erupciones al menos una vez cada cuarenta años entre 1695 y 1895. Waloff (1966) presenta un estudio histórico de los auges y los retrocesos de la langosta del desierto.

2. *Teorías acerca del mecanismo del tipo oscilatorio violento de las fluctuaciones de población.* Como se indicó anteriormente, las fluctuaciones por encima y por debajo de un nivel de equilibrio parecen ser características de la mayoría de poblaciones, que es lo que cabría efectivamente esperar bajo la influencia variada de la naturaleza, pero es el caso que los ciclos de abundancia aparentemente regulares resultan casi paradójicos frente a la irregularidad notoria de la naturaleza. Dos carac-

\* Se dan formas solitarias y migratorias en cierto número de especies de langostas, que a menudo se han descrito como especies distintas, antes de que se conocieran sus verdaderas relaciones.

terísticas llamativas de estas oscilaciones son las siguientes: 1) son más pronunciadas en los ecosistemas más complejos de las regiones nórdicas, como se pone de manifiesto en los ejemplos mencionados, 2) si bien pueden producirse puntos culminantes de abundancia simultáneamente en grandes extensiones, estos puntos no siempre coinciden, ni con mucho, en la misma especie en regiones distintas. Las teorías que se han propuesto para explicar los ciclos en materia de densidad pueden clasificarse en diversos grupos como sigue: 1) las teorías meteorológicas, 2) la teoría de las fluctuaciones al azar, 3) las teorías de la acción recíproca en la población, y 4) las teorías de la acción recíproca en el nivel trófico. Presentaremos un resumen muy breve de cada una de ellas en los párrafos que siguen.

Los intentos encaminados a relacionar estas oscilaciones regulares con factores climáticos han resultado infructuosos hasta el presente, pese a que su sincronismo y su predominio en las latitudes septentrionales parezcan sugerir algún acontecimiento cíclico fuera del ecosistema local. Hubo un tiempo en que el ciclo de las manchas solares, que ocasiona cambios importantes de tiempo, fue considerado por muchos como una explicación apropiada del ciclo del lince y de otros ciclos de 10 años. Sin embargo, MacLulich (1937) y otros han demostrado que, en realidad, tal correlación no existe. Hasta el presente no se ha demostrado periodicidad climática extensa alguna que correspondiera al intervalo de tres o cuatro años. Inclusive si existieran buenas correspondencias, el problema seguiría sin resolver, con todo, hasta tanto que pudiera demostrarse exactamente de qué modo las manchas solares o los rayos ultravioleta o los demás factores climáticos afectan la natalidad, la mortalidad, la dispersión y otras características de la población. Como lo indicamos ya anteriormente en nuestro examen, las correspondencias (o la "adaptación cíclica") sin pruebas de su mecanismo son peligrosas.

Palmgren (1949) y Cole (1951 y 1954) han sugerido que aquello que parecen ser oscilaciones regulares podría resultar de variaciones fortuitas en el medio complejo biótico y abiótico de la población (recuérdese que en la sección 5 del capítulo 6 enumeramos los "esquemas estocásticos que resultaban de fuerzas al azar" como uno entre diversos elementos que contribuían a los tipos de la comunidad); si esto es así, no puede seleccionarse factor

singular alguno que sea más importante o más numeroso que los demás. Keith (1963) ha efectuado un análisis estadístico detallado de los ciclos septentrionales de las aves y los mamíferos, y concluye que el ciclo de diez años es "real" (es decir, no fortuito), pese a que habría de resultar difícil probar que los ciclos más breves no se deban a fluctuaciones al azar. Además de la liebre de la nieve y el lince se ha mostrado que el guaco de collarín exhibe un ciclo de 7 a 10 años que es sincrónico en grandes áreas del Canadá y de los Estados de los Lagos y sincrónico también, por regla general con los ciclos de la liebre. El guaco de la pradera, el lagópodo, las ratas almizcleras y las zorras son otras especies que tienen ciclos de duración similar, pero en una escala más local, a menudo, y más irregular. En forma interesante, la codorniz húngara importada parece está "adoptando" un ciclo de 10 años en su nuevo medio en Norteamérica, aunque la especie no lleva tiempo suficiente de establecida para permitir reunir los datos necesarios. Keith concluye que el ciclo de "diez años" está restringido al bioma conífero septentrional y sus ecotonos en Norteamérica (véase figura 14-8, con un mapa de dicha región), pero que no está comprobado en Europa. En cambio, los ciclos de siete a diez años en las plagas de insectos del bosque parecen estar bien documentados, según vimos, en Europa.

Si resultara que los factores climáticos, fortuitos o no, son la causa principal de las oscilaciones violentas, buscaríamos naturalmente causas en el seno mismo de las poblaciones (esto es, buscaríamos "factores intrínsecos"). Aquí tenemos algunos indicios de mecanismos posibles que podrían actuar en combinación con los cambios de tiempo u otros en los factores físicos. Como ya se indicó en el examen de la forma de crecimiento de la población, las poblaciones que experimentan durante cierto tiempo un crecimiento exponencial más o menos irrestricto son las que oscilarán acaso en densidad, puesto que tales poblaciones es más fácil que rebasen las fronteras de algún factor limitativo a que alcancen un estado permanente. Cuanto más simple sea el ecosistema, esto es, cuantas menos sean las especies y los factores limitativos principales, tanto mayor será la probabilidad de equilibrios temporales. Así, pues, la simple sobrepoblación (seguida de un descenso inevitable) podría originar oscilaciones como las que se muestran en la figura 7-10, B-3, con un periodo que podría

ser proporcional al índice intrínseco de aumento, o estas oscilaciones podrían ser causadas o aumentadas por la acción recíproca entre un animal rapaz y su presa. Según veremos más adelante, un sistema que comprenda una sola presa y un solo elemento rapaz especializado en alimentarse de ella podrá oscilar inclusive en el medio físico constante del laboratorio (véase Utida, 1957); pero es el caso que semejantes sistemas simples de rapaz y presa o se extinguen, o sus oscilaciones se van atenuando con el tiempo (véase fig. 7-33). Según se indicó en la sección precedente, las poblaciones se "escapan" a menudo del control de la capacidad de porte (ya sea biótica o abiótica); lo que podría designarse como "teoría de sobrepoblación de ciclos" se basa en la idea de que ciertas poblaciones de ecosistemas septentrionales "escapan" a intervalos más bien regulares que irregulares.

Existen pruebas crecientes de que los cambios fisiológicos y genéticos en los individuos de las poblaciones acompañan las oscilaciones violentas de la densidad de la población. Si estos cambios producen las oscilaciones o son meramente adaptaciones a ellas, esto es objeto de controversia al presente, pero la mayoría de los investigadores están de acuerdo en que tales cambios pueden al menos modificar en gran manera la periodicidad o la amplitud de las fluctuaciones. Partiendo de la teoría médica sensacional de la situación de alarma de Hans Selye (esto es, del síndrome de adaptación general), Christain y sus colaboradores (véase Christain, 1950, 1961 y 1963; Christain y Davis, 1964) han reunido una cantidad considerable de pruebas, tanto de campo como de laboratorio, de que el hacinamiento se traduce en los vertebrados en un agrandamiento de las cápsulas suprarrenales, lo que es característico de cambios en el equilibrio endocrino-neural, cambios que producen a su vez alteraciones en la conducta, en la capacidad de reproducción y en la resistencia a enfermedades o situaciones de alarma. Estos cambios se combinan a menudo para provocar un "desplome" precipitado en la densidad de la población. Por ejemplo, las liebres de la nieve que se hallan en el punto culminante de la densidad mueren a menudo repentinamente de una "enfermedad de choque", de la que se ha comprobado que se relaciona con las cápsulas suprarrenales agrandadas y con otras manifestaciones de desequilibrio endocrino. En los insectos cíclicos, Wellington (1957, 1960) ob-

servó que, durante el auge del ciclo, el gusano hilador (*Malacosoma*) forman unas tiendas alargadas que son transportadas de un lugar a otro, mientras los individuos se muestran activos en pasar a la fronda para alimentarse. En el momento de la densidad máxima, las orugas se hacen inactivas, forman unas tiendas compactas y están más sujetas a enfermedad. Los adultos salidos de las larvas perezosas eran perezosos a su vez y no iban muy lejos para poner los huevos. En la larva del alerce (*Zeiraphera griseana*), cuyos ciclos de abundancia pueden verse en la figura 7-17, B, unas razas fisiológicamente "fuertes" y "débiles", que son "casi ciertamente genéticas" (véase el resumen detallado de la ecología de esta especie en Clark, Grier, Hughes y Morris, 1967, págs. 124-136), alternan en las fases alta y baja de los ciclos. Chitty (1960, 1967) sugiere que los cambios genéticos de esta clase explican las diferencias en materia de conducta agresiva y de supervivencia que se observan en diversas fases de los ciclos del ratón de campo. Estos "síndromes de adaptación" parecerían ciertamente ser mecanismos para "atenuar" la oscilación, con objeto de evitar una fluctuación demasiado grande, susceptible de dañar al ecosistema y de poner en peligro la supervivencia de la especie.

Un cuarto grupo de teorías es el de las que giran alrededor de la idea de que los ciclos de abundancia son intrínsecos del nivel del ecosistema, más bien que del nivel de la población. Sin duda, los cambios de densidad que se extienden a través de diversos órdenes de magnitud han de implicar no sólo niveles tróficos secundarios, como los de los rapaces y su presa, sino también las acciones recíprocas primarias entre las plantas y los herbívoros. Constituye un ejemplo de una teoría del nivel del ecosistema la teoría de Schultz (1964, 1969), de la "hipótesis de la recuperación del elemento nutritivo", construida para explicar los ciclos microtinos en la tundra. Según esta hipótesis, que tiene en su favor los datos de estudios de los ciclos minerales, un pastoreo muy fuerte por los lemmings en el año de máxima abundancia liga y reduce la disponibilidad de elementos nutritivos minerales (especialmente del fósforo) en el año siguiente, de modo que el alimento de los lemmings es en dicho año de calidad nutritiva baja, con lo que el desarrollo y la supervivencia de las crías resultan muy reducidos. Durante los años tercero o cuarto, el ciclo de los elementos nutri-

tivos es restaurado, las plantas se recuperan, y el ecosistema puede soportar nuevamente una gran cantidad de lemmings.

Hemos dedicado una cantidad más bien grande de espacio al examen de los ciclos de abundancia de gran amplitud no porque sean particularmente corrientes en el mundo en general, sino porque su estudio revela funciones y acciones recíprocas que tienen probablemente aplicación general, pero que podrían acaso no ser tan manifiestas en poblaciones cuya densidad está bajo un mejor control. Es muy posible que el problema de la oscilación cíclica se reduzca a fin de cuentas a averiguar si se debe fundamentalmente a uno o varios factores, o si las causas son tan numerosas, antes bien, que resulte difícil desenmarañarlas, pese a que se comprenda acaso la acción recíproca total como aquello que Cole (1957) llama "simplicidad secundaria", por cuanto la regularidad pueda tal vez "no ser mayor que la que se encuentra en una serie de números al azar". Según lo indicamos ya, lo primero es ciertamente posible en los ecosistemas simples, ya sean experimentales o naturales, en tanto que lo segundo será más probable en los ecosistemas complejos.

Habiendo considerado cierto número de problemas específicos muy interesantes, estamos ahora en una buena posición para examinar los problemas más generales de la regulación de la población.

## 10. REGULACION DE LA POBLACION Y LOS CONCEPTOS DE LA ACCION INDEPENDIENTE, O RESPECTIVAMENTE DEPENDIENTE, EN EL CONTROL DE LA MISMA

### Enunciado

En los ecosistemas de presión física y baja diversidad, o en aquellos sujetos a perturbaciones irregulares imprevisibles, las poblaciones suelen estar reguladas por componentes físicos como el tiempo, las corrientes de agua, los factores químicos limitativos, la contaminación, etc. En los ecosistemas altamente diversificados, en cambio, o en los que no están sujetos a presión física, las poblaciones suelen estar controladas biológicamente. En todos los ecosistemas existe la fuerte tendencia, por parte de todas las poblaciones, de evolucionar a través de la selección natural hacia la autorregulación (ya que la sobrepoblación no es

en modo alguno en interés de población alguna), pese a que esto sea difícil de realizar bajo una presión extrínseca. Desde el punto de vista de la población misma, los siguientes conceptos son corolarios de la teoría general.

Todo factor, ya sea limitativo o favorable (negativo o positivo) para una población es: 1) *independiente de la densidad* (llamado también legislativo de la densidad) si el efecto o la acción son independientes del volumen de la población, o 2) *dependiente de la densidad* (llamada también gobernada por la densidad) si el efecto sobre la población es una función de la densidad. La acción dependiente de la densidad suele ser directa, en cuanto se intensifica a medida que se va llegando al límite superior, pero podrá ser también inversa (esto es, disminuir en intensidad a medida que la densidad aumenta). Los factores directamente dependientes de la densidad actúan como los conductores de un motor y se consideran, por esta razón, como uno de los agentes principales en la prevención de la sobrepoblación y, por consiguiente, como factores de la consecución de un estado constante. Los factores climáticos actúan a menudo, aunque en ningún modo siempre, en forma independiente de la densidad, en tanto que los factores bióticos (competición, parásitos, patógenos, etc.) actúan a menudo, aunque tampoco siempre, en forma dependiente de la densidad.

### Explicación

Una teoría general para la regulación de la población, tal como se ha expuesto en los párrafos que preceden, resulta lógicamente de nuestro examen del potencial biótico, de la forma de crecimiento y de la variación alrededor del nivel de la capacidad de soporte. Tal como se destacó en el capítulo precedente (véase pág. 162), las teorías se relacionan a menudo con el medio de los autores (!). Así, por ejemplo, los ecólogos que trabajan en medios de tensión (como las regiones áridas), o con organismos pequeños (como los insectos o el plancton, que tienen ciclos breves de vida, potenciales bióticos altos y altas intensidades de metabolismo por gramo y, por consiguiente, un plantel permanente relativamente pequeño por unidad de espacio en cualquier momento) se han visto impresionados por lo siguiente: 1) la importancia del periodo de tiempo durante el cual el índice de aumento ( $r$ ) es positivo; 2) la importancia de los fac-

tores independientes, como el tiempo atmosférico, en cuanto a la duración de los periodos favorables; 3) la importancia secundaria, más bien que primaria, de las fuerzas autolimitadoras en el seno de la población, y 4) la falta general de estabilidad en la densidad de cualquiera especie particular, aun cuando el ecosistema parezca estable. Estos puntos han sido destacados particularmente bien en el libro conocido de Andrewartha y Birch (1954). En cambio, los ecólogos que trabajan en medios benignos (como los jardines ingleses, los arrecifes de coral o los bosques tropicales), o con organismos mayores (como aves, mamíferos o árboles de bosque, cuyos ciclos de vida son más largos y cuyos números y biomasa reflejan más claramente la corriente de energía) han estado impresionados por lo siguiente: 1) la importancia de los factores que dependen de la densidad, especialmente la competición autolimitadora en el seno de la especie (como en la ecuación del crecimiento sigmoide) y los controles de diversas clases entre las especies (la competición entre éstas, los parásitos, etc.); 2) la estabilidad o al menos la consistencia de los tipos de densidad, y 3) la importancia general de mecanismos biológicos de control. En forma interesante, las personas que trabajan con poblaciones confinadas de organismos pequeños, como bacterias o escarabajos de la harina, se dejan también impresionar por estos últimos aspectos, lo que tal vez no debería sorprendernos, puesto que el plantel permanente por unidad de espacio es mayor en los cultivos de lo que sería al estado natural. Y en forma análoga, no representa sorpresa alguna el que las personas que trabajan con monocultivos y bosques no se dejen impresionar por la eficacia del control biológico. Véase un análisis de las teorías del control dependiente de la densidad en los tres importantes trabajos de Nicholson (1954, 1957 y 1958), Lack (1954) y el apéndice en Lack (1966).

No debemos olvidar, ante todo, cuando nos interesamos por el estudio intenso de poblaciones específicas, la integración que se produce a los niveles de la comunidad y el ecosistema, porque (tal como se subrayó en el capítulo 2), la parte (esto es, la población) nunca podrá explicarse por completo sin examinar el todo (el ecosistema) o viceversa. Allí donde ocupan un nivel trófico un gran número de especies (los insectos herbívoros en un bosque, por ejemplo), podrá ocurrir

que la ecología de la población de cada una de ellas tenga poco sentido, a menos que separemos lo que los "colaboradores" están haciendo en la comunidad al mismo tiempo.

En el análisis final, pues, la regulación de la población ha de ser una función de la clase de ecosistema de la que la población en cuestión constituye una parte. Si bien el contrastar los ecosistemas controlados "física" y "biológicamente", como lo hemos hecho, podrá resultar arbitrario y producir un modelo excesivamente simplificado, dicho contraste constituye un método significativo, con todo, especialmente por cuanto el hombre parece estar empeñado en crear sistemas cada vez más sujetos a presión e incapaces ya sea de automantenimiento o autorregulación. Los ecosistemas naturales de la zona templada, que son, por supuesto, los que mejor conocemos desde el punto de vista ecológico, son intermedios, en términos de importancia, entre los reguladores físicos y los bióticos. Milne (1957 y 1962) insiste en la acción recíproca de los controles independiente y dependiente de la densidad y señala que este último rara vez es "perfecto", como en los modelos de crecimiento sigmoide o logístico, siendo, en cambio, "imperfecto" a menudo, por cuanto las limitaciones podrán ser más eficaces a una determinada densidad que a otra. Se observa frecuentemente en el campo que un factor de control, como por ejemplo, un animal rapaz, podrá ser muy eficaz a densidades bajas de la presa, pero muy ineficaz, en cambio, a densidades altas, cuando se produce un retraso temporal en la respuesta de la densidad de los rapaces a la densidad de la presa. De hecho, Holling (1961) concluye que, en los insectos, la depredación suele ser una función creciente a baja densidad de la presa, pero una función decreciente (dependiente inversamente de la densidad), en cambio, a densidades altas.

Hablando estrictamente, un efecto sólo sería independiente de la densidad si se ejerciera una influencia constante, independientemente del volumen, sobre la población. Por ejemplo, si al mismo número de cazadores se les autoriza a cazar dos venados por temporada y cazan hasta conseguirlos, entonces el mismo número de venados se eliminaría cada año, independientemente del número de venados presentes. Sin embargo, se ha acostumbrado a hablar también de un factor como "independiente de la densidad" si el efecto es el mismo, *en porcentaje*, independientemente de la densidad,

que sería el caso, por ejemplo, de suprimir cada año el 10 por 100 de los venados, aunque el número afectado (suprimido) dependiera de la densidad (!). Si queremos hacer una distinción, podemos hablar del efecto de porcentaje constante como proporcional a la densidad.

Una forma de aclarar estas cuestiones es la de pensar en términos de las ecuaciones de crecimiento indicadas anteriormente (otro ejemplo de la utilidad de los modelos matemáticos). Por supuesto, una constante añadida a la ecuación representa una acción absolutamente independiente de la densidad. Una constante multiplicada por  $N$  (el número de la población) representa un efecto de porcentaje constante, independiente de la densidad. Cualquier factor [como  $(K-N)/K$ ] que crece o decrece en porcentajes al aumentar el número sería dependiente de la densidad. Síguese de ahí que la dependencia directa de la densidad ha de ser efectiva si una población ha de estar bien regulada, si definimos la *regulación de la población como la tendencia a volver al volumen de equilibrio, y la estabilidad de la población, como la tendencia a permanecer a un tamaño constante.*

Tal vez la parte más importante de nuestra teoría general sea el enunciado de que las "poblaciones evolucionan hacia la autorregulación". En la sección precedente describimos de qué modo los cambios fisiológico y genético, o la alternación de los ecotipos en el tiempo, en cierto modo, puede atenuar las oscilaciones y acelerar el retorno de la densidad a niveles más bajos. Durante los años sesenta se han ido acumulando las pruebas que indican que las poblaciones no solamente evitan los extremos suicidas de ir demasiado hacia arriba o hacia abajo, sino que evolucionan, más bien, hacia la *regulación de su densidad a un nivel pronunciadamente por debajo de la asíntota superior o capacidad de soporte que podría conseguirse si todos los recursos en materia de energía y de espacio se utilizaran cabalmente.* En esta forma, la selección natural opera en el sentido de llevar al grado máximo la *calidad* del medio del individuo y de reducir la probabilidad de extinción de la población. El caso de la *autorregulación* de las poblaciones lo destaca vigorosamente Wynne-Edwards (1962 y 1965), en tanto que la regulación a través de acciones recíprocas entre las especies tiene lugar, según lo ve Pimentel (1961 y

1968), mediante un proceso de *retroalimentación genética*. Wynne-Edwards documenta dos mecanismos capaces de estabilizar la densidad a un nivel por debajo del de saturación, esto es: 1) la *territorialidad*, una forma exagerada de competición en el seno de la especie, que limita el desarrollo mediante el control del "empleo del campo", como lo veremos en la sección 15, y 2) la *conducta de grupo*, como las "órdenes de picoteo", el "predominio sexual" y otros aspectos que se examinarán en el capítulo 8. El concepto de la retroalimentación genética se refiere a un mecanismo mediante el cual las poblaciones de especies que actúan estrechamente en reciprocidad de una con otra "regulan" sus respectivas demandas. O en las palabras de Pimentel (1961), "En un sistema de herbívoros y plantas, la densidad animal influye en la presión selectiva sobre las plantas; esta selección influye sobre la estructura genética de las plantas y, la estructura genética de las plantas influye a su vez sobre la densidad animal. Las acciones y reacciones en las poblaciones que actúan en reciprocidad, en el ciclo de la cadena de alimentos y en el mecanismo de retroalimentación genética se traducen en la evolución y regulación de las poblaciones." Esta clase de "coevolución" entre poblaciones enlazadas ecológicamente se volverá a examinar con mayor detalle en el capítulo 9, sección 5.

Para resumir, los aspectos del medio independientes de la densidad tienden a producir variaciones, algunas veces enérgicas, en la densidad de la población y a causar un desplazamiento de la asíntota superior o de los niveles de capacidad de soporte, en tanto que la natalidad y la mortalidad, dependientes de la densidad, tienden a mantener la población en un "estado constante" o a acelerar el retorno a uno de estos niveles. Los primeros desempeñan un papel mayor en el control de los ecosistemas sujetos a presión física, en tanto que los otros se hacen más importantes a medida que la presión extrínseca se reduce. Al igual que en un sistema cibernético de funcionamiento sin sacudidas (véase pág. 35, fig. 2-11), un control complementario de retroalimentación negativa es proporcionado por las acciones recíprocas (tanto fenotípicas como genéticas) entre las poblaciones de especies diversas enlazadas entre sí por cadenas de alimentos o por otras relaciones ecológicas importantes.

Ejemplos

Las grandes tormentas, las bajas bruscas de temperatura y otros cambios pronunciados en los factores físicos proporcionan por regla general los ejemplos más claros de acción independiente de la densidad. En un estudio de tres años de un caracol (*Acmaea*) que vive en rocas de la zona de marea Frank (1965) observó que la mayoría de los cambios de la población dependían de la densidad, excepto en cuanto a la mortalidad a continuación de graves heladas invernales, en que porciones de la superficie de las rocas se desmoronan, eliminando caracoles independientemente del número presente. Hemos presentado ya un buen caso de dependencia "perfecta" de la densidad en el desarrollo de la levadura (figura 7-11). Según se indica en el examen, las acciones recíprocas propenden menos a exhibir una dependencia lineal de la densidad. El estudio intenso de Varley (1947), de la mosca de las agallas de la centáurea negra, muestra que la acción de un insecto parasítico importante, *Eurytoma curta*, puede ser dependiente de la densidad, puesto que mató un porcentaje mucho mayor y un número total mayor de individuos del huésped cuando la población de éste era elevada:

Año y nivel de población	Población larval al empezar la temporada (núm./m <sup>2</sup> )	Larvas muertas por el parásito (núm./m <sup>2</sup> )	Porcentaje de la población muerta por el parásito
1934 (población baja)	43	6	14
1935 (población alta)	148	66	45

Sin embargo, en otro estudio, Varley y Edwards informan (1957) que cuando el "área de descubrimiento" es baja, como fue el caso con la avispa parasítica *Mormoniella*, la acción del parásito sobre sus huéspedes dípteros no era necesariamente dependiente de la densidad. Así, pues, las diferencias en el comportamiento pueden ser importantes. Holling (1965, 1966) ha incorporado características detalladas de comportamiento a una serie de modelos matemáticos elegantes que predicen cuán eficaz será un insecto parásito determinado en el control del huésped insecto a densidades diversas. Hablaremos más al respecto en el capítulo 10.

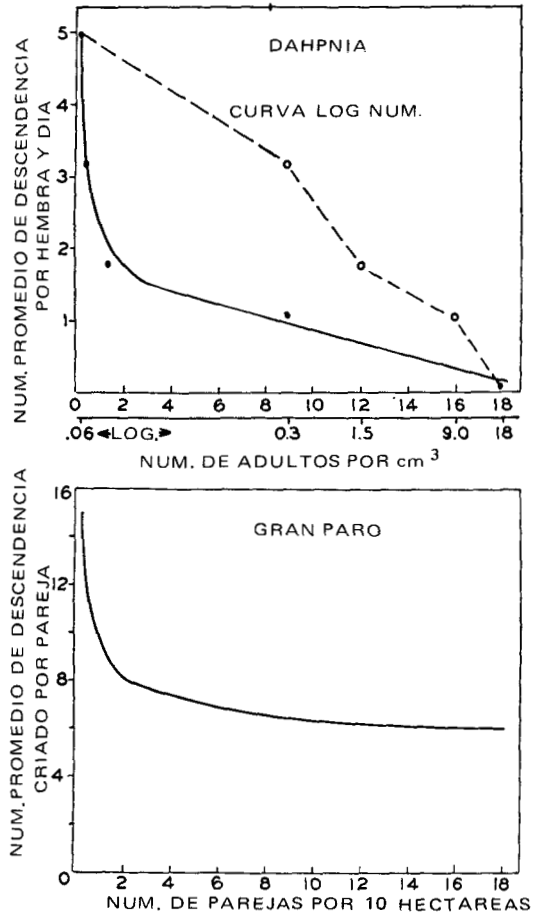


FIG. 7-19. Natalidad dependiente de la densidad en una población de laboratorio de Cladocera (gráfica superior) y una población silvestre de grandes paros (gráfica inferior). La curva que muestra el descenso en la producción de crías con una densidad creciente es llamativamente similar en estas dos poblaciones dispares. (La gráfica superior es copiada de Frank, 1952, y la inferior lo es de Kluijver, 1951.)

Que la natalidad, lo mismo que la mortalidad, variará acaso con la densidad, esto lo muestran dos ejemplos, uno tomado del laboratorio y otro del campo, que se ilustran en la figura 7-19. De estas gráficas se desprende que la producción de huevos y crías por hembra bajó al aumentar la densidad en cultivos de laboratorio de cladocera ("pulgas de agua") y en poblaciones silvestres de paros grandes (pájaros pequeños). En ambos casos la relación es esencialmente exponencial (y podría expresarse mediante la misma ecuación básica utilizada para el crecimiento de la población).



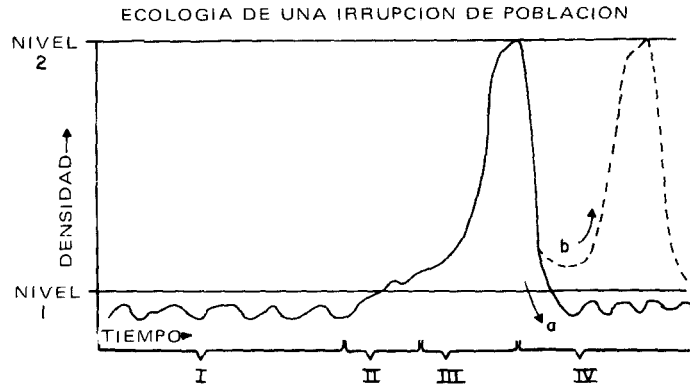


FIG. 7-20. Dinámica de la población del insecto psílido, *Cardiaspina albitextura*, que se alimenta del árbol *Eucalyptus blakelyi*. La densidad de la población permanece normalmente estabilizada a un bajo nivel por las acciones combinadas, dependientes e independientes de la densidad respectivamente, de las condiciones atmosféricas, de los parásitos y los depredadores; pero, ocasionalmente, la población se "escapa" del control natural e "irrumpe" a una alta densidad, lo que se traduce en una defoliación importante de los árboles. El nivel de densidad 1 es aquel por debajo del cual el control opera eficazmente. El nivel 2 es la densidad a la que el suministro de alimento y la puesta de los huevos se hacen severamente limitativos. (Copiado de Clark, 1964; véase también Clark, Greier, Hughs y Morris, 1967, pág. 158.)

Un ejemplo de retroalimentación genética en la regulación de poblaciones en el seno de la especie puede verse en la figura 7-33.

La cuestión entera de la regulación de la población puede resumirse muy bien con el modelo gráfico de la figura 7-20. Esta gráfica se basa en la dinámica de la población de una especie particular (un insecto psílido australiano que vive en los eucaliptos), pero ilustra muchos de los principios que se han esbozado. Normalmente, la población está estabilizada a un nivel bajo (nivel 1 y tiempo 1 en la fig. 7-20), que está bastante por debajo del nivel que se alcanza cuando se explotan todos los recursos en materia de alimento y espacio. La regulación en este nivel, inferior al de saturación, se realiza por medio del tiempo meteorológico dominante, por la depredación independiente de la densidad, por el parasitismo en las etapas de crisálida y por la depredación, dependiente de la densidad, por aves sobre los adultos. En ocasiones, el proceso de estabilización falla; por regla general como resultado de temperaturas excepcionalmente bajas, que reducen el porcentaje del parasitismo, y la densidad sube arriba (esto es, "se escapa") del nivel controlado (periodo de tiempo II en la fig. 7-20). Un aumento de tipo de desarrollo rápido, irruptivo o en forma de J, que se produce (periodo de tiempo III) porque: 1) el parasitismo sobre las ninfas se hace ineficaz a causa de un aumento rápido

de hiperparásitos (parásitos que parasitan a su vez a los parásitos psílidos), y 2) las aves rapaces no pueden aumentar tan rápidamente como los insectos (recuérdese la gran diferencia en la natalidad de insectos y aves expuesta en el cuadro 7-2). El crecimiento temporalmente ilimitado es detenido en el nivel dos, cuando las ninfas se quedan sin alimento y los adultos se quedan sin lugares para poner los huevos. La población se "desploma" entonces, a medida que los árboles son deshojados y que la depredación por aves, hormigas y parásitos empieza a salir del atraso (periodo de tiempo IV, fig. 7-20). Si los números de los psílidos se reducen por debajo del nivel 1, la población vuelve a quedar bajo control y es probable que se mantenga baja por espacio de algunos años, como puede verse en (a), en la figura 7-20. Sin embargo, como se aprecia en (b), podrá originarse acaso otra irrupción si la densidad no cae por debajo del nivel de control.

Este modelo ilustra también algunas de las dificultades del control práctico de las irrupciones de plagas de insectos, cuya frecuencia resulta aumentada, según lo hemos indicado ya, por las presiones provocadas por el hombre, muchas de las cuales actúan como el tiempo "excepcional", obstaculizando el mecanismo de control natural. A menudo se desarrolla la irrupción tan rápidamente, que no se la descubre hasta que el crecimiento exponencial está

ya bien adelantado y es demasiado tarde para que algún tratamiento pueda resultar eficaz. Sin duda, las medidas de control podrían ayudar a prevenir un segundo brote, si el tratamiento fuera específico para el insecto que se trataba de atacar. En cambio, la aplicación de un insecticida de amplio espectro en el periodo de tiempo IV podría causar más daño que provecho, puesto que los rapaces y los parásitos serían muertos asimismo, aumentando en esta forma, más bien que reduciéndola, la posibilidad de otra irrupción. En muchos casos, la ausencia de todo tratamiento sería preferible al rociado, "como con escopeta", de insecticida llevado a cabo sin conocimiento de la fase del ciclo de población o la condición de las demás poblaciones que intervienen en el mecanismo de control natural.

## 11. DISPERSION DE LA POBLACION

### Enunciado

Dispersión de la población \* es el movimiento de los individuos o de sus elementos de diseminación (semillas, esporas, larvas, etc.) hacia dentro o hacia fuera del área de la población. Adopta tres formas, a saber: *emigración* —movimiento de sentido único hacia fuera—; *inmigración* —movimiento de sentido único hacia dentro—, y *migración* —salida y regreso periódicos.

La dispersión complementa la natalidad y la mortalidad en la conformación del crecimiento y la densidad de la población. En la mayoría de los casos, algunos individuos o sus elementos reproductivos están entrando y saliendo constantemente de la población. A menudo este tipo de dispersión gradual ejerce poco efecto sobre la población total (sobre todo si la unidad del volumen de la población es grande), ya sea porque las emigraciones compensan las inmigraciones, o porque ganancias y pérdidas se ven compensadas por cambios en materia de natalidad o mortalidad. En otros casos, en cambio, se produce una dispersión masiva, que implica cambios rápidos, con el correspondiente efecto sobre la población. La dispersión se ve muy influida por

\* La dispersión no debe confundirse con la distribución. Esta, sobre todo en el sentido en que se utiliza en estadística, se refiere a la disposición interna de la población, por ejemplo, la distribución de elementos alrededor del medio.

barreras y por la facultad de movimiento inherente a los individuos (o de sus elementos de diseminación), que se designa con el término de *vagilidad*. La dispersión es el medio gracias al cual áreas nuevas o despobladas son colonizadas y la diversidad del equilibrio se restablece. Es asimismo un componente importante en la corriente de los genes y en el proceso de especiación. La dispersión de pequeños organismos y de diminutos elementos pasivos de propagación suele adoptar la forma exponencial en que la densidad disminuye en una cantidad constante por múltiples iguales de la distancia del origen. La dispersión de los grandes animales activos se aparta de este tipo y podrá adoptar la forma de dispersión a "distancia fija", dispersión de distribución normal y otras formas.

### Explicación y ejemplos

En una gran parte de nuestra exposición hasta aquí en el presente capítulo hemos considerado la población como si fuera una unidad aislada de otras poblaciones. Si bien esto no suele ser así (en la naturaleza, al menos), es cierto, sin embargo, que los intercambios entre poblaciones son a menudo menos importantes que algunos de los procesos "internos" que hemos examinado. Toda vez que circulan muchas falsas ideas populares acerca del "abastecimiento" (esto es, de la inmigración artificial) en las poblaciones naturales, importa precisar la función que la dispersión desempeña realmente en casos concretos.

El efecto que la dispersión produzca sobre una población dependerá en primer término de la forma de crecimiento de la población (de si se encuentra o no en el nivel de la capacidad de porte, o cerca de él, o de si está creciendo o disminuyendo activamente) y, en segundo lugar, del índice de la dispersión misma. Consideremos estos aspectos uno tras otro.

Si una población está "bien abastecida" y se encuentra en equilibrio con los factores limitativos del medio (esto es, al nivel asintótico), una inmigración o emigración moderadas producirán poco efecto general o permanente; en efecto, las ganancias y las pérdidas por dispersión se traducen simplemente en compensación de los cambios en materia de natalidad y mortalidad. En cambio, si una población está francamente por encima o francamente por debajo de la capacidad de porte,

la dispersión podrá producir acaso efectos más pronunciados. La inmigración, por ejemplo, podrá acelerar eventualmente el crecimiento de la población o bien, en caso de reducción extrema, prevenir la extinción. Ya vimos de qué modo la emigración de los lemmings o de la lechuza nívea de regiones sobrepobladas constituye un factor en la provocación del rápido descenso o del "desplome" característico de las fluctuaciones de las poblaciones de las especies en cuestión. Gause (1934) provocó oscilaciones del elemento voraz-presa en protozoos mediante la introducción regular de "inmigrantes" en cultivos que no presentaban oscilaciones en ausencia de éstos.

La dispersión en masa podrá cambiar la estructura de una población equilibrada en otras formas. Así, pues, la introducción de un gran número de jóvenes percas azules en un estanque en que la población de perca azul haya alcanzado o se aproxime a la capacidad de porte podrá traducirse acaso en un crecimiento reducido de la población entera y en un tamaño medio menor de los peces. Pero, aunque la densidad de la biomasa permanezca inalterada, podrá ocurrir que el tamaño de los peces individuales resulte tan reducido, que la pesca se vuelva deficiente, para desencanto, probablemente, de las personas que pensaban que un "abastecimiento" complementario la mejoraría.

La dispersión se ve muy influenciada por la presencia o la ausencia de barreras y la *vagilidad* o poder inherente de movimiento. La vagilidad es mayor más a menudo de lo que parece. Si bien es sabido que las aves y los insectos poseen una gran capacidad de "vagar de un lugar a otro", muchas plantas y formas menores de animales tienen en realidad capacidades de dispersión mayores. Estudios recientes de la vida que se encuentra flotando en el aire, o "plancton aéreo" han revelado un número sorprendente de organismos, no sólo semillas y microorganismos, sino también de animales como por ejemplo las arañas, que flotan a través de muchos kilómetros colgadas de los paracaídas filiformes de su propia elaboración.

Wolfenbarger (1946) ha resumido en un gran volumen la literatura acerca de la dispersión. Observó que la mayoría de los pequeños organismos o elementos de dispersión tendían a dispersarse, según el logaritmo de la distancia del punto de origen. Si las distancias se colocaban logarítmicamente y las unidades

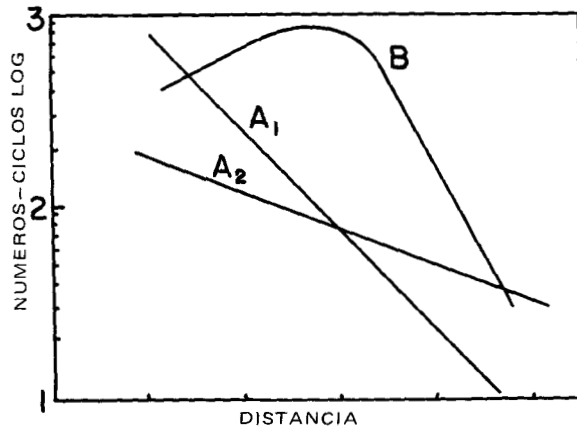
de incidencia (eje de la  $y$ ) uniformemente (gráfica semilogarítmica), se obtenía a menudo una recta. La pendiente de esta recta de regresión se convierte entonces en una medida cuantitativa de la dispersión, que resulta útil para comparar poblaciones distintas (por ejemplo, el índice de disminución en bacterias e insectos, o en esporas y mosquitos). La dispersión exponencial puede tratarse en la misma forma que la mortalidad exponencial, utilizando las mismas ecuaciones exponenciales examinadas hace un momento en este mismo capítulo. El conocimiento de la vagilidad relativa y la capacidad de calcular la probabilidad de que los organismos se muevan una distancia determinada reviste a menudo mucha importancia práctica, como el averiguar por ejemplo, a cuál distancia de las habitaciones humanas habría que emprender medidas para combatir a los mosquitos.

Sin duda, los organismos de sistema nervioso bien desarrollado y movimiento dirigido podrán no seguir acaso el modelo de la disminución logarítmica a partir del origen. Las abejas y las aves, por ejemplo, pasarán acaso por alto un alimento cerca de la colmena o del nido para ir a buscar otro a distancias mayores. Y en forma análoga, las migraciones y otros movimientos que siguen rutas determinadas o dirigidos hacia puntos determinados se traducirán en tipos de dispersión de la población característicos de cada especie.

MacArthur y Wilson (1967) estudian tres esquemas de dispersión en conexión con el movimiento de propágulos del continente a las islas o de éstas a aquél, a saber: 1) el esquema exponencial, en que la fracción de los individuos que sigue con crecimiento a distancia disminuye a la velocidad de  $e^{-x}$  (según se acaba de explicar), 2) el esquema normalmente distribuido, en que la fracción disminuye con la distancia a la velocidad de  $e^{-x^2}$ , y 3) el esquema uniforme, al que cabría designar como dispersión a "distancia fija", por cuanto los elementos de propagación se mueven hasta cierta distancia y luego se detienen, como en el caso de un ave que vuela de una isla a otra o se desplaza alternativamente a sendas áreas de invernación y estival. Pueden verse en la figura 7-21 ejemplos de los dos primeros esquemas.

La migración, tal como la hemos definido, constituye un tipo de dispersión de la población especial y muy notable, que implica a menudo el movimiento en masa de la po-

FIG. 7-21. Dos tipos de modelos de dispersión. *A*, Modelo exponencial. *B*, Modelo de distribución normal. Los tipos exponenciales están modelados según los mosquitos *Aedes sollicitans* (*A*<sub>1</sub>) y *A. vexans* (*A*<sub>2</sub>), y el de distribución normal lo está según los tábanos (Tabanidae). (*B*, datos de MacCreary y Stearns, en Wolfenbarger, 1946.)



blación entera. Por supuesto, esto sólo puede tener lugar en el caso de organismos móviles, y se observa mejor que en otra parte alguna en los artrópodos y los vertebrados. Las migraciones estacionales y diurnas no sólo hacen posible la ocupación de regiones que serían desfavorables en ausencia de migración, sino que permiten además a los animales mantener un promedio más alto de densidad y de índice de actividad. Las poblaciones sedentarias han de someterse a menudo a una reducción considerable de densidad o han de adoptar alguna forma de latencia durante los periodos desfavorables. La orientación y la navegación de animales migratorios a grandes distancias (aves, peces, etc.) constituyen un terreno popular para experimentos y teorías, pero lo cierto es que hasta el presente no se comprenden muy bien. Algunas teorías y esquemas se resumen brevemente en otros lugares de este libro (véase cap. 14).

La figura 7-22 constituye una buena ilustración de la forma en que la emigración y la migración afectan a la población de una especie determinada. El autillo es migratorio en el norte de Estados Unidos de Norteamérica, pero no en la parte sur del país. En ambas regiones, las aves jóvenes propenden a dispersarse lejos del lugar del nido. Como puede verse en la figura 7-22, esta dispersión de las crías se opera al azar en todas direcciones, pero está confinada a aproximadamente 150 kilómetros de aquel, distancia que podría constituir una medida de la vagilidad de la emigración. En cambio, el movimiento migratorio es estrictamente dirigido (hacia el sur) y se extiende a distancias mayores.

Totalmente aparte de su efecto sobre el volumen y la composición de la población,

la dispersión produce intercambios de genes entre poblaciones, y de aquí que sea importante desde los puntos de vista de la genética y la conformación de la especie de las poblaciones, como tendremos ocasión de observar en los dos capítulos siguientes. Finalmente, no nos ocupamos aquí de los efectos de la inmigración de una nueva especie en una comunidad o del efecto que puede producir la dispersión de una especie sobre otra. En efecto, estas importantes relaciones se consideran mejor desde el punto de vista de la competición.

## 12. CORRIENTE DE ENERGIA DE LA POBLACION O BIOENERGETICA

### Enunciado

La corriente de energía (= intensidad de asimilación) en una población proporciona la base más segura para: 1) evaluar las fluctuaciones de densidad observadas, y 2) averiguar el papel de una población en el seno de su comunidad.

### Explicación y ejemplo

Muchos de los conceptos relativos a la corriente de energía y a la productividad esbozados en el capítulo 3 se aplican tanto al nivel de la población como al de ecosistema. Según se señaló en dicho capítulo (véase especialmente sec. 6 y cuadro 3-14), los números (la densidad numérica) exageran la importancia de los organismos pequeños, en tanto que los pesos (densidad de la biomasa) la subestiman; ocurre lo contrario, en cambio, en el caso de organismos grandes. Si se pueden utilizar datos de números y de biomasa para calcular las intensidades de cambio y

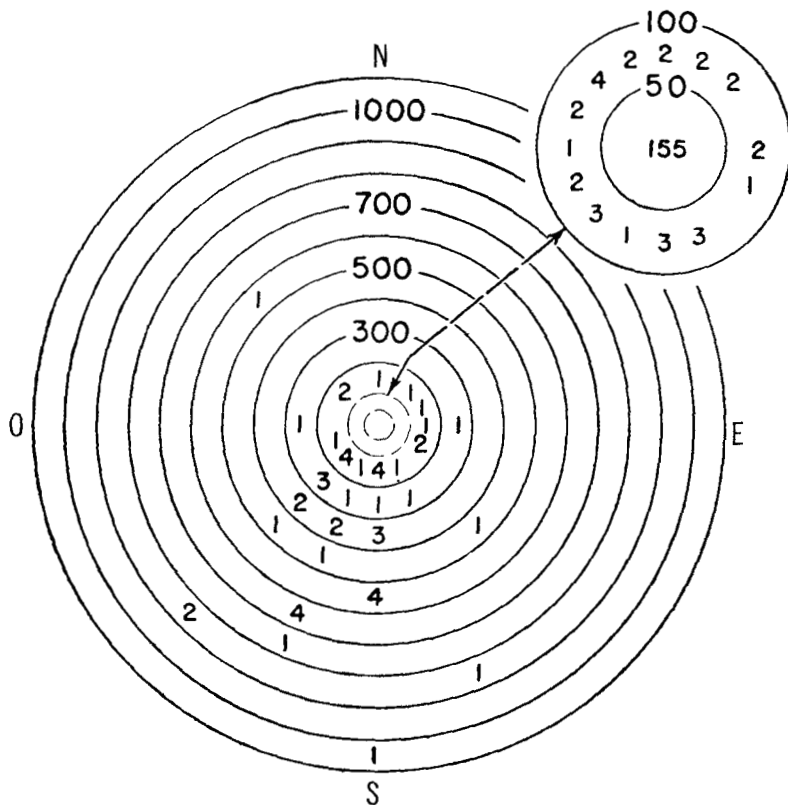


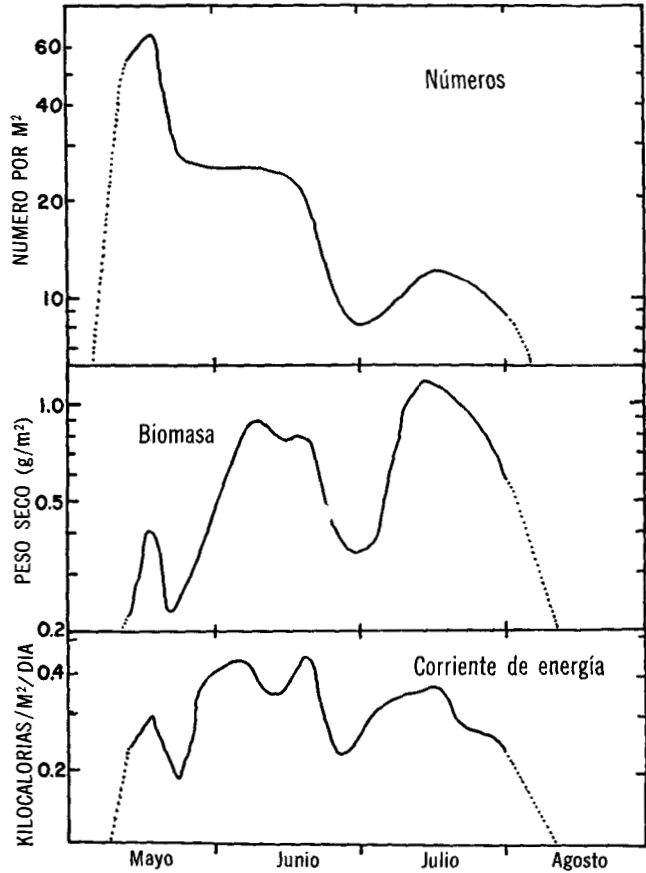
FIG. 7-22. La dispersión de autillos en bandas, en relación con sus lugares de incubación. La distancia del movimiento en términos de millas es indicado por círculos concéntricos. El número de aves recuperadas en cualquier dirección dada está indicado por los números entre los círculos. Al interior de 100 millas la dispersión no tiene dirección, pero más allá de este límite, la dispersión sigue una dirección fija. (Según Stewart, 1952.)

de corriente de energía, podrá obtenerse una apreciación más segura de la importancia de una población en su comunidad. La figura 7-23 ilustra un estudio en el que esto se hizo en relación con una población de saltamontes que vivían en una comunidad de una marisma. En este caso, relativamente sencillo, el animal es un herbívoro estricto, es sedentario, no tiene más que una generación al año y vive en unas condiciones más bien uniformes, constituidas por una sola especie de planta que proporciona su única fuente de alimento y su abrigo. Los números y la biomasa por metro cuadrado se averiguaron a intervalos de tres a cuatro días. Con base en estos datos se calculó el aumento de población o producción, añadiendo el aumento de peso de la población viva al aumento de individuos muertos en el intervalo del recuento. La producción se convirtió luego en calorías por metro cuadrado y por día. Se averiguó a continuación en el laboratorio el consumo de oxígeno (respi-

ración) de adultos y ninfas de diversos tamaños en relación con la temperatura. A partir de estos datos se calculó la respiración de la población del promedio del plantel permanente y se ajustó a la temperatura real del medio. El consumo de oxígeno se convirtió en calorías por medio de un coeficiente oxalórico (véase Ivlev, 1934). La intensidad de asimilación de la población total se obtuvo luego añadiendo la producción a la respiración.

Según puede verse en la figura 7-23, los números alcanzaron un punto máximo a mediados de mayo, en que numerosas ninfas muy pequeñas salieron de huevos hibernados y disminuyeron rápidamente durante la estación. En el año particular del estudio hubo dos periodos de gran mortalidad, cada uno de los cuales fue seguido de un crecimiento rápido de los sobrevivientes, así como de una pequeña cantidad de reclutamiento (nuevos huevos empollados a principios del verano e inmigración a fines de éste).

FIG. 7-23. Número, biomasa (peso seco) y corriente de energía (índice de asimilación de la población) por metro cuadrado en una población de saltamontes de marisma (*Orchelimum fidicinium*) que vive en una marisma de *Spartina alterniflora*, cerca del University of Georgia's Marine Institute, Sapelo Island, Georgia. (Según E. P. Odum y Alfred E. Smalley, 1959.)



La corriente máxima de energía no correspondió ni con el máximo en cuanto a números ni con el máximo en cuanto a biomasa, sino que se produjo durante el periodo en que la población estaba compuesta de un número medio de ninfas de tamaño mediano, de crecimiento, todas ellas, muy rápido. En otros términos, el mayor impacto de la población sobre la marisma (en términos de consumo de la hierba) no coincidió ni con los números ni con la biomasa máximos, aunque estuvo más cerca de esta última que de aquellos. Obsérvese, asimismo, que mientras los números y la biomasa variaron y fluctuaron haciéndose de cinco a seis veces mayores, la corriente de energía, por su parte, no hizo más que doblar. Toda vez que el metabolismo por gramo de las pequeñas ninfas era varias veces mayor que el de los adultos, la población pequeña en número pero grande en biomasa, de la primavera fue aproximadamente igual a la población también pequeña en número, pero grande en biomasa de fines del verano. De la gráfica de abajo de la figura 7-23 podemos

ver que fue asimilado por la población, durante aproximadamente dos meses y medio, alrededor de un tercio de kilocaloría por día. La corriente total de energía por metro cuadrado fue aproximadamente, para la estación, de 28 kilocalorías, o alrededor de siete gramos de peso seco de hierba (4 kilocalorías/gramo). Toda vez que estos saltamontes sólo asimilan aproximadamente un tercio de lo que comen (eficiencia de asimilación de alrededor el 33 por 100, véase cuadro 2, pág. 41), resulta que más o menos 21 gramos por metro cuadrado fueron eliminados de las plantas en desarrollo. Conviene subrayar que los 14 gramos no asimilados no cambiaron los niveles tróficos, sino que estuvieron disponibles como alimentos para otros consumidores primarios, como bacterias, hongos o animales que se alimentan de desperdicios.

A partir de este ejemplo podemos ver que inclusive dentro de la densidad de una misma especie o "plantel permanente" los datos pueden inducirnos en error si se utilizan como una medida de la importancia; en efecto, sólo

es posible obtener una visión correcta integrando los números y la biomasa y añadiendo la respiración (que explica la mayor parte de la corriente de energía en muchas situaciones), sobre todo si deseamos comparar poblaciones en las que los individuos difieren mucho en volumen (como hormigas y ciervos, por ejemplo). Finalmente, conviene subrayar todavía que, si bien se utilizó en el ejemplo anterior un animal, el método de la corriente de energía se aplica a todas las poblaciones (plantas, animales o microbios) en todos los medios.

Otro estudio de la bioenergética de la población lo ilustra el diagrama de la corriente de energía de la figura 7-24. Unos reyezuelos de pantano viven en la misma marisma que los saltamontes hace poco descritos, pero, durante la estación de cría, están confinados a las franjas de hierba alta a lo largo de los bordes de las caletas de marea. En estas, su densidad ecológica es de aproximadamente 100 pájaros por hectárea (plantel permanente de unos 0.03 g de peso seco ó 0.18 Kcal por metro cuadrado), lo que es igual a la densidad total de la población entera de aves de un bosque productivo. Puesto que el reyezuelo es el único pájaro paserino en este hábitat, la población de esta sola especie ocupa el nicho (véase la definición de este término en la página 259) que llenaría en la mayoría de los hábitats una población de especies múltiples. Como puede verse en el diagrama, la necesidad anual de energía de la población es proporcionada por una dieta de aproximadamente 60 por 100 de insectos herbívoros, 30 por 100 de insectos y arácnidos rapaces, y 10 por 100 de detritívoros (pequeños caracoles y cangrejos). Durante la temporada de nidificación, los reyezuelos comen una cuarta parte de la población permanente de insectos y arácnidos del área de nidificación al día, proporción que resulta posible gracias a la alta producción de la presa y la inmigración de presa complementaria de áreas de los alrededores de la marisma no ocupadas por el reyezuelo. Aunque las necesidades de la población del reyezuelo en materia de energía sean solamente del 2 por 100 de la producción primaria neta del pantano, su efecto sobre los niveles tróficos de consumidores primarios y secundarios en la cadena de alimentos de pasto es, con todo, muy grande. Este estudio de Kale (1965) es uno de los más completos jamás efectuados que incluye no sólo la energética detallada de la población, sino también la del

ecosistema del que es una parte funcional. Semejantes estudios revelan la verdadera "importancia" de la población en un grado que no podría averiguarse mediante la sola información del censo (esto es, conociendo solamente "N").

### 13. ESTRUCTURA DE LA POBLACION: TIPOS DE DISTRIBUCION INTERNA (DISPERSION)

#### Enunciado

Los individuos de una población pueden estar distribuidos según tres grandes tipos (figura 7-25): 1) al azar; 2) uniformemente (más regularmente que al azar), y 3) amontonados (irregularmente, no al azar). La distribución al azar es relativamente rara en la naturaleza, y tiene lugar allí donde el medio es muy uniforme y no existe tendencia alguna a agregarse. La distribución uniforme podrá ocurrir allí donde la competición entre individuos es activa o donde existe un antagonismo positivo que provoca un espaciamiento regular. Finalmente, el amontonamiento, en grado variable representa, con mucho, el tipo más corriente y aun casi la regla, cuando se consideran los individuos. Sin embargo, si los individuos de una población propenden a formar grupos de cierto volumen —por ejemplo pares, en los animales, o clonas vegetativas en las plantas—, la distribución de los grupos se

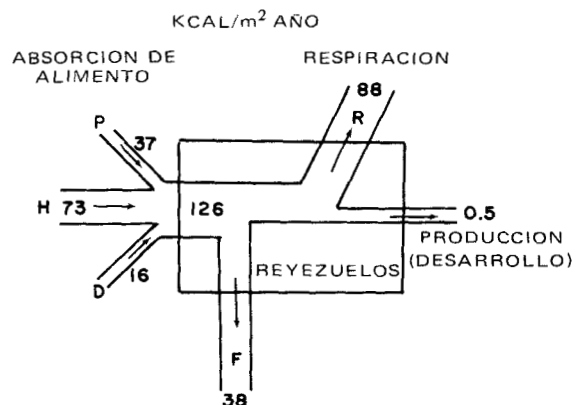
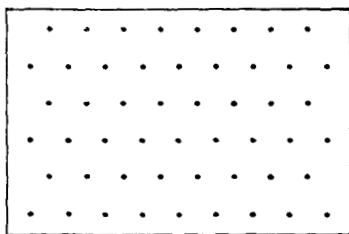


FIG. 7-24. Presupuesto de energía anual de una población de reyezuelos de pantano que viven en una marisma de Georgia, que tiene una producción primaria de unas 10 000  $\text{Kcal/m}^2$ . P = insectos y arácnidos rapaces; H = insectos herbívoros; D = detritívoros (pequeños caracoles y cangrejos); F = energía perdida en las heces; R = energía perdida en la respiración. (Según Kale, 1965.)

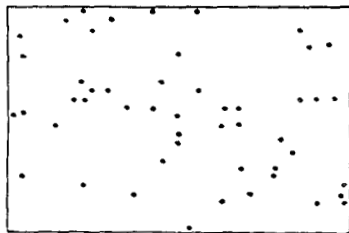
aproximará acaso muy de cerca a la del azar. La averiguación del tipo de distribución, del grado de amontonamiento (si lo hay) y del volumen y la permanencia de los grupos es necesaria, si queremos obtener una comprensión verdadera del carácter de una población y, sobre todo, si ha de medirse la densidad exactamente. Así, por ejemplo, unos métodos de muestreo y de análisis estadístico que serían perfectamente adecuados en el caso de las distribuciones al azar o uniforme, podrán ser acaso completamente inapropiados o inclusive erróneos si se aplican a distribuciones fuertemente amontonadas.

**Explicación**

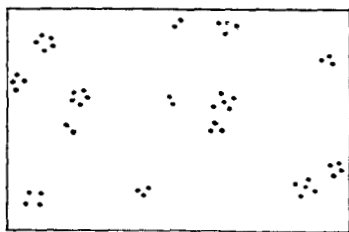
Los tres tipos de distribución o "dispersión interna de la población" se muestran de modo simplificado en la figura 7-25. Cada rectángulo



A Uniforme



B Al azar



C Amontonada  
(pero los grupos al azar)

FIG. 7-25. Tres tipos básicos de distribución de los individuos, las parejas u otras unidades en una población.

lo contiene aproximadamente el mismo número de individuos. En el caso de la distribución amontonada (C), los grupos podrían ser los mismos o de tamaño variable (como se ilustra), y podrían estar distribuidos al azar (como en la figura), distribuidos uniformemente, o agregados o amontonados a su vez con grandes espacios sin ocupar. En otros términos, podemos considerar que hay cinco tipos de distribución, a saber: 1) uniforme; 2) al azar; 3) amontonados al azar; 4) amontonados uniformemente, y 5) amontonados agregados. Todos estos tipos se encuentran indudablemente en la naturaleza. Es obvio, a partir del examen de la figura 7-25, que una pequeña muestra extraída de estas tres poblaciones podrá dar acaso resultados muy distintos. Una pequeña muestra de una población de distribución amontonada propenderá a dar una densidad demasiado alta o demasiado baja cuando el número de individuos de la muestra se multiplique para obtener la población total. Así, pues, las poblaciones "amontonadas" requieren técnicas de muestreo planeadas más cuidadosamente que las que no están amontonadas.

Conviene recordar que la distribución al azar es una de las que siguen la curva llamada normal o de forma de campana, en la que se basan los métodos estadísticos corrientes. Este tipo de distribución cabe esperarlo en la naturaleza cuando muchos factores pequeños actúan juntos sobre la población. En cambio, cuando dominan unos pocos factores principales, como suele ser el caso (recuérdese el principio de los factores limitativos), y cuando existe una tendencia tan fuerte por parte de las plantas y los animales a agregarse para fines de reproducción y otros (o como resultado de ellos), hay poca razón para esperar una distribución totalmente fortuita al estado natural. Sin embargo, según lo sugiere Cole (1946), la distribución no fortuita o "contagiosa" puede considerarse a menudo como si constara de distribuciones al azar entremezcladas, de grupos que contienen números diversos de individuos (como en la fig. 7-25, C), o podría resultar que los grupos estuviesen uniformemente distribuidos (o al menos en forma más regular que la fortuita). En otros términos, sería mucho mejor, para tomar un caso extremo, averiguar el número de colonias de hormigas (esto es, sirviéndose de la colonia como unidad de población) por un método de muestreo y averiguar luego el número medio de individuos



por colonia, que tratar de averiguar directamente, por medio de muestras al azar, el número de individuos.

Se han sugerido cierto número de métodos que pueden utilizarse para averiguar el tipo de dispersión y el grado de amontonamiento entre individuos en una población (allí donde no son obvios), pero es mucho lo que falta por hacer todavía para resolver un problema de la importancia de este. Mencionemos dos métodos a título de ejemplo. Uno de ellos consiste en comparar la frecuencia real de ocurrencia de grupos de volumen diverso obtenida en una serie de muestras con una serie de "Poisson", que da la frecuencia en que se encontrarán grupos de 0, 1, 2, 3, 4, etc., individuos juntos si la distribución es al azar. Así, por ejemplo, si la presencia de grupos de pequeño volumen (incluidos los vacíos) y de volumen grande es más frecuente y la ocurrencia de grupos de tamaño medio es menos frecuente de lo que se esperaba, entonces la distribución es amontonada. El caso opuesto se encuentra en la distribución uniforme. Pueden utilizarse pruebas estadísticas para averiguar si la desviación observada con respecto a la curva de Poisson es o no significativa, pero este método general presenta el inconveniente de que el tamaño de la muestra podrá influir acaso sobre el resultado. Un ejemplo del empleo del método de Poisson para verificar la distribución fortuita en los arácnidos se expone en el cuadro 7-7. En conjunto, todos los 11 arácnidos de los cuadrados, excepto tres, estuvieron distribuidos al azar, según dicho estudio. La distribución no fortuita tuvo lugar en cuadrados en los que la vegetación era menos uniforme.

Una propiedad general de las distribuciones fortuitas es que la variancia ( $V$ ) es igual a la media ( $m$ ); una variancia mayor que la media indica una distribución amontonada; y la variancia inferior a la media indica un tipo de distribución uniforme (regular). Así, pues, en una distribución al azar:

$$V/m = 1; \text{ error estándar} = \sqrt{2/n - 1}$$

Si al aplicar las pruebas de significancia estándar se encuentra que la razón de la variancia a la media es significativamente mayor que uno, la distribución es amontonada, y si es significativamente menor que uno, la distribución es fortuita. Este método se ilustra también en el cuadro 7-7.

Cuadro 7-7

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL FORTUITA Y NO FORTUITA DE ARÁCNIDOS Y ALMEJAS

A) NÚMERO Y DISTRIBUCIÓN DE ARÁCNIDOS LOBO (LYCOSIDAE) EN CUADRADOS DE 0.1 HECTÁREA EN UN HÁBITAT DE CAMPO VIEJO \*

Especies	Cuadrados	Número por cuadrado	x-cuadrada de la distribución de Poisson
<i>Lycosa timuqua</i>	1	31	8.90 †
	2	19	9.58 †
	3	15	5.51
	4	16	0.09
	5	45	0.78
	6	134	1.14
<i>L. carolinensis</i>	2	16	0.09
	5	23	4.04
	6	15	0.05
<i>L. rabida</i>	3	70	17.30 †
	4	16	0.09

B) MEDIA, VARIANCIA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE DOS ESPECIES DE ALMEJAS PEQUEÑAS EN UN LLANO LODOSO DE MAREA, EN CONNECTICUT ‡

Especies y edad	Media	Variancia	Razón entre la variancia y la media §
<i>Mulinexa lateralis</i>			
Todas las edades	0.27	0.26	al azar
<i>Gemma gemma</i>			
Todas las edades	5.75	11.83	amontonada
1er. año	4.43	7.72	amontonada
2o. año	1.41	1.66	al azar

\* Según Kuenzler, 1958.

† Significativa al nivel de 5 por 100, esto es, no fortuita; en todos los demás cuadrados, la distribución fue fortuita.

‡ Según Jackson, 1968.

§ No fueron significativamente diferentes (5 por 100 nivel de confianza) de una de las distribuciones al azar indicadas; significativamente mayor que una de las distribuciones amontonadas (agregadas) indicadas.

Otro método, sugerido por Dice (1952), implica la medición real de la distancia entre individuos en alguna forma normalizada. Si

en una gráfica se relaciona la raíz cuadrada de la distancia con la frecuencia, la figura del polígono de frecuencia resultante indica el tipo de distribución. Un polígono simétrico (esto es, una curva normal en forma de campana) indica distribución al azar; un polígono oblicuo hacia la derecha una distribución uniforme, y el polígono inclinado hacia la izquierda una distribución amontonada (en la que los individuos están más juntos de lo que se esperaba). Cabe calcular una medida numérica del grado de "oblicuidad". Sin duda, este método sería más aplicable a plantas o a animales estacionarios, pero podría utilizarse también para averiguar los espacios entre colonias o domicilios de animales (cuevas de zorros, madrigueras de roedores, nidos de aves, etc.).

Véanse estudios más extensos sobre la estadística de la distribución espacial de unidades en el seno de una población, en Greig-Smith (1957), Skellum (1952) y Pielou (1960).

#### Ejemplos

Park (1934) observó que las larvas del escarabajo de la harina solían estar distribuidas por su medio, muy uniforme, según el tipo al azar, toda vez que la distribución observada corresponde a la distribución de Poisson. Los parásitos o los rapaces del tipo de "lobo solitario", como uno de la especie de arácnidos del cuadro 7-7, muestran a menudo una distribución al azar (y adoptan a menudo una conducta de "búsqueda al azar" de sus huéspedes o presa). Jackson (1968) ha señalado que individuos de la almeja *Mulinia lateralis* están distribuidos al azar en un llano lodoso de marea, lo mismo que individuos del segundo año de *Gemma gemma*, pero no, en cambio, individuos del primer año ni la población total de *Gemma*; estaban amontonados a causa de la reproducción ovovivípara (esto es, las crías estaban retenidas en el cuerpo de la hembra durante el desarrollo larval). Los resultados de este estudio se exponen en el cuadro 7-7, B. Obsérvese que la variancia queda cerca de la media en la población distribuida al azar, pero es significativamente mayor en la población amontonada. El medio del llano lodoso es muy homogéneo y la competición entre especies no es en él muy severa: dos aspectos que favorecen la dispersión al azar.

Los árboles de un bosque que han alcanzado un alto suficiente para formar parte de la corona del bosque mostrarán acaso una distribu-

ción uniforme, según Dice (1952), porque la competición por la luz solar es tan grande, que los árboles tienden a estar espaciados a intervalos muy regulares, "más regulares que al azar". Por supuesto, un campo de maíz, un huerto o una plantación de pinos constituirían un ejemplo mejor. La vegetación de arbustos del desierto está distribuida a menudo de modo muy regular, casi como si estuviera plantada en hileras, por lo visto a causa de la intensa competición (que podrá incluir antibióticos de la raíz) en un medio de exigua humedad (véase fig. 14-15). Según veremos en la sección 15 de este capítulo, la "territorialidad" suele producir una distribución más regular que la distribución al azar. Y por lo que se refiere a la distribución amontonada, el lector no necesitará ir muy lejos para encontrar ejemplos. De varios invertebrados silvestres terrestres estudiados por Cole (1946 y 1946a), únicamente las arañas mostraron una distribución al azar, y aquel se refiere a otro estudio suyo en que solamente cuatro de entre 44 plantas mostraron dicho tipo de distribución. Todas las demás mostraban grados variables de amontonamiento. Esto nos proporciona alguna idea de lo que podemos esperar en las situaciones naturales. Trataremos un poco más de las agregaciones en la sección siguiente.

#### 14. ESTRUCTURA DE LA POBLACION: LA AGREGACION Y EL PRINCIPIO DE ALLEE

##### Enunciado

Como ya se indicó en la sección precedente, diversos grados de amontonamiento son característicos de la estructura interna de la mayoría de las poblaciones en un momento u otro. Este amontonamiento es el resultado de la agregación de individuos: 1) en respuesta a diferencias locales de hábitat; 2) en respuesta a cambios atmosféricos diarios y estacionales; 3) como consecuencia de procesos regresivos, o 4) como resultado de atracciones sociales (en animales superiores). Por consiguiente, el grado de agregación que encontraremos en la población de una especie determinada depende del carácter específico del hábitat (de si es uniforme o discontinuo), de la atmósfera y de otros factores físicos, del tipo de reproducción característico de la especie en cuestión, y del grado de sociabilidad.

La agregación aumentará acaso la competición entre individuos en relación con los elementos nutricios, alimento o espacio, pero esto se ve a menudo más que compensado por una supervivencia aumentada del grupo. Los individuos en grupos experimentan a menudo un índice reducido de mortalidad durante los periodos desfavorables o durante los ataques por otros organismos, de lo que es el caso de los individuos aislados, porque la superficie de la extensión expuesta al medio es menor en proporción a la masa y porque el grupo estará acaso en condiciones de modificar favorablemente el microclima o el microhábitat. El grado de agregación, lo mismo que la densidad conjunta que se traduce en supervivencia y desarrollo óptimos de la población, varía según las especies y las condiciones; por consiguiente, tanto la falta como el exceso de agregación podrán ser limitativos. Este es el principio de Allee.

#### Explicación y ejemplos

En las plantas, la agregación se producirá tal vez en respuesta a los tres primeros factores anteriormente enumerados, en tanto que, en los animales superiores, agregaciones espectaculares podrán ser resultado de todos los cuatro factores ilustrados; tal, por ejemplo, en el caso de las grandes manadas de renos o de caribúes que se reúnen en el hábitat ártico, muy irregular. En un estudio de la distribución de tres especies de plantas en un campo viejo de Michigan, Cain y Evans (1952) observaron que una parte del área del estudio era demasiado húmeda para cualquiera de las especies en cuestión, lo que ilustra de qué modo el hábitat físico contribuye a la distribución no fortuita. Dentro del área habitable, las tres especies variaron en cuanto al grado de agregación, mostrando la varilla de oro (*Solidago*) una distribución casi al azar, en tanto que las plantas de *Lespedeza* estaban muy amontonadas. Estas últimas suelen reproducirse vegetativamente, surgiendo los nuevos individuos de las raíces existentes; en esta forma, el tipo de la reproducción explica, al menos en parte, la agregación.

En las plantas en general, y probablemente también en los grupos inferiores de animales, constituye un principio ecológico relativamente estricto el de que la agregación es inversamente proporcional a la movilidad de los elementos de diseminación (semillas, esporas,

etc.) (Weaver y Clements, 1929, recuérdese también los tipos de dispersión fortuitos y no fortuitos examinados en la sección 11). Por ejemplo, al viajar en automóvil por el campo, todos nosotros hemos observado con frecuencia que, en los "campos antiguos", los cedros, los nísperos y otras plantas de semillas no móviles están casi siempre amontonados alrededor de una planta madre o a lo largo de setos y en otros lugares donde los pájaros y otros animales han depositado las semillas en grupo. Por otra parte, la ambrosía y las hierbas, e inclusive los pinos, que tienen semillas ligeras ampliamente esparcidas por el viento, están distribuidos de modo mucho más regular, en comparación, por los "campos antiguos".

El índice de supervivencia de un grupo constituye una característica importante que puede resultar de la agregación. En efecto, un grupo de plantas podrá estar eventualmente en mejores condiciones de resistir a la acción del viento que los individuos aislados, o será capaz de reducir más eficazmente la pérdida de agua. Sin embargo, en el caso de las plantas verdes, los efectos nocivos de la competición por luz y elementos nutricios no tardan en contrarrestar las ventajas del grupo. Las cifras más claras de supervivencia de grupo se encuentran en animales. Allee (1931, 1938 y 1951) dirigió muchos experimentos en este campo y resumió las extensas obras sobre la materia. Encontró, por ejemplo, que grupos de peces podían resistir una determinada dosis de veneno introducida en el agua mucho mejor que los individuos aislados. Estos eran mucho más resistentes al veneno cuando se los colocaba en agua ocupada anteriormente por un grupo de peces, que si se los ponía en agua que no estaba "condicionada biológicamente" de dicho modo; en el primer caso, mucosidades y otras secreciones contribuían a contrarrestar los venenos, revelando así algo del mecanismo de la acción de grupo en tales casos. Las abejas proporcionan otro ejemplo del valor de supervivencia del grupo; en efecto, una colmena o un enjambre de abejas pueden engendrar y retener en la masa suficiente calor para la supervivencia de todos los individuos, a temperaturas lo bastante bajas como para matar a todas las abejas si cada una estuviera aislada. Las aves coloniales dejan a menudo de reproducirse con éxito cuando el tamaño de la colonia se hace demasiado pequeño (Darling, 1938). Allee señala que estos tipos de cooperación primitiva (protooperación), que se

encuentran inclusive en filos muy primitivos, constituyen el comienzo de la organización social, que muestra grados diversos de desarrollo en el reino animal y culmina en el inteligente comportamiento de grupo de los seres humanos (que posee, así lo esperamos, un gran valor de supervivencia). El principio de Allee se ilustra en forma de diagrama en la figura 7-26.

Las agregaciones sociales reales, como las que vemos en los insectos y los vertebrados (en contraste con la agregación pasiva en respuesta a algún factor ambiental común), poseen una organización estricta que implica jerarquías sociales y especializaciones individuales. Una jerarquía social podrá adoptar la forma de un "orden de picotazo" (así llamado porque estos fenómenos se describieron primero en los pollos), con una relación perfectamente definida de dominio y subordinación entre individuos, a menudo en orden lineal (como una orden militar de mando del general al soldado), o podrá adoptar un tipo de jefatura más complicado, de dominio y cooperación, tal como se observa en grupos muy ligados de aves e insectos, que se comportan casi como una sola unidad. En estas unidades podrá haber acaso un jefe concreto, pero es igualmente corriente que ningún individuo dirija de hecho; en efecto, los individuos del grupo siguen a cualquiera de entre ellos que actúa directamente, como si "supiera de lo que se trata". La organización social en los animales ha sido resumida por Scott (1956). Según se señaló en la sección 10, estas organizaciones sociales no sólo benefician a la población conjunta, sino que pueden ser reguladoras en cuanto a prevenir el desarrollo excesivo.

Las notables organizaciones de insectos sociales ocupan una clase propia suya y han sido muy estudiadas (especialmente por W. M. Wheeler y A. E. Emerson; véase Allee y col., 1949, cap. 24). Las sociedades de insectos más desarrolladas se encuentran entre los termitas (orden *Isoptera*) y las hormigas, abejas, etc. (orden *Hymenoptera*). En las especies más especializadas tiene lugar una división del trabajo entre tres castas: la reproductora (reinas y reyes), los trabajadores y los soldados, especializada cada una de ellas morfológicamente para realizar respectivamente las funciones de reproducción, de busca de alimento y protección. Según veremos en el próximo capítulo, esta clase de adaptación conduce a la selección de grupo, no sólo en el seno de la especie, sino también en grupos de especies estrechamente enlazadas.

El principio de Allee es muy importante para el hombre. Es obvio, en efecto, que la "agregación urbana" es beneficiosa para éste, pero sólo hasta cierto punto. Según puede verse en la figura 7-2c, llega un momento en que la densidad creciente se hace perjudicial, inclusive para las poblaciones que se benefician de una gran dosis de cooperación entre las especies. Hay que realizar un esfuerzo verdadero para averiguar objetivamente cuál es el tamaño óptimo de las ciudades. Porque puede ocurrir, en efecto, que, al igual que las colonias de abejas o de los termitas, las ciudades se hagan más grandes de lo que conviene a su propio bien (!).

15. ESTRUCTURA DE LA POBLACION:  
AISLAMIENTO Y TERRITORIALIDAD

Enunciado

Las fuerzas que producen el aislamiento o la dispersión de los individuos, las parejas o los pequeños grupos en una población no están tal vez tan extendidas como las que favorecen la agregación, pero son importantes, con todo, especialmente en términos de regulación de la población (en el seno de la especie, entre especies, o en ambas formas). Por regla general, el aislamiento suele ser resultado de: 1) competición entre individuos por recursos que escasean, o 2) antagonismo directo. En ambos casos, podrá resultar una distribución uniforme, como se esboza en la sección 13, porque los vecinos inmediatos son eliminados o expulsados. Los individuos, pare-

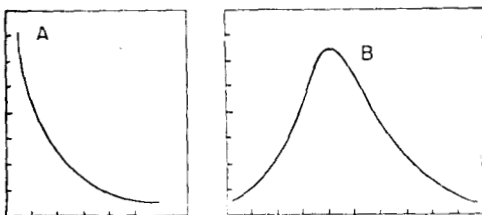


Fig. 7-26. Ilustración del principio de Allee. En algunas poblaciones, el crecimiento y la supervivencia son mayores cuando el volumen de la población es pequeño (A), en tanto que, en otras, la cooperación entre especies se traduce en el hecho de que una población de volumen intermedio es la más favorable (B). En este último caso, la "subpoblación" es tan perniciosa como la "sobrepoblación". (De Allee y col., 1949.)

jas o grupos de familia de los vertebrados y de los invertebrados superiores suelen restringir sus actividades a un área definida, llamada el *ámbito doméstico*. Si esta área es defendida eficazmente, se la designa como *territorio*. La territorialidad parece ser más pronunciada en los vertebrados y en ciertos artrópodos que tienen formas complicadas de comportamiento en materia de reproducción, como las que implican nidificación, puesta de huevos y cuidado y protección de las crías. Sin embargo, aun a riesgo de molestar a los puristas semánticos, incluimos bajo la designación de *territorialidad* todo mecanismo activo que aleja a los individuos o los grupos unos de otros, lo que significa que podemos hablar de territorialidad tanto en las plantas y los microorganismos como en los animales. En los animales superiores, es probable que el mecanismo de aislamiento sea behavioral (nervioso), en tanto que en los animales inferiores y las plantas es químico (esto es, tiene lugar por medio de antibióticos o sustancias "alelopáticas", de las que hablaremos más adelante en esta sección). En resumen, el aislamiento de esta clase reduce la competición, conserva energías durante los periodos críticos y previene el amontonamiento excesivo y el agotamiento de las reservas de alimentos, en el caso de animales, o de elementos nutritivos, agua o luz, en el caso de las plantas. En otros términos, la territorialidad tiende a regular las poblaciones a un nivel por debajo del de saturación. En este sentido, pues, la territorialidad es un fenómeno ecológico general que no está restringido a grupo taxonómico alguno, como el de las aves (en el que el fenómeno acontece estar bien estudiado).

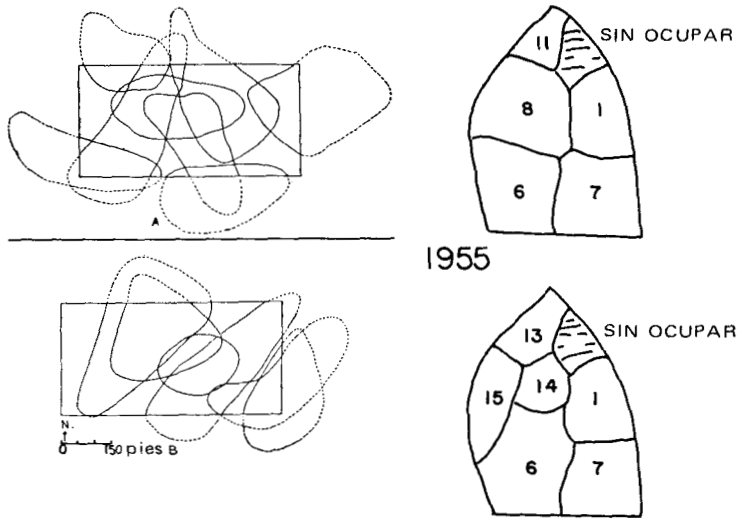
#### Explicación y ejemplos

Del mismo modo que la agregación podrá aumentar la competición pero posee otras ventajas, así la dispersión de los individuos en el seno de una población podrá reducir por su parte la competición por las necesidades de la vida, pero a expensas tal vez de las ventajas de la acción cooperativa de grupo. Es probable que el tipo que sobrevive en un sentido evolutivo a largo plazo en un caso determinado dependa de cuál proporcione la mayor ventaja a la larga. En todo caso, observamos que ambos tipos son frecuentes en la naturaleza y, de hecho, algunas especies pasan del uno al otro (los petirrojos, por ejemplo,

se aíslan en territorios durante la época de cría y se agregan luego en bandadas durante el invierno), y sacan provecho de ambos arreglos. Y también, una vez más, edades y sexos diferentes podrán mostrar acaso tipos opuestos a un mismo tiempo (los adultos se aíslan, por ejemplo, mientras los jóvenes se juntan).

El papel de la competición interior a la especie, en cuanto a producir dispersión, como en el caso de los árboles del bosque y los arbustos del desierto, se examinó ya anteriormente (secs. 10 y 13). Sólo necesitamos, pues, llamar la atención a la dispersión que resulta del antagonismo activo, tal como aparece en animales superiores. Muchos animales se aíslan y restringen sus actividades principales a áreas o ámbitos domésticos concretos, que podrán acaso variar de unos pocos centímetros cuadrados a algunos kilómetros cuadrados, como en el caso del puma. Toda vez que los ámbitos domésticos se sobreponen a menudo, sólo se realiza una dispersión parcial (fig. 7-27, a la izquierda). La territorialidad lleva la dispersión a su última consecuencia (fig. 7-27, a la derecha). Los territorios de aves han sido clasificados por Nice (1941) en varios tipos básicos, a saber: A) defendida el área entera de apareamiento, alimentación y cría; B) defendida el área de apareamiento y cría, pero no la de alimentación; C) defendida únicamente el área de apareamiento; D) defendido únicamente el nido; E) defendidas las áreas que no son de cría. En el tipo "A", el área defendida será acaso muy grande, más de lo que se necesita en términos de abastecimiento en alimentos para la pareja y sus crías. Por ejemplo, el diminuto cazamosquitos (que pesa unos 3 gramos) establece un territorio de unas 2 hectáreas en promedio, pero obtiene todo el alimento que necesita en un área mucho más reducida alrededor del nido (Root, 1969). En la mayor parte del comportamiento territorial la pelea efectiva acerca de los límites se mantiene en un mínimo. Los propietarios anuncian su terreno o su posición en el espacio por medio de sonidos o de exhibición, y los posibles intrusos evitan por lo regular penetrar en un dominio establecido. El hecho de que el área defendida por aves sea a menudo mayor al principio del ciclo de nidificación que más adelante, cuando la demanda de alimento es máxima, y el hecho de que muchas especies territoriales de aves, peces y reptiles no defiendan el área de alimentación, todo ello apoya la idea de que el aislamiento y el control po-

FIG. 7-27. Ambitos domésticos y territoriales (esto es, ámbitos domésticos defendidos) en diversos animales. *Izquierda*, Ambitos domésticos de 15 tortugas de caja (*Terrapene carolina*) que ocupan partes de un terreno de 2 hectáreas; *A* — machos; *B* — hembras. En esta especie no se da defensa alguna de los ámbitos domésticos, que se superponen. (De Stickel, 1950.) *Derecha*: Territorios de tordos cantores (*Turdus philomelos*), en el Jardín Botánico de Oxford, Inglaterra, en dos años sucesivos. Los números identifican a los machos anillados de la pareja territorial. Obsérvese que tres individuos (los números 1, 6 y 7) mantuvieron los mismos territorios ambos años, en tanto que otros dos individuos que ocupaban territorios en 1955 dejaron de volver y fueron reemplazados por tres nuevos individuos. Por regla general, los que logran defender sus territorios ocupan la misma área año tras año, mientras siguen en vida. (Copiado de Lack, 1966.)



seen un mayor valor de supervivencia que el aislamiento de una reserva de alimento como tal. La territorialidad no sólo tiende a prevenir la sobrepoblación, sino que crea la posibilidad, en caso de una mortalidad excepcional de los animales reproductores, de una rápida recuperación, porque suele haber siempre presentes una cantidad de individuos no reproductores que son incapaces de encontrar espacio, y éstos se introducen rápidamente, tan pronto como se pierde el ocupante de un territorio.

Un buen lugar para observar el comportamiento territorial durante la primavera es el agua somera de un estanque que contenga lobina o rueda. Aquí se podrá ver a los machos defendiendo un "nido" o "lecho" (un lugar excavado en el fondo) y sus inmediaciones. Cuando se acerca otro individuo, el macho despliega los brillantes colores de sus aletas y arremete contra el intruso. Toda vez que el macho defiende el área tanto antes de que la hembra ponga los huevos como después, la defensa es manifiestamente en términos de espacio y no defensa únicamente de la descendencia.

La extensión en que el hombre es territorial por virtud de su conducta inherente y la exten-

sión en que el hombre puede aprender a servirse del control de la utilización de la tierra y de la planificación como salvaguardias contra la sobrepoblación son actualmente objeto de vivas discusiones. Volveremos sobre el sujeto en capítulos ulteriores. En su libro de gran venta, *The Territorial Imperative*, Robert Ardrey (1967) expone algunas ideas inquietantes al respecto.

### 16. CLASES DE ACCION RECIPROCA ENTRE DOS ESPECIES

#### Enunciado

En teoría, las poblaciones de dos especies pueden actuar entre sí en formas básicas correspondientes a las combinaciones de 0, + y —, como sigue: 00, — —, ++, +0, —0 y +—. Tres de estas combinaciones, las ++, — — y +—, se suelen subdividir, lo que da nueve acciones recíprocas importantes que han sido demostradas (véase la adaptación de Haskel (1949) por Burkholder (1952), del esquema de clasificación). Estas son como sigue: 1) *neutralismo*, en el que ninguna de las dos poblaciones es afectada por su asociación

Cuadro 7-8

## ANÁLISIS DE LAS INTERACCIONES DE UNA POBLACIÓN DE DOS ESPECIES

0 INDICA QUE NO HAY INTERACCIÓN SIGNIFICATIVA

+ INDICA QUE EL CRECIMIENTO, LA SUPERVIVENCIA O ALGÚN OTRO ATRIBUTO DE LA POBLACIÓN SE BENEFICIÓ (TÉRMINO POSITIVO AÑADIDO A LA ECUACIÓN DE CRECIMIENTO)

— INDICA QUE EL CRECIMIENTO U OTRO ATRIBUTO DE LA POBLACIÓN HAN SIDO INHIBIDOS (TÉRMINO NEGATIVO AÑADIDO A LA ECUACIÓN DEL CRECIMIENTO)

Tipo de la interacción *	Especies		Carácter general de la interacción
	1	2	
1. Neutralismo	0	0	Ninguna población afecta a la otra
2. Competición: Directa Tipo de interferencia	—	—	Inhibición directa de cada especie por la otra
3. Competición: Tipo de utilización de recursos	—	—	Inhibición indirecta cuando un recurso común escasea
4. Amensalismo	—	0	La población 1, inhibida; la otra no está afectada
5. Parasitismo	+	—	La población 1, el parásito, suele ser más pequeña que 2, el huésped
6. Depredación	+	—	La población 1, el depredador, suele ser más grande que 2, la presa
7. Comensalismo	+	0	La población 1, el comensal, se beneficia, en tanto que 2, el huésped no resulta afectado
8. Protooperación	+	+	La interacción es favorable a ambas, pero no es obligatoria
9. Mutualismo	+	+	Interacción favorable a ambas y obligatoria.

\* Los tipos de 2 a 4 pueden clasificarse como "interacciones negativas", los tipos de 7 a 9, como "interacciones positivas", y los 5 y 6 como ambas cosas.

con la otra; 2) el *tipo de cohibición mutua por competición*, en que las dos poblaciones se cohiben activamente una a otra; 3) el *tipo de competición por el uso de los recursos*, en el que cada población afecta perjudicialmente a la otra en la lucha por recursos a breve plazo; 4) *amensalismo*, en que una de las poblaciones es cohibida, en tanto que la otra no se ve afectada; 5) *parasitismo*, y 6) *depredación*, en que una de las poblaciones afecta a la otra mediante ataque directo, pero depende, con todo, de ella; 7) *comensalismo*, en que una de las poblaciones resulta beneficiada, pero sin que la otra se vea afectada; 8) *protooperación*, en la que las dos poblaciones se benefician de la asociación, pero no siendo las relaciones, con todo, obligatorias, y 9) *mutualismo*, en que el desarrollo y la supervivencia de las dos poblaciones se benefician, no pudiendo subsistir ninguna, en condiciones naturales, sin la otra. En términos de desarrollo y supervivencia de la población, estas acciones recíprocas implican añadir términos positivos, negativos o

cero a la ecuación básica de crecimiento de la población, tal como se escribió en la sección 8.

Todas estas acciones recíprocas suelen ocurrir en la comunidad corriente y son fáciles de identificar y estudiar, cuando menos cualitativamente, inclusive en comunidades complejas. En relación con una pareja dada de especies, la clase de la acción recíproca podrá acaso cambiar bajo condiciones distintas o en etapas sucesivas de sus ciclos vitales. Así, por ejemplo, dos especies podrán mostrar tal vez parasitismo en un momento de su vida, comensalismo en otro, y permanecer totalmente neutrales en otro. Las comunidades simplificadas y los experimentos de laboratorio proporcionan maneras de separar y estudiar las diversas acciones recíprocas cuantitativamente. Por otra parte, unos modelos deductivos matemáticos, derivados de tales estudios, nos permiten analizar factores que normalmente no suelen presentarse aislados.

En términos de la descripción conjunta del ecosistema, los nueve tipos de acción recíproca

pueden reducirse a dos tipos generales, a saber, las *interacciones negativas* y las *interacciones positivas*. Con respecto a estas categorías, dos principios merecen destacarse especialmente, esto es: 1) *En la evolución y el desarrollo de los ecosistemas, las interacciones negativas tienden a reducirse al grado mínimo en favor de la simbiosis positiva, que refuerza la supervivencia de las especies que actúan entre sí* (véase cap. 9). 2) *Las asociaciones recientes o nuevas tienen más probabilidades de desarrollar coacciones negativas graves que las asociaciones más antiguas* (véase sección 17).

**Explicación**

Una situación familiar es la acción de una población que afecta los índices de crecimiento o de mortalidad de otra. Así, por ejemplo, los miembros de una población podrán acaso devorar a los de otra, competir con ellos por alimentos, excretar desechos nocivos, o interferir en cualquier otra forma con el desarrollo de otra población. E inversamente, las poblaciones podrán ayudarse mutuamente, siendo la acción en un solo sentido o en ambas direcciones. Las acciones de esta clase entre especies se dividen en diversas categorías perfectamente

definidas, como las que se enumeran en el enunciado anterior y se exponen en el cuadro 7-8. Antes de examinar casos reales, será útil trazar diagramas de casos hipotéticos y un poco simplificados, para ver en qué forma pueden operar estas acciones recíprocas para influir sobre el desarrollo y la supervivencia de las poblaciones.

Como ya se señaló anteriormente, los "modelos" de ecuaciones de crecimiento hacen a las definiciones más precisas, aclaran las ideas, y nos permiten averiguar cómo pueden operar los factores en situaciones naturales complejas.

Si el crecimiento de una población puede presentarse en forma de diagrama y describirse por medio de una ecuación (sec. 8), la influencia de otra población podrá expresarse por medio de un término que modifique el desarrollo de la población primera. Podrán substituirse diversos términos, según sea el tipo de acción recíproca. Por ejemplo, en la competición, el índice de crecimiento de cada población es igual al índice no limitado, menos sus propios efectos de hacinamiento (que aumentan al aumentar la población), menos los efectos perjudiciales de las otras especies,  $N_2$  (que aumentan asimismo a medida que aumentan los números de las dos especies,  $N$  y  $N_2$ ), o

$$\frac{dN}{dt} = rN - \left( \frac{r}{K} N^2 \right) - CN_2N$$

índice de crecimiento	=	índice no limitado	-	efectos de autohacinamiento	-	efectos perjudiciales de otras especies
-----------------------	---	--------------------	---	-----------------------------	---	-----------------------------------------

Esta ecuación se reconocerá como la ecuación logística dada en la página 204, excepto en cuanto a la adición del último término, "menos los efectos perjudiciales de otras especies". Los resultados de esta clase de acción entre poblaciones pueden ser varios. Si "C" es pequeño para ambas especies, de modo que los efectos depresores entre las especies sean menores que los efectos propios de cada especie (autolimitativos), entonces el índice de crecimiento y tal vez la densidad final de las dos especies podrán resultar acaso ligeramente reducidos; pero es probable que ambas especies estén en condiciones de vivir juntas. En otros términos, los efectos reductores de la otra especie serán menos importantes que la competición con ella. Además, si la especie presenta un crecimiento exponencial (no ha-

biendo factor autolimitativo en la ecuación), entonces la competición entre las especies podrá proporcionar acaso la función de "nivelación" que falta en la forma de crecimiento de la propia especie. En cambio, si "C" es grande, entonces la especie que ejerce el mayor efecto eliminará a su competidora o la obligará a cambiar de hábitat. Así, pues, teóricamente, las especies que tienen necesidades similares no pueden vivir juntas, porque es probable que se establezca una fuerte competencia que obligará a una de las especies a abandonarlo. Nuestros modelos señalan algunas de las posibilidades, y veremos en la próxima sección cómo actúan éstas efectivamente.

Cuando dos especies de poblaciones que actúan una sobre otra ejercen efectos beneficiosos una sobre la otra, en lugar de efectos



perjudiciales, entonces se añade a las ecuaciones de crecimiento un término positivo. Si los efectos beneficiosos de la otra población (el término positivo de la ecuación) son necesarios para el desarrollo y la supervivencia de ambas poblaciones, la relación se designa como mutualismo. Si, en cambio, los efectos beneficiosos sólo aumentan el volumen o el índice de crecimiento de la población pero no son necesarios para el desarrollo y la supervivencia, entonces la relación se clasifica bajo el epígrafe de cooperación o protocooperación. (Toda vez que la cooperación indicada no es el resultado del razonamiento consciente o "inteligente" que se halla a la base de la cooperación entre seres humanos individuales, es probable que sea preferible emplear el segundo de los términos en cuestión.) Tanto en la protocooperación como en el mutualismo, los resultados son similares, esto es, el crecimiento de cualquiera de las dos poblaciones es inferior, o cero, en ausencia de la otra. Si se alcanza un nivel de equilibrio, las dos poblaciones viven juntas de modo estable, generalmente en una proporción fija.

La consideración de las acciones recíprocas entre poblaciones, tal como se exponen en el cuadro 7-8 ó en términos de ecuaciones de crecimiento, evita la confusión que resulta a menudo cuando sólo se tienen en cuenta los términos y las definiciones. Así, por ejemplo, el término *simbiosis* se utiliza en ocasiones con el mismo sentido que el de mutualismo, en tanto que otras veces se emplea para designar tanto el comensalismo como el parasitismo. Puesto que *simbiosis* significa literalmente "vivir juntos", el vocablo se utiliza en este libro en dicho sentido general, sin tener en cuenta el carácter de la relación. Del término "parásito" y de la ciencia de la parasitología se considera, por regla general, que se ocupan de cualquier organismo pequeño, independientemente de si su efecto es negativo, positivo o neutro. Se han propuesto además diversos términos para el mismo tipo de acción, sin más resultado que el de aumentar la confusión. En cambio, cuando las relaciones se representan en forma de diagrama, apenas existe duda alguna en cuanto al tipo de interacción que se está considerando; en tal caso, el vocablo o la "etiqueta" se hacen secundarios con respecto al mecanismo y sus efectos. Inclusive si nunca debiéramos estar en condiciones de aplicar ecuaciones a situaciones reales, aun así seguirían siendo estos "modelos matemáticos"

muy útiles para ayudarnos a aclarar nuestras ideas, para abrir el camino de la expresión cuantitativa y para contribuir a eliminar las complicadas y pesadas definiciones que tanto plagaron los comienzos de la ecología.

Y un punto más. Obsérvese que no nos hemos servido del término "dañino" al describir las interacciones negativas entre poblaciones. En efecto, la competición y la depredación reducen el índice de crecimiento de la población afectada, pero esto no significa que la acción sea dañina desde el punto de vista de la supervivencia a largo plazo o de la evolución. De hecho, en efecto, las acciones recíprocas negativas pueden aumentar el índice de la selección natural, traduciéndose en nueva adaptación. Según ya vimos, los animales rapaces y los parásitos son a menudo beneficiosos para las poblaciones a las que falta autorregulación, por cuanto contribuyen a prevenir la sobrepoblación susceptible de traducirse en autodestrucción (véase sec. 8).

Finalmente, la tendencia a la reducción del rigor de las acciones recíprocas negativas y al aumento de las positivas, tal como se ha expuesto en el Enunciado, constituye un concepto de la mayor importancia para el hombre. Desarrollaremos esta idea en las secciones que siguen.

## 17. ACCIONES RECIPROCAS NEGATIVAS: COMPETICION ENTRE ESPECIES

### Enunciado

En su sentido más amplio, la competición se refiere a la acción recíproca entre dos organismos que están empeñados en conseguir la misma cosa. La competición entre especies es toda acción recíproca entre dos o más poblaciones de especies que afecta adversamente su crecimiento y su supervivencia. Puede adoptar dos formas, según se aprecia en el cuadro 7-8. La tendencia a la competición en el sentido de producir una separación ecológica de especies emparentadas de cerca o en alguna otra forma similar se designa como el *principio de exclusión competitiva*.

### Explicación

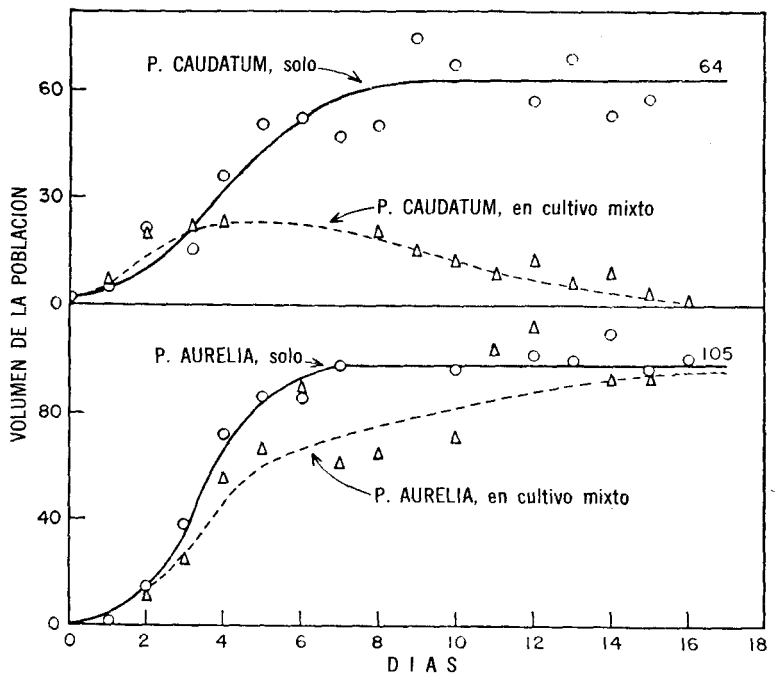
Se ha escrito mucho acerca de la competición entre las especies por parte de ecólogos, genetistas y evolucionistas. En la mayoría de los casos, el término "competición" se utiliza

con referencia a situaciones en las que las influencias negativas se deben a una escasez de recursos utilizados por ambas especies. Esto hace que las interferencias recíprocas más directas, como la depredación mutua o la secreción de sustancias dañinas, deban clasificarse en otra categoría (como lo hemos hecho en el cuadro 7-8), pese a que no exista término generalmente aceptado alguno para estos tipos de acciones recíprocas. La palabra *alelopatía* (= dañino uno para otro) se ha utilizado abundantemente en casos en que una planta produce una sustancia química que inhibe a otra. Tal vez este término podría ampliarse para comprender otros tipos de interferencias directas que no implican recurso alguno de suministro breve. El autor está firmemente convencido de que palabras como competición, comunidad o población, de empleo muy generalizado no sólo en la ciencia sino también en el lenguaje general, deberían definirse estrictamente (como lo hemos hecho), pero permaneciendo amplias, con todo, en su alcance. En efecto, ocasiona mucha menos confusión dejar el término básico con un significado amplio y "subclasificar" luego, por medio de adjetivos o de frases modificativas, cuando resulte indicado algún significado más restringi-

do. Por ejemplo, podemos hablar de competición en relación con recursos, de competición antibiótica, o de competición por la luz. O bien podríamos subdividir cuantitativamente, de acuerdo con la gravedad del efecto depresor, como lo hizo Philip (1955) con el empleo de modelos. Así, de modo general, nos esforzaremos por evitar términos especializados, excepto allí donde se necesite un significado especializado.

La interacción competitiva podrá comprender acaso el espacio, alimentos o sustancias nutricias, luz, la acción de los materiales de desecho, depredación mutua, exposición a carnívoros, enfermedades, etc., así como muchas otras clases de acciones mutuas. Los resultados de la competición revisten el mayor interés y han sido muy estudiados, como uno de los mecanismos de la selección natural. La competición entre especies, puede traducirse en ajustes de equilibrio por parte de dos especies, o podrá conducir a que una especie sustituya a otra o la obligue a ocupar otro espacio o a servirse de otro alimento, sea el objeto de la competición el que sea. Se ha observado con frecuencia que los organismos emparentados muy de cerca, con hábitos o formas de vida similares, no se encuentran en los mismos

FIG. 7-28. Competición entre dos especies estrechamente emparentadas de protozoos que tienen nichos idénticos. Cuando están separados, *Paramecium caudatum* y *Paramecium aurelia* muestran un crecimiento sigmoide normal en cultivos controlados con suministro constante de alimento; pero cuando están juntos, *P. caudatum* es eliminado. (De Allee y col., 1949, según Gause.)



lugares, y si lo hacen, se sirven de alimentos distintos, se muestran activos en otros momentos, u ocupan, en alguna otra forma, un nicho diferente. El concepto del nicho ecológico se desarrollará más ampliamente en el próximo capítulo, pero queremos señalar ya aquí que el nicho comprende no sólo el espacio físico ocupado por un organismo, sino también el lugar de éste en la comunidad, incluida su fuente de energía, su periodo de actividad, etc. No existen dos especies por supuesto, que tengan exactamente el mismo nicho y sean diferentes, sino que las especies, sobre todo si están emparentadas de cerca (y poseen en consecuencia características morfológica y fisiológica similares), son a menudo tan parecidas que sus necesidades en materia de nicho son virtualmente las mismas. Por otra parte, se produce competición siempre que, por lo menos en parte, los nichos se superponen. Las investigaciones experimental y de observación han revelado que, en una gran proporción de casos, hay una sola especie en cada nicho. La explicación de la separación ecológica ampliamente observada de especies estrechamente relacionadas (o similares en alguna otra forma) se ha venido a conocer como el *principio de exclusión competitiva* (Hardin, 1960) o *principio de Gause* (del nombre del biólogo ruso que fue el primero en confirmarlo experimentalmente: véase fig. 7-28).

Algunos de los aspectos teóricos más discutidos de la teoría de la competición giran alrededor de lo que se ha dado en designar como las ecuaciones de Lotka-Volterra (así llamadas porque fueron propuestas como modelos por Lotka y Volterra en publicaciones separadas, en 1925-26). Estas ecuaciones constan de un par de ecuaciones diferenciales similares a las que se han expuesto en líneas generales en la sección precedente. Pese a semejantes ecuaciones son útiles para modelar acciones recíprocas entre animal rapaz y presa, parásito y huésped, competición u otras, entre dos especies. En términos de competición en un espacio limitado, donde cada población tiene una  $K$ , o nivel de equilibrio, definida, las ecuaciones de crecimiento simultáneo pueden escribirse en la forma siguiente:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}$$

donde  $N_1$  y  $N_2$  son números de las especies 1 y 2 respectivamente,  $\alpha$  es el coeficiente de competición que indica el efecto inhibitor de la especie 2 sobre la especie 1, y  $\beta$

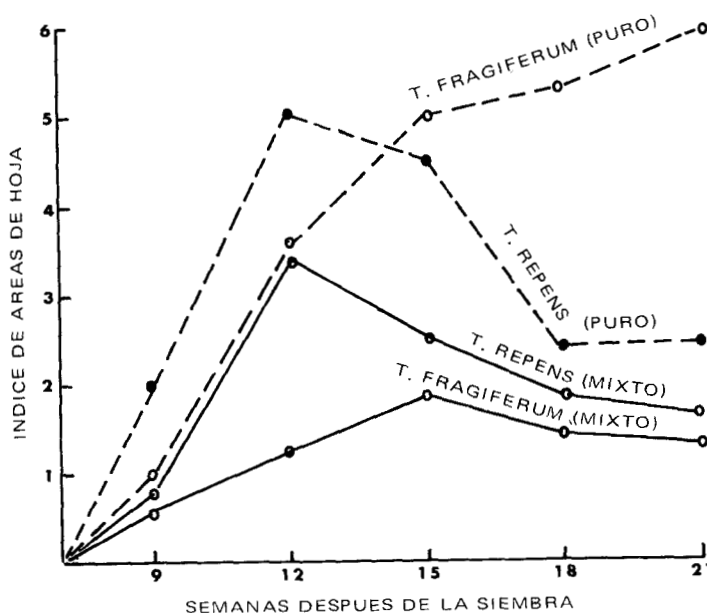


FIG. 7-29. El caso de coexistencia entre poblaciones de trébol (*Trifolium*). La gráfica muestra el crecimiento de población de dos especies en plantales puros (es decir, separados) y en plantales mixtos. Obsérvese que las dos especies tienen formas diferentes de crecimiento y alcanzan la madurez en tiempos distintos. A causa de esto y de otras diferencias, las dos especies son capaces de subsistir en plantales mixtos, pero con una densidad reducida, pese a que interfieren una con otra. El índice del área de hoja, que se utiliza como índice de la densidad de la biomasa, es la razón del área de la superficie de la hoja al área de la superficie del suelo ( $\text{cm}^2$  por  $\text{cm}^2$ ); véase capítulo 3, página 48 y capítulo 14, página 376. (Copiado de Harper y Chatsworth, 1963.)

es el coeficiente de competición correspondiente, que significa la inhibición de 2 por 1. Obsérvese que la ecuación logística se ha utilizado nuevamente como base para el modelo. El resultado de esta acción recíproca es que la especie del mayor efecto inhibitor sobre la otra la eliminará del espacio, pese a que, según Slobodkin (1962) lo ha demostrado, las dos especies podrían coexistir si los coeficientes de competición fueran muy pequeños en relación con las razones de las densidades de saturación ( $K_1/K_2$  y  $K_2/K_1$ ).

Para comprender la competición necesitamos considerar no sólo las condiciones y los atributos de las poblaciones que conducen a la exclusión competitiva, sino también las situaciones en que especies similares coexisten, puesto que grandes cantidades de especies comparten recursos comunes en los sistemas abiertos de la naturaleza (especialmente en ecosistemas estables maduros). En el cuadro 7-9 y la figura 7-29 presentamos lo que podría designarse como el modelo "*Tribolium-Trifolium*", que incluye una demostración experimental de exclusión en especies pareadas de escarabajos (*Tribolium*) y uno de coexistencia en dos especies de trébol (*Trifolium*).

Uno de los estudios experimentales más completos y prolongados de competición entre especies es el que fue llevado a cabo en el laboratorio del Dr. Thomas Park, de la Universidad de Chicago. Park, sus estudiantes y

sus asociados trabajan con escarabajos de la harina, especialmente los del género *Tribolium* (véase un breve resumen de este trabajo en Park, 1962). Estos pequeños escarabajos pueden completar su curso de vida entero en un hábitat muy simple y homogéneo, o sea en un jarro de harina o de salvado. En este caso, el medio es a la vez alimento y hábitat, para las larvas y los adultos. Si se va añadiendo medio fresco a intervalos regulares, puede mantenerse una población de escarabajos por mucho tiempo. En la terminología de la corriente de energía (cap. 3), esta disposición experimental puede designarse como un sistema heterotrófico estabilizado, en que las importaciones de energía alimenticia compensan las pérdidas por respiración. Se trata de un ecosistema artificial, pero que reviste interés práctico, con todo, habida cuenta del daño que causa el insecto a los granos almacenados, destinados a la alimentación del hombre.

Los investigadores encontraron que cuando dos especies distintas de *Tribolium* se ponen en este pequeño universo homogéneo; una de las dos especies es eliminada, más pronto o más tarde, invariablemente, mientras que la otra prospera. Una de las especies "gana" siempre o, por decirlo en otra forma, dos especies de *Tribolium* no pueden sobrevivir en este ecosistema particular que, por definición, contiene un solo nicho para escarabajos de la harina. El número relativo de indivi-

Cuadro 7-9

EL CASO DE EXCLUSIÓN COMPETITIVA EN POBLACIONES DE ESCARABAJOS DE LA HARINA (*TRIBOLIUM*)\*

Clima	Temperatura (°C)	Humedad relativa (porcentaje)	Resultados de la competición entre especies (porcentaje)†	
			<i>Tribolium castaneum</i> Gana	<i>Tribolium confusum</i> Gana
Cálido-húmedo	34	70	100	0
Cálido-seco	34	30	10	90
Caliente-húmedo	29	70	86	14
Caliente-seco	29	30	13	87
Frío-húmedo	24	70	31	69
Frío-seco	24	30	0	100

\* Datos de Park, 1954.

† De 20 a 30 experimentos repetidos para cada una de las seis condiciones. Cada una de las especies puede vivir en cualquiera de los climas si está sola en el cultivo, pero sólo sobrevive una de las dos si ambas están presentes en éste. El porcentaje indica la proporción de las repeticiones en que cada especie subsistió después de la eliminación de la otra.

duos de cada especie puestos inicialmente en el cultivo (esto es, el índice de reserva) no afecta el resultado final, pero el "clima" impuesto al ecosistema ejerce un gran efecto sobre cuál de las dos especies habrá de ganar. Como puede verse en el cuadro 7-9, una de las especies (*T. castaneum*) gana siempre en condiciones de alta temperatura y humedad, en tanto que la otra (*T. confusum*) gana siempre en condiciones de sequedad y frío, aunque cada una de las especies puede vivir indefinidamente en cualquiera de los seis climas, a condición que esté sola en el cultivo. En condiciones intermedias, cada especie tiene cierta probabilidad de ganar (por ejemplo, la probabilidad es de 0.86 en favor de que *T. castaneum* ganaría en condiciones de "humedad y calor"). Los atributos de la población, medidos en cultivos de una sola especie, contribuyen a explicar en parte el resultado de la acción competitiva. Por ejemplo, la especie con el índice mayor de crecimiento ( $r$ ) se encontró por regla general que ganaba, en las condiciones de existencia indicadas, si la diferencia de las especies en  $r$  era más bien grande. Si los índices de crecimiento sólo diferían moderadamente, en cambio, la especie del índice alto no ganaba siempre. La presencia de un virus en una de las poblaciones podía inclinar fácilmente la balanza. Por otra parte, las cepas genéticas en el seno de la población difieren considerablemente en "capacidad competitiva".

A partir del modelo de *Tribolium* resulta fácil construir condiciones que podrían traducirse en coexistencia, en lugar de exclusión. Si los cultivos se colocaban alternativamente en condiciones de calor húmedo y frío seco (para simular los cambios atmosféricos estacionales), la ventaja de una de las especies sobre la otra no se proseguía acaso por tiempo suficiente para la extinción de la una o la otra. Si el sistema del cultivo estaba "abierto" y los individuos de las especies dominantes iban a inmigrar (o a ser eliminados, como por un animal rapaz) a una velocidad considerable, la acción competitiva recíproca podía reducirse acaso a tal punto, que ambas especies podían coexistir. Cabe pensar en muchas otras circunstancias que podrían fomentar la coexistencia.

Algunos de los experimentos más interesantes en materia de competición entre plantas son los que describen J. L. Harper y sus socios, en el Colegio de la Universidad de

North Wales (véase Harper, 1961; Harper y col., 1963; Chatsworth y Harper, 1962). Los resultados de uno de estos estudios ilustran, como puede verse en la figura 7-29, de qué modo una diferencia en la forma del desarrollo permite a dos especies de trébol coexistir en el mismo medio (esto es, con las mismas luz, temperatura, tierra, etc.). De las dos especies, *T. repens* crece más aprisa y alcanza una punta de densidad de fronda más tempranamente. En cambio, *T. fragiferum* tiene pecíolos más largos y hojas más altas, y es capaz de rebasar en altura a la especie de crecimiento más rápido, sobre todo después que ésta ha alcanzado su punto máximo, con lo que evita el ser dejada a la sombra. Por consiguiente, en planteles mixtos cada especie inhibe a la otra, pero las dos están en condiciones, con todo, de completar sus respectivos ciclos vitales y de producir semillas, pese a que cada una coexista a una densidad reducida (sin embargo, la densidad combinada en plantaciones mixtas de las dos especies era aproximadamente la misma que la densidad en plantaciones puras). En este caso, pese a que compitieran fuertemente por la luz, las dos especies eran capaces de coexistir a causa de diferencias en morfología en el momento de crecimiento máximo. Harper (1961) concluye que dos especies de plantas pueden subsistir juntas si las poblaciones están controladas independientemente por uno o más de los mecanismos siguientes: 1) necesidades alimenticias distintas (leguminosas y no leguminosas, por ejemplo), 2) causas distintas de mortalidad (sensibilidad diferente al pastoreo, por ejemplo), 3) sensibilidad a toxinas distintas, y 4) sensibilidad al mismo factor de control (luz, agua, etc.) en tiempos distintos (como en el caso del ejemplo del trébol que se acaba de exponer).

### Ejemplos

Los resultados de uno de los experimentos originales de Gause se ilustran en la figura 7-28. Se trata aquí de un ejemplo que podríamos llamar "clásico" de exclusión competitiva. Dos protozoos ciliados próximamente emparentados, *Paramecium caudatum* y *Paramecium aurelia*, exhibían, en cultivos separados, un crecimiento de población típicamente sigmoide y mantenían un nivel constante de población en un medio de cultivo que se mantenía constante con una determinada den-

alidad de elementos alimenticios (bacterias que no se multiplicaban ellas mismas en el medio y podían por consiguiente añadirse a intervalos frecuentes para mantener constante la densidad del alimento). En cambio, si se ponía a los dos protozoos en el mismo cultivo, sobrevivía solamente, después de 16 días, *P. aurelia*. En este caso, ninguno de los organismos atacaba al otro ni secretaba substancia nociva alguna; lo que ocurría es que *P. aurelia* tenía simplemente un índice de crecimiento más rápido (un índice de crecimiento intrínseco más elevado), y así "descartaba" a *P. caudatum* en la competencia por la cantidad limitada de alimento en las condiciones existentes. Por otra parte, *Paramecium caudatum* y *Paramecium bursaria* podían sobrevivir los dos y alcanzar un equilibrio estable en un mismo cultivo, porque, pese a que compitieran por el mismo alimento, *P. bursaria* ocupaba una parte distinta del cultivo, en donde podía alimentarse de bacterias, sin competir con *P. caudatum*. Así, pues, las características de hábitat del nicho de estas dos especies se revelaron como suficientemente distintas, pese a que su alimento fuera el mismo. Cabría citar otros ejemplos en que dos especies emparentadas de cerca existen en el mismo hábitat pero toman alimento distinto (véase la fig. 7-32), lo que constituye una separación de nichos igualmente eficaz.

Una serie extensa de experimentos ha sido completada por Frank (1952 y 1957), quien se sirvió de *Cladocera* (pulgas de agua). Como puede verse en la figura 7-30, una especie eliminaba a la otra cuando se enfrentaban formas muy estrechamente relacionadas pertenecientes al mismo género; sin embargo, el tipo de la acción recíproca variaba con el alimento. Cuando se utilizaba levadura (capaz de soportar a ambas especies en cultivos separados), la especie que perdía conservaba una ventaja temporal y estaba en condiciones de crecer durante unos 20 días. Pero cuando se comparaban especies menos parecidas, como las pertenecientes a géneros distintos, las dos poblaciones experimentaban un desarrollo sigmoide más o menos normal, en cultivo mixto, y mantenían un nivel superior de asíntota durante unos 30 días (véase fig. 7-30, gráfica inferior). A continuación, la población de *Simocephalus* decaía gradualmente y acababa desapareciendo del cultivo. Este caso parece constituir un buen ejemplo de nichos parcialmente superpuestos. Así, pues, los ex-

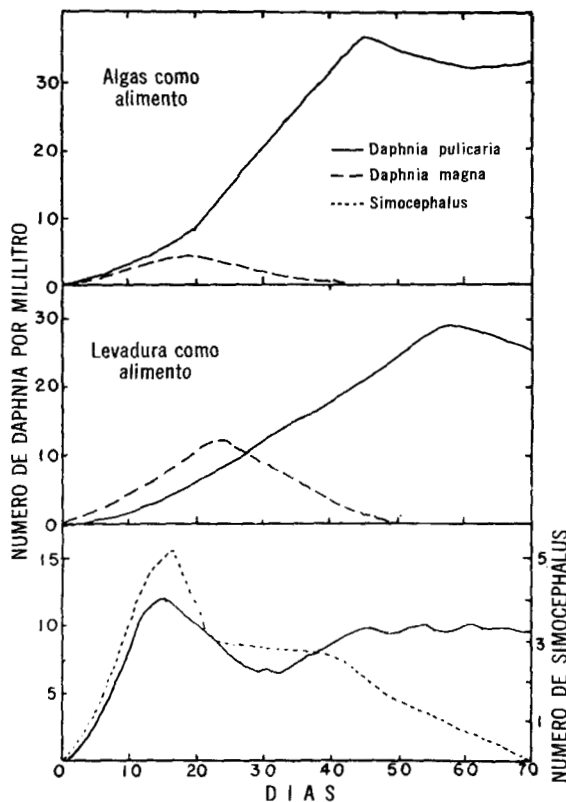


FIG. 7-30. Competición entre especies apareadas de *Cladocera* en cultivos. *Daphnia pulicaria* elimina a *D. magna*, que le está estrechamente emparentada, pero, con levadura como alimento para ambas, *D. magna* subsiste durante más tiempo, puesto que este alimento es menos favorable para la especie dominante. La competición es menos severa entre *Daphnia* y *Simocephalus*, que tienen nichos superpuestos. En cultivos mixtos, las dos especies experimentan una forma normal de crecimiento y subsisten juntas durante 40 días, hasta que finalmente *Simocephalus* es eliminado. (Las dos gráficas superiores están copiadas de Frank, 1957, y la de abajo, de Frank, 1952.)

perimentos con *Cladocera* dieron resultados intermedios entre los modelos de *Tribolium* y *Trifolium* (cuadro 7-9 y figura 7-29). Al estado natural, donde la competición no sería probablemente tan rigurosa ni tan prolongada como en los pequeños cultivos de laboratorio, las dos especies experimentarían menos dificultad para coexistir en el mismo hábitat.

Otro ejemplo de cómo la diversificación del hábitat puede reducir la competición, hasta el punto de permitir la coexistencia en lugar de imponer la exclusión, lo ha expuesto Crombie (1947). Este encontró, en efecto, que *Tribolium* extermina *Oryzaephilus* (otro género de escarabajo de la harina) cuando

los dos viven juntos en harina, porque *Tri-bolium* es más activo destruyendo etapas poco maduras de otras especies. En cambio, si se colocan en la harina tubos de vidrio hacia los cuales las etapas poco maduras de *Oryzaephilus*, que es más pequeño, puedan escapar, entonces sobreviven las dos poblaciones. Así, pues cuando un medio simple de "un nicho" es convertido en un medio de "dos nichos", la competición se reduce lo bastante como para permitir soportar a las dos especies. Esto constituye también un ejemplo del tipo de competición de "interferencia directa" (cuadro 7-8).

Esto por lo que se refiere a ejemplos de laboratorio. Se concede de buena gana que el hacinamiento podrá ser acaso mayor en los experimentos de laboratorio y que, en consecuencia, la competición podrá resultar exagerada. Se ha estudiado mucho la competición interespecífica, en plantas, al natural, y se cree de modo muy general que constituye un factor importante en la producción de una sucesión de especies (como la que se describirá después en el capítulo 9). Keever (1955) describe una situación interesante en la que una especie de mala hierba grande, que ocupa los campos en el primer año de barbecho al estado casi puro, se vio gradualmente reemplazada en estos campos por otra especie anteriormente desconocida en la región. Las dos especies, aunque pertenecen a géneros distintos, tienen ciclos vitales (floreCIMIENTO, siembra, etc.) y formas de vida muy similares, y fueron puestas así en una competición intensa en el mismo nicho.

Griggs (1956) ha efectuado un estudio interesante de competición entre plantas en un campo talado de montaña rocosa, donde la mayoría de las especies crecían en penachos aislados. Esta "escala competitiva" resultó no ser la misma que el orden de sucesión, porque la capacidad en cuanto a invadir y la capacidad de reemplazar por completo no estaban totalmente correlacionadas.

Hemos subrayado ya que la competición entre individuos de la misma especie es uno de los factores de la naturaleza que más dependen de la densidad, y lo propio cabe decir de la competición interespecífica. La competición se revela como extraordinariamente importante en relación con la distribución de especies íntimamente emparentadas, y la ley de Gause de no más de una especie por nicho parece regir tanto en el campo como en el laboratorio, aunque muchas de las pruebas en tal sentido son solamente circunstanciales. En efecto, en la naturaleza, las especies estrechamente emparentadas, o las que tienen necesidades muy similares, suelen ocupar áreas geográficas distintas, o hábitats diferentes en la misma área, o evitan la competición, de todos modos, mediante diferencias en las actividades diaria o estacional, o en materia de alimentación. La acción recíproca competitiva puede producir cambios morfológicos (mediante selección natural), que refuercen la separación ecológica (véase el concepto de "desplazamiento de carácter", sec. 3, cap. 8). Por ejemplo, en Europa Central coexisten seis especies de paros (pequeños pájaros del género *Parus*), secretados en parte por el hábitat y en parte

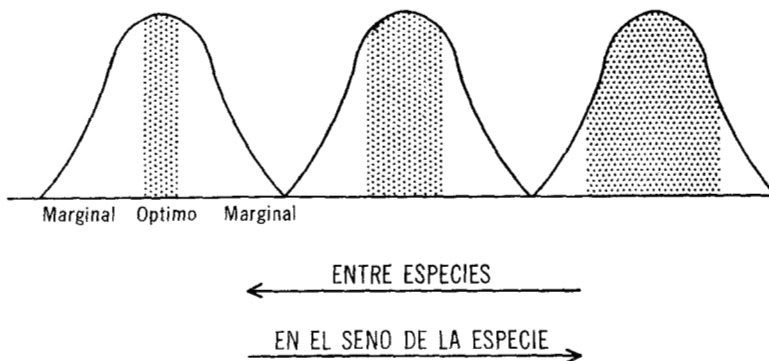
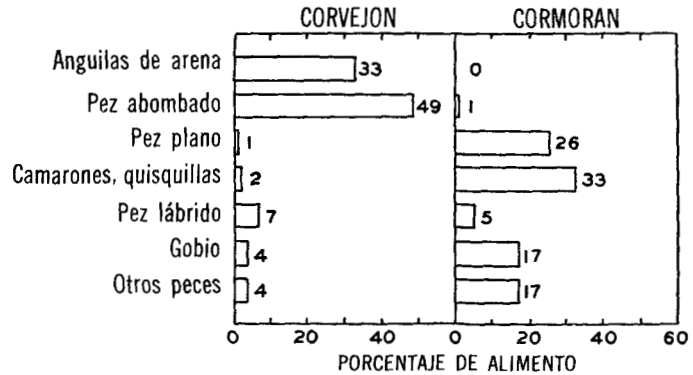


FIG. 7-31. El efecto de la competición en la distribución del hábitat de las aves. Cuando domina la competición en el seno de la especie, ésta se extiende y ocupa áreas menos favorables (marginales); en cambio, allí donde la competición es intensa entre las especies, éstas tienden hacia un área más reducida, que contiene las condiciones óptimas. (Modificado de Svardson, 1949.)

FIG. 7-32. Hábitos alimenticios de dos especies estrechamente relacionadas de aves acuáticas, el cormorán (*Phalacrocorax carbo*) y el corvejón (*P. aristotelis*), que se encuentran juntas durante la estación de cría. Los hábitos alimenticios indican que, aunque el hábitat es similar, el alimento es distinto; por consiguiente, el nicho de las dos especies no es el mismo y éstas no entran, pues, en competición directa. (Datos de Lack, 1945.)



por las áreas de alimentación y el tamaño de la presa, lo que se refleja en pequeñas diferencias en el largo y el ancho del pico. En Norteamérica es raro encontrar más de dos especies en la misma localidad, pese a que haya siete especies presentes en el continente conjunto. Lack (1969) sugiere que "las especies americanas de paros se encuentran en una etapa más temprana de su evolución que las europeas, y que sus diferencias en pico, tamaño del cuerpo y comportamiento alimenticio son adaptaciones a sus hábitats respectivos". La idea de que el desarrollo evolutivo favorece la coexistencia y la diversidad se examinará nuevamente en el capítulo 9.

La teoría general relativa al papel que desempeña la competición en la elección de hábitat se resume en la figura 7-31. Las curvas representan el margen de hábitat que pueden tolerar las especies, con indicación de las condiciones óptimas y marginales. Allí donde hay competición con otras especies estrechamente emparentadas o ecológicamente similares, el margen de condiciones de hábitat que ocupa la especie se restringe por regla general al óptimo (esto es, a las condiciones más favorables bajo las cuales la especie tiene una ventaja, en alguna forma, sobre sus competidores). Allí donde la competición entre especies es menos severa, la competición en el seno de la especie suele dar lugar a una selección de hábitat más amplia. Las islas son buenos lugares para observar que la tendencia hacia una mayor selección de hábitat se produce cuando los competidores potenciales dejan de colonizar. Por ejemplo, los ratones de campo (*Microtus*) ocupan a menudo hábitats de bosque en islas donde su competidor silvestre, el ratón de campo de espalda roja (*Clethrionomys*), está ausente (véase Cameron,

1964). Crowell (1962) encontró que el cardenal era más abundante y ocupaba un hábitat más marginal en las Bermudas, de donde muchos de sus competidores del continente están ausentes.

Hay muchos casos que a primera vista parecen constituir excepciones a la regla de Gause pero que, si se examinan más de cerca, revelan que no lo son. Un buen ejemplo de esto lo constituye el caso de dos aves piscívoras similares de Bretaña, esto es, el cormorán (*Phalacrocorax carbo*) y el corvejón (*P. aristotelis*), estudiados por Lack (1945). Estas dos especies suelen alimentarse en las mismas aguas y anidar en los mismos acantilados; sin embargo, el estudio minucioso reveló que los lugares de los nidos eran en realidad distintos y que el alimento, como se muestra en la figura 7-32, era básicamente distinto. Así, por ejemplo, el corvejón se alimenta en las aguas superficiales de peces y anguilas nadadoras, en tanto que el cormorán busca su alimento más bien en el fondo, cazando pez plano (lenguado) e invertebrados profundos (camarones, etc.).

El hecho de que algunas de las especies estrechamente emparentadas estén separadas en la naturaleza no significa, por supuesto, que la competición actúa continuamente para mantenerlas en tal estado; en efecto, puede ocurrir que las dos especies hayan desarrollado necesidades o preferencias distintas que las mantienen fuera de la competición. Un solo ejemplo de cada uno de los reinos animal y vegetal bastará para ilustrarlo. En Europa, una especie de *Rhododendron*, esto es, el *R. hirsutum*, se encuentra en suelos calcáreos, en tanto que otra especie, *R. ferrugineum*, se encuentra en suelos ácidos. Las necesidades de las dos especies son tales que ninguna de ellas puede



siquiera vivir en el tipo de suelo opuesto, de modo que no se da nunca verdadera competencia entre ellas (véase Braun-Blanquet, 1932). Teal (1958) efectuó un estudio experimental de selección de hábitat de especies del cangrejo de mar, *Uca*, que suelen estar separadas en las marismas que habitan. Una de ellas, *U. pugilator*, se encuentra en llanos arenosos abiertos, en tanto que otra, *U. pugnax*, se encuentra en substratos fangosos cubiertos de hierba de los pantanos. Teal observó que ninguna de las especies propendía a invadir el hábitat de la otra, ni aun en ausencia de ésta, porque cada una de ellas excavaba únicamente madrigueras en su substrato preferido. Por supuesto, la ausencia de competición activa no significa que deba descartársela en lo pasado como factor causante de la conducta aislada.

Será tal vez indicado terminar este estudio de ejemplos adoptando los tres modelos de ensayo propuestos por Philip (1955) como base para la observación, el análisis y la experimentación futuras. Son estos: 1) competición imperfecta, en la que los efectos entre las especies son menores que los del interior de cada una de ellas; la competición interespecífica constituye un factor limitativo, pero no hasta el extremo de eliminación completa de una de las especies; 2) competición perfecta, como en los modelos inalterados de Gause o de Lotka-Volterra, en los que una de las especies es invariablemente eliminada del nicho por un proceso gradual, a medida que se produce hacinamiento, y 3) competición hiperperfecta, en la que los efectos depresores son grandes e inmediatamente eficaces, como en la producción de antibióticos. Un ejemplo llamativo de interferencia directa o competición "exagerada" entre las plantas se expondrá en la sección siguiente.

## 18. INTERACCIONES NEGATIVAS: DEPREDAION, PARASITISMO Y ANTIBIOSIS

### Enunciado

Como ya se indicó, la depredación y el parasitismo son ejemplos de acciones entre dos poblaciones, que se traducen en efectos negativos sobre el desarrollo y la supervivencia de una de estas poblaciones (término negativo en la ecuación de crecimiento de una de las poblaciones, véase cuadro 7-8, tipos 5 y 6). Un resultado similar se presenta cuan-

do una de las poblaciones produce una substancia perjudicial para una población competidora. El término de *antibiosis* suele utilizarse corrientemente para semejante acción recíproca, y el término de *alelopatía* (= perjudicial para ambos) se ha propuesto para designar la inhibición química por las plantas (Muller, 1966).

Un principio cardinal es el de que los efectos negativos propenden a ser cuantitativamente pequeños allí donde las poblaciones que actúan entre sí han tenido un proceso evolutivo común en un ecosistema relativamente estable. En otros términos, la selección natural tiende a conducir a la reducción de los efectos perjudiciales o a la eliminación total de la interacción; toda vez que la severa depresión proseguida de una población-presa, o huésped, por una población depredadora o parásita sólo puede conducir a la extinción de una de las poblaciones o de ambas. Por consiguiente, la interacción severa se observa las más de las veces allí donde es de origen reciente (cuando dos poblaciones empiezan a asociarse), o cuando ha habido cambios en gran escala o repentinos (tal vez pasajeros) en el ecosistema (como los que podría producir el hombre). Esto conduce a lo que podría llamarse "el principio del patógeno instantáneo", que explica porqué las introducciones o las manipulaciones no preparadas o mal preparadas a menudo por el hombre conducen con tanta frecuencia a epidemias.

### Explicación

Resulta difícil abordar el tema del parasitismo y de la depredación objetivamente. En efecto, todos sentimos una aversión natural por los organismos parasíticos, ya se trate de bacterias o de las solitarias. Y en forma análoga, pese a que el hombre ha conocido (y también el mayor causante de epidemias en la naturaleza), propende a condenar a todos los demás depredadores, sin preocuparse de indagar si son efectivamente perjudiciales o no a sus intereses. La idea de que "el único halcón bueno es el halcón muerto" es compartida por muchos, pero no constituye en modo alguno, según veremos, una generalización cierta.

La mejor manera de observar objetividad consiste en considerar la depredación y el parasitismo desde el punto de vista de la población, más bien que del individual. No cabe

duda que los depredadores y los parásitos matan y perjudican a individuos, y reducen, hasta cierto punto al menos, el índice de desarrollo de las poblaciones, o reducen el volumen total de la población. Pero, ¿significa esto acaso siempre que las poblaciones estarían mejor sin depredadores o parásitos? Y desde un punto de vista a largo plazo, ¿son los depredadores y los parásitos los únicos beneficiarios de la asociación? Según ya señalamos al examinar la regulación de la población (sec. 10, véase especialmente fig. 7-20), los depredadores y los parásitos desempeñan un papel en cuanto a mantener los insectos herbívoros a una densidad baja, pero podrán resultar inoperantes cuando la población huésped haga erupción o "escape" del control dependiente de la densidad. Las poblaciones de los venados se citan a menudo como ejemplos de poblaciones que tienden a hacer erupción cuando se reduce la presión de los depredadores. Un ejemplo ampliamente citado de esto es el de la manada de venados de Kaibab, la cual, según ha sido inicialmente descrita por Leopold (1943), con base en cálculos de Rasmussen (1941), aumentó, al parecer, de 4 000 cabezas (en unas 300 000 hectáreas del lado norte del Grand Canyon, en Arizona), en 1907, a 100 000 en 1924, en coincidencia con una campaña para la eliminación de depredadores organizada por el gobierno. Caughley (1970) ha vuelto a examinar el caso y concluye que, si bien no hay duda alguna en cuanto a que los venados aumentaron, agotaron el pasto y luego se redujeron, la hay, en cambio, por lo que se refiere a la extensión de la sobrepoblación, y no existe además prueba fehaciente alguna de que ésta se debiera exclusivamente a la eliminación de los depredadores; es posible, en efecto, que el ganado y el fuego jugaran también un papel. Cree que las erupciones de poblaciones de ungulados resultan más probablemente de cambios en el hábitat o la alimentación, que permiten a la población "escapar" al control habitual de la mortalidad (como en el modelo de la fig. 7-20). Una cosa está clara, con todo, y es que las erupciones más violentas se producen cuando una especie es introducida en una nueva área, donde se dan a la vez recursos inexplorados y la ausencia de acciones recíprocas negativas. La explosión de los conejos introducidos en Australia es un ejemplo bien conocido entre los miles de casos de graves oscilaciones causadas directamente por el hombre.

Llegamos ahora a la más importante generalización de todas, a saber, que las interacciones negativas se hacen menos negativas con el tiempo, si el ecosistema es suficientemente estable y lo bastante diverso, por lo que se refiere al espacio, para permitir adaptaciones recíprocas. Como ya se indicó en la sección 9, las simples poblaciones de parásito y huésped o depredador y presa oscilan violentamente, si se las introduce en microecosistemas experimentales, con cierta probabilidad de extinción. Los modelos de la ecuación de Lotka y Volterra de acción recíproca entre depredador y presa producen una oscilación perpetua no atenuada, *a menos que se añadan términos de segundo orden que induzcan auto-limitaciones capaces de atenuar la oscilación* (véase Lewontin, 1969). Pimentel (1968) y Pimentel y Stone (1968) han mostrado experimentalmente que estos términos de segundo orden pueden adoptar la forma de adaptaciones recíprocas o de retroalimentación genética. Como puede verse en la figura 7-33, se producen violentas oscilaciones cuando un huésped, la mosca doméstica, y una avispa parasítica se colocan primero juntas en un sistema de cultivo limitado. Al reponer en nuevos cultivos a individuos, seleccionados de cultivos anteriores que habían logrado sobrevivir durante dos años, se puso de manifiesto que se había desarrollado una homeostasia ecológica en la que ambas poblaciones habían "perdido vigor", por así decir, y estaban ahora en condiciones de coexistir en una forma de equilibrio mucho más estable.

En el mundo real del hombre y la naturaleza, el tiempo y las circunstancias podrán no favorecer acaso semejante adaptación recíproca por medio de nuevas asociaciones, de modo que existe siempre el peligro de que la reacción negativa sea irreversible, en cuanto conduzca a la extinción del huésped. La historia de la roya del castaño en América es un caso en que la cuestión de extinción o adaptación está en suspenso, y el hombre apenas puede hacer más que observar.

Inicialmente, el castaño americano era un miembro importante de los bosques de la región de los Apalaches, al este de Norteamérica. Tenía su parte de parásitos, enfermedades y depredadores. Y en forma análoga, los castaños orientales de China —especies distintas pero emparentadas— tenían también su parte de parásitos, etc., incluido el hongo *Endothia parasitica*, que ataca la corteza de los troncos.

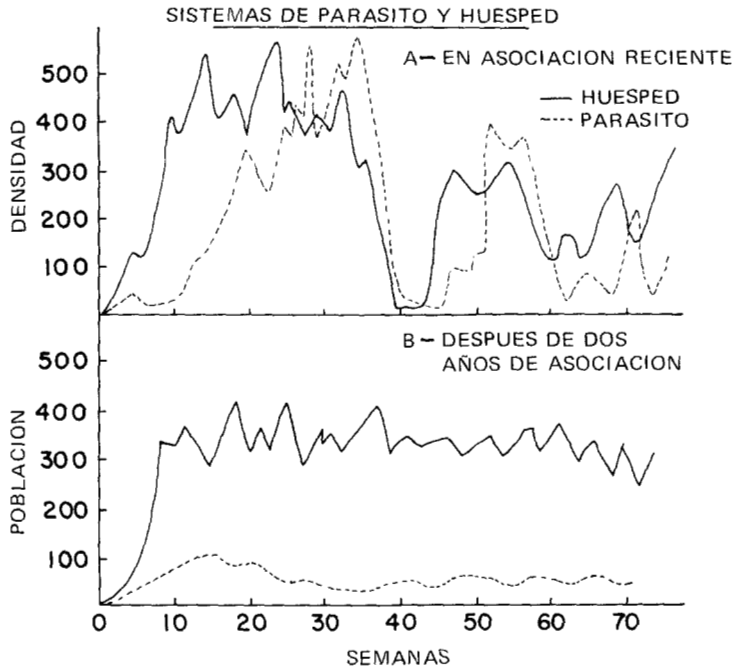


FIG. 7-33. Evolución de la homeostasia en las relaciones de parásito y huésped entre poblaciones de la mosca doméstica (*Musca domestica*) y la avispa parasítica (*Nasonia vitropennis*), en una jaula multicelular de población, de laboratorio, compuesta de 30 casillas de plástico conectadas entre sí por tubos especialmente concebidos para retardar la dispersión del parásito. *A*, Poblaciones recién asociadas (con existencias enfrentadas por primera vez): oscilaron violentamente al aumentar primero la densidad del huésped (la mosca) y luego la del parásito (la avispa), para "desplomarse" a continuación. *B*, Las poblaciones provenientes de colonias en las que las dos especies habían estado asociadas durante dos años coexistían con un equilibrio más estable, sin "desplomes". La resistencia de adaptación que se había desarrollado en el huésped resultaba indicada por el hecho de que la natalidad del parásito se veía reducida en gran manera (46 descendencias por hembra, frente a 133 en el sistema de asociación reciente) y su población se iba nivelando a una densidad baja. El experimento demuestra que la retroalimentación genética puede funcionar a la vez como mecanismo de regulación y de estabilización en sistemas de población. (Copiado de Pimentel y Stone, 1968; la gráfica inferior (*B*) es una combinación de dos poblaciones experimentales, como las que se muestran en las figs. 2 y 3. Las cifras de densidad son número por celda, en la jaula de 30 celdas.)

En 1904, el hongo fue introducido accidentalmente en Estados Unidos de Norteamérica. El castaño americano se reveló como incapaz de resistir a este nuevo parásito; finalmente, para 1952, todos los grandes castaños habían sido muertos, constituyendo sus delgados troncos grises un rasgo característico de los bosques de los Apalaches (fig. 7-34). El castaño sigue retoñando a partir de las raíces, y estos retoños podrán producir frutos antes de ser muertos, pero nadie puede predecir si el resultado final será la extinción completa o la adaptación. Para todos los fines prácticos, el castaño ha

sido eliminado, por el momento cuando menos, cual elemento de influencia principal en el bosque.

No se trata en los ejemplos anteriores simplemente de casos escogidos a mano para "prueba de lo dicho". Si el estudiante quiere dedicar algunos momentos a la biblioteca, encontrará cientos de ejemplos semejantes que demuestran: 1) que allí donde los parásitos y los depredadores han estado asociados por mucho tiempo con sus huéspedes y presas respectivas, el efecto es moderado, neutro, o inclusive beneficioso a largo plazo, y 2) que



FIG. 7-34. Resultados de la roya del castaño en la región meridional de los Apalaches (Georgia); ejemplo del desastroso efecto que un organismo parásito (hongo), introducido del viejo mundo, puede ejercer sobre un huésped de adquisición reciente (el castaño americano).

los parásitos o los depredadores de adquisición reciente son los más perjudiciales de todos. En efecto, si confeccionamos una lista de las enfermedades, los parásitos y las plagas de insectos que causan las mayores pérdidas a la agricultura o son más patógenos para el propio ser humano, esta lista incluirá un gran número de especies que han sido introducidas recientemente en una nueva área, como en el caso de la roya del castaño, o han adquirido un nuevo huésped o una nueva presa.

El *principio del patógeno instantáneo*, mencionado brevemente en el Enunciado, puede ahora volver a formularse como sigue:

Las condiciones patógenas o las pestilencias son inducidas a menudo: 1) por la introducción repentina o rápida de un organismo con un índice intrínseco de crecimiento potencialmente alto en un ecosistema en el que los mecanismos de control adaptables para él son débiles o faltan, ó 2) por cambios abruptos o violentos del medio, que reducen la energía disponible para el control de retroalimentación, o afectan en alguna otra forma la capacidad de autocontrol. El hombre está expuesto a producir "pestes instantáneas", porque "introduce" y "perturba" (a menudo inadver-

tidamente) en gran escala y a velocidades rápidas, que no dejan tiempo para que se produzcan ajustes complicados.

Para el hombre, la lección es, por supuesto, la de guardarse de las interacciones negativas y de evitar favorecer otras nuevas más aprisa de lo que es absolutamente necesario.

Aunque la depredación y el parasitismo sean similares desde el punto de vista ecológico, los extremos de la serie, esto es, el gran depredador y el pequeño parásito interno, presentan otras diferencias importantes aparte del tamaño. Por lo regular, los organismos parasíticos o patógenos tienen un potencial biótico mayor que los depredadores. Están a menudo más especializados en cuanto a estructura, metabolismo, especificidad del huésped y ciclo vital, como lo requieren su medio especial y el problema de la dispersión de un huésped a otro.

Revisten especial interés los organismos intermedios entre los depredadores y los parásitos, por ejemplo, los llamados insectos parasíticos. Estas formas poseen a menudo la capacidad de consumir la presa individual entera, como lo hace el depredador, y conservan, sin embargo, la especificidad del huésped y el alto potencial biótico del parásito. El hom-

bre ha estado en condiciones de propagar algunos de estos organismos artificialmente y de servirse de ellos para combatir plagas de insectos. Ahora que el hombre ha aprendido por triste experiencia que el control químico de los insectos presenta graves limitaciones, el control mediante el uso de parásitos adquirirá mayor importancia en el futuro. Pero en términos generales, los intentos enderezados a servirse de modo análogo de grandes depredadores no especializados no han tenido éxito. ¿Puede el lector dar razones del por qué?

Desde un punto de vista más positivo, el hombre va aprendiendo lentamente a ser aquello que Slobodkin (1962) llama un "depredador prudente", esto es, el que no extermina su presa con una explotación excesiva. Según veremos en el capítulo 10, los modelos matemáticos pueden ayudar a averiguar el índice de recolección de poblaciones de caza y pesca que mantendrá un rendimiento óptimo sostenido. El problema del rendimiento óptimo lo examinan Beverton y Holt (1957), Ricker (1958), Menshitkin (1964), Slobodkin (1968), Silliman (1969), Wagner (1969), y muchos otros más. Teóricamente, si el crecimiento sigmoide es simétrico, como en el modelo logístico, el índice mayor de crecimiento,  $dN/dt$ , tiene lugar cuando la densidad es  $K/2$  (la mitad de la densidad de saturación). Sin embargo, la forma del crecimiento es a menudo oblicua, de modo que la punta de la curva del índice de crecimiento corcovada o parabólica podrá no encontrarse a medio camino entre 0 y  $K$ . Según Wagner (1970), la densidad de rendimiento máximo sostenido es a menudo un poco menos que la mitad de la densidad de equilibrio no explotada.

El problema puede abordarse experimentalmente colocando poblaciones de prueba en microecosistemas. Uno de estos modelos experimentales puede verse en la figura 7-35, en la que, *Lebistes reticulatus*, pequeños peces de acuario, se utilizaron para "imitar" una población de pez comercial explotado por el hombre. Según puede apreciarse, el rendimiento máximo sostenido se obtuvo cuando un tercio de la población era cosechado en cada periodo de reproducción, lo que reducía la densidad de equilibrio a ligeramente menos que la mitad no explotada. Dentro de los límites del experimento, estas proporciones tendían a ser independientes de la capacidad de soporte del sistema, que se variaba en tres niveles manipulando el suministro de alimento.

Los modelos de una sola especie se revelan a menudo como simplificaciones excesivas, porque no tienen en cuenta a especies competidoras susceptibles de reaccionar a la densidad reducida de la especie cosechada aumentando su propia densidad y agotando el alimento u otros recursos necesarios para sostener a la especie explotada. Es muy fácil para un "depredador superior", como el hombre (o un animal de pasto, como la vaca) inclinar la balanza en un equilibrio competitivo, de modo que la especie explotada sea reemplazada por otra especie que el depredador o el animal de pasto no estén acaso preparados para utilizar. En el mundo real, los ejemplos de semejantes cambios se ven documentados (como lo observaremos a continuación) con mayor frecuencia cada día, a medida que el hombre se va haciendo más "eficiente" como pescador, cazador y cosechero de plantas. Esto nos conduce a formular una afirmación que es tanto un reto como una advertencia, a saber: *Los sistemas de una sola especie de cosecha, lo mismo que los sistemas monoculturales (como la agricultura del monocultivo), son esencialmente inestables*, porque es el caso que cuando se los somete a presión son vulnerables a competición, enfermedades, parasitismo, depredación y otras acciones recíprocas negativas. Tal como se señaló en el capítulo 3, el rendimiento óptimo podrá ser inferior al máximo si se considera el costo de mantener "orden" en sistemas inherentemente inestables.

Las cargas de depredación o cosecha afectan a menudo el tamaño de los individuos en las poblaciones explotadas. Así, por ejemplo, la recolección al nivel del rendimiento máximo sostenido suele traducirse en una reducción del tamaño promedio de los peces, exactamente del mismo modo que el hecho de sacar el máximo rendimiento de madera proporcional al volumen del bosque reduce el tamaño del árbol y la calidad de aquélla. Según se ha repetido ya muchas veces en este libro, no podemos obtener la máxima calidad y la máxima cantidad al mismo tiempo. Brooks y Dodson (1965) describen de qué modo especies mayores de zooplancton son reemplazadas por especies menores cuando se introducen en los lagos, que no contaban anteriormente con semejantes depredadores directos, peces que se alimentan de aquél. En este caso, en que el ecosistema es relativamente pequeño, podrá ocurrir que tanto el tamaño como la composición de las especies de un nivel trófico con-

junto resulten controlados por una o unas pocas especies de depredadores.

Estas consideraciones nos reconducen, como siempre, al papel de las acciones recíprocas negativas en el ecosistema conjunto. Según se puso anteriormente de relieve (sección 10), la importancia del control biótico es una función de la posición en el gradiente físico en que los ecosistemas se desarrollan. En la figura 7-36 presentamos un "modelo de percebe" basado en los estudios experimentales de J. H. Connell. La zona de marea de una costa marítima rocosa proporciona una miniatura de gradiente, de un medio presionado físicamente a otro de un control más biológico (véase cap. 12, página 337, con una descripción de este hábitat). En este estudio, efectuado en Escocia, Connell (1961) observó que las larvas de dos especies de percebes se establecían en una extensión grande de la zona de marea, pero sólo sobrevivían como adultos en un ámbito mucho más restringido. Se encontró que la mayor de las dos especies (*Balanus*) estaba confinada a la parte más baja de la zona, porque era incapaz

de soportar largos periodos de exposición, en tanto que la especie más pequeña (*Chthamalus*) quedaba excluida de la zona inferior por competición y por depredadores que son más activos por debajo del límite de la marea alta. Como puede verse en la figura 7-36, la presión física de la discación constituía el factor principal de control en la parte superior del gradiente, en tanto que la competición y la depredación interespecíficas eran los factores condicionantes en las zonas inferiores. Cabe considerar este modelo como aplicable a gradientes más extensos, como por ejemplo, un gradiente del ártico al trópico, o de gran altura a poca altura, a condición de tener presente que, en grado variable, todos los "modelos" son simplificaciones excesivas.

El examen de las acciones recíprocas negativas no sería completo si no mencionáramos un trabajo breve, pero sugestivo, de Hairston, Smith y Slobodkin (1960), quienes sugieren que el control de la población al nivel trófico herbívoro (de consumidores primarios) es fundamentalmente distinto del de otros niveles

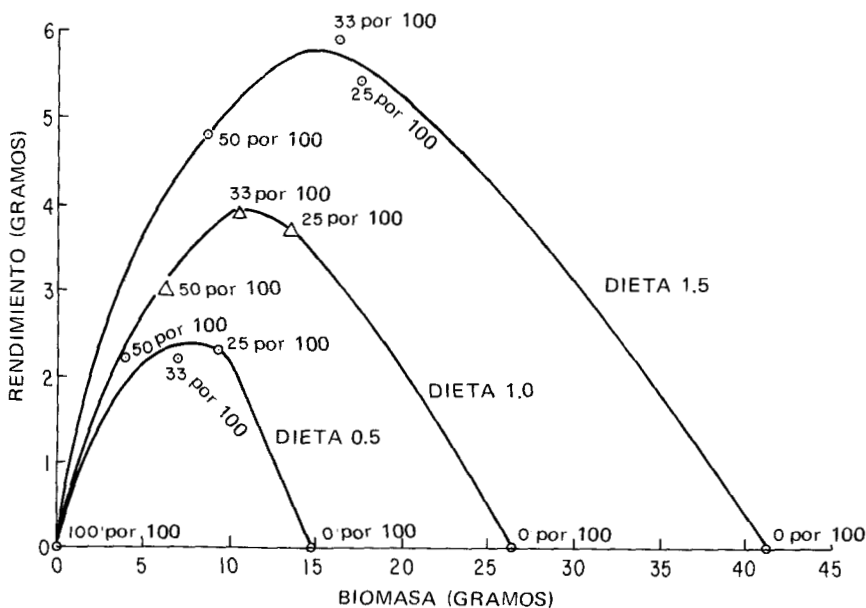


FIG. 7-35. Biomasa y rendimiento en poblaciones de prueba del pequeño pez de acuario *Lebistes reticulatus*, explotado en diversas proporciones (representadas como porcentajes de recolección por período de reproducción) a tres niveles distintos de dieta. Los rendimientos más altos se obtuvieron cuando se recolectaba aproximadamente un tercio de la población era cosechada por período de reproducción y la biomasa quedaba reducida a menos de la mitad de aquella de la población no explotada (las curvas de rendimiento inclinadas hacia la izquierda). (Según Silliman, 1969.)

tróficos. En otros términos: "Las poblaciones de productores, carnívoros y desintegradores están limitadas por sus recursos respectivos en la forma clásica dependiente de la densidad", y "entre los miembros de estos tres grupos ha de existir necesariamente competición interespecífica". En contraste, "los herbívoros rara vez están limitados por el alimento, sino que parecen estar limitados las más de las veces por depredadores, y no están en condiciones, por consiguiente, de competir por los recursos comunes". Esta teoría se basa en la observación general de que: 1) las plantas sólo son objeto de un pasto ligero en los sistemas naturales (permitiéndoles así constituir una estructura de biomasa), y 2) muchas especies de herbívoros coexisten sin exclusión por competición manifiesta (véase Ross, 1957; Broadhead, 1958). Indudablemente, esta generalización es excesiva, pero ha estimulado el estudio y la discusión, con todo, y seguirá sin duda haciéndolo todavía por algún tiempo.

### Ejemplos

La siguiente serie de estudios ilustra de qué modo las interacciones entre competidores y depredadores (o parásitos) afectan la densidad y la diversidad, con una referencia especial al "depredador humano".

1) Larkin (1963) mostró mediante simulación de computadora de qué modo los niveles diferentes de explotación alterarán los niveles de especies coexistentes.

2) Slobodkin (1964) mostró que la eliminación experimental (esto es, la depredación por el experimentador) de *Hydra*, en cultivos de laboratorio de dos especies, impidió que la densidad alcanzara niveles de exclusión, permitiendo así que coexistieran dos especies allí donde, en ausencia de depredación, sólo podía existir una.

3) Paine (1966) encontró que la eliminación experimental de los depredadores en rocas de marea (donde el espacio está limitado) reducía considerablemente la diversidad de los herbívoros (esto es, de los comedores de algas), porque la competición entre las especies se intensificaba hasta el punto de exclusión; predijo que en la ausencia proseguida de depredadores, el número de las especies quedaría reducido finalmente a una sola, como en el modelo del *Tribolium* (un caso en que la presión de pastoreo se tradujo en reducción de la diversidad de las plantas se mencionó en la pág. 167).

4) Murphy (1966 y 1967) diagnosticó la decadencia de la sardina del Pacífico (*Sardinops caerulea*), objeto de una pesca muy intensa, y el aumento subsiguiente de la anchoa

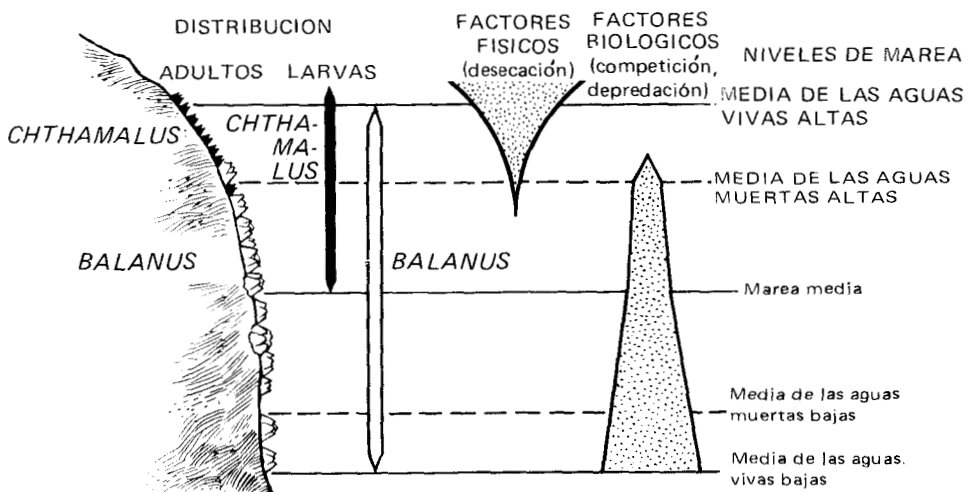


FIG. 7-36. Factores que controlan la distribución de dos especies de percebes en un gradiente de marea. Las crías de ambas especies se establecen en una gran extensión, pero sobreviven en la edad adulta en un ámbito más restringido. Factores físicos, como la desecación, controlan los límites hacia arriba de *Balanus*, mientras que factores biológicos, como la competición y la depredación, controlan la distribución hacia abajo de *Chthamalus*. (Según Odum, 1963; Connell, 1961.)

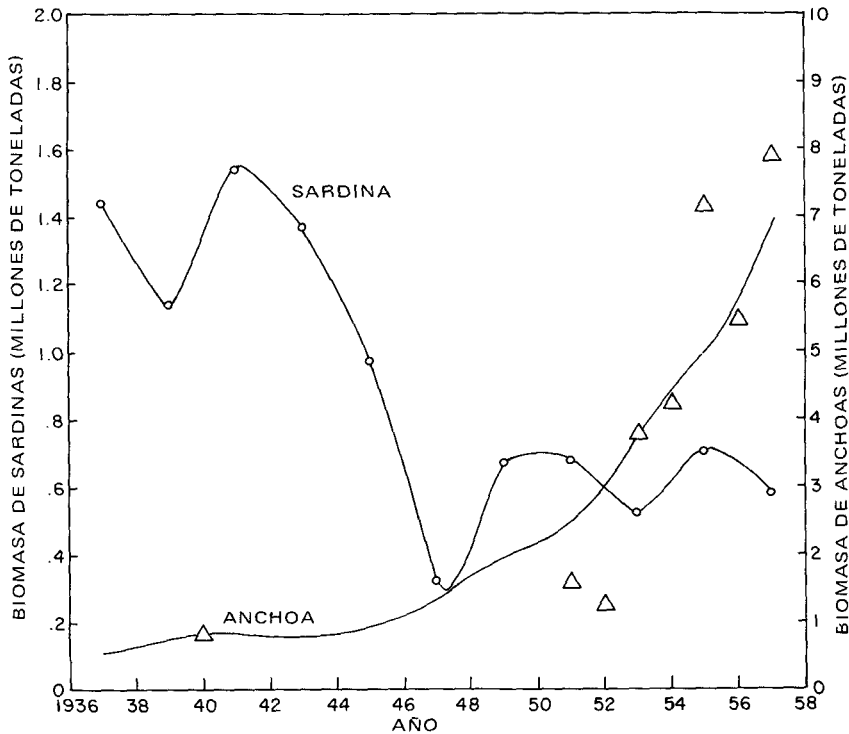


FIG. 7-37. La disminución de la sardina del Pacífico, objeto de fuerte pesca, y el aumento subsiguiente de la anchoa, no explotada (como competidor ecológico equivalente). Para la sardina, los puntos conectados con la línea representan cálculos reales de población. Para la anchoa, los triángulos son estimaciones de población, y la curva se obtuvo por computadora análoga, a partir de las ecuaciones de competición de Volterra. (Según Silliman, 1969; datos de Murphy, 1964, y Múrphy e Isaacs, 1964.)

(*Engraulis mordax*), que tiene una ecología muy parecida, cual caso de substitución de una especie sobreexplotada por otra especie, competidora, que no era objeto de explotación. Según se aprecia en la figura 7-37, el aumento de las anchoas es paralelo al aumento predicho con fundamento en ecuaciones simples de competición. Esto constituye un buen ejemplo del fracaso de la pesquería de una sola especie. Pese a que la sardina ya no se siga pescando intensamente, el cambio podrá hacerse permanente, puesto que la anchoa domina ahora en la competición (por supuesto, la explotación de esta última podría inclinar nuevamente la balanza en sentido contrario).

5) Smith describe de qué modo una sucesión de explotaciones de especies exclusivas, combinadas con introducciones y eutroficciones, se han traducido en aumentos y disminuciones de peces comerciales en el Lago Michigan. Primero hubo la trucha de lago que soportó una pesca estable por espacio de medio siglo, pero fue virtualmente eliminada por

el asalto combinado de la explotación excesiva, la introducción de la lamprea parasítica y la eutroficación. Luego, en rápida sucesión, el arenque de lago, el pez blanco de lago, el leucisco y el sáballo exótico experimentaron alternativamente aumento y descenso de población, a medida que cada uno de ellos era explotado en su momento y había de ceder bajo la presión de un competidor, un depredador o un parásito. Recientemente se ha introducido el salmón "ocho", que prospera con una dieta de sábalos, para gran satisfacción de los pescadores deportistas. Cabe predecir que esta bonanza se agotará a no tardar, a menos que la pesca y la contaminación se vean sometidas a un control mejor.

Un ejemplo final de acción recíproca negativa lo tomaremos de la obra de C. H. Muller y socios, quienes investigaron unos inhibidores alélopáticos o antibióticos producidos por arbustos en el chaparral de California (véase una explicación de este tipo de comunidad en la pág. 396). Estos investigadores no sólo



examinaron el carácter químico y la acción fisiológica de las sustancias inhibidoras, sino que mostraron también que éstas desempeñan un papel importante en la regulación de la

composición y la dinámica de la comunidad (véase Muller, 1966 y 1969; Muller y col., 1964 y 1968). La figura 7-38 muestra de qué modo unos terpenos volátiles producidos

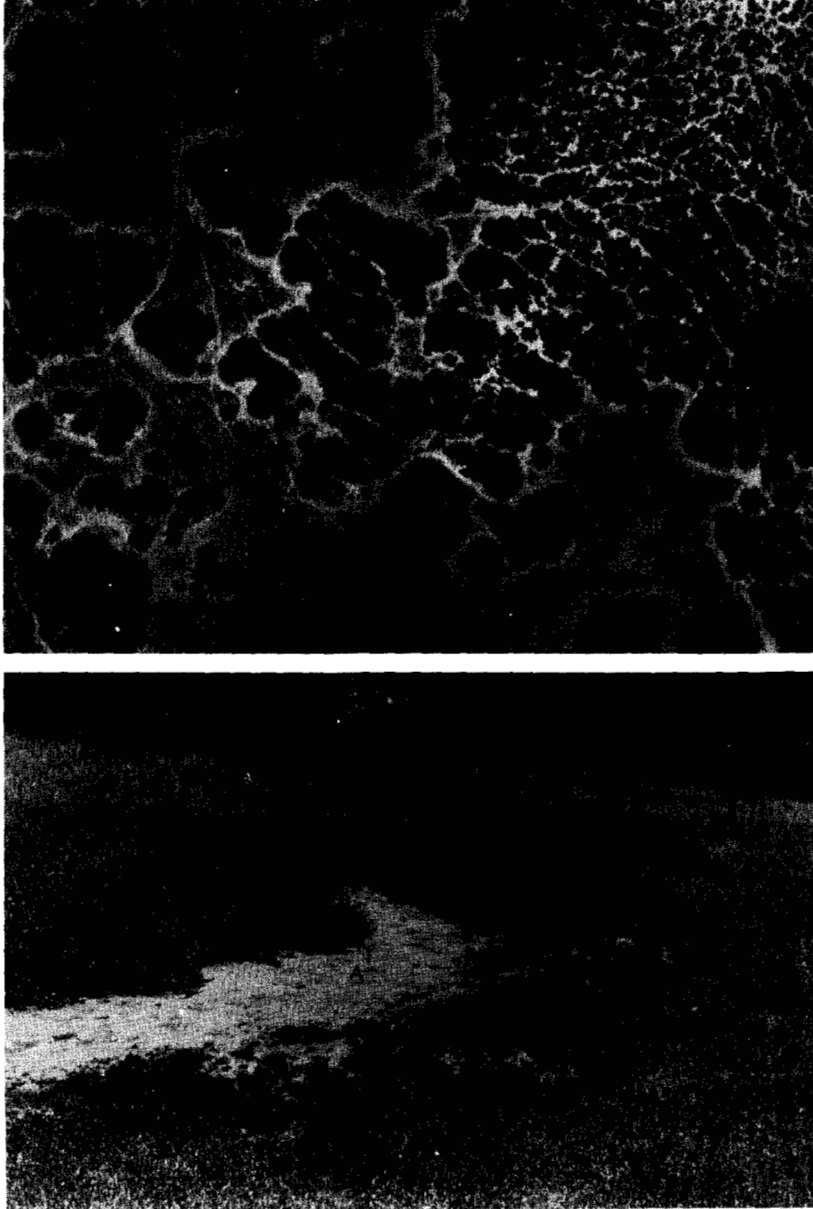


FIG. 7-38. *Arriba*, Vista aérea de arbustos aromáticos *Salvia leucophylla* y *Artemisia californica*, que invaden una pradera anual en el Valle de Santa Inez, de California, y muestran inhibición bioquímica. *Abajo*, Vista de cerca, con el efecto de zonación de las toxinas volátiles producidas por arbustos de *Salvia* que aparecen en el centro, a la izquierda de *A*. Entre *A* y *B* hay una zona de dos metros de ancho, pelada, excepto en cuanto a unos pocos diminutos retoños inhibidos (en esta forma, los sistemas de raíces de los arbustos, que se extienden por debajo de una parte de esta zona, están libres de competición con otras especies). Entre *B* y *C* hay una zona de pradera inhibida, que consta de plantas más pequeñas y de menos especies que los de la pradera no inhibida, que se ve a la derecha de *C*. (Las fotos son cortesía del Dr. C. H. Muller, de la Universidad de California, Santa Bárbara.)

por dos especies de arbustos aromáticos inhiben el desarrollo de algunas plantas herbáceas. En efecto, las toxinas volátiles (sobre todo cincola y alcanfor) son producidas en las hojas y se acumulan en el suelo durante la estación seca a tal punto que, cuando llega la temporada de lluvia, la germinación o el desarrollo subsiguiente de las plantas jóvenes resulta impedido en una amplia zona alrededor del grupo de arbustos. Otros arbustos producen antibióticos solubles en el agua, de una naturaleza química distinta (fenoles y alcaloides, por ejemplo), que favorecen asimismo el predominio del arbusto. Sin embargo, los fuegos periódicos, que forman parte integrante del ecosistema del chaparral, eliminan eficazmente el origen de las toxinas, alterando las que están acumuladas en la tierra y desencadenando la germinación de semillas adaptadas al fuego. En forma concordante, el fuego es seguido, en la próxima estación de lluvias, de una vistosa floración de plantas anuales, que siguen apareciendo cada primavera, hasta que los arbustos vuelven a crecer y las toxinas se hacen nuevamente eficaces. Subsisten muy pocas hierbas en el chaparral maduro. En esta forma, la acción recíproca entre el fuego y los antibióticos perpetúan unos cambios cíclicos en la composición, que constituyen una característica de adaptación de este tipo de ecosistema. En un estudio de inhibidores botánicos, Whittaker (1970) concluye que: "Las plantas superiores sintetizan cantidades básicas de sustancias repelentes o inhibitorias para otros organismos. Los efectos alelopáticos ejercen una influencia considerable en la velocidad y la sucesión de las plantas, así como sobre la composición de las comunidades estables. Las acciones recíprocas químicas afectan la diversidad de las especies de las comunidades naturales en ambas direcciones: un predominio vigoroso y efectos alelopáticos intensos contribuyen a una diversidad baja de las especies de algunas comunidades, en tanto que la variedad de las adaptaciones químicas forma parte de la base (cual aspecto de diferenciación de nichos) de la alta diversidad de especies de otras." Por supuesto, la antibiosis no está limitada a las plantas superiores; en efecto, se conocen numerosos ejemplos entre los microorganismos, como lo ilustra la penicilina, el inhibidor bacteriano producido por el moho del pan y abundantemente utilizado ahora en medicina. Refiriéndonos al cuadro 7-8, vemos que la antibiosis química puede consi-

derarse como una forma del tipo de competición de interferencia directa, o bien, en sus formas más moderadas, como amensalismo.

El papel de los antibióticos en la sucesión ecológica se examinará en el capítulo 9.

## 19. INTERACCIONES POSITIVAS: COMENSALISMO, COOPERACION Y MUTUALISMO

### Enunciado

Las asociaciones entre las poblaciones de dos especies, que se traducen en efectos positivos, están extraordinariamente extendidas y son tan importantes, probablemente, como la competición, el parasitismo, etc., en cuanto a afectar la naturaleza de las poblaciones y las comunidades. Las interacciones positivas se dejan considerar adecuadamente en una serie evolutiva como sigue: comensalismo —una de las poblaciones beneficiada—; protocooperación —ambas poblaciones beneficiadas—, y mutualismo —las dos poblaciones se benefician y se han hecho totalmente dependientes una de otra.

### Explicación y ejemplos

La aceptación generalizada de la idea de Darwin, de la "supervivencia de los mejor adaptados" cual medio importante de producir la selección natural, ha dirigido la atención hacia los aspectos competitivos de la naturaleza. Como consecuencia de ello, la importancia de la cooperación entre especies en la naturaleza ha sido tal vez subestimada. Al menos, las interacciones positivas no han sido sometidas a tanto estudio cuantitativo como ha sido el caso de las negativas. Lo mismo que en una ecuación equilibrada, parece razonable suponer que las relaciones negativas y positivas entre poblaciones tienden finalmente a equilibrarse mutuamente, si el ecosistema ha de alcanzar alguna clase de estabilidad.

El comensalismo representa un tipo simple de interacción positiva y constituye tal vez el primer paso hacia el desarrollo de relaciones beneficiosas. Es especialmente común entre plantas y animales sésiles por una parte y organismos móviles por la otra. El mar es un lugar particularmente bueno para observar el comensalismo. Prácticamente todo túnel de gusano, toda concha o toda esponja contienen diversos "huéspedes no invitados", esto es, organismos que necesitan la protección del

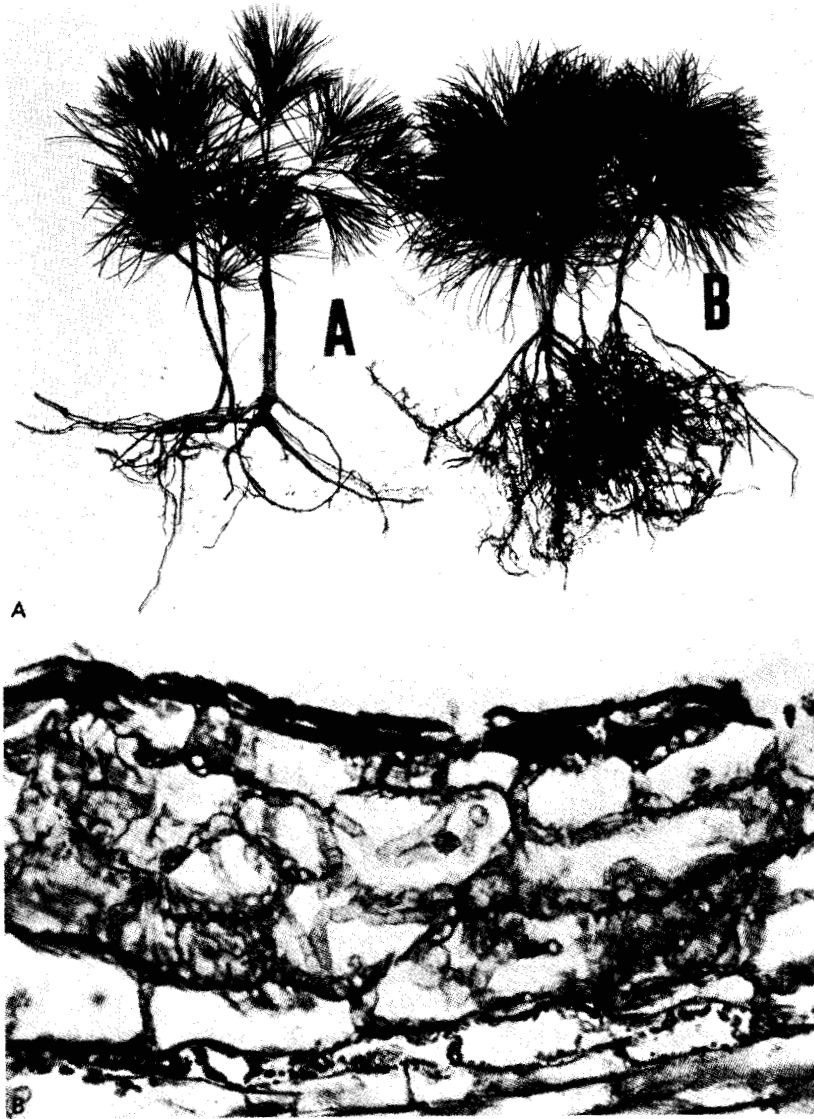


FIG. 7-39. Tipos de micorrizas. *A*, Retoños de pino blanco (*Pinus strobus*) de tres años de edad, libres de micorrizas (izquierda) y con un desarrollo prolífico de micorrizas ectotrópicas (derecha). *B*, Micorrizas endotróficas que muestran los micelios de los hongos dentro de las células de la raíz. (La ilustración sigue en la página de enfrente.)

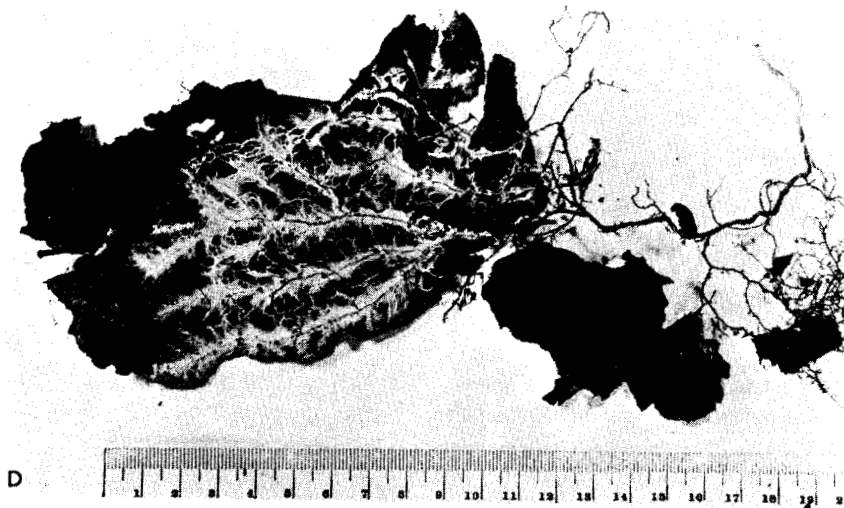


FIG. 7-39. C, Micorrizas peritróficas (extramatriciales) formando racimos o masas alrededor de las raíces de un retoño de pinabeto (*Picea pungens*). D, Micorrizas peritróficas que forman una vaina o un manto fungal denso alrededor de raíces enterradas en la hojarasca de un bosque trópico. (Las fotos son cortesía del profesor S. A. Wilde, de la Universidad de Wisconsin.)

anfitrión, pero no producen en pago de ello beneficio o daño alguno. Tal vez el lector ha abierto ostras o le han sido servidas ostras en media concha, y ha observado un pequeño cangrejo delicado en la cavidad del manto. Estos suelen ser "cangrejos comensales", aunque algunas veces se exceden de su condición de "huésped" y participan en los tejidos del anfitrión (Christensen y McDermott, 1958). En su estudio del comensalismo marino, Dales (1957) enumera 13 especies que viven como huéspedes en las cuevas de grandes gusanos marinos (*Erechis*) y del camarón que se amadriga (*Callinassa* y *Upogebia*). Esta lista de peces, almejas, gusanos poliquetos y cangrejos viven cazando alimento excedente o desechado, o material de desperdicio del huésped. Muchos de los comensales no son específicos con respecto al huésped, pero algunos sólo se encuentran asociados manifiestamente con una sola especie de éste.

De aquí no hay más que un breve paso hasta la situación en que ambos organismos sacan provecho de una asociación o de una acción recíproca de alguna clase, en cuyo caso tenemos cooperación. El difunto W. C. Allee (1938 y 1961) estudió extensamente este sujeto y escribió mucho al respecto. Creía que los comienzos de la cooperación entre especies han de encontrarse en todo el reino natural. Logró documentar muchos de ellos y demostrar las ventajas mutuas por medio de experimentos. Volviendo por un ejemplo al mar, los cangrejos y los celentéreos se asocian a menudo para beneficio mutuo. Los celentéreos se desarrollan en la espalda de los cangrejos (o están en ocasiones "plantados" allí por los cangrejos), lo que proporciona a éstos camuflaje y protección (puesto que los celentéreos poseen células malolientes). A su vez, los celentéreos son transportados de un lugar a otro y obtienen partículas de alimento cuando el cangrejo captura y devora otro animal.

En este último caso, ni el cangrejo depende por completo del celentéreo, ni éste de aquél. Se produce un paso más en el proceso hacia la cooperación cuando cada población se hace totalmente dependiente de la otra. Estos casos se han designado como *mutualismo* o *simbiosis*. A menudo se asocian clases totalmente distintas de organismos. Y de hecho, los casos de mutualismo tienen más probabilidades de desarrollarse entre organismos de necesidades ampliamente distintas. (Según ya vimos, es más fácil que organismos de necesidades

similares se vean envueltos en interacciones negativas.) Los ejemplos más importantes de mutualismo tienen lugar entre autótrofos y heterótrofos. Esto no es sorprendente, puesto que estos dos componentes del ecosistema han de lograr en última instancia alguna clase de simbiosis equilibrada. Unos ejemplos que cabría designar como mutualistas van más allá de esta interdependencia general de la comunidad, hasta el punto en que una clase particular de heterótrofo se hace completamente dependiente, para el alimento, de una clase particular de autótrofo, y éste se hace dependiente de la protección, el ciclo de minerales u otras funciones vitales proporcionados por el heterótrofo. La asociación entre las bacterias nutritivas y las leguminosas es un ejemplo que ya vimos en detalle en el capítulo 4. El mutualismo es corriente asimismo entre microorganismos capaces de digerir celulosa y otros residuos vegetales resistentes y animales que no tienen para ello los sistemas enzimáticos necesarios. La simbiosis obligada entre los ungulados y las bacterias del rumen es un ejemplo que ya vimos en el cap. 19. Según se sugirió anteriormente, el mutualismo parece reemplazar el parasitismo a medida que los ecosistemas evolucionan hacia la madurez, y parece ser especialmente importante cuando algún aspecto del medio es limitativo hasta el punto (el suelo infértil, por ejemplo) que la cooperación mutua presenta una fuerte ventaja selectiva. Los siguientes ejemplos concretos ilustrarán algunos de estos aspectos.

### Ejemplos

La simbiosis forzosa entre los microorganismos que digieren celulosa y los animales se deja ilustrar con dos ejemplos. La importancia general de esta clase de mutualismo en la cadena de alimentos de detritus se examinó en el capítulo 3 (pág. 72). La asociación entre el termite y el flagelado intestinal constituye un caso bien estudiado, elaborado primero por Cleveland (1924 y 1926). Sin los flagelados especializados (una "agregación" de especies del orden *Hypermastigina*), muchas especies de termitas son incapaces de digerir la madera que ingieren, como lo demuestra el hecho de que mueren de hambre si se eliminan experimentalmente los flagelados. Los simbiosiontes están tan bien coordinados con su huésped, que reaccionan a las hormonas de muda de éste enquistándose, con lo

que aseguran la transmisión y la reinfección cuando el termita muda su revestimiento intestinal y luego lo ingiere. En este caso, los simbioses viven dentro del cuerpo del huésped, pero puede desarrollarse una interdependencia más íntima todavía también con los microorganismos asociados que viven fuera del cuerpo del animal huésped, y tales asociaciones representarán efectivamente, acaso, una etapa más avanzada en la evolución del mutualismo (¡una menor oportunidad de que las relaciones pudieran volver al parasitismo!). Un ejemplo lo ofrece el caso muy interesante y muy bien documentado de las hormigas tropicales atinas que cultivan jardines de hongos en sus nidos. En efecto, las hormigas abonan, cuidan y recolectan la cosecha de hongos en la misma forma en que lo haría un cultivador humano eficiente. Se ha demostrado recientemente (Martin, 1970), que el sistema de las hormigas y los hongos hace corto circuito y acelera la descomposición natural de las hojas. Según se describe en la página 405, se requiere normalmente una sucesión de microorganismos para desintegrar el manto de hojarasca, en lo que suelen aparecer, durante las últimas etapas de descomposición, hongos basidiomicetos. En cambio, si las hojas están "fertilizadas" con excreta de hormigas en los jardines de hongos, estos hongos están en condiciones de prosperar tan rápidamente, alimentándose de hojas frescas, como un monocultivo de desarrollo rápido que proporciona alimento a las hormigas (obsérvese que se requiere toda una cantidad de "energía de hormiga" para mantener este monocultivo, exactamente del mismo modo que se requiere en el caso de un cultivo intenso de cosecha por el hombre). Martin resume la situación como sigue: "Al cultivar como cosecha alimenticia un organismo reductor de la celulosa, las hormigas obtienen acceso a las vastas reservas de celulosa del bosque de lluvia para su empleo indirecto como elemento alimenticio. Aquello que los termitas realizan mediante su asociación endosimbiótica con microorganismos reductores de la celulosa, las hormigas atinas lo han conseguido a través de su asociación ectosimbiótica más compleja con un hongo reductor de aquélla. En términos bioquímicos, la contribución del hongo a la hormiga es la del aparato enzimático para la reducción de celulosa. El material fecal de la hormiga contiene enzimas proteolíticas de las que el hongo carece, de modo que las hormigas aportan su aparato enzimático para reducir

proteínas. La simbiosis puede considerarse como una alianza metabólica en la que los metabolismos del carbono y el nitrógeno de los dos organismos se han integrado." La coprofagia, o sea la reingestión de las heces, que parece ser característica de los detritívoros (véase pág. 31), podrá considerarse acaso como un caso mucho menos complicado pero mucho más generalizado de mutualismo, que acopla el metabolismo del carbono y el nitrógeno de microorganismos y animales (esto es, el concepto del "rumen externo", que se sugirió anteriormente).

El ciclo mineral, lo mismo que la producción de alimento, se ve reforzado por simbiosis entre microorganismos y plantas. Constituyen ejemplos primeros de ello las *mycorrhizae* (= raíces de hongo), que comprenden los micelios de hongos, que viven en asociación mutualista con las raíces vivientes de las plantas (y no deben confundirse con los hongos parasíticos que matan las raíces). Como en el caso de las bacterias nitrificantes y las leguminosas, los hongos actúan en reciprocidad con el tejido de las raíces para formar "órganos" que aumentan la capacidad de la planta para extraer minerales del suelo. En cambio, a los hongos les es suministrada por la planta, por supuesto, una parte del fotosintato. Las micorrizas adoptan diversas formas, como lo ilustra la figura 7-39, a saber:

1) Micorrizas ectotróficas, basidiomicetos en su mayoría, que forman extensiones a manera de raíces que salen de la corteza de la raíz (fig. 7-39, A); aunque conspicuos, estos micorrizas no son la forma dominante, con todo, ni la más eficaz en los suelos pobres en minerales.

2) Micorrizas endotróficas, ficomicetos en su mayoría, que penetran en las células de la raíz (fig. 7-39, B); éstos están muy extendidos en las raíces de los árboles, pero son difíciles de cultivar y estudiar.

3) Micorrizas peritroóficas (o extramatriciales) que forman mantos o racimos alrededor de las raíces (fig. 7-39, C y D), pero sin que el micelio penetre en la epidermis de la raíz; a éstos se los considera muy importantes en cuanto a crear un "medio rizo esférico" químico favorable que transforma los minerales insolubles o inasequibles en formas que pueden ser absorbidas por las raíces (véase Wilde, 1968).

Muchos árboles no crecerían sin micorrizas. Los árboles de bosque trasplantados a suelo

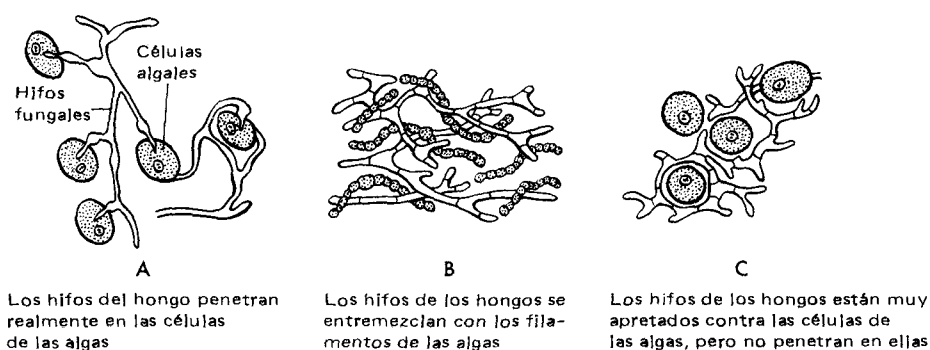


FIG. 7-40. Una tendencia en la evolución del parasitismo al mutualismo en los líquenes. En algunos líquenes primitivos, los hongos penetran realmente en las células de las algas, como en el diagrama A. En las especies más avanzadas, los dos organismos viven en mayor armonía, para beneficio mutuo, como en B y C. (Según Odum, 1963.)

de pradera o introducidos en una región distinta dejan de crecer, a menudo, a menos que se los inocule con el simbionte fungal. Los pinos con asociados micorrizocitos sanos crecen vigorosamente en un suelo tan pobre, desde el punto de vista de las normas agrícolas convencionales, que el maíz o el trigo no sobrevivirían en él. Los hongos son capaces de metabolizar fósforo y otros minerales "inasequibles" por quelación (véase la explicación de este proceso en las págs. 29 y 31), o por otros medios que no comprendemos muy bien todavía. Cuando se añaden al suelo minerales marcados (fósforo trazador radiactivo, por ejemplo), el 90 por 100 podrá ser absorbido rápidamente por la masa micorrizocita y liberado después lentamente en la planta. El papel de los micorrizos en la renovación del ciclo mineral directo, su importancia en los trópicos y la necesidad de cultivos con sistemas semejantes de renovación de ciclo incorporados, todo esto se recaló en las secciones 7 y 8 del capítulo 4 (y se vuelve a tratar en el cap. 14, pág. 367). Véase más información sobre el mutualismo entre los microorganismos y las raíces en Harley (1959), Rovira (1965) y Wilde (1968).

Como es bien sabido, los líquenes son una asociación de hongos específicos y de algas, tan íntima, en términos de interdependencia funcional, y tan integrada morfológicamente que se forma casi una especie de tercera clase de organismo que no se parece a ninguno de los componentes. Los líquenes suelen clasificarse como "especies" singulares, pese a que estén compuestos de dos especies no emparentadas. Al

paso que los componentes pueden cultivarse a menudo separadamente en el laboratorio, la forma integrada, en cambio, es difícil de cultivar, pese al hecho de que sea capaz de existir al natural en condiciones rudas (los líquenes son a menudo la planta dominante sobre la piedra pelada o en el ártico). Los líquenes son también interesantes porque, en el seno del grupo, percibimos la prueba de una evolución del parasitismo al mutualismo. En algunos de los líquenes más primitivos, por ejemplo, los hongos penetran realmente en las células de las algas, tal como puede verse en la figura 7-40, A, siendo así parásitos, esencialmente, de éstas. En las especies más avanzadas, en cambio, los micelios o hifos del hongo no penetran en las células del alga, sino que esta y el hongo viven en íntima armonía (figura 7-40, B y C). El "modelo de líquen", de la figura 7-40, es tal vez un modelo simbólico para el hombre. En efecto, hasta el presente, el hombre ha actuado como parásito en su medio autotrófico, tomando lo que necesita, con escasa consideración para el bienestar de su huésped. Las grandes ciudades se proyectan y crecen sin tener en cuenta el hecho de que son parásitos en el campo, que en una u otra forma ha de proporcionar alimento, agua, aire y ha de reducir cantidades enormes de desechos. ya es hora, manifiestamente, de que el hombre evolucione hacia la etapa mutualista en sus relaciones con la naturaleza, puesto que es un heterótrofo dependiente, y su civilización es más dependiente aun y necesita recursos cada día mayores. Si el hombre no aprende a vivir en forma mutualista con la naturaleza, podrá

ocurrir que, al igual que el parásito "imprudente" o "inadaptado", explote su huésped hasta el extremo de destruirse a sí mismo.

Véase un resumen de las asociaciones simbióticas en el simposio publicado por Nutman y Masse (1963). Las relaciones entre el hombre y sus plantas y animales domesticados, que

podrían considerarse como una forma especial de mutualismo, se examinan en el próximo capítulo. Y en el capítulo 14 se estudian asociaciones de coral y alga, como otro caso importante de relaciones mutualistas que refuerzan la renovación del ciclo nutritivo y la productividad del ecosistema entero.

## Capítulo 8

# Las especies y el individuo en el ecosistema

### 1. LOS CONCEPTOS DE HABITAT Y NICHOS ECOLÓGICOS

#### Enunciado

El *hábitat* de un organismo es el lugar donde vive o el lugar donde uno lo buscaría. El *nicho ecológico*, por otra parte, es un término más comprensivo, que incluye no sólo el espacio físico ocupado por un organismo, sino también su papel funcional en la comunidad (como, por ejemplo, su posición trófica) y su posición en los gradientes ambientales de temperatura, humedad, pH, suelo y otras condiciones de existencia. Estos tres aspectos del nicho ecológico pueden designarse apropiadamente como *nicho espacial* o *de hábitat*, *nicho trófico* y *nicho multidimensional* o *de hipervolumen*. Por consiguiente, el nicho ecológico de un organismo depende no sólo de donde vive, sino también de lo que hace (cómo transforma energía, se comporta, reacciona a su medio físico y biótico y lo transforma) y de cómo es coaccionado por las otras especies. Por analogía cabe decir que el hábitat es la "dirección" del organismo, y el nicho es, hablando biológicamente, su "profesión". Puesto que la descripción de un nicho ecológico completo en relación con una especie incluiría un conjunto infinito de características biológicas y de parámetros físicos, el concepto se aplica más útilmente, y es más aplicable cuantitati-

vamente, en términos de *diferencias* entre especies (o de la misma especie en dos o más ubicaciones) con respecto a uno o dos rasgos principales (esto es, funcionalmente significativos).

#### Explicación

El término de hábitat es de uso extenso, no sólo en biología sino también fuera de ella. Suele entenderse que significa el lugar donde un organismo vive. Así, por ejemplo, el hábitat del "nadador de espalda" *Notonecta* son las áreas de aguas someras (zona litoral), de vegetación tupida, de los estanques y lagos; a una de estas áreas es, en efecto, adonde iríamos para recoger este organismo particular. El hábitat de una planta *Trillium* es un lugar húmedo y umbroso en un bosque decido maduro; aquí es, en efecto, adonde iríamos para encontrar estas plantas. Podrán encontrarse especies diversas de los géneros *Notonecta* o *Trillium* en el mismo hábitat general, pero presentando pequeñas diferencias en cuanto a la localización, en cuyo caso diríamos que el *microhábitat* es distinto. Otras especies de estos géneros presentan diferencias en materia de hábitat grande o de *macrohábitat*.

El hábitat puede referirse asimismo al lugar ocupado por una comunidad entera. Por ejemplo, el hábitat de la "comunidad de pradería



de la salvia de la arena", son la serie de camellones de tierra arenosa que se encuentran a lo largo de las márgenes norte de los ríos de la región meridional de los Grandes Llanos en Estados Unidos de Norteamérica. El hábitat consta en su mayoría, en este caso, de complejos físicos o abióticos, en tanto que el hábitat en el sentido empleado con referencia a *Notonecta* y *Trillium*, antes mencionados, comprende objetos tanto vivos como inertes. Así, pues, el hábitat de un organismo o de un grupo de organismos (población) comprende tanto otros organismos como un medio ambiente abiótico. La descripción del hábitat de la comunidad sólo incluiría este último. Importa percatarse de este doble empleo posible del término hábitat, con objeto de evitar confusiones.

El nicho ecológico es un concepto más reciente y no se comprende tan bien fuera del campo de la ecología. Tuvimos ocasión de presentar el concepto en el capítulo precedente, en conexión con el examen de la competición (véase página 214). Los términos comprensivos como los de nicho, aunque útiles, son difíciles de definir y de cuantificar; la mejor manera es la de considerar sus componentes desde el punto de vista histórico. Joseph Grinnell (1917 y 1928) se servía de la palabra nicho "como concepto de la unidad de distribución última, en cuyo seno cada especie es mantenida por sus limitaciones estructurales e instintivas... no pudiendo dos especies del mismo territorio general ocupar por mucho tiempo idénticamente el mismo nicho ecológico". (Digamos de paso que este último enunciado se anticipa en cuanto a la fecha a la demostración experimental de Gause del principio de exclusión de competición; véase cap. 7, pág. 214). Así, pues, Grinnell concebía el nicho, en gran parte, en términos de microhábitat, o de lo que ahora llamaríamos el *nicho espacial*. Charles Elton (1927 y publicaciones posteriores) fue en Inglaterra uno de los primeros en servirse del término "nicho" en el sentido de "estado funcional de un organismo en su comunidad". Como resultado de la gran influencia que ejerció en el pensamiento ecológico, se ha aceptado de modo general que el nicho no es en modo alguno sinónimo de hábitat. Puesto que Elton ponía el acento en las relaciones de energía, su versión del concepto podría considerarse como el *nicho trófico*. En 1957, G. E. Hutchinson sugirió que el nicho podía representarse como

un espacio multidimensional o un hipervolumen, en cuyo seno el medio permite al individuo o a la especie sobrevivir indefinidamente. El nicho de Hutchinson, que podemos designar como el *nicho multidimensional* o *nicho de hipervolumen*, es susceptible de medición y de manipulación matemática. Por ejemplo, los climógrafos bidimensionales que pueden verse en la figura 5-10, que representan el "nicho climático" de una especie de ave y de una mosca de la fruta, se dejarían exponer como una serie de coordenadas, para incluir otras dimensiones ambientales. Hutchinson efectuó asimismo una distinción entre el *nicho fundamental* —esto es, el "hipervolumen abstractamente habitado" máximo, cuando la especie no está cohibida por competición con otras, y el *nicho realizado*, un hipervolumen más pequeño ocupado en condiciones de coacción biótica. (Recuérdense los conceptos paralelos de natalidad máxima y realizada; véase luego.)

Pero volvamos, por el momento, a la simple analogía de la "dirección" y la "profesión" anteriormente mencionada. Si deseáramos conocer a una determinada persona de nuestra comunidad humana, necesitaríamos saber antes que todo su dirección, esto es, el lugar donde se la puede encontrar. Sin embargo, para conocerla realmente, necesitaríamos saber algo más que el vecindario donde vive y trabaja. Querriamos saber, en efecto, algo acerca de su ocupación, de sus intereses, de las personas que frecuenta y del papel que desempeña en la vida general de su localidad. Y esto se aplica también al estudio de los organismos; indagar su hábitat no es más que el comienzo. Para averiguar la posición del individuo en su comunidad natural, necesitaremos saber algo de sus actividades y, especialmente, de su alimentación y de sus fuentes de energía, y también de su velocidad de metabolismo y desarrollo, de su influencia sobre otros organismos con los que entra en contacto y, en fin, de la medida en que modifica o es capaz de modificar funciones importantes en el ecosistema.

MacArthur (1968) ha señalado que el término ecológico "nicho" y el término genético "fenotipo" son concepto paralelos, por cuanto ambos comprenden un número infinito de atributos, ambos incluyen algunas de las mismas mediciones o todas y ambos son muy útiles para verificar diferencias entre individuos y especies. Así, pues, los nichos de especies similares asociadas juntas en el mismo hábitat

pueden compararse con precisión si la comparación sólo implica unas pocas mediciones funcionalmente significativas. MacArthur pasa luego a comparar los nichos de cuatro especies de pájaros canoros (parulidae) norteamericanos, que crían todas ellas en el mismo macrohábitat, un bosque de pinabeto, pero buscan su pienso y hacen sus nidos en partes distintas del árbol. Construye un modelo matemático de la situación, que consiste en un conjunto de ecuaciones de competición en una matriz, técnica de "construcción de modelos" descrita en el capítulo 10. A partir de este modelo pueden hacerse toda clase de predicciones acerca de lo que ocurriría a los nichos si la abundancia relativa de una de las especies fuera a cambiar, o si una o más especies no estuvieran presentes en el bosque. Otro método de cuantificar las comparaciones de los nichos es el sugerido por Maguire (1967), quien establece "índices de versatilidad" calculados sumando ámbitos de tolerancia en relación con factores químicos para cada una de las especies que coexisten en el mismo estanque.

Las mediciones de los rasgos morfológicos de plantas y animales mayores pueden utilizarse a menudo como índice en la comparación de los nichos. Van Valen (1965), por ejemplo, encuentra que el largo y el ancho del pico en los pájaros (el pico refleja, por supuesto, la clase de alimento que el ave come) constituyen un índice de la "amplitud del nicho" (véase en la fig. 7-30 un diagrama de la amplitud de nicho en relación con la competición interior a la especie y entre especies); el coeficiente de variación del ancho del pico resultó ser mayor en las poblaciones isleñas de seis especies de aves que en las poblaciones del continente, en correspondencia con el nicho más ancho (mayor variedad de hábitat ocupado y de alimento comido) en las islas (véase también pág. 219). En el seno de una misma especie, la competición se ve a menudo considerablemente reducida cuando diversas etapas de la historia biológica ocupan nichos distintos; por ejemplo, el renacuajo funciona como herbívoro y la rana adulta funciona como carnívoro en el mismo estanque. Puede ocurrir separación de nichos inclusive entre los sexos. En pájaros carpinteros del género *Dendrocopus*, el macho y la hembra difieren en cuanto al tamaño del pico y en la conducta relativa a la busca del alimento (Ligon, 1968). En los halcones, como en muchos insectos, los sexos difieren pronun-

ciadamente en tamaño y, por consiguiente en las dimensiones de su nicho alimenticio.

Los tipos de abundancia de las especies dentro de niveles tróficos, grupos taxonómicos (aves, insectos, etc.) y comunidades enteras, tal como se examinaron en la sección 4, capítulo 6, proporcionan datos en cuanto al carácter de relaciones de nicho de especies estrechamente asociadas ecológicamente en el mismo macrohábitat. Según se indicó brevemente en la página 153, hay varios enunciados matemáticos simples o de primer orden que imitan la distribución de la abundancia de las especies. Puesto que la forma en que las especies componentes se "reparten" el espacio disponible del nicho o "hipervolumen" influirá en gran manera en la distribución de la abundancia de las especies, podemos en ocasiones inferir algo acerca de los nichos de las especies individuales a partir del tipo de dicha distribución que exhibe el grupo. Por ejemplo, si la especie más abundante es dos veces más numerosa que la especie que le sigue en abun-

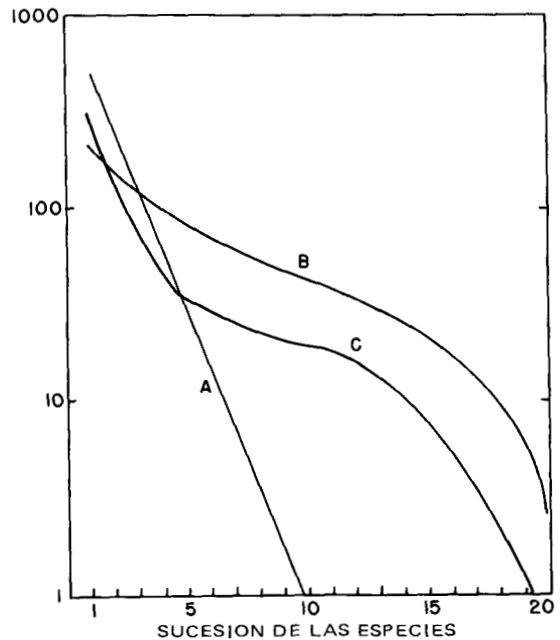


FIG. 8-1. Curvas de dominancia y diversidad de una muestra hipotética de 1000 individuos en 20 especies de una comunidad. Los números de individuos de la especie (ordenada) están relacionados con los números de las especies en la sucesión, de la más abundante a la menos abundante (abscisa). A, Serie geométrica. B, Hipótesis de los nichos fortuitos no superpuestos. C, Tipo sigmoide intermedio; véase la explicación en el texto. (Copiado de Whittaker, 1965.)

dancia, la que tiene a su vez una densidad doble de la tercera, etc., obtendremos, al consignar en una escala log el número de individuos por especie en la ordenada, frente al orden de la densidad de las especies (de la más abundante a la menos abundante) en la abscisa (como puede verse en la fig. 8-1, curva A), una recta. A partir de esto podríamos inferir que la primera especie ocupa la mitad del espacio disponible del nicho, la segunda la mitad del espacio restante (25 por 100 del total) y así sucesivamente. Por otra parte, si el espacio del nicho está dividido al azar, en segmentos contiguos que no se recubren, obtendríamos una curva totalmente distinta, como puede verse también en la figura 8-1 (curva B). Estas dos posibilidades representan lo que parecen ser extremos, en tanto que la mayoría de las distribuciones naturales muestran algún tipo de curva sigmoide intermedia (curva C de la fig. 8-1), lo que sugiere un tipo más complejo de diferen-

ciación y coincidencia parcial de los nichos (Whittaker, 1965). MacArthur (1957 y 1960) sugiere que, examinando las distribuciones de la abundancia de las especies, podrían descubrirse tres arreglos de nicho, a saber: el tipo contiguo, no sobrepuesto, al azar, que acabamos de ver; un tipo discreto (nichos no sobrepuestos que no son adyacentes) y un tipo parcialmente sobrepuesto. Los grupos que presentan competición interespecífica intensa y comportamiento territorial, como las aves de bosque, propenden a conformarse a la hipótesis de nicho no sobrepuesto, pero muchas poblaciones, especialmente las que pertenecen al mismo nivel trófico básico, muestran tipos que sugieren sobreposición parcial de los nichos y tipos de competición distintos del de exclusión estricta de competición. Whittaker (1965) observa que se encuentran curvas que se aproximan a la serie geométrica simple (A en la fig. 8-1) en algunas comunidades vegetales en medios rigurosos, pero que las poblaciones

Cuadro 8-1

SEGREGACIÓN POR NICHOS EN CIEMPIÉS (*Diplopoda*) SEGÚN RESULTA DE LA PRESENCIA EN EL MICROHÁBITAT INDICADO DEL SUELO EN UN BOSQUE DE ARCE Y ROBLE \*

Microhábitats	Especies						
	<i>Euryurus erythro-pygius</i>	<i>Pseudo poly-desmus serratus</i>	<i>Narceus americanus</i>	<i>Scytonotus granulatus</i>	<i>Fontaria vir-giniensis</i>	<i>Cleidogonia caesi-annularis</i>	<i>Abación lacterium</i>
Duramen en el centro del tronco	93.9 †	0	0	0	0	0	0
Madera superficial de los troncos	0	66.7	4.3	6.7	0	14.3	0
Superficie exterior de los troncos debajo de la corteza	0	20.8	71.4	0	0	0	0
Debajo del tronco, pero en la superficie de éste	3.0	8.3	6.9	60.0	0	0	15.8
Debajo del tronco, pero en la superficie del suelo	3.0	4.2	12.5	0	97.1	14.3	36.8
Dentro de las hojas del manto	0	0	0	26.7	0	42.8	0
Debajo de la hojarasca, en la superficie del suelo	0	0	4.7	6.7	2.9	28.6	47.4

\* Según O. Neill, 1967.

† Las cifras en *cursiva* representan microhábitats en los que predominan las especies.

de plantas se sobrepone, en la mayoría de las comunidades maduras, en el empleo del espacio y los recursos, como ya se indicó en la sección 3 del capítulo 6. Tanto las plantas terrestres como muchos animales coexisten al parecer en condiciones de competición más bien parcial que directa; algunas de las adaptaciones que favorecen la diferenciación de los nichos sin exclusión de competición de un hábitat se consideran en secciones ulteriores (véase también el modelo "*Tribolium-Tribolium*", cuadro 7-9 y fig. 7-29).

### Ejemplos

Se muestran ejemplos de nicho espacial, nicho trófico y nicho multidimensional (hipervolumen) en el cuadro 8-1 y las figuras 8-2, 8-3 y 8-4. La segregación del microhábitat de siete especies de ciempiés está indicada por los datos del cuadro 8-1. Todas las especies viven en el mismo hábitat general, esto es, en el suelo de un bosque de arce y roble en Illinois y pertenecen todas ellas al mismo nivel trófico básico, o sea que son detritívoras. Como puede verse, cada especie se sirve de una fuente de energía algo distinta, puesto que las etapas de descomposición y microflora cambiarán en el gradiente, del centro del log a la posición debajo de la hojarasca. La figura 8-2 representa dos insectos acuáticos similares que pueden recogerse en una misma muestra de un pequeño estanque de vegetación tupida, pero que ocupan nichos tróficos muy distintos. En efecto, el nadador de espalda (*Notonecta*) es un depredador muy activo que nada de un lugar para otro apresando y devorando otros animales dentro de su margen general de tamaño. En contraste con él, el barquero (*Corixa*), pese a que se parezca mucho al nadador de espalda, desempeña en la comunidad un papel muy distinto, puesto que se nutre en gran parte de vegetación en desintegración. La figura 7-32

muestra otro ejemplo de separación de nicho basada en hábitos alimenticios. La literatura ecológica está llena de ejemplos similares de especies coexistentes, que utilizan fuentes de energía distintas.

Dos diagramas, uno general (fig. 8-3) y otro específico (fig. 8-4), ilustran el concepto del nicho multifactor. Cuando los nichos se sobrepone en una extensión considerable, como se ve en la figura 8-3, B, la selección natural favorecerá acaso un proceso de desplazamiento de nicho (como el que indican las flechas), que implique cambio de hábitat, de selección de alimento, morfología, fisiología o comportamiento de una o de ambas especies; diremos más al respecto más adelante. El diagrama (fig. 8-4) del nicho climático de un pequeño pájaro, el cardenal, muestra los límites de tolerancia y la zona comfortable, en la que hay disponible un grado máximo de energía para actividades distintas de las del mantenimiento y la supervivencia. La adaptación del comportamiento (permaneciendo al abrigo, por ejemplo, durante los días fríos y ventosos) le permite al pájaro evitar los límites superior e inferior de tolerancia, a condición que haya alimento disponible para suministrar la energía necesaria.

## 2. LOS EQUIVALENTES ECOLOGICOS

### Enunciado

Los organismos que ocupan el mismo nicho ecológico o nichos similares en regiones geográficas distintas se conocen como *equivalentes ecológicos*. Las especies que ocupan nichos equivalentes suelen estar estrechamente emparentadas taxonómicamente en regiones que sean contiguas, pero no lo están, con frecuencia, en regiones muy distantes o aisladas una con respecto a otra.

FIG. 8-2. *Notonecta* (izquierda) y *Corixa* (derecha), dos insectos acuáticos (*Hemiptera*) que pueden vivir en el mismo hábitat, pero ocupando nichos tróficos distintos, a causa de diferencias en los hábitos alimenticios.



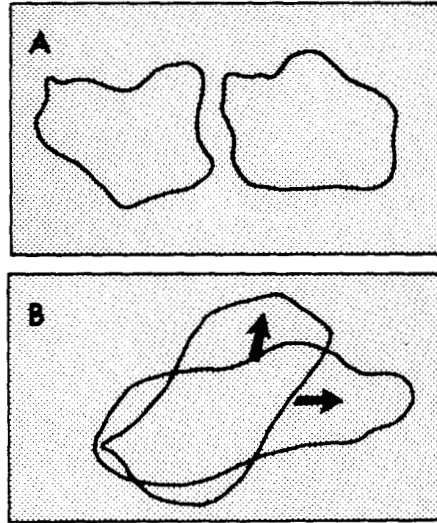


FIG. 8-3. Representación esquemática del concepto de hipervolumen del nicho ecológico. Los puntos del fondo representan factores ambientales (temperatura, minerales, otros organismos) proyectados sobre un plano. Los polígonos irregulares encierran conjuntos de factores que son funcionalmente significativos para la población de una especie. En A, dos especies ocupan nichos que no se superponen, en tanto que, en B, los nichos de dos especies se recubren a tal punto, que la competencia severa por los recursos compartidos se traducirá acaso en la eliminación de una de las especies o en una divergencia de los nichos, como lo indican las flechas. (Copiado de Bruce Wallace y A. M. Srb. *Adaptation*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.)

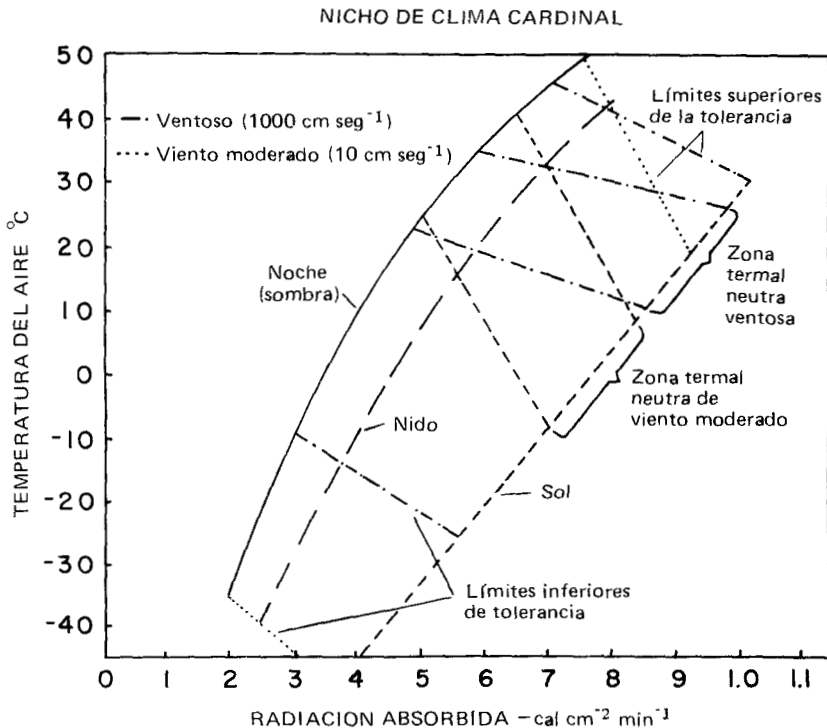


FIG. 8-4. Nicho climático de un pequeño pájaro (cardenal) que expone las relaciones entre la temperatura del aire, la radiación absorbida por cm<sup>2</sup> de la superficie del animal y la velocidad del viento, en cuanto configuran las condiciones bajo las cuales el organismo puede sobrevivir. Las condiciones termal neutras son aquellas en que el pájaro no está bajo presión. Obsérvese que el viento y la exposición alteran considerablemente los límites de tolerancia. (Copiado y simplificado de Gates, 1969.)

Explicación y ejemplos

Según se describirá con mayor detalle en la parte dos, la composición de especies de las comunidades difiere ampliamente en regiones biogeográficas distintas, pero se desarrollan ecosistemas similares, en cambio, precisamente donde el hábitat físico es muy similar, independientemente de la ubicación geográfica.

Los nichos funcionales equivalentes están ocupados por grupos biológicos, cualesquiera que

sean, que acontecen formar la flora y la fauna de la región. Así, por ejemplo, un tipo de ecosistema de prado se desarrolla dondequiera que se dé el clima de pradera (véase página 121), pero podrá ocurrir, con todo, que las especies tanto de la hierba como del ganado sean muy distintas, especialmente allí donde las regiones están muy separadas. La siguiente comparación tabular de unos grandes herbívoros de las praderas de cuatro continentes ilustrarán el concepto de la equivalencia ecológica:

Norteamérica	Eurasia	Africa	Australia
Bisonte Antílope americano Antílope	Antílope de saga Caballos salvajes (Kulan) Onagros	Numerosas especies de antílopes, cebras, etc.	Los grandes canguros

Podemos ver que los canguros de Australia son los equivalentes ecológicos del bisonte y del antílope de América del Norte, o tal vez deberíamos decir más correctamente "fueron", puesto que el ganado y las ovejas del hombre reemplazan actualmente a ambos en las dos regiones.

Las hierbas nativas con que los herbívoros se alimentan hoy día son muy parecidas en aspecto en el mundo entero, aunque las especies y a menudo los géneros y aun familias enteras estén acaso estrictamente confinados, en

ocasiones, a un determinado continente o a una determinada región biogeográfica en éste (véase fig. 14-1). Los equivalentes ecológicos entre nichos tróficos de cuatro regiones costeras se muestran en el cuadro 8-2 (ejemplo tomado del hábitat marino). Obsérvese que las litorinas herbívoras equivalentes pertenecen al mismo género, en tanto que los carnívoros bénticos equivalentes, los que, dicho sea de paso, son recursos alimenticios marítimos importantes en sus regiones respectivas, pertenecen a géneros distintos.

Cuadro 8-2  
EQUIVALENTES ECOLÓGICOS EN TRES NICHOS PRINCIPALES DE CUATRO ZONAS COSTALES DE NORTE Y CENTROAMÉRICA

Nicho	Tropical	Costa Occidental superior	Costa del Golfo	Costa Oriental superior
Herbívoro en rocas de zona de marea (litorinas)	<i>Littorina ziczac</i>	<i>L. danaxis</i> <i>L. scutellata</i>	<i>L. irrorata</i>	<i>L. littorea</i>
Carnívoro béntico	Bogavante espinoso ( <i>Panulirus</i> )	Límulo ( <i>Paralithodes</i> )	Cangrejo de piedra ( <i>Menippe</i> )	Bogavante ( <i>Homarus</i> )
Peces que se alimentan con plancton	Anchoa	Arenque del Pacífico, sardina	Sábalo, zapatero	Arenque del Atlántico, arenque americano

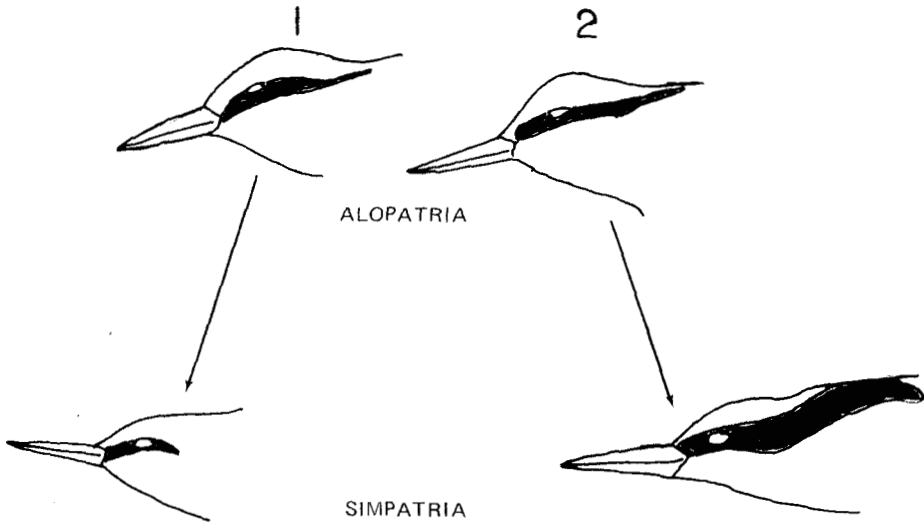


FIG. 8-5. Un ejemplo de desplazamiento de caracteres. Dos especies de trepatroncos (1 y 2) son muy parecidas en alopatria (separadas geográficamente), pero divergen en el tamaño del pico y en la pigmentación facial en simpatria (cuando existen juntas). (Esbozos basados en ejemplares en Vaurie, 1951.)

### 3. DESPLAZAMIENTO DE CARACTER: SIMPATRIA Y ALOPATRIA

#### Enunciado

Las especies que ocurren en regiones geográficas distintas (o están separadas por barreras espaciales) se designan como *alopátricas*, en tanto que de las que aparecen en la misma área (aunque no necesariamente en el mismo nicho) se dice que son *simpátricas*. Las diferencias entre especies estrechamente emparentadas resultan a menudo acentuadas (esto es, divergen) en simpatria y debilitadas (convergen) en alopatria, a consecuencia de un proceso evolutivo conocido como *desplazamiento de carácter*.

#### Explicación y ejemplos

Brown y Wilson (1956) explican los fenómenos de *desplazamiento de carácter* como sigue:

Las especies estrechamente emparentadas tienen campos de actividad que en parte se recubren. En las partes de los campos donde se da una sola especie, las poblaciones de ésta son similares a las demás especies y podrá inclusive resultar difícil distinguirlas de éstas. En el área de sobreposición, en cambio, donde las dos especies se dan juntas, las poblaciones son más divergentes y más fáciles de distinguir, esto es: se "desplazan" una a otra en

uno o varios caracteres. Los caracteres en cuestión podrán ser morfológicos, ecológicos, behaviorales o fisiológicos, y se supone que tienen fundamento genético.\*

Importa destacar el carácter dual de este tipo en que las especies muestran desplazamiento cuando son *simpátricas* (= de patria común) y convergencia activa cuando son *alopátricas* (= de patrias distintas). El desplazamiento de carácter presenta dos valores de adaptación, a saber: 1) refuerza el desplazamiento del nicho (véase la sección precedente y la figura 8-3), reduciendo así la competencia, y 2) refuerza la segregación genética, manteniendo la distinguibilidad de las especies (esto es, evitando hibridización) y conservando así una mayor diversidad de éstas en la comunidad (de lo que sería el caso si una especie eliminara a la otra, o si se hibridizaran en una sola).

Entre los ejemplos citados por Brown y Wilson (1956) figura el caso de dos especies de trepatroncos (*Sitta*) tal como lo describe Vaurie (1951). Allí donde las dos especies son *alopátricas*, cada una es tan parecida a la otra, que las muestras sólo puede distinguirlas un perito en taxonomía de las aves. En cambio, allí donde son *simpátricas*, se da una divergencia llamativa en materia de morfolo-

\* De Brown, W. L., Jr. y Wilson, E. O.: Systematic Zoology, 5(2), 1956.

gía, de modo que se las puede distinguir a primera vista. En una de las especies, en efecto, el pico y una franja facial negra se hacen mayores, en tanto que, en la otra, estos rasgos se reducen en tamaño, como puede verse en la figura 8-5. De este modo, la diferencia pronunciada en el tamaño del pico reduce la superposición de los nichos alimenticios, y la diferencia conspicua en la franja facial facilita el reconocimiento de la especie y previene la endogamia —o reduce, al menos, el despilfarro de energía que podría resultar del apareamiento fallido o infructuoso con la especie errónea.

Otro ejemplo llamativo tiene lugar entre los famosos "pinzones de Darwin" en las Islas de los Galápagos (recuérdese que la visita de estas islas frente a la costa occidental de Suramérica por Darwin influyó considerablemente en el desarrollo de su teoría de la selección natural). Según lo describe Lack (1947), dos especies de pinzones terrícolas (*Geospiza*) que ocurren juntas en las mayores de las islas difieren en tamaño del cuerpo y en las proporciones del pico. En cambio, en algunas de las islas más pequeñas, una o la otra de las dos especies podrá ocurrir sola, en cuyo caso, cada especie es casi exactamente intermedia en tamaño y configuración del pico (a tal punto que se creyó inicialmente que eran híbridas). Así, pues, cada una de las especies alopátricas convergía hacia la otra, llenando parcialmente, en cierto modo, el otro nicho. MacArthur y Levins (1967) han sugerido que la convergencia de carácter podría producirse, en lugar de desplazamiento, si otra tercera especie competidora invadiera el territorio ocupado por las dos especies que ya compiten en nichos parcialmente superpuestos.

#### 4. LA SELECCION NATURAL Y LAS ESPECIACIONES ALOPATRICA Y SIMPATRICA

##### Enunciado

La especie es una unidad biológica natural cuya coherencia proviene del hecho de que sus individuos comparten un conjunto genético común (Merrell, 1962). La especiación, o formación de nuevas especies, y el desarrollo de la diversidad de las especies tienen lugar cuando la corriente de genes en el depósito común es interrumpida por un mecanismo aislante. Cuando el aislamiento tiene lugar por separación geográfica de generaciones que descien-

den de un antepasado común, podrá resultar acaso la *especiación alopátrica*. Y cuando el aislamiento es producto de circunstancias ecológicas o genéticas dentro de la misma área, la *especiación simpátrica* constituye una posibilidad.

##### Explicación y ejemplos

La teoría de la evolución biológica, que implica la selección natural darwiniana y la mutación genética al nivel de la especie, es tan conocida de los estudiantes y está tan bien descrita en textos básicos de biología y en numerosos pequeños volúmenes (véase, por ejemplo, Savage, 1963; Wallace y Srb, 1961; Volpe, 1967), que no necesitamos examinarla aquí. En cambio, para establecer una base con miras a los aspectos más difíciles y más controvertidos de la evolución al nivel del ecosistema, que habremos de examinar en el próximo capítulo, necesitamos concentrarnos aquí en los conceptos contrastantes de las especiaciones alopátrica y simpátrica.

Se ha supuesto de modo general que la especiación alopátrica era el mecanismo primario mediante el cual surgen las especies. Según este punto de vista convencional, dos fragmentos de una población endógama resultan separados en el espacio (como en una isla, o por una cordillera). Con el tiempo se acumulan en el aislamiento diferencias genéticas suficientes para que los segmentos ya no sigan intercambiando genes (practiquen endogamia) si acaso vuelven a reunirse, con lo que coexisten como especies distintas en nichos distintos (o tal vez estas diferencias resulten más pronunciadas todavía por el proceso adicional del desplazamiento de carácter). Los pinzones de las Galápagos, mencionados en la sección precedente, constituyen el ejemplo clásico de especiación alopátrica. En efecto, a partir de un antepasado común, un grupo entero de especies evolucionó en aislamiento en diversas islas e irradió de tal modo en materia de adaptación que, en el momento de la reinvasión, fue finalmente explotada una diversidad de nichos potenciales; las especies ahora existentes comprenden a insectívoros de pico delgado y comedores de semillas de pico grueso, especies que se alimentan en la tierra y otras que se nutren de los árboles, pinzones de cuerpo grueso y pinzones de cuerpo pequeño, e inclusive un pinzón parecido al pájaro carpintero (el cual, aunque difícilmente



podrá competir con un pájaro carpintero verdadero, sobrevive, con todo, en ausencia de invasión por una población de esta especie).

Se están acumulando las pruebas de que la especiación simpátrica podría estar más extendida y ser más importante de lo que hasta aquí se ha venido suponiendo. Se la demostró primero claramente en plantas superiores en las que los mecanismos de semejante aislamiento genético, como son la poliploidía (la duplicación de grupos de cromosomas puede producir aislamiento genético inmediato), hibridización, autofecundación y reproducción sexual son más corrientes en los animales. La gran "invasión" de Inglaterra por las marismas constituye un buen ejemplo de especiación casi "instantánea" provocado por la interrupción del aislamiento geográfico por el hombre, seguido de hibridización y poliploidía. Cuando se introdujo en las Islas Británicas la hierba de marisma *Spartina alterniflora*, se cruzó con la especie nativa *S. maritima* para producir una nueva especie poliploide, la *S. townsendii*, que ha invadido ahora los llanos lodosos de marea no ocupados por la especie nativa. A medida que los mecanismos de aislamiento ecológico (como los que hemos visto en las secciones precedentes) se van conociendo mejor, se va poniendo de manifiesto que la posibilidad de especiación simpátrica "en el acto" no está confinada a los mecanismos genéticos internos peculiares de las plantas. Ehrlich y Raven (1969) citan numerosos casos de establecimiento, dispersión restringida de propágulos, colonización y otros por el estilo, como prueba, para apoyar la tesis de que la corriente de los genes es más limitada en la naturaleza de lo que comúnmente se supone. Esto equivale a decir que los tipos de conducta y reproducción (véase sección 5, cap. 6) tienden a dividir la población de una especie en segmentos genéticamente aislados, de modo que el intercambio de genes entre colonias o comunidades locales tenga lugar a una intensidad mucho más baja que en el seno mismo de las colonias. Dichos autores sostienen asimismo que puede producirse diferenciación aun mientras las poblaciones están intercambiando genes libremente, porque los segmentos de la población están sometidos muy a menudo a presión de selección ecológica distinta. Por ejemplo, un depredador podrá ejercer presión selectiva sobre uno de los segmentos de la población y no sobre el otro. Así, pues, tanto las poblaciones endógamas locales como la especie en su con-

junto pueden constituir unidades evolutivas que produzcan adaptación y diversidad en las comunidades. Sin embargo, es posible también que la selección natural al nivel de la especie y por debajo del mismo no sea más que una parte del proceso, según veremos en el próximo capítulo. Para comprender la evolución, está claro que debemos considerar el espectro entero que va de la población local al vasto ecosistema funcional.

Al paso que consideramos por regla general la evolución como un proceso lento, como algo que las más de las veces tuvo lugar en un confuso pasado, es lo cierto, con todo, que algunas clases de especiación pueden ser, como hemos visto en el caso de la hierba de marisma, muy rápidas y son, en gran parte, cosa de "ahora", especialmente desde que el hombre ha empezado a cambiar los medios ambientes y a disponer las barreras a un ritmo acelerado en la nueva función que se ha descubierto de "agente geológico poderoso" (acerca de la cual hablamos en el cap. 2). En efecto, la presión masiva sobre el paisaje, incluida la eliminación de la vegetación natural, no sólo estimula la invasión por otras especies exóticas que se convierten en "mala hierba" (esto es, prosperan en lugares donde no se las "quiere"), sino que semejantes alteraciones masivas y rápidas pueden crear las condiciones para la evolución rápida de nuevas especies de maleza que estén inclusive mejor adaptadas al nuevo medio que las especies preexistentes (véase Baker, 1965). Uno de los ejemplos de selección natural rápida más generalmente citados es el que se ha dado en conocer como "melanismo industrial", esto es, el caso de la alevilla de los troncos de los árboles, de pigmento oscuro, que se ha desarrollado en áreas industriales de Inglaterra, donde la corteza de los árboles se ha oscurecido mucho a causa de la contaminación (que mata los líquenes que suelen conferir a la corteza un aspecto claro). Como puede verse en el cuadro 8-3, Kettlewell (1956) demostró experimentalmente que la alevilla oscura sobrevive mejor en maderas oscuras (y contaminadas), en tanto que la alevilla clara lo hace mejor en maderas naturales, probablemente porque la depredación por las aves es selectiva en relación con los individuos que carecen de color protector.

Este ejemplo nos conduce de modo natural al de la selección directa o intencionada por el hombre.

Cuadro 8-3

SUPERVIVENCIA DE ALEVILLAS PIGMENTADAS DE CLARO Y OSCURO LIBERADAS EN BOSQUES OSCUROS (LOS TRONCOS DE LOS ÁRBOLES OSCURECIDOS POR LA CONTAMINACIÓN INDUSTRIAL) Y BOSQUE CLAROS (LOS TRONCOS DE LOS ÁRBOLES CUBIERTOS POR LÍQUENES DE COLOR CLARO) RESPECTIVAMENTE \*

	<i>Bosques oscuros</i>		<i>Bosques claros</i>	
	<i>Alevillas oscuras</i>	<i>Alevillas claras</i>	<i>Alevillas oscuras</i>	<i>Alevillas claras</i>
Número liberado	154	64	473	406
Porcentaje recapturado (como medida de supervivencia)	53	25	6	12

\* Datos de Kettlewell, 1956.

### 5. LA SELECCION ARTIFICIAL: DOMESTICACION

#### Enunciado

La selección llevada a cabo por el hombre con el objeto de adaptar plantas y animales a sus necesidades se conoce como selección artificial. La domesticación de plantas y animales implica algo más que modificar la genética de una especie, porque es el caso que

por regla general se requieren adaptaciones recíprocas entre la especie domesticada y el domesticador (normalmente, el hombre), que conducen a una forma especial de mutualismo (véase sec. 19, cap. 7). La domesticación podrá acaso fracasar en su objetivo a largo plazo, a menos que la relación mutualista sea asimismo susceptible de adaptación al nivel del ecosistema o pueda ser adaptada de este modo mediante regulación deliberada.

Cuadro 8-4

AUMENTO EN EL RENDIMIENTO DE TRIGO DE INVIERNO EN LOS PAÍSES BAJOS MEDIANTE SELECCIÓN ARTIFICIAL DE VARIEDADES, CON RAZONES DE GRANO Y PAJA AUMENTADAS, PERO SIN AUMENTO EN LA PRODUCCIÓN DE MATERIA SECA TOTAL \*

<i>Variedad</i>	<i>Periodo</i>	<i>Rendimiento-kilogramos por hectárea</i>				<i>Razón grano/paja</i>
		<i>Total</i>	<i>Grano</i>	<i>Paja</i>		
Wilhelmina	1902-1932	12 600	6 426	6 174	0.51	
Juliana	1934-1947	12 430	6 836	5 594	0.55	
Staring	1948-1961	13 900	8 201	5 699	0.59	
Felix	1958-1961	12 830	7 698	5 132	0.60	
Heines VII	1953-1955	11 860	7 828	4 032	0.66	

\* Según Van Dablen, 1962.

#### Explicación y ejemplos

Por ser el hombre egoísta, cae en el error de creer que cuando domestica otro organismo mediante selección natural esté "sometiendo"

simplemente la naturaleza para conseguir su objetivo.

En realidad, la domesticación debe ser, por supuesto, una vía de doble circulación que produce cambios (ecológicos y sociales, sino

genéticos) tanto en el hombre como en el organismo domesticado. Así, por ejemplo, el hombre depende tanto de la planta del maíz como el maíz depende del hombre. La sociedad que depende del maíz desarrolla un tipo de cultura muy distinto de la que depende de la cría de ganado.

Es realmente cosa de saber, ¿quién se convierte en el esclavo de quién!

La misma pregunta puede ponerse en relación con el hombre y sus máquinas. Tal vez la relación entre el hombre y su tractor no sea demasiado distinta de la del hombre y su caballo de arar, excepto en cuanto a que el tractor requiere un mayor suministro de energía (combustible) y produce productos de desecho más tóxicos. Así, pues, la domesticación es realmente una forma especial de mutualismo; pudimos haberla discutido consecuentemente en el capítulo 7, pero la hemos puesto en éste, en forma un poco arbitraria, a causa de su relación particular con la especiación.

El cuadro 8-4 es un ejemplo de un tipo de selección artificial en los cultivos que forma parte de la base para la "revolución verde", enderezada a la alimentación de los millones que pasan hambre. Según ya se dijo en el capítulo 3 y en otros lugares, la selección con miras al rendimiento de la parte comestible de un cultivo no significa necesariamente un aumento de producción primaria. Por encima de cierto punto, en efecto, el rendimiento aumentado ha de implicar el sacrificio de alguna otra forma de empleo adaptable de energía; en este caso, el rendimiento aumentado de trigo en una serie de variedades artificialmente seleccionadas acompaña un descenso en el de "paja", que representa el equipo de mantenimiento autoprotector de la planta. Por consiguiente, las cepas altamente cultivadas son no sólo vulnerables a la enfermedad, sino que requieren una atención especial en la que las máquinas (lo mismo que sustancias químicas poderosas y contaminadoras) reemplazan en la granja a los hombres y los animales, implicando, en consecuencia, cambios profundos en la estructura social, económica y política de la sociedad humana. Estas y otras "repercusiones ecológicas" potencialmente y los medios para lograr evitarlas se consideran en el capítulo 15.

El punto está en que la selección artificial produce efectos profundos en ecosistemas enteros, a causa de los ajustes compensadores que se producen por selección natural.

El Dr. I. Lehr Brisbin \* tiene algunas ideas interesantes acerca de la domesticación de animales y ha preparado cuidadosamente los cuatro párrafos siguientes para su empleo en el presente texto:

La domesticación es un estado de relación existente entre dos poblaciones, en la que una de ellas (el domesticador) hace a la otra (domesticada) dos cosas: primero, la población domesticadora actúa para prevenir que la selección natural opere sobre el conjunto genético de la especie domesticada y, en segundo lugar, la población domesticadora impone algún régimen de selección artificial, que opera luego para condicionar la composición futura del conjunto genético de la población domesticada en ausencia de selección natural. Así, pues, podemos definir la *población silvestre* como aquella la composición futura de cuyo sistema genético está bajo el control directo de la acción recíproca natural entre la selección y la mutación en el sentido darwiniano, en tanto que la *población doméstica* es aquella la composición futura de cuyo sistema genético está bajo el control directo de algún régimen de selección artificial, que le es impuesto desde fuera por alguna otra población, y la *población feral* es aquella la composición futura de cuyo sistema genético estuvo en un tiempo bajo el control de algún régimen de selección artificial, pero está ahora bajo el control directo de la acción recíproca natural entre la selección y la mutación.

La acción recíproca de domesticación tiene dos tipos de componentes que, para fines de conveniencia, pueden designarse como los componentes de tipo "A" y de tipo "B". Los componentes de tipo "A" se refieren a los efectos de la población domesticadora sobre la población domesticada. Los más corrientes de estos efectos comprenden cambios de estructura o morfología de los individuos domesticados y se examinan en detalle en Zeuner (1963). Es interesante observar que, con excepción de una tendencia hacia la hipersexualidad, sabemos todavía muy poco acerca de los efectos funcionales del tipo "A".

Necesitamos estudiar asimismo los efectos del tipo "A" tanto al nivel de organización de la población como al nivel individual.

Los componentes de tipo "B" de la relación de domesticación son menos conocidos y se refieren a los efectos de la población domesticada sobre la población domesticadora. Así, pues, estos efectos, juntamente con los efectos del tipo "A", constituyen un mecanismo de control de retroalimentación de la regulación entre poblaciones, dentro de la relación de domesticación. Un excelente ejemplo de los efectos del tipo "B" al nivel de la población lo proporcionan Downs y Ekvall (1965), cuyo estudio sugiere que puede considerarse que el medio pro-

\* Instituto de Ecología, Universidad de Georgia.

porciona un patrón que, a través de varios mecanismos de control de retroalimentación, produce un patrón correspondiente en la estructura de las poblaciones domesticadas del área. En el estudio de Downs y Ekvall en el Tibet, las crías de animales domésticos mostraron un carácter básicamente tripartito en respuesta al patrón tripartito ambiental. Por ejemplo, las regiones de los picos de las montañas contenían poblaciones de yaks y caballos nómadas, en tanto que la vaca y el asno de la tierra baja eran las crías de las regiones de valle. Las regiones de transición, en cambio, se caracterizaban por formas híbridas como el dzo (yak  $\times$  vaca de tierra baja) y la mula (caballo nómada  $\times$  asno). Las poblaciones domesticadas producen un patrón correspondiente en las poblaciones domesticadoras, puesto que los tipos sociales humanos revelaron asimismo un carácter básico tripartito. Las regiones de los picos de las montañas estaban habitadas por los Drog-ba (nómadas) y las regiones del valle por los Rong-ba (campesinos). La zona de transición estaba habitada, a su vez, por un grupo intermedio de gente característica de dicha zona.

Cabe considerar que las poblaciones domesticadas operan como un mecanismo intermedio o de amortiguación interpuesto entre las poblaciones domesticadoras y el medio. En esta forma ponen a las poblaciones domesticadoras en condiciones de efectuar ajustes ecológicos más delicados y completos al régimen de las condiciones ambientales a las que deben hacer frente. En este sentido, el proceso de domesticación sirve para las poblaciones domesticadoras como instrumento para llevar a cabo ajustes ambientales, y esta concepción de la domesticación como instrumento arroja considerable luz ecológica sobre los estudios de los orígenes biológicos del proceso de domesticación en el hombre primitivo (Zevner, 1963). Lo mismo que en el caso de otros instrumentos, como el fuego, las armas y la ropa de vestir, la domesticación hubo de conferir ventajas selectivas considerables a los grupos que eran hábiles en su práctica. Sin embargo, esta ventaja selectiva sólo pudo haber ocurrido en condiciones ambientales que impedían a las poblaciones humanas primitivas obtener los beneficios conferidos por las poblaciones domesticadas por otros medios culturalmente más simples, como la caza, la pesca y la recolección de frutos. Es significativo, pues, que no parezcan haberse producido domesticaciones importantes entre las especies de animales contemporáneos del hombre primitivo en la sabana africana. En efecto, parece constituir una regla general la de que ninguna domesticación importante fue hecha jamás por el hombre primitivo en las regiones tropicales, donde un abastecimiento estable de alimento podía obtenerse cazando, pescando o recogiendo frutos. Fue ante todo en la región del Cercano Oriente y del Asia Central donde se iniciaron las relaciones de domesticación más importantes entre el hombre y las poblaciones de animales de presa, como las ove-

jas, el ganado, las cabras y los cerdos. La domesticación de estas especies tuvo lugar en medios que indudablemente imponían periodos de poca oportunidad de captura a los grupos que confiaban únicamente en la economía de la caza, en tanto que los grupos que practicaban la domesticación contaban indudablemente con un abastecimiento de alimento más estable y seguro.

En resumen, la domesticación es un tipo especial y muy importante de mutualismo que produce cambios profundos en el ecosistema, porque la relación afecta a un gran número de otras especies y procesos (ciclo de los alimentos, corriente de energía, estructura del suelo, etc.) que no intervienen directamente en la acción recíproca entre las poblaciones domesticadora y domesticada. En cuanto intento deliberado del hombre, la domesticación podrá fracasar en sus objetivos a largo plazo si las presiones de retroalimentación de la selección natural que han sido suprimidas por la selección artificial no se compensan con presiones artificiales deliberadas (es decir, inteligentes) de retroalimentación. Así, por ejemplo, el hombre y su vaca destruirán el medio mediante un pastoreo excesivo, a menos que la relación se regule en términos del ecosistema conjunto, de modo que sea verdaderamente mutualista (beneficiosa para ambos), más bien que de explotación. Por otra parte, algunos de los peores problemas del hombre han sido causados por plantas y animales domesticados que "escapan" nuevamente hacia el estado natural (esto es, que se hacen ferales) y se convierten en plagas importantes. La miopía del hombre bajo este aspecto es lo que Garrett Hardin (1968) llama la "tragedia de los comunes". Esto es, mientras un pasto (o cualquier otro recurso) se considera como ilimitado y a disposición común de todo el mundo sin restricciones, el uso excesivo se hace inevitable, según lo señala Hardin, puesto que el individuo obtiene una ventaja temporal acaparando (es decir, utilizando con exceso), y no es sino en algún momento ulterior que empieza a sufrir, en cuanto individuo, de las consecuencias de su mal uso. Si el hombre no impone la templanza, por así decir, en la función de las poderosas combinaciones entre él y el animal doméstico, entre él y la planta doméstica y entre él y la máquina, habrá de enfrentarse a la postre a las consecuencias de la selección natural que, con excesiva frecuencia, se traducen en el exterminio de la "especie desmedida".

## 6. LOS RELOJES BIOLÓGICOS

### Enunciado

Los organismos poseen un mecanismo fisiológico para medir el tiempo que se conoce como *reloj biológico*. La manifestación más corriente y tal vez más básica de este fenómeno es el *ritmo circadiano* (*circa* = alrededor; *dies* = día) o la capacidad de fijar y repetir funciones a intervalos de aproximadamente 24 horas, aun en ausencia de datos diurnos tan conspicuos como la luz. Otros acontecimientos periódicos se relacionan con las periodicidades lunares (que controlan las mareas, por ejemplo) y con los ciclos estacionales. El mecanismo del reloj biológico no se ha resuelto todavía, pero se proponen corrientemente dos teorías, a saber: 1) la hipótesis del reloj endógeno (esto es, el "reloj" es un dispositivo interno capaz de medir el tiempo sin datos ambientales, y 2) la hipótesis del reloj exterior (esto es, el reloj interno es regulado por señales externas del medio). Independientemente de cuál sea el mecanismo, la ventaja del reloj biológico es indiscutible, puesto que enlaza los ritmos ambiental y fisiológico y permite a los organismos anticipar las periodicidades diarias, estacionales y otras en materia de luz, temperatura, mareas, etc.

### Explicación

El acoplamiento de las periodicidades naturales y de la actividad de la comunidad se ha examinado ya en la sección 4, capítulo 5, y nuevamente en el capítulo 6, página 000. La adaptación, se recalcó, va más allá de la mera tolerancia de fluctuaciones ambientales y llega a la participación en la periodicidad como medio de coordinar y regular funciones vitales. En el capítulo 5 se examinó con cierto detalle, a título de ejemplo, la fotoperiodicidad. En esta sección, en cambio, centramos nuestra atención en las formas misteriosas (esto es, desconocidas) en que el individuo sintoniza sus ritmos con los del medio.

Diversas características del ritmo circadiano se ilustran en el diagrama de la figura 8-6. En su hábitat natural, un animal nocturno, como la ardilla voladora (*Glaucomys*) o el ratón de pata blanca (*Peromyscus*) permanece en su nido durante las horas de luz y es activo de noche. La actividad rítmica es exactamente de 24 horas de duración y está integrada

o "encerrada" en el ciclo diario de luz y oscuridad, originado por la rotación de la tierra sobre su eje. Si el animal es llevado al laboratorio y se lo pone bajo un régimen de oscuridad constante, el ritmo diario sigue, pero es posible que el comienzo de la actividad se vaya desplazando ligeramente cada día, indicando un periodo persistente o de "libre curso" un poco más corto o un poco más largo que las 24 horas. En la figura 8-6 se muestra que el periodo es, en oscuridad completa, de unos 20 minutos más largo que las 24 horas, de modo que, después de 20 días, el animal deja el nido para su ronda "nocturna" seis horas más tarde que al empezar el experimento. Al restablecerse el ciclo de luz y oscuridad, la actividad es entrenada nuevamente a conformarse al ciclo. Las fluctuaciones en materia de temperatura ejercen poco efecto sobre los ritmos circadianos. Los experimentos no pueden demostrar que el reloj es totalmente interno, puesto que no todos los datos ambientales resultan eliminados al poner al animal en condiciones constantes con respecto a factores principales como son la luz y la temperatura. En efecto, se insinúan sutiles fluctuaciones atmosféricas y geofísicas que el organismo podría eventualmente percibir.

Se han descubierto ritmos persistentes en una gran variedad de organismos, desde las algas al hombre. Inclusive una patata almacenada en un cajón mostrará acaso un aumento y una disminución de consumo de oxígeno tanto diarios como mensuales. Algunos organismos parecen poseer a la vez un reloj para el día solar y uno para el día lunar. Debe señalarse que muchos ritmos diurnos u otros no son persistentes en ausencia del cambio ambiental. La migración vertical del plancton tal como se representa en la figura 6-9, por ejemplo, es completamente extrínseca, en cuanto no tiene lugar en luz u oscuridad constantes.

Las dos teorías, tal como están esbozadas en el Enunciado, pueden aclararse en términos de una analogía con los relojes manufacturados por el hombre. En efecto, un reloj movido por un resorte y con un oscilador interno de rueda de balanza sería análogo al reloj biológico endógeno, en tanto que un reloj eléctrico regulado por pulsaciones de corriente alterna procedentes de un generador distante ejemplifica la hipótesis del reloj externo. Los partidarios de la teoría endógena (Pittendrigh, 1961; Hastings, 1969) sugieren que el reloj

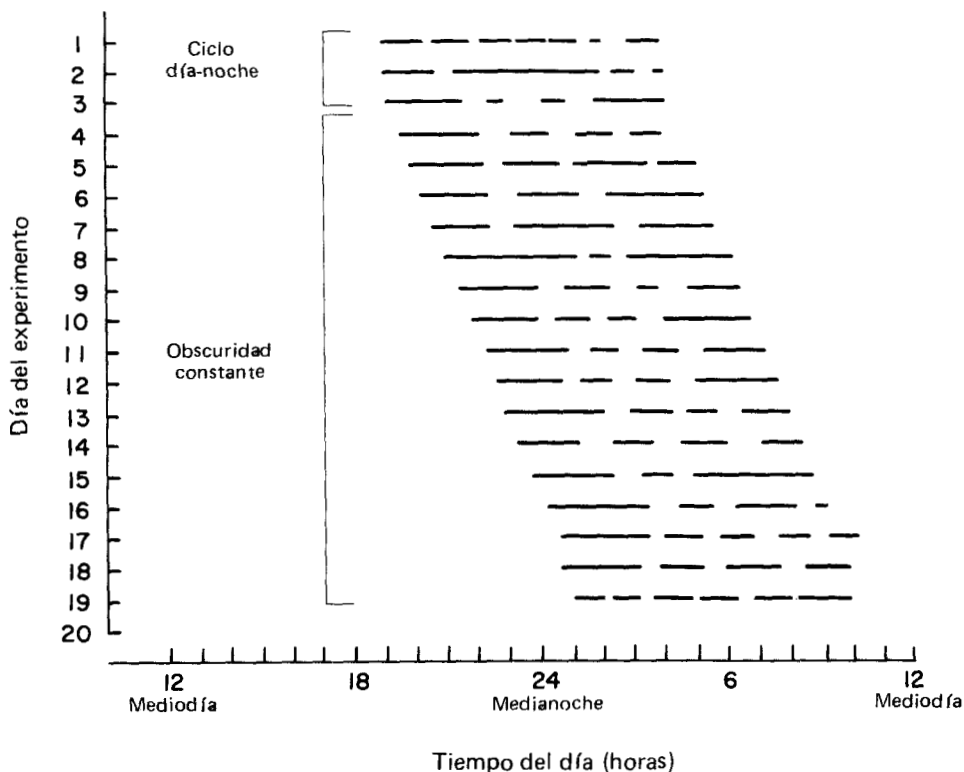


Fig. 8-6. Ritmo circadiano en una ardilla voladora. La actividad espontánea de desplazamiento (registrada mediante una rueda de ejercicio) bajo un ciclo luz-obscuridad regular se repite cada día al mismo tiempo, pero, en condiciones de obscuridad constante, el ritmo se revela como "de curso libre", por cuanto el periodo de actividad se desplaza, indicando que el periodo innato es de 24 horas aproximadamente, pero no exactamente (ligeramente superior a las 24 horas en este ejemplo). (Diagrama basado en datos de DeCoursey, 1961.)

básico podría ser una reacción bioquímica en la célula o, tal vez, en el sistema endocrino, pero es lo cierto que hasta el presente las pruebas sólo son indirectas. Pye (1969), por ejemplo, informa que la glicólisis en las células de la levadura pulsa en forma rítmica, pero ningún ritmo conocido en la levadura coincide, con todo con esta oscilación metabólica. Frank Brown (1969), partidario de la idea de un marcapaso exterior como reloj interno, ha observado que los organismos responden a fluctuaciones en el campo geomagnético de la tierra. Sugiere que las plantas y animales se sirven de sutiles fluctuaciones de éstas como "rejilla" de tiempo en la que codifican la información necesaria para regular sus ritmos fisiológicos. Los dos puntos de vista relativos a los relojes biológicos están totalmente expuestos en un pequeño libro bellamente ilustrado de Brown, Hastings y Palmer (1970). Otras revistas y simposios compren-

den: Cloudsley-Thompson (1961), Sweeney (1963), Harker (1964), Aschoff (1965) y Bunning (1967).

Cualesquiera que sean los mecanismos, es el caso que el reloj biológico innato (esto es, heredado y no aprendido a partir de la experiencia) no sólo acopla ritmos externos e internos, sino que permite asimismo al individuo anticipar cambios. Así, por ejemplo, cuando el ratón nocturno deja su nido, está totalmente atento a las vicisitudes del medio, porque sus sistemas fisiológicos le han ordenado ya moverse.

El viaje aéreo y la exploración del espacio han hecho que el hombre se percate del hecho de que también él tiene ritmos circadianos. En efecto, el volar rápidamente de una zona distante a otra resulta fatigoso para la mayoría de la gente; se requerirán acaso varios días antes de que los ritmos fisiológicos de sueño, digestión, etc., estén coordinados con el ciclo

de día y noche local. Es claro que los patrones de actividad de 24 horas deberán mantenerse en el viaje espacial y que serán necesarios mecanismos especiales de regulación para los viajes largos en el espacio.

## 7. PATRONES DE CONDUCTA BASICOS

### Enunciado

En su sentido más amplio, la conducta es la actividad manifiesta que un organismo emprende para adaptarse a las circunstancias ambientales, con objeto de asegurar su supervivencia. Es asimismo un medio importante gracias al cual los individuos se integran en sociedades y comunidades organizadas y reguladas. La conducta puede considerarse como un complejo de seis componentes que varían en importancia según la clase de organización, a saber: 1) tropismos, 2) taxis, 3) reflejos, 4) instintos, 5) aprendizaje, y 6) razonamiento. El término de tropismo está restringido ahora generalmente a movimientos dirigidos u orientaciones en organismos como son las plantas, que carecen de sistemas nerviosos, en tanto que los otros cinco componentes enumerados en un orden más o menos evolutivo (véase también fig. 8-7) están asociados a animales que poseen sistemas nerviosos y sensorios complejos. Inicialmente, los etólogos (etología, de la palabra "*ethos*", que significa costumbre) solían efectuar una distinción nítida entre conducta "innata" (los componentes de 1 a 4, en la relación de arriba) y conducta "adquirida" (los componentes 5 y 6), pero está comprobado ahora que la conducta aprendida está montada sobre patrones de reflejos, instintos y otros patrones de conducta heredada, incluidos los ritmos circadianos y otros ritmos fisiológicos que se examinaron en la sección anterior.

### Explicación y ejemplos

En el capítulo 7 y en las secciones precedentes de este capítulo, el papel importante de la conducta se puso de relieve en el examen de la regulación de la población, selección del hábitat, territorialidad, agregación, acciones recíprocas entre depredador y presa, competición, diferenciación de nichos, selección natural y de todos los demás aspectos de la ecología de la población. Véanse más detalles al respecto en el pequeño libro de Klopfer, *Beha-*

*vioral Aspects of Ecology* (1962) cuya lectura se recomienda. A continuación de las obras muy leídas de Murchison (1935), Allee (1938), Lorenz (1935 y 1952) y Tinbergen (1951 y 1953), el estudio de la conducta o etología se ha convertido en una importante ciencia interdisciplinaria que trata, más o menos, de enlazar la fisiología, la ecología y la psicología. Al principio, los psicólogos, que estudian la conducta del hombre, y los zoólogos, que estudian la conducta de los animales, eran dos polos aparte en materia de la conducta "innata" frente a la conducta "aprendida", pero, al igual que en tantos otros aspectos de la biología, se ha hecho claro para todo el mundo que el hombre es una parte de la naturaleza, y no una parte proveniente de la naturaleza. La integración así resultante está produciendo muchos libros de texto grandes (por ejemplo, Scott, 1958; Ektin, 1964; Marler y Hamilton, 1966), muchos libros de texto pequeños (por ejemplo, Thorpe, 1963; Dethier y Stellar, 1964; Davis, 1966; van der Kloot, 1968), resúmenes (véase Klopfer y Hailman, 1967), y libros populares (por ejemplo, Lorenz, 1966; Morris, 1967), sin mencionar los volúmenes de simposios, que son demasiado numerosos para citarlos. Lo mismo que en otras ciencias en desarrollo, a una fase descriptiva sucede una fase experimental y teórica que trata de descubrir los mecanismos y las funciones básicas. En cuanto seres humanos tenemos, para estudiar la conducta, dos motivaciones principales (para servirnos de un término behavioral), esto es: 1) encontrar las raíces neurológicas, hormonales y genéticas de la conducta compleja y a menudo demasiado agresiva del hombre, y 2) comprender cómo el organismo individual se adapta al medio y, especialmente, cómo las acciones recíprocas entre organismos (cooperación, mutualismo, domesticación, etc.) conducen a organización social. El primero de estos dos aspectos va más allá del objeto de este libro, y el espacio otorgado a la conducta sólo nos permitirá destacar muy brevemente en las dos secciones próximas, unos pocos conceptos básicos relativos al segundo.

Como puede verse en la figura 8-7, los seis componentes de la conducta pueden considerarse en una especie de sucesión evolutiva; obsérvese, sin embargo, que inclusive en los vertebrados superiores y el hombre, los componentes primitivos (instintos, reflejos) siguen desempeñando un papel en decidir cómo

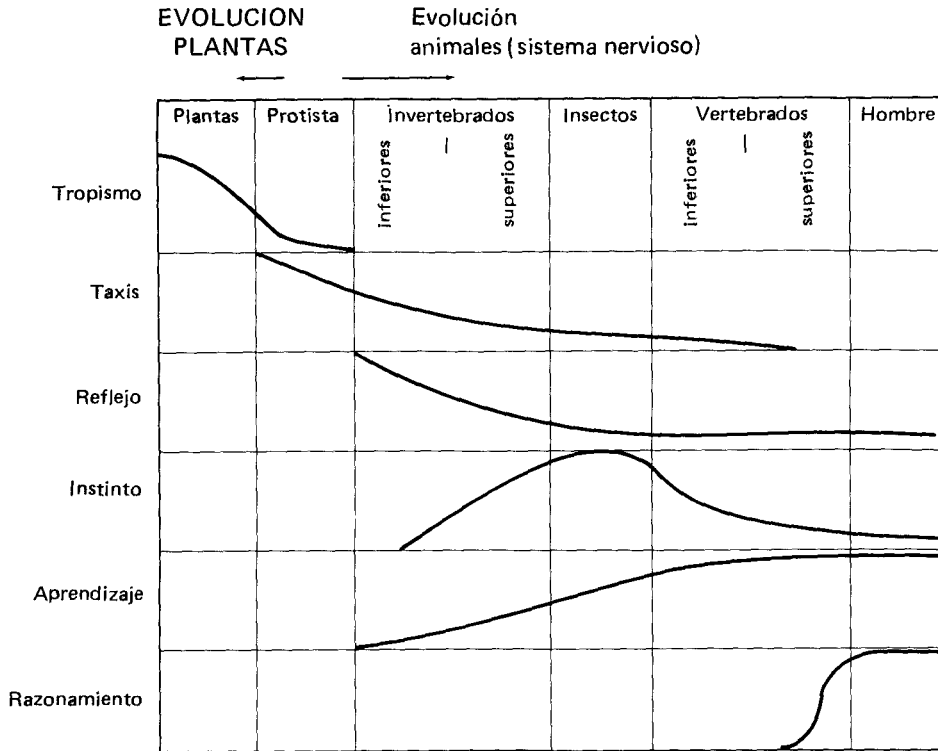


FIG. 8-7. Representación esquemática de la importancia relativa de seis componentes de la conducta en filogenia. (Modificada de Dethier y Stellar, 1964.)

actúan los individuos, un papel más importante, acaso, de lo que el egoísta del hombre está dispuesto a admitir. Los tropismos (tropos = vuelta o cambio) son movimientos y orientaciones dirigidos que se observan en las plantas, como el volverse el girasol hacia el sol (fototropismo), la orientación vertical de las hojas de los árboles en un día cálido soleado (heliotropismo), o el crecimiento de las raíces hacia abajo (geotropismo). Puesto que esta conducta adaptativa tiene lugar en ausencia de sistemas nerviosos, suele afectar más bien una parte del organismo que el organismo entero, y son las hormonas las que proporcionan el mecanismo principal de coordinación. Vimos ya que simples respuestas de crecimiento (véase pág. 216) o la secreción de antibióticos (véase pág. 227), pueden ser tan eficaces en términos de adaptación y supervivencia, para la planta, como lo es la conducta más compleja para el animal.

El término "taxis" (= arreglo) se utiliza actualmente de modo general para referirse a movimientos de respuesta a estímulos, de observación tan frecuente en los animales inferiores (fig. 8-7). Fraenkel y Gunn (1940) en su resumen precursor de estas conductas básicas distinguieron entre: 1) reacciones no dirigidas, como la evitación general de un medio desfavorable (que ellos llamaron "kineses"), 2) reacciones dirigidas (taxis, en sentido estricto), con orientación directamente hacia el estímulo o alejamiento con respecto a él (la falena que vuela hacia la luz), y 3) orientaciones transversas o movimiento en algún ángulo con respecto a la dirección del estímulo, tal como el orientarse por el compás de la luz y encontrar la dirección, bien conocidos, en las abejas (véase von Frisch, 1955). No puede trazarse divisoria fija y estricta alguna entre taxis y reflejos, pero, por regla general, se considera que los reflejos son respuesta a estímulos de



determinados órganos o partes del cuerpo; la experiencia puede modificar a ambos. El reflejo condicionado, bien conocido, es un principio de conducta "aprendida". Considerado en un tiempo que era propio exclusivamente de los animales superiores, hoy parece que los gusanos y aun tal vez los protozoos pueden ser objeto de "condicionamiento".

La conducta alimenticia de la hidra, simple celentéreo al que falta un sistema nervioso central, ilustra que los tropismos de tipo vegetal y las respuestas dirigidas están condicionados por medio de una hormona producida fuera del cuerpo de aquélla (esto es, de una "hormona ambiental", véase cap. 2, pág. 32).

Tal como ha sido descrito por Lenhoff (1968), cuando un organismo de presa es tocado y penetrado por las células punzantes de uno de los tentáculos, una substancia llamada glutatona reducida es emitida por la presa, lo que produce una coordinación rápida y vigorosa de todos los tentáculos, que mueven entonces la presa hacia la boca, de ubicación central. Los experimentos han demostrado que la glutatona constituye un *liberador* muy específico en relación con la conducta alimenticia.

La conducta instintiva, que explica una parte tan importante de lo que hacen los insectos y los vertebrados inferiores, consiste en sucesiones codificadas de conducta estereotipada, como las actividades sucesivas de la nidificación, de la busca del alimento, del cortejo, del apareamiento, de la puesta de los huevos y la protección de las crías, que comprenden el ciclo reproductivo de una avispa o un ave. Finalmente, la conducta aprendida y la razonada aumentan en importancia casi en proporción directa con el agrandamiento del cerebro y, especialmente, de la corteza cerebral. Únicamente en los primates superiores y en el hombre se convierte el razonamiento, que comprende la solución de problemas y la formulación de conceptos, en un componente principal de la conducta.

Para ilustrar cómo las conductas innata y adquirida se funden una en otra podemos citar el caso bien conocido del *imprinting*, tal como fue descrito inicialmente por Lorenz (1935 y 1937). Los patos y las ocas recién empollados tienen la tendencia innata de seguir a un progenitor, pero han de "aprender" a reconocer a éste por asociación. Si una persona o inclusive un objeto inanimado en movimiento substituye al progenitor natural durante las primeras semanas de vida, la imagen del sustituto queda grabada ("*imprinted*") a tal grado, que

el animal seguirá luego a éste con preferencia al progenitor verdadero. También el canto parece ser en muchas aves una combinación de conducta innata y conducta asociada.

La espectacular querencia de las aves y los peces es un tipo instintivo de conducta que, no obstante, implica probablemente uno o más componentes condicionados o aprendidos. El salmón, por ejemplo, es capaz de descubrir la corriente nativa por el "olor" o el "sabor" del agua, que quedaron codificados en su memoria durante los primeros tiempos de su vida en las fuentes de aquélla (véase Hasler, 1965). Al parecer, toda vertiente de agua envía a la corriente un componente orgánico ligeramente diferente (no identificado al presente todavía) que el sensorio de los peces logra descubrir aun después que la química de la corriente haya sido considerablemente alterada por la contaminación producida por el hombre.

## 8. LAS CONDUCTAS REGULADORA Y COMPENSADORA

### Enunciado

Los organismos regulan su ambiente interno y su microambiente externo tanto por medios behaviorales como fisiológicos. Por consiguiente, la conducta es un componente importante de compensación de factor y desarrollo ecológico; estos conceptos se describieron en la sección 2, capítulo 5.

### Explicación y ejemplos

Según acabamos de ver, las respuestas behaviorales son una parte importante de la adaptación de un organismo a su medio. En muchos casos, la selección o creación de un medio óptimo se logra tanto por medios behaviorales como por regulación fisiológica interna. Por ejemplo, las aves y los mamíferos son las únicas clases de organismos que regulan la temperatura de su cuerpo por medios internos; de aquí que a estos animales se los llame *homeotermos* o *endotermos*. Sin embargo, otros animales (esto es, *poikilotermos* o *exotermos*) controlan a menudo su temperatura, en forma casi tan eficaz como aquéllos, por regulación behavioral. Bogert (1949) fue de los primeros en mostrar que la temperatura de los reptiles permanece a menudo relativamente constante, porque los animales entran y salen de sus madrigueras de tal modo que su temperatura interna es mantenida dentro de un margen óptimo relativamente estable. A medida que

las técnicas de "sensibilidad a distancia" se van perfeccionando, pueden implantarse en los tejidos minúsculos transmisores de radios sensibles a la temperatura y controlar así de modo constante la temperatura de los animales en su hábitat normal. Semejantes estudios están revelando que los llamados animales de "sangre fría" presentan una conducta notable de termorregulación. En un estudio (McGinnis y Dickson, 1967), el lagarto del desierto *Dipsosaurus* mantuvo una temperatura entre 31° y 39°C, pese a que el margen fuera, en el medio, del doble. En otro estudio de laboratorio, otra clase de lagarto (*Tiliqua*) pudo mantener su temperatura entre 30° y 37°C moviéndose de uno a otro entre medios que tenían temperaturas que iban de 15° a 45°C (Hammil y col., 1967).

## 9. LA CONDUCTA SOCIAL

### Enunciado

Una red de comunicación, alguna forma de jerarquía de dominio, aprendizaje y un equilibrio entre conductas contradictorias (competición frente a cooperación, agresión frente a pasividad, agregación frente a aislamiento, etc.), tales son los elementos necesarios para la organización social, ya sea ésta monoespecífica (que comprende individuos de una sola especie) o poliespecífica (que comprende a individuos de varias especies).

### Explicación

En las organizaciones sociales bien definidas de animales superiores se pone de manifiesto alguna forma de jerarquía social en la que uno o más individuos son dominantes o jefes. Semejante organización puede ser perfectamente rígida, como en el conocido "orden de picoteo" de los pollos (o en una unidad de familia humana o una organización militar), o más flexible, con la jefatura pasando de un individuo a otro (como en la sociedad humana no militar en general); véase en Allee y col. (1949) un resumen de las jerarquías sociales. Una vez esta jerarquía establecida y reconocida por todos los individuos, la energía que podría desperdiciarse en conflictos sociales puede dedicarse a la función colectiva del grupo. Por supuesto, alguna forma de comunicación audiovisual es necesaria. Smith (1969) ha analizado la vocalización y la exhibición de las aves y los mamíferos silvestres y ha llegado a la

### Cuadro 8-5

#### LOS MENSAJES BÁSICOS DE LA COMUNICACIÓN DE VERTEBRADOS EN TÉRMINOS DE "INFORMACIÓN TRANSMITIDA" POR EXHIBICIONES Y VOCALIZACIÓN \*

---



---

Identificación: especie, sexo, etc.
Probabilidad: inseguridad en cuanto a la acción (¿atacar o huir?).
Conjunto general: conservación, forraje, componerse, descansar.
Locomoción: dada al principio y al final de la locomoción.
Ataque.
Huida.
Subgrupo no agonístico: expresa ansiedad.
Asociación: asociación social estrecha, pero sin contacto físico.
Subgrupo limitado por vínculos: entre compañeros, padres e hijos.
Juego.
Copulación.
Frustración: acciones substitutivas, etc.

---

\* Compilado de W. John Smith, 1969.

conclusión que toda la enorme diversidad puede reducirse a 12 "mensajes", tales como se enumeran en el cuadro 8-5. Obsérvese que la mayor parte de la comunicación contenida en dichos mensajes tenía que ver con la coordinación de las actividades de los individuos y, por consiguiente, con la organización social. El aspecto menos comprendido de la conducta social se refiere a la solución de conflictos entre impulsos básicos contradictorios. Así, por ejemplo, la necesidad de aislarse (esto es, la necesidad de "intimidad") está en conflicto con la necesidad de agrupación. Ya vimos las ventajas selectivas de cada una de ellas en el capítulo precedente (secs. 14 y 15). La conducta agresiva ahorra energía en algunas ocasiones y la desperdicia en otras; según se está poniendo cada vez más de manifiesto, dolorosamente en la sociedad humana, aquello que desde siempre se ha considerado como "bueno" para el individuo no es siempre "bueno" para el grupo. Los efectos del amontonamiento sobre la conducta son especialmente importantes y especialmente significativos para el hombre en el momento presente de su historia. Los cambios notables de conducta que acompañan los cambios en densidad de los animales "cíclicos" ya se examinó en la sección 9 del capítulo 7. En la sociedad humana, el amontonamiento parece tanto aumentar como disminuir en agre-

sividad. Tal vez los "militantes" y los "jipis" representen la reacción opuesta al amontonamiento urbano. El ecologista suele creer que el hombre debería mantener y desarrollar un territorialismo agresivo que impida el uso excesivo y la destrucción de su medio. Por otra parte, muchos sociólogos consideran que el individuo debería hacerse (o se hará) cada vez más pasivo y debería tolerar el amontonamiento en los centros urbanos del mismo modo

que los animales domésticos densamente apretados se toleran unos a otros en un grupo de pienso. No podemos esperar tratar adecuadamente semejante tema en tan poco espacio. Recomendáramos, por nuestra parte, que cada estudiante leyera los dos siguientes ensayos y reflexionara a su respecto, a saber: 1) Tinbergen (1968), "*On War and Peace in Animals and Man*", y 2) Calhoun (1962), "*Population Density and Social Pathology*".

## Capítulo 9

# Desarrollo y evolución del ecosistema

### 1. LA ESTRATEGIA DEL DESARROLLO DEL ECOSISTEMA \*

#### Enunciado

El *desarrollo del ecosistema*, o lo que se conoce con mayor frecuencia como *sucesión ecológica*, puede definirse en términos de los tres parámetros siguientes: 1) Es un proceso ordenado de desarrollo de la comunidad, que comprende cambios en la estructura de la especie y en los procesos de aquélla, con el tiempo; es razonablemente orientado y, por consiguiente, predecible. 2) Resulta de la modificación del medio físico por la comunidad, esto es: la sucesión está controlada por la comunidad, pese a que el medio físico condicione el tipo y la velocidad del cambio y ponga a menudo límites a la posibilidad del desarrollo. 3) Culmina en un ecosistema estabilizado en el que se mantienen, por unidad de corriente de energía disponible, un grado máximo de biomasa (o de alto contenido de información) y de función simbiótica entre organismos. La

sucesión conjunta de comunidades que se substituyen una a otra en un área determinada se designa como *sere*; en tanto que las comunidades relativamente transitorias se designan diversamente como *etapas serales*, *etapas de desarrollo* o *etapas de exploración*, y el sistema estabilizado final se designa como *clímax*. La substitución de las especies en el sere tiene lugar porque las poblaciones tienden a modificar el medio físico, creando condiciones favorables para otras poblaciones, hasta tanto que se haya logrado un equilibrio entre las bióticas y las abióticas.

En resumen, la palabra "estrategia" de sucesión como un proceso a breve plazo es básicamente lo mismo que la "estrategia" del desarrollo evolutivo a largo plazo de la biosfera, esto es, el control aumentado del medio físico, o la homeostasis con éste, en el sentido de la consecución del grado máximo de protección contra sus perturbaciones. El desarrollo de los ecosistemas tiene muchos paralelos en la biología de la evolución de organismos, y también en el desarrollo de la sociedad humana.

\* Esta sección y también la sección 3 están adaptadas del artículo "*The Strategy of the Ecosystem Development*", del autor, publicado por primera vez en *Science*. vol. 164, pp. 262-270, 18 de abril de 1969.

#### Explicación

Los estudios descriptivos de la sucesión en dunas de arena, praderas, bosques, litorales

Cuadro 9-1

MODELO TABULAR DE SUCESIÓN ECOLÓGICA: TENDENCIAS QUE CABE ESPERAR EN EL DESARROLLO DE ECOSISTEMAS \*

<i>Atributos del ecosistema</i>	<i>Etapas de desarrollo</i>	<i>Etapas maduras</i>
<u><i>Energía de la comunidad</i></u>		
1. Producción bruta/respiración de la comunidad (razón P/R)	Mayor o menor que 1	Se aproxima a 1
2. Producción bruta/biomasa del plantel permanente (razón P/B)	Alta	Baja
3. Biomasa soportada/unidad de corriente de energía (razón B/E)	Baja	Alta
4. Producción neta de la comunidad (rendimiento)	Alta	Baja
5. Cadenas de alimentos	Lineales, predominantemente de pasto	Tipo tejido, predominantemente de detritus
<u><i>Estructura de la comunidad</i></u>		
6. Materia orgánica total	Pequeña	Grande
7. Elementos nutritivos inorgánicos	Extrabióticos	Intrabióticos
8. Diversidad de especies —componente de variedad	Baja	Alta
9. Diversidad de especies —componente de equitabilidad	Baja	Alta
10. Diversidad bioquímica	Baja	Alta
11. Estratificación y heterogeneidad espacial (diversidad de patrón)	Poco organizada	Bien organizada
<u><i>Historia biológica</i></u>		
12. Especialización de nicho	Amplia	Angosta
13. Tamaño de los organismos	Pequeño	Grande
14. Ciclos biológicos	Breves, simples	Largos, complejos
<u><i>Ciclo alimenticio</i></u>		
15. Ciclos minerales	Abiertos	Cerrados
16. Intensidad de intercambio de elementos nutritivos entre los organismos y el medio	Rápido	Lento
17. Papel del detritus en la regeneración de los elementos nutritivos	Sin importancia	Importante
<u><i>Presión de selección</i></u>		
18. Forma de crecimiento	Para crecimiento rápido ("selección r")	Para control de retroalimentación ("selección K")
19. Producción	Cantidad	Calidad
<u><i>Homeostasia conjunta</i></u>		
20. Simbiosis interna	No desarrollada	Desarrollada
21. Conservación de elementos nutritivos	Mala	Buena
22. Estabilidad (resistencia a perturbaciones externas)	Mala	Buena
23. Entropía	Alta	Baja
24. Información	Baja	Alta

\* De E. P. Odum, en *Science*, 164:262-270, del 18 de abril de 1969. Copyright de 1969, de la *American Association for the Advancement of Science*.

marinos y otros lugares, y consideraciones funcionales más recientes han conducido a la teoría básica contenida en la definición que acabamos de dar. H. T. Odum y Pinkerton (1955) fueron los primeros, basándose en la "ley de la energía máxima en los sistemas biológicos", de Lotka (1925), en señalar que la sucesión implica un desplazamiento fundamental en las corrientes de energía a medida que la energía en aumento es relegada al mantenimiento. Margalef (1963, 1968) ha documentado recientemente esta base bioenergética en relación con la sucesión y ha extendido el concepto.

Los cambios que tienen lugar en las principales características de estructura y funcionales del ecosistema en desarrollo se relacionan en el cuadro 9-1. Veinticuatro atributos de los sistemas ecológicos se agrupan, para fines de conveniencia, bajo seis conceptos. Se destacan las tendencias comparando las situaciones en los desarrollos temprano y tardío. El grado de cambio absoluto, el ritmo del cambio y el tiempo requerido para llegar a una situación estable variarán acaso no sólo con las situaciones de clima y fisiográficas, sino también según los diversos atributos del ecosistema en el mis-

mo medio físico. Allí donde se dispone de buenos datos, las curvas de la velocidad de cambio suelen ser convexas, teniendo lugar los cambios más rápidos al principio, pero pueden darse también, con todo, tipos de cambio bimodales o cíclicos.

**Bioenergética del desarrollo del ecosistema**

Los atributos de 1 a 5 del cuadro 9-1 representan la bioenergía del ecosistema. En las primeras etapas de la sucesión ecológica, o en la "naturaleza joven", por así decir, la intensidad de producción primaria o fotosíntesis (P) total (bruta) excede de la intensidad de la respiración (R) de la comunidad, de modo que la razón P/R es mayor que la unidad. En el caso especial de contaminación orgánica, la razón P/R es, en forma característica, inferior a la unidad. Se utiliza a menudo el término de *sucesión heterotrófica* para indicar una sucesión de desarrollo en la que R es mayor que P al principio, en contraste con la *sucesión autotrófica*, en la que la proporción es invertida en las etapas tempranas. Sin embargo, la teoría es la de que P/R se aproxima a la unidad a

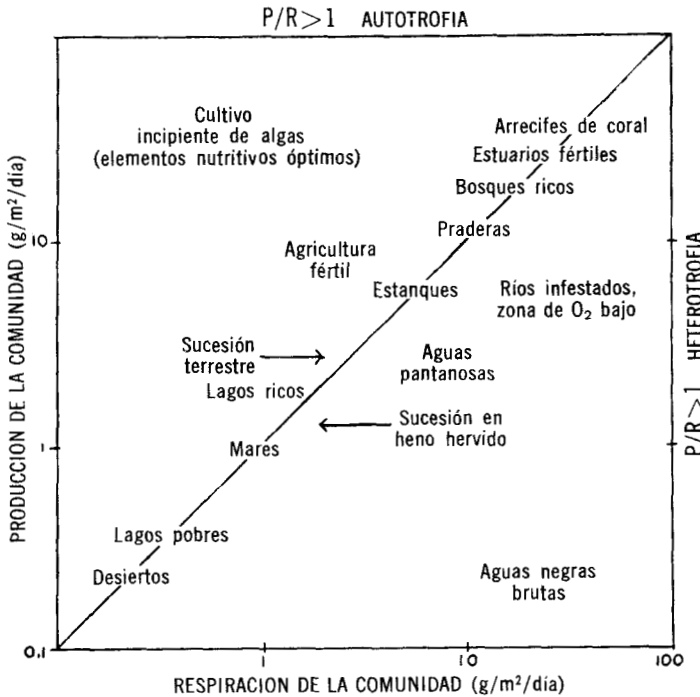


FIG. 9-1. Posición de diversos tipos de comunidad en una clasificación basada en el metabolismo de la comunidad. La producción bruta (P) excede de la respiración de la comunidad (R) del lado izquierdo de la diagonal (P/R mayor que 1 = autotrofia), en tanto que la situación inversa tiene lugar a la derecha (P/R menor que 1 = heterotrofia). Estas últimas comunidades importan materia orgánica o viven del almacenamiento o de la acumulación anteriores. Las direcciones de las sucesiones autotrófica y heterotrófica las señalan las flechas. En el promedio de un año, las comunidades a lo largo de la diagonal suelen consumir aproximadamente lo que producen, y pueden considerarse como climaxes metabólicos. (Copiado de H. T. Odum, 1956.)

medida que se opera la sucesión. En otros términos, la energía fijada propende a ser equilibrada por el costo de la energía de conservación (esto es, la respiración de la comunidad total) en el ecosistema maduro o de "clímax". Por consiguiente, la razón P/R debiera ser un índice funcional excelente de la madurez relativa del sistema. Las relaciones P/R de cierto número de ecosistemas conocidos se exponen gráficamente en la figura 9-1, en la que se indican asimismo las direcciones de las sucesiones autotrófica y heterotrófica respectivamente.

Mientras P permanece superior a R, se acumularán, en el sistema, materia orgánica y biomasa (B) (cuadro 9-1, número 6), con el resultado de que la razón P/B tenderá a disminuir o, inversamente, las razones B/P o B/E (en donde  $E = P + R$ ) tenderán a aumentar (cuadro 9-1, números 2 y 3). Recuérdese que las relaciones matemáticas recíprocas de estas razones se examinaron en el capítulo 3 en términos de funciones termodinámicas de orden (página 38). Así, pues, en teoría, la cantidad de la biomasa de plantel permanece sustentada por la corriente de energía disponible (E) aumenta hasta un grado máximo en las etapas maduras o de clímax (cuadro 9-1, número 3).

Como consecuencia, la producción neta de la comunidad, o rendimiento en un ciclo anual, es grande en la naturaleza joven y pequeña o nula en la naturaleza madura (cuadro 9-1, número 4).

#### Comparación de las sucesiones en un microcosmo de laboratorio y en un bosque

Podemos observar fácilmente los cambios bioenergéticos iniciando sucesión en microsistemas experimentales de laboratorio derivados de los sistemas naturales, tal como se describen en el capítulo 2 (pág. 21 y la figura 2-7, A). En la figura 9-2, el tipo general de una sucesión autotrófica de 100 días en un microcosmo basado en datos de Cooke (1967) se compara con un modelo hipotético de la sucesión de 100 años de un bosque, tal como la presentan Kira y Shidei (1967).

Durante los primeros 40 a 60 días de un experimento típico de microcosmo, la producción diurna neta (P) es superior a la respiración nocturna (R), de modo que la biomasa (B) se acumula en el sistema. Después de una "floración" temprana a los 30 días aproximada-

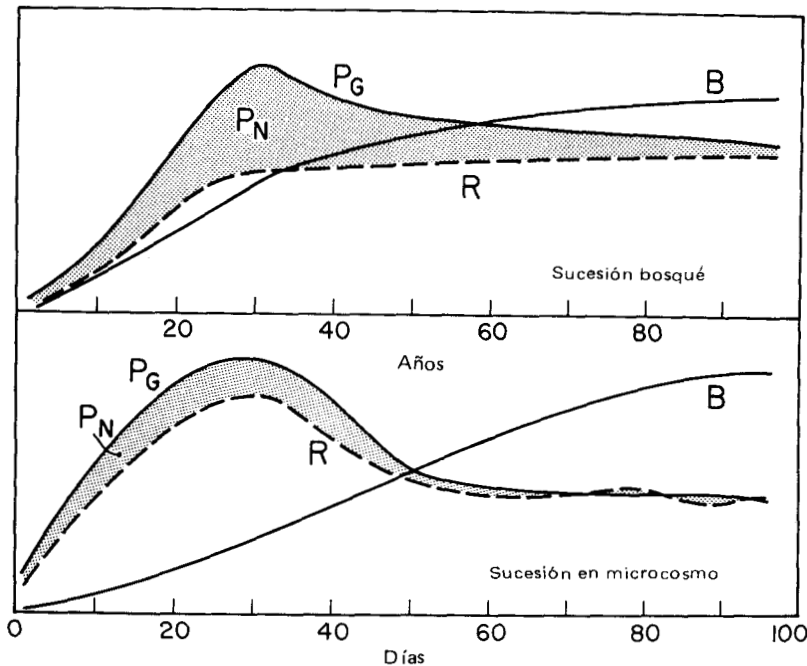


FIG. 9-2. Comparación de la energía del desarrollo del ecosistema en un bosque (copiado de Kira y Shidei, 1967) y un microcosmo de laboratorio (copiado de Cooke, 1967).  $P_G$ , producción bruta;  $P_N$ , producción neta; R, respiración total de la comunidad; B, biomasa total.

mente, las dos intensidades disminuyen y se hacen aproximadamente iguales de los 60 a los 80 días. La razón B/P aumenta, en términos de gramos de carbono sustentados por gramo de la producción diaria de carbono, de menos de 20 a más de 100 al alcanzarse la situación estable. En el clímax los metabolismos autotrófico y heterotrófico no sólo están equilibrados, sino que una gran estructura orgánica es sustentada por pequeñas intensidades diarias de producción y respiración.

Aunque la proyección directa del pequeño microecosistema de laboratorio a la naturaleza abierta pueda no ser totalmente válido, hay pruebas, con todo, de que las mismas tendencias básicas que se observan en aquél son características de la sucesión terrestre y en grandes extensiones de agua. También las sucesiones estacionales siguen a menudo el mismo modelo, esto es: una floración estacional temprana, caracterizada por el desarrollo rápido de unas pocas especies dominantes, seguida por el desarrollo, más adelante en la estación, de razones B/P altas; diversidad aumentada, y una situación relativamente estable, aunque temporalmente, en términos de P y R (Margalef, 1963). Es posible que los sistemas abiertos no experimenten un descenso, al alcanzar la madurez, de productividad total o bruta como es el caso de los microcosmos limitados en cuanto al espacio, pero el tipo general del cambio bioenergético parece, con todo, imitar la naturaleza bastante bien.

Según se ha subrayado ya, el cuadro 9-1 se refiere a cambios provocados por *procesos biológicos en el seno del ecosistema en cuestión*. Por supuesto, materiales o energía importados o fuerzas geológicas operando sobre el sistema podrán invertir las tendencias expuestas en el cuadro 9-1. Por ejemplo, la eutroficación de un lago, ya sea natural o cultural, tiene lugar cuando son introducidos en el lago elementos nutritivos de fuera, esto es, de la vertiente. Esto equivale a añadir elementos nutritivos al microecosistema de laboratorio o a fertilizar un campo: el sistema es reconducido, en términos de sucesión, a un estado más joven o de "floración". Estudios recientes sobre sedimentos de lagos (Mackereth, 1965; Cowgill y Hutchinson, 1964, y Harrison, 1962) han indicado lo mismo que las consideraciones teóricas, que los lagos pueden progresar y de hecho progresan hacia un estado más oligotrófico cuando el suministro de elementos nutritivos de la vertiente se hace más lento o se interrumpe.

Así, pues, hay esperanzas de que la perturbadora eutroficación cultural de nuestras aguas pueda invertirse, si puede reducirse considerablemente la aportación de elementos nutritivos desde la vertiente. Un ejemplo de esto nos lo proporciona la "recuperación" del Lago Washington en Seattle (véase pág. 439). Más que nada, sin embargo, esta situación recalca nuevamente que si queremos atacar con éxito nuestros problemas de contaminación de las aguas recuérdese pág. 16, debemos considerar como unidad de ecosistema la cuenca entera de desagüe o de captación, y no sólo el lago o el río mismos.

Con objeto de evitar confusión en estas cuestiones importantes, conviene distinguir entre *procesos autogénicos* (esto es, procesos bióticos en el seno del sistema) y *procesos alogénicos* (como p. ej. fuerzas geoquímicas actuando desde fuera). Así, por ejemplo, el cuadro 9-1 describe solamente la *sucesión autogénica*. Consideraremos la *sucesión alogénica* más adelante, pero podemos señalar ya desde ahora que los pequeños lagos u otros sistemas que son transitorios en el sentido geológico presentan a menudo tendencias que son opuestas a las del cuadro 9-1, porque el *efecto de los procesos alogénicos excede del de los procesos autogénicos*. Podrá ocurrir que semejantes ecosistemas no sólo no se estabilicen, sino que lleguen inclusive a extinguirse. Tal es el destino final de los lagos creados por el hombre, sujetos a la erosión provocada por éste (!) (Véase, por ejemplo, fig. 15-6, K, pág. 430.)

#### Cadenas de alimentos y tejidos de alimentos

A medida que el ecosistema se va desarrollando cabe esperar cambios sutiles en el modelo de red de las cadenas de alimentos. La forma en que los organismos están enlazados unos con otros a través del alimento suele ser muy simple y lineal en las etapas muy tempranas de sucesión. Por otra parte, la utilización heterotrófica de la producción neta tiende a producirse de modo predominante por la vía de las cadenas de alimento de pasto —esto es, de las sucesiones de planta, herbívoro y carnívoro. En contraste con esto, las cadenas de alimentos se convierten en tejidos complejos en las etapas maduras, con el grueso de la corriente de energía biológica siguiendo vías de detritus (cuadro 9-1, número 5), según ya se expuso en detalle en el capítulo 3. El tiempo que transcurre en

una sucesión ininterrumpida permite asociaciones y adaptaciones recíprocas cada vez más íntimas entre plantas y animales, que conducen al desarrollo de muchos mecanismos reductores del pasto, como son el desarrollo de tejidos de sostén indigeribles (celulosa, lignina, etc.), al control de retroalimentación entre plantas y herbívoros (Pimentel, 1961) y a una presión creciente de los depredadores sobre los herbívoros. Estos y otros mecanismos, descritos en los capítulos 6 y 7, permiten a la comunidad biológica conservar la estructura grande y compleja que atenúa las perturbaciones del medio físico. Por supuesto, presiones fuertes o cambios rápidos producidos por fuerzas exteriores podrán despojar acaso los sistemas de estos mecanismos protectores y hacer posible que tengan lugar desarrollos cancerosos irruptivos de determinadas especies, como el hombre lo constata con frecuencia para su pesar. Se ilustran en otro lugar ejemplos de irrupciones de plagas inducidas por situaciones de presión (véanse págs. 119, 220 y 458).

#### Diversidad y sucesión

Tal vez la más controvertida de las tendencias de la sucesión es la que se refiere a la diversidad, tema que ya vimos en el capítulo 6. Se enumeran cuatro elementos de diversidad en el cuadro 9-1, números de 8 a 11.

La diversidad de especies, expresada como la razón de especie y número o la de especie y área, tiende a aumentar durante las etapas tempranas del desarrollo de la comunidad. En cambio, el comportamiento del componente de "uniformidad" de la diversidad se conoce menos bien. Si bien un aumento en la diversidad de las especies juntamente con un predominio reducido por una especie o un pequeño grupo de especies (esto es, uniformidad aumentada o redundancia reducida) puede aceptarse como probabilidad general durante la sucesión, hay otros cambios de la comunidad que actuarán acaso contra esta tendencia. En efecto, el aumento del tamaño de los organismos, el aumento de la duración y la complejidad de la historia biológica, así como el aumento de la competición entre especies, que puede traducirse en la exclusión competitiva de alguna de ellas (cuadro 9-1, número 12 a 14), todo esto son tendencias susceptibles de reducir el número de especies que pueden vivir en un área. En la etapa de floración de la sucesión, los organismos propenden a ser pe-

queños y a tener vidas biológicas sencillas y velocidades rápidas de reproducción. Los cambios de tamaño parecen ser una consecuencia del paso de los elementos nutritivos de orgánicos a inorgánicos, o una adaptación al mismo (cuadro 9-1, número 7). En un medio rico en minerales y elementos nutritivos, el tamaño pequeño presenta una ventaja selectiva, especialmente para los autótrofos, a causa de la razón aumentada de superficie y volumen. Sin embargo, a medida que el ecosistema se desarrolla, los elementos nutritivos inorgánicos suelen estar cada vez más ligados a la biomasa (o sea, que propenden a hacerse intrabióticos), de modo que la ventaja selectiva pasa a organismos mayores (ya sea a individuos mayores de la misma especie o a especies mayores o a ambas cosas a la vez), que poseen capacidades mayores de almacenamiento y vidas biológicas más complejas. Están adaptados, en esta forma, a aprovechar aportaciones estacionales o periódicas de elementos nutritivos u otros recursos. La pregunta acerca de si la relación entre el tamaño del organismo y la estabilidad es resultado de retroalimentación o simplemente fortuita queda por responder (véase Bonner, 1963; Frank, 1968).

Así, pues, el que la diversidad de las especies siga o no aumentando durante la sucesión dependerá de si el aumento de nichos posibles como resultado de la biomasa aumentada, de estratificación (cuadro 9-1, número 9) y de otras consecuencias de la organización biológica excede o no de los efectos contrarios de aumentar el tamaño y la competencia. Nadie ha sido capaz hasta el presente de catalogar todas las especies en un área tangible cualquiera, y no digamos ya de seguir la diversidad *total* de las especies en una serie continua. Al presente sólo disponemos de datos relativos a segmentos de la comunidad (árboles, aves, etc.). Los resultados de uno de los estudios más completos hasta ahora realizados sobre cambios en diversidad de vegetación en un bosque sere se exponen en la figura 9-3. Cada clase o capa de tamaño está representada por una curva distinta, que indica que cada componente alcanza una punta en materia de diversidad en el momento del máximo desarrollo del mismo. Margalef (1963) sostiene que la diversidad tenderá hacia una punta durante las etapas tempranas o medias de sucesión y que luego declina en el clímax, y una sugerencia de semejante tendencia puede verse en la figura 9-3.



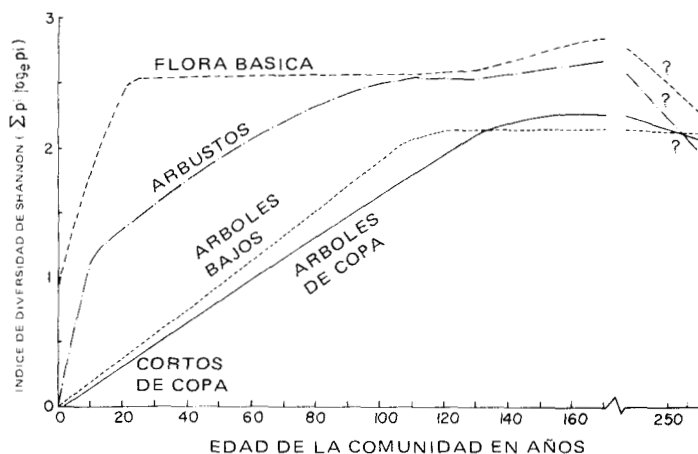


FIG. 9-3. Diversidad de la relación especies y números en cuatro clases (estratos) de tamaño, en un sere de bosque de la región al pie del monte, de Georgia, empezando con una tierra de cultivo abandonada (edad cero). Véase una explicación del índice de Shannon en el capítulo 6, pág. 149. Se dispuso de demasiados pocos planteles de más de 200 años de edad para establecer medianas seguras de climaxes maduros, pero los datos disponibles indican, con todo, una tendencia hacia abajo. (Curvas con base en datos no publicados de Carl Monk, *Institute of Ecology*, Universidad de Georgia.)

La diversidad, la equitabilidad y la estratificación de las especies no son más que tres aspectos de la variedad que cambian en el curso de la sucesión. Una tendencia tal vez más importante todavía es la del aumento en la diversidad de substancias orgánicas no sólo de las internas a la biomasa, sino también de las que son excretadas y secretadas hacia el medio (aire, suelo, agua) como productos secundarios del metabolismo creciente de la comunidad. Un aumento de semejante "diversidad bioquímica" (cuadro 9-1, número 10) está ilustrado por el aumento de pigmentos vegetales a lo largo de un gradiente de sucesión en situaciones acuáticas, tal como lo describe Margalef (1967). La diversidad bioquímica en el seno de las poblaciones o en el seno de los sistemas conjuntos no ha sido estudiada sistemáticamente todavía hasta el punto en que lo ha sido la cuestión de la diversidad de las especies. Por consiguiente, pocas generalizaciones podemos hacer, excepto que parece poder decirse con seguridad que a medida que progresa la sucesión, extrametabolitos orgánicos realizan probablemente funciones cada vez más importantes como reguladores que estabilizan el crecimiento y la composición del ecosistema. Semejantes metabolitos podrán ser sumamente importantes, en efecto, en cuanto a prevenir que las poblaciones rebasen la densidad de equilibrio, reduciendo con ello las oscilaciones y las contribuciones a la estabilidad.

La relación de causa y efecto entre diversidad y estabilidad no está clara y ha de ser investigada desde muchos ángulos. Si se puede mostrar que la diversidad biótica refuerza

efectivamente la estabilidad física en el ecosistema, o que es el resultado de ella, entonces tendríamos una guía importante en relación con la práctica de conservación. La conservación de setos vivos, terrenos de bosque, especies antieconómicas y aguas no eutroficadas y otras variedades bióticas en el paisaje del hombre podrían justificarse entonces con fundamento en motivos tanto científicos como estéticos, pese a que semejante conservación deba traducirse en alguna reducción en la producción de alimentos o en la satisfacción de otras necesidades inmediatas de los consumidores. En otras palabras: ¿es la diversidad acaso solamente el aliciente de la vida o es, antes bien, una necesidad en relación con la vida total del ecosistema, incluidos el hombre y la naturaleza?

#### Ciclo alimenticio

Una tendencia importante en el desarrollo de la sucesión es la de cerrar o "tensar" el ciclo biogeoquímico de los elementos nutritivos principales, como son el nitrógeno, el fósforo y el calcio (cuadro 9-1, números de 15 a 17). En contraste con los sistemas en vías de desarrollo, los sistemas maduros poseen una capacidad mayor para atrapar y retener elementos nutritivos para el ciclo en el seno del sistema. El ciclo del calcio de vertiente que se muestra en la figura 4-6 constituye un buen ejemplo; solamente cantidades muy pequeñas de elementos nutritivos se pierden en los sistemas maduros en comparación, claro está, con los que no están maduros todavía o se encuentran trastornados.

### Presión de selección: la cantidad contra la calidad

MacArthur y Wilson (1967) han estudiado etapas de colonización de islas que proporcionan paralelos directos con etapas de la sucesión ecológica en continentes. Observan que las especies con altas intensidades de reproducción y desarrollo tienen más probabilidades de sobrevivir en las etapas tempranas, no amontonadas, de la colonización de las islas. En contraste, la presión de selección favorece las especies de posibilidad de desarrollo inferior, pero de mejores capacidades en relación con la supervivencia en la competición, bajo la densidad de equilibrio de las etapas tardías. Sirviéndonos de la terminología de las ecuaciones de crecimiento, en las que  $r$  es el índice intrínseco de crecimiento y  $K$  la asíntota superior o volumen de la población de equilibrio (véase cap. 7), podemos decir que la "selección  $r$ " predomina en la colonización temprana, mientras que la "selección  $K$ " se impone a medida que más y más especies e individuos tratan de colonizar (cuadro 9-1, número 18). La misma situación se ve inclusive en el seno de especies de ciertos insectos septentrionales "cíclicos" en los que las cepas genéticas "activas" que se encuentran a bajas densidades se ven reemplazadas, en densidades altas, por cepas "perezosas" que están adaptadas al amontonamiento, según se describió ya (véase pág. 195).

De los cambios genéticos que abarcan la biota entera cabe presumir que acompañan el gradiente de sucesión, puesto que, según se acaba de exponer, la producción de cantidad caracteriza el ecosistema joven, en tanto que la producción de calidad y el control de retroalimentación constituyen las características del sistema maduro (cuadro 9-1, número 19). La selección al nivel del ecosistema será acaso ante todo interespecífica, puesto que el reemplazo de las especies es una característica de las series o seres de sucesión, según se verá más adelante. Sin embargo, en los "seres" mejor estudiados parecen haber unas pocas especies de sucesión temprana que son capaces de subsistir a través de las etapas tardías. No se ha decidido, por lo que sabemos, si cambios genéticos contribuyen o no a la adaptación en tales especies, pero los estudios sobre la genética de la población de *Drosophila* sugieren que los cambios en la composición genética deberían ser importantes en la regulación de la población (Ayala, 1968). Sin duda, si sobre-

vive más allá de su presente etapa de crecimiento rápido, la población humana está destinada a verse cada vez más afectada por presiones de selección a medida que la adaptación al amontonamiento se va haciendo indispensable.

### Homeostasia conjunta

Esta breve exposición del desarrollo del ecosistema destaca el carácter complejo de procesos que actúan recíprocamente. Aunque podemos preguntarnos si todas las tendencias descritas son o no características de todos los tipos de ecosistema, cabe poca duda, en cambio, en cuanto al hecho de que el resultado neto de las actividades de la comunidad es un aumento de simbiosis, de conservación de elementos nutritivos, de estabilidad y de contenido de información (cuadro 9-1, números 20 a 24). La estrategia conjunta está dirigida, según se enunció al principio de esta sección, a lograr una estructura orgánica tan grande y diversa como sea posible, dentro de los límites impuestos por el suministro de energía disponible y las condiciones de existencia dominantes (suelo, agua, clima, etc.). A medida que los estudios de las comunidades bióticas se van haciendo más funcionales y perfeccionados, nos vemos impresionados por la importancia de los mutualismo, parasitismo, depredación, comensalismo y otras formas de simbiosis examinadas en el capítulo 7. La asociación entre especies no emparentadas es particularmente digna de observarse, como la que se da entre corales (celentéreos) y algas, por ejemplo, o entre micorrizas y árboles. En muchos casos, al menos, los controles bióticos del pastoreo, de la densidad de población y del ciclo de los elementos nutritivos proporcionan los mecanismos principales de retroalimentación negativa que contribuyen a la estabilidad en el sistema maduro, impidiendo excesos y oscilaciones destructoras. La pregunta intrigante es: ¿envejecen acaso los ecosistemas maduros como lo hacen los organismos? En otros términos, después de un prolongado periodo de estabilidad relativa o de "adolescencia", ¿vuelven acaso los ecosistemas a desarrollar un metabolismo desequilibrado y a hacerse más vulnerables a enfermedades y otros trastornos? Algunos ejemplos de lo que parecen ser climaxes "catastróficos" o "cíclicos", según se mencionan en la sección siguiente, tal vez apoyen esta analogía entre los desarrollos del individuo y de la comunidad.

Al paso que el supuesto básico de que las especies se reemplazan unas a otras en un gradiente de sucesión "porque las poblaciones tienden a modificar el medio físico convirtiendo las condiciones en más favorables para otras poblaciones hasta que se logre un equilibrio entre los elementos biótico y abiótico" (véase el "Enunciado" al principio de esta sección) es ciertamente válido, podrá constituir acaso una simplificación excesiva, puesto que se conoce en realidad muy poco acerca del carácter químico de los procesos de desarrollo. Se ha documentado ahora cierto número de casos que revelan que algunas especies no sólo crean condiciones favorables para otras, sino que las crean además desfavorables para ellas mismas, acelerando en esta forma el proceso de substitución. Por ejemplo, la "maleza" anual exploradora temprana de la sucesión de la pradera y el campo viejo produce con frecuencia antibióticos que se acumulan en el suelo e inhiben el desarrollo de los retoños en los años siguientes. Whittaker (1970) ha resumido estos estudios y lo que sabemos acerca del carácter químico de los reguladores.

### Ejemplos

Si el desarrollo empieza en un área que no ha sido ocupada previamente por una comunidad (como p. ej. una roca o una superficie de arena de exposición reciente, o una corriente de lava), el proceso se designa como *sucesión primaria*. Si el desarrollo de la comunidad tiene lugar en un área de la que se eliminó otra comunidad (como una tierra de cultivo abandonada o un bosque talado), el proceso se designa apropiadamente como *sucesión secundaria*. La sucesión secundaria suele ser más rápida, porque algunos organismos o sus diseminulos están ya presentes, y el territorio previamente ocupado es más receptivo al desarrollo de la comunidad que las áreas estériles. Un ejemplo de desarrollo primario puede verse en los cuadros 9-2 y 9-3. Tal como se expone en la figura 9-1, la sucesión primaria tiende a empezar a un nivel inferior de productividad de lo que es el caso en la sucesión secundaria.

El primer ejemplo, el cuadro 9-2, ilustra la sucesión ecológica primaria de los vegetales y determinados elementos invertebrados de la comunidad de las dunas junto al Lago Michigan. Este lago fue en un tiempo mucho mayor de lo que es actualmente. Al retraerse a sus

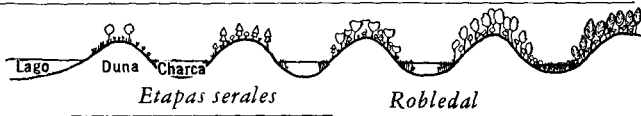
límites actuales, fue dejando sucesivamente dunas de arena cada vez más jóvenes. A causa del substrato de arena, la sucesión es lenta y presenta una serie de comunidades de diversas edades: etapas iniciales en las márgenes del lago y etapas serales cada vez más antiguas a medida que nos vamos alejando de aquéllas. Fue en este "laboratorio natural de sucesión" que H. C. Cowles (1899) efectuó sus primeros estudios de plantas y Shelford (1913) sus estudios de la sucesión animal. Olson (1958) ha vuelto a estudiar el desarrollo del ecosistema en estas dunas y nos ha proporcionado una información puesta al día acerca de índices y procesos. Debido a la intrusión de la industria pesada, los elementos conservadores que se ven en apuros en sus esfuerzos por salvar alguna parte de las "Dunas de Indiana"; el público debería apoyar estos esfuerzos, porque estas áreas poseen no sólo una belleza natural inapreciable de la que pueden gozar los moradores de la ciudad, sino que constituyen además un "laboratorio de enseñanza natural" en que el "despliegue visual" de la sucesión ecológica es espectacular.

Las comunidades iniciales de las dunas constan de hierbas (*Ammophila*, *Agropyron*, *Calamovilfa*), sauces, cerezos y álamos americanos, y de animales como cicindelas, arañas zapadoras y saltamontes. Siguen a la comunidad inicial comunidades de bosque, como puede verse, cada una de las cuales tiene poblaciones animales cambiantes. Pese a que empezara con una especie de hábitat muy seco y estéril, el desarrollo de la comunidad se traduce finalmente en un bosque de haya y arce, húmedo y fresco, en contraste con la simple duna. La tierra profunda, rica en humus, con lombrices de tierra y caracoles, contrasta con la arena seca sobre la que se desarrolló. Así, pues, el montón de arena original, relativamente inhospitalario, ha acabado transformándose totalmente gracias a la actividad de una sucesión de comunidades.

La sucesión en las dunas de arena primitivas se ve a menudo detenida, cuando el viento amontona arena sobre las plantas y la duna empieza a moverse, cubriendo a su paso la vegetación por completo. Tenemos en esto un ejemplo del efecto de detención o regresión de trastornos "alógenicos", de que se habló en la explicación general de la sección precedente. Finalmente, sin embargo, a medida que la duna va quedando desplazada tierra adentro, se estabiliza, y las hierbas y los árboles iniciales vuelven a establecerse. Sirviéndose de métodos

Cuadro 9-2

SUCESIÓN ECOLÓGICA PRIMARIA DE PLANTAS E INVERTEBRADOS EN LAS DUNAS DEL LAGO MICHIGAN \*



Invertebrados de las capas del suelo	Etapas serales				Robledal y bosque húmedo de haya y nogal	Clímax bosque de haya y arce
	Alamo y hierba de playa	Bosque de pino Jack	Bosque seco de roble negro			
Cicindela blanca ( <i>Cicindela lepida</i> )	**					
Araña de la arena ( <i>Trochosa cinerea</i> )	**					
Saltamontes blanco ( <i>Trimerotropis maritima</i> )	**					
Saltamontes longicornio ( <i>Psinidia fenestralis</i> )	**	**				
Araña zapadora ( <i>Geolycosa pikei</i> )	**	**				
Avispas cavadoras ( <i>Bembex</i> y <i>Microbembex</i> )	**	**				
Cicindela de bronce ( <i>C. scutellaris</i> )		**				
Hormiga ( <i>Lasius niger</i> )		**				
Langosta migratoria ( <i>Melanoplus</i> )		**				
Langostas de la arena ( <i>Ageneotettix</i> y <i>Spharagemon</i> )		**				
Avispa cavadora ( <i>Sphex</i> )		**	**			
Hormiga león ( <i>Cryptoleon</i> )			**			
Chinche plana ( <i>Neuroctenus</i> )			**			
Saltamontes (seis especies no rela- cionadas arriba)			**			
Larvas de escarabajo ( <i>Elateridae</i> )			**	**	**	**
Caracol ( <i>Mesodon thyroides</i> )			**	**	**	**
Cicindela verde ( <i>C. sexguttata</i> )				**	**	**
Milípedos ( <i>Fontaria</i> y <i>Spirobolus</i> )				**	**	**
Centípedos ( <i>Lithobius</i> , <i>Geophilus</i> y <i>Lysiopetalum</i> )				**	**	**
Grillo camello ( <i>Ceuthophilus</i> )				**	**	**
Hormigas ( <i>Camponotus</i> , <i>Lasius</i> <i>umbratus</i> )				**	**	**
Escarabajo Betsy ( <i>Passalus</i> )				**	**	**
Cochinilla de tierra ( <i>Porcelio</i> )				**	**	**
Lombrices de tierra ( <i>Lumbricidae</i> )				**	**	**
Cucarachas de la madera ( <i>Blattidae</i> )				**	**	**
Saltamontes guaco ( <i>Tettigidae</i> )						**
Larvas de túpula ( <i>Tipulidae</i> )						**
Caracoles de la madera (siete es- pecies no encontradas en las eta- pas anteriores)						**

\* De Shelford, 1913. Se relacionan algunas especies de invertebrados para ilustrar el tipo general de cambio; véanse en sus cuadros L a LV una relación más completa.

Cuadro 9-3  
DISTRIBUCIÓN DE PÁJAROS PASERINOS DE CRÍA EN UNA SERE SECUNDARIA DE TIERRA ALTA,  
EN LA REGIÓN DE PIEDMONT, GEORGIA \*

<i>Dominantes vegetales.</i> <i>Edad en años del área de estudio.</i> <i>Especies de aves (con una densidad</i> <i>de cinco o más en algunas</i> <i>etapas) †</i>	<i>Herbaje</i>		<i>Arbusto</i> <i>herbáceo</i>			<i>Bosque</i> <i>de pino</i>			<i>Clímax</i> <i>de roble</i> <i>y nogal</i>
	<i>1-2</i>	<i>2-3</i>	<i>15</i>	<i>20</i>	<i>25</i>	<i>35</i>	<i>60</i>	<i>100</i>	<i>150-200</i>
Gorrión	10	30	25						
Alondra de los prados	5	10	15	2					
Gorrión del campo			35	48	25	8	3		
Oropéndola			15	18					
Pájaro de pecho amarillo			5	16					
Cardenal			5	4	9	10	14	20	23
Pinzón			5	8	13	10	15	15	
Gorrión de Bachman				8	6	4			
Cerrojillo de la pradera				6	6				
Virio de ojo blanco				8		4	5		
Cerrojillo del pino					16	34	43	55	
Tanagra de verano					6	13	13	15	10
Reyezuelo de Carolina						4	5	20	10
Paro de Carolina						2	5	5	5
Cazamosquitos azul gris						2	13		13
Trepatroncos de cabeza parda							2	5	
Tirano de la madera							10	1	3
Colibrí							9	10	10
Paro copetudo							6	10	15
Virio de cuello amarillo							3	5	7
Cerrojillo encapuchado							3	30	11
Virio de ojo rojo							3	10	43
Picaposte hirsuto							1	3	5
Picaposte velludo							1	2	5
Papamoscas crestado							1	10	6
Tordo pardo							1	5	23
Cuculillo de pico amarillo								1	9
Cerrojillo blanco y negro									8
Cerrojillo de Kentucky									5
Papamoscas acadiense									5
Totales:									
(incluidas algunas especies raras que no figuran en la lista)	15	40	110	136	87	93	158	239	228

\* Según Johnston y E. P. Odum (1966). Las cifras son territorios ocupados o parejas calculadas por 40 hectáreas.

† En densidad, las especies "dominantes" en cada etapa son como sigue:

1. Etapa de herbaje y hierbas: gorrión saltamontes y alondra de los prados.
2. Etapa del arbusto herbáceo: gorrión del campo, cuello amarillo y alondra de los prados.
3. Bosque de pino joven (25-60 años): cerrojillo del pino, pinzón y tanagra de verano.
4. Bosque de pino viejo (con subpiso decidido bien desarrollado): cerrojillo del pino, reyezuelo de Carolina, cerrojillo encapuchado y cardenal.
5. Clímax de roble y nogal: virio de ojo rojo, tordo pardo y cardenal.

modernos de fechado por el carbono, Olson (1958) calcula que son necesarios aproximadamente mil años para alcanzar en las dunas del Lago Michigan un clímax de bosque. (Compárese esto con el sere de 200 años del desarrollo secundario que se ve en las figuras

9-3 y 9-4). Señala asimismo que un bosque de haya y arce sólo puede conseguirse en lugares húmedos, y que un bosque de roble podrá constituir la etapa final en las pendientes más elevadas o más expuestas. (Los clímaxes topográficos se examinarán en la sección 2).

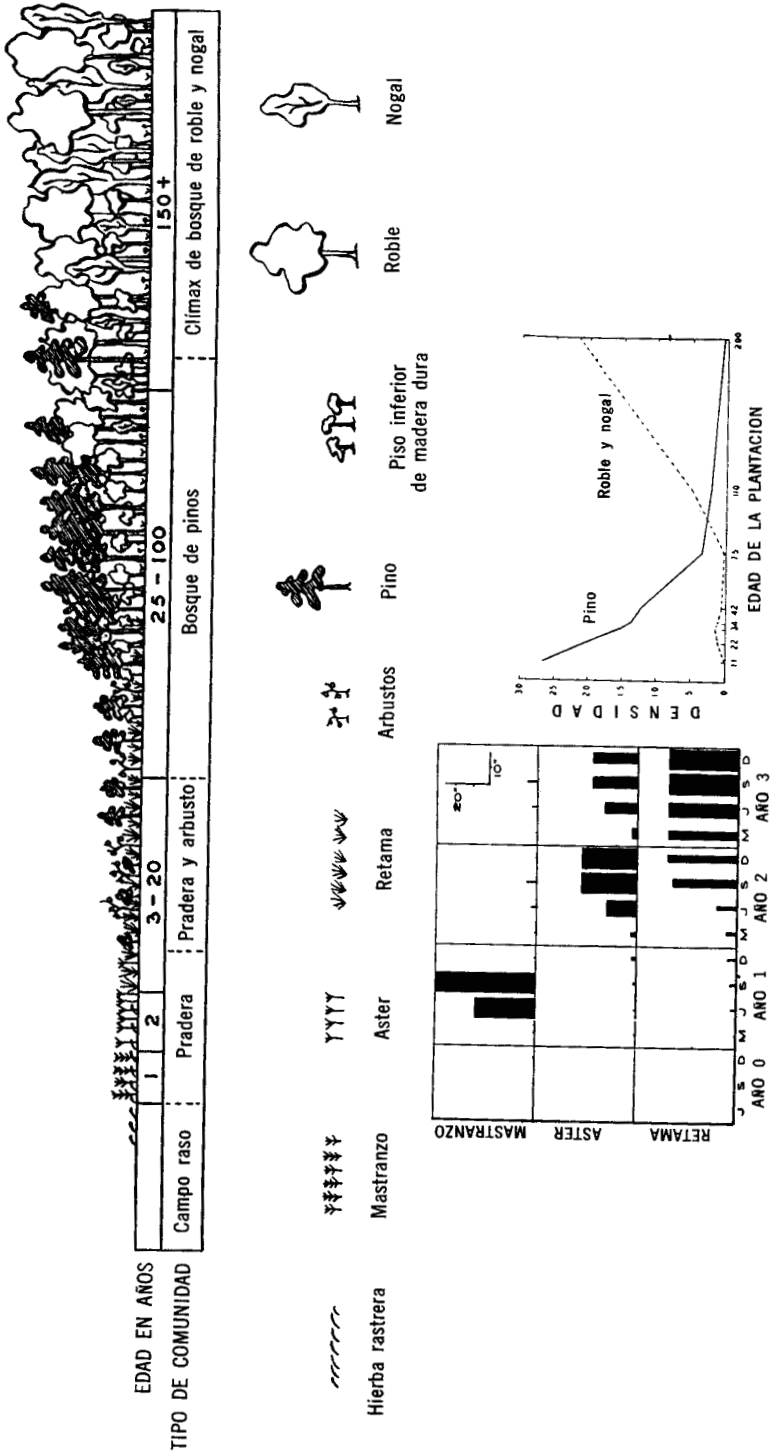


Fig. 9-4. Sucesión secundaria en la región de Piedmont, del sur de Estados Unidos de Norteamérica. Los principales dominantes vegetales del ser de la tierra alta, que sigue al abandono de la tierra de cultivo (algodón, maíz, etc.) se muestran en forma gráfica en el diagrama superior (según E. P. Odum). Las gráficas inferiores contienen datos cuantitativos. A la izquierda, el tamaño relativo de las tres plantas precursoras que alcanzan dominancia en años sucesivos, esto es, el mastranzo (*Lepilon = Lepilon*), áster (*Aster*) y retama (*Andropogon*) (según Keever, 1950), en tanto que el cambio gradual del pino a la dominancia de la madera dura se muestra a la derecha (según Oosting, 1942). En el diagrama de la izquierda, que describe el tamaño relativo de las tres plantas, la altura de las columnas representa la altura media de las plantas en pulgadas, y el ancho de las mismas representa el diámetro relativo de los troncos. En el diagrama de la derecha, las cifras de densidad son número por 100 m<sup>2</sup>.

El segundo ejemplo ilustra el hecho de que los cambios en las aves de cría (cuadro 9-3) son análogos a los de las plantas dominantes en la sucesión secundaria a continuación del abandono de campos de cultivo de tierras altas en el sudeste de Estados Unidos de Norteamérica (fig. 9-4). Obsérvese que el cambio más pronunciado en la población de las aves tiene lugar a medida que va cambiando la forma de vida de los dominantes vegetales (hierbas, arbustos, el pino y la madera dura). Ninguna especie de ave o planta es capaz de prosperar de un extremo del sere al otro, sino que las especies tienen sus puntos culminantes en puntos distintos del gradiente del tiempo. Si bien las plantas son los organismos más importantes que producen cambios, las aves no son en modo alguno, por su parte, agentes totalmente pasivos en la comunidad, puesto que los principales dominantes vegetales de las etapas del arbusto y de la madera dura dependen de aves u otros animales que esparcen semillas en nuevas áreas. El resultado final o clímax es un bosque de roble y nogal, en lugar del bosque de haya y arce del ejemplo anterior, a causa de diferencias en el clima regional. Keever (1950) ha mostrado que la materia orgánica y el detritus producido por el mastuerzo, dominante en el primer año, inhiben el crecimiento de esta especie en el segundo año (véase en la fig. 9-4 un diagrama de barra), acelerando en esta forma la substitución por ásteres. La amplia expansión probable de esta sucesión "de inducción química" se mencionó en la sección precedente. En resumen, mientras el clima y otros factores físicos, por una parte, controlan la composición de las comunidades y condicionan el clímax, las comunidades mismas desempeñan por su parte un papel principal en cuanto a provocar la sucesión.

La sucesión vegetal secundaria es tan llamativa en las regiones de pradera como en el bosque, pese a que sólo intervengan en ella plantas herbáceas. En 1917, Shantz describió sucesión en las pistas abandonadas de las carreteras utilizadas por los primeros colonizadores al cruzar las praderas del centro y el oeste de Estados Unidos de Norteamérica, y el mismo orden, virtualmente, ha sido descrito muchas veces desde entonces. Mientras las especies varían geográficamente, se mantiene doquier, con todo, el mismo patrón. Este implica cuatro etapas sucesivas, a saber: 1) etapa de maleza anual (de dos a cinco años); 2) etapa de

hierba de vida breve (de tres a 10 años); 3) etapa temprana de hierba perenne (de 10 a 20 años), y 4) etapa clímax de hierba (que se alcanza entre los 20 y los 40 años). Así, pues, partiendo de una tierra desnuda o arada, la naturaleza necesita de 20 a 40 años para "construir" un clímax de pradera, dependiendo el tiempo de los efectos limitativos de la humedad, el pastoreo, etc. Una serie de años secos o el pastoreo excesivo hacen que la sucesión retroceda hacia la etapa de maleza anual, dependiendo el retroceso de la gravedad del efecto.

Durante varias décadas de descripción de sucesión ecológica en la tierra se ha formado una terminología especializada muy grande. Muchos de los términos fueron propuestos inicialmente por Frederic E. Clements en su monografía precursora sobre la sucesión vegetal (1916) y sus voluminosos trabajos y libros subsiguientes. Como ocurre con tanta frecuencia en la fase temprana descriptiva de la ciencia, muchos de aquellos términos no contribuyen gran cosa a nuestra comprensión de los procesos operantes. Por consiguiente, podemos dejar la mayor parte de estos términos para que el estudiante avanzado los analice y decida si deben o no retenerse.

La sucesión es manifiesta asimismo tanto en los hábitats acuáticos como en los terrestres. Sin embargo, como ya se destacó, el proceso de desarrollo de la comunidad en ecosistemas de agua somera (estanques, pequeños lagos, aguas litorales, etc.) suele complicarse por el hecho de los fuertes suministros de materiales y energía que acelerarán acaso, detendrán o invertirán la tendencia normal del desarrollo. Así, por ejemplo, los pequeños estanques formados entre las dunas creadas por el receso del Lago Michigan (véase cuadro 9-2) no tardan en llenarse de materia orgánica y sedimentos y se convierten en substratos en los que se proseguirá una sucesión terrestre. El carácter complejo de semejantes cambios se aprecia mejor en los estanques artificiales y los lagos embalsados. Cuando se crea un depósito inundando un terreno rico o un área con una gran cantidad de materia orgánica (como en el caso en que un área boscosa es inundada), la primera etapa en el desarrollo es una "floración" altamente productiva, que se caracteriza por descomposición rápida, actividad microbiana elevada, elementos nutritivos abundantes, oxígeno bajo en el fondo, pero, a menudo, un crecimiento rápido y vigoroso de peces. A los pescadores les encanta

esta etapa. Sin embargo, una vez que los elementos nutritivos han sido dispersados y que los alimentos acumulados han sido consumidos, el depósito se estabiliza a un ritmo más bajo de productividad, con más oxígeno béntico y menor rendimiento de pescado. Esta etapa no les gusta a los pescadores. Si la vertiente está bien protegida por vegetación madura, o si las tierras de la vertiente son infértiles, entonces la etapa estabilizada podrá prolongarse por algún tiempo: un clímax de clases. Sin embargo, es el caso que la erosión y diversos suministros de elementos nutritivos acelerados por el hombre suelen producir una serie continua de "estados transitorios", hasta que la cuenca se llene. Por supuesto, los embalsamientos en vertientes empobrecidas o en lugares primitivos estériles exhibirán un tipo inverso de baja productividad al principio. El desconocimiento del carácter básico de la sucesión ecológica y de las relaciones entre la vertiente y el embalsamiento se ha traducido en fracasos y decepciones en los intentos del hombre por mantener ecosistemas artificiales de esta clase. Según se describirá en la sección 3 de este capítulo, los sistemas de agua somera pueden "estabilizarse en cuanto al pulso" a niveles de alta productividad por medio de fluctuaciones del nivel del agua de alta energía.

Debido a que los mares se encuentran, de modo general, en una situación estable y debido a que han estado estabilizados química y biológicamente por espacio de siglos, los oceanógrafos no se han ocupado de la sucesión ecológica. Sin embargo, al amenazar la contaminación perturbar los equilibrios, la acción recíproca de los procesos autogénicos y alogénicos atraerá indudablemente una mayor atención por parte de los científicos marinos. Los estudios de las aguas litorales han contribuido ya a la teoría, como lo atestigua la importante obra de Margalef ya mencionada. En otro trabajo, Margalef (1967, *a*) resume su observación de los cambios que tienen lugar en un gradiente de sucesión en la columna del agua litoral como sigue:

1) El tamaño medio de las células y la abundancia relativa de formas móviles entre el fitoplancton aumentan.

2) La productividad o índice de multiplicación se hace más lenta.

3) La composición química del fitoplancton, como se ve en los pigmentos vegetales, cambia.

4) La composición del zooplancton pasa de comedores pasivos de filtro a cazadores más

activos y selectivos, en respuesta al paso de numerosas partículas de alimento suspendidas a un alimento más escaso concentrado en unidades mayores y dispersado en un medio más organizado (estratificado).

5) En las últimas etapas de sucesión la transferencia total de energía podrá ser más baja, pero su eficiencia parece estar aumentada (esta clase de eficiencia se examinó en el cap. 3, pág. 77).

La sucesión de los organismos en substratos ha sido objeto de gran atención, debido a la importancia práctica del "ensuciamiento" de los fondos de los barcos y de los muelles por bromas y otros organismos marinos sésiles. Los estudios en aguas marinas han apoyado asimismo la teoría "ectocrina" de sucesión (véase en la pág. 32 la explicación de este término), que sostiene que las excreciones orgánicas de un conjunto de poblaciones estimula la substitución por otro grupo de ellas (véase Smayda, 1963).

Un ejemplo final, el de la sucesión heterotrófica en un cultivo de infusión de heno, está tomado de los experimentos clásicos de Woodruff. Cuando se deja subsistir un medio de cultivo obtenido hirviendo heno, se desarrolla un cultivo activo de bacterias. Si luego se añadía un poco de agua de estanque que contuviera diversas cepas de protozoos. Woodruff observó que se producía una sucesión definida de poblaciones protozoarias de elementos dominantes sucesivos, según puede verse en la figura 9-5. En tal situación, la energía es máxima al principio, y luego decae. A menos que se añada nuevo medio, o que se produzca un régimen autotrófico, el sistema acaba por agotarse y todos los organismos mueren o pasan a etapas de reposo (esporas, quistes, etc.). Esto es muy distinto de las sucesiones autotróficas descritas en los ejemplos precedentes, en que la corriente de energía se mantiene indefinidamente. El microcosmo de la infusión de heno es un buen modelo para la clase de sucesión que tiene lugar en la leña en putrefacción, en las carroñas de animales, las bolas fecales y en las etapas secundarias del tratamiento de aguas negras. Se lo podrá considerar también como modelo de la sucesión "cuesta bajo" que ha de acompañar a la explotación por el hombre de combustibles fósiles (!). En todos estos ejemplos nos las habemos con una serie de etapas transitorias en un gradiente de energía decreciente, sin posibilidad de llegar a una situación estable.



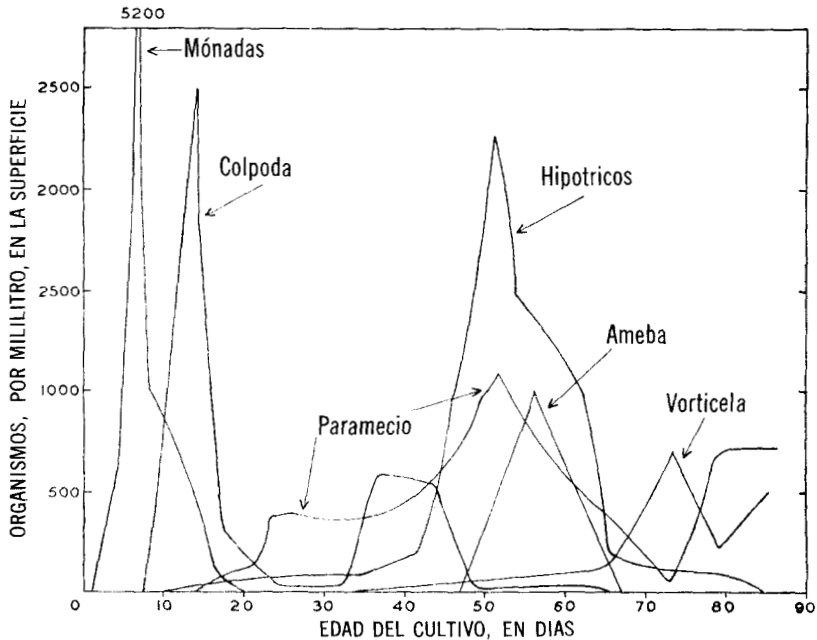


FIG. 9-5. Sucesión en un cultivo de infusión de heno con predominio de especies sucesivas. Se trata de un ejemplo de laboratorio de sucesión heterotrófica. (Según Woodruff, 1912, con adición de la curva hipotética para las bacterias heterotróficas.)

Las sucesiones heterotrófica y autotrófica pueden combinarse en un microecosistema de laboratorio si se añaden muestras de un sistema derivado a medios enriquecidos con materia orgánica. Gorden y colegas (1969) han descrito la sucesión en un sistema de esta clase y han medido la corriente de energía. El sistema empieza por ponerse "turbio", al "florecer" las bacterias heterotróficas, y luego se hace verde brillante, cuando los elementos nutritivos y las sustancias de crecimiento (especialmente la tiamina vitamina) que necesitan las algas son liberados por las actividades de las bacterias. Esto constituye, por supuesto, un buen modelo de eutroficación de cultivo.

## 2. EL CONCEPTO DEL CLIMAX

### Enunciado

La comunidad final o estable en una serie de desarrollo (sere) es la comunidad clímax; se perpetúa a sí misma y está en equilibrio con el hábitat físico. Se supone que en la comunidad clímax no se produce, en contraste con la comunidad en desarrollo o inestable, acumulación anual neta alguna de materia orgánica. Esto es, la producción y la importación anuales

están compensadas por el consumo y la exportación anuales de la comunidad (véanse figuras 9-1 y 9-2). En relación con una región determinada, conviene, aunque sea un poco arbitrario, reconocer: 1) un solo *clímax climático* que está en equilibrio con el clima general, y 2) un número variable de *clímax edáficos*, que son modificados por condiciones locales del substrato. La primera es la comunidad teórica hacia la que tiende todo desarrollo en materia de sucesión en una región determinada; se realiza allí donde las condiciones físicas del substrato no son tan extremas que lleguen a modificar los efectos del clima regional dominante. La sucesión termina en un clímax edáfico allí donde la topografía, el suelo, el agua, el fuego o alguna otra perturbación, son tales que el clímax climático no puede desarrollarse.

### Explicación y ejemplos

El supuesto de que el desarrollo autogénico acaba produciendo una comunidad estable se acepta generalmente, considerándolo basado en una observación y una teoría sólidas. Sin embargo, ha habido dos escuelas de interpre-

tación. Según la idea del "monoclímax", cada región no tiene más que un clímax hacia el cual todas las comunidades se desarrollan, aunque lentamente. En cambio, según el punto de vista de "policlímax", es ilusorio suponer que todas las comunidades de una región climática dada acabarán iguales, siendo así que las condiciones del hábitat físico no son en modo alguno uniformes. Ni están tampoco todos los hábitats en condiciones de ser moldeados hacia un nivel común en un periodo razonable de tiempo, medido en términos de la duración de la vida del hombre (o de unas pocas veces ésta). Un buen compromiso entre estos dos puntos de vista está en reconocer un solo clímax climático teórico y un número variable de clímax edáficos, según la variación del substrato. Como se indicó en el capítulo 7, el análisis de situaciones complejas a la luz de "constantes" y "variables" constituye un procedimiento prudente. Así, por ejemplo, el clímax climático es la constante teórica con la que se pueden comparar las condiciones observadas. El grado de desviación con respecto al clímax teórico, si lo hay, puede medirse, y los factores responsables de la desviación se dejan averiguar más fácilmente si se dispone de una "vara de medir" para la comparación.

Una de las justificaciones importantes para el mantenimiento de áreas desiertas es la de que deberíamos tener disponibles clímaxes naturales en todas las regiones geográficas importantes, para compararlos con diversos paisajes alterados por el hombre.

Estos conceptos se ilustran de la mejor manera por medio de un ejemplo específico. En la figura 9-6 se muestran las situaciones topográficas del sur de Ontario y las comunidades bióticas estables asociadas a las diversas situaciones físicas en cuestión. En áreas llanas o moderadamente onduladas, en donde el suelo está bien desaguado, pero es húmedo, se observa que la etapa terminal de la sucesión es una comunidad de arce y haya (siendo el arce de azúcar y la haya las plantas dominantes). Toda vez que este tipo de comunidad se encuentra en la región una y otra vez siempre que la configuración y el desagüe son moderados, se considera que la comunidad arce-haya es el clímax normal, inalterado de la región. Pero allí donde el suelo es más húmedo o más seco que lo normal (pese a la acción de las comunidades), se desarrolla una comunidad final un poco distinta, tal como se indica. Y tienen lugar todavía desviaciones

mayores con respecto al clímax climático en pendientes pronunciadas, cara al sur, en donde el microclima es más cálido, o en pendientes al norte o en barrancos profundos, donde el microclima es más frío.

Estos últimos clímax se parecen a menudo a clímax climáticos que se observan más lejos hacia el sur y hacia el norte respectivamente. Así, pues, tal como se muestra en la figura 9-6, tenemos el clímax climático allí donde el clima y los suelos locales son normales, y varios clímax edáficos en conexión con diversas combinaciones de climas y desagües modificados.

Teóricamente, si se le diera tiempo indefinido, una comunidad de roble y nogal en suelo seco, por ejemplo, aumentaría gradualmente el contenido orgánico del suelo y reforzaría su capacidad de retención de humedad, y acabaría cediendo el paso, en esta forma, a una comunidad de arce y haya. En realidad, no sabemos bien si esto ocurriría o no, puesto que vemos poco de este cambio y que, por otra parte, no se han llevado registros de las áreas inalteradas durante las muchas generaciones humanas que probablemente serían necesarias. En contraste, una comunidad arce-haya podrá desarrollarse, en situaciones favorables, dentro de 200 años o menos, inclusive empezando con una tierra arada. Partiendo de condiciones físicas, severas, como las de una pendiente rápida o de un barranco profundo, parece probable que las comunidades bióticas nunca serían capaces de superar los "obstáculos" y que el clímax climático no llegaría a realizarse. En todo caso, resulta más práctico considerar a las comunidades en estas situaciones como clímax edáficos que permanecerán perfectamente estables durante el tiempo de vida de un hombre y, probablemente, hasta que se produzca un cambio en el clima regional o un cambio geológico en el substrato. En otros términos, la cuestión acerca de los clímax climático y edáfico vuelve al punto subrayado en la sección precedente.

En efecto, el proceso regular de cambios que definimos como sucesión ecológica resulta de los cambios en el medio producidos por los organismos mismos. Cuanto más extremo sea el substrato físico, tanto más difícil se hace la modificación del medio y tanto más probable resulta que el desarrollo de la comunidad se detendrá (o se reducirá, al menos, a un imperceptible "serpear"), sin alcanzar un equilibrio con el clima regional.

Un ejemplo espectacular de un clímax controlado por condiciones especiales del suelo puede verse en la figura 9-7. En cierta área de la costa del norte de California, se dan bosques de pinos gigantes al lado bosques pigmeos de árboles diminutos desmedrados. Como puede verse en la figura, el mismo substrato de arenisca se halla a la base de ambos bosques, pero el bosque pigmeo se da allí donde una capa impermeable dura cerca de la superficie impide considerablemente tanto el desarrollo de las raíces como el movimiento del agua y de los elementos nutritivos. La vegetación que alcanza un equilibrio o clímax en estas condiciones es casi totalmente

distinta, tanto en la composición como en la estructura de las especies, de la de las áreas adyacentes que no tienen la capa dura.

Constituye un concepto interesante de clímax la idea del *clímax catastrófico* o *cíclico*. La vegetación de chaparral de California (véase la foto en la pág. 397) podría considerarse como ejemplo. El desarrollo biótico se traduce en un clímax de arbusto que es especialmente vulnerable a la "catástrofe", en este caso el fuego espontáneo, que elimina no sólo la vegetación madura, sino también los antibióticos que produce. Sigue un desarrollo rápido de la vegetación herbácea, hasta que vuelve a establecerse el predominio del arbusto. Así,

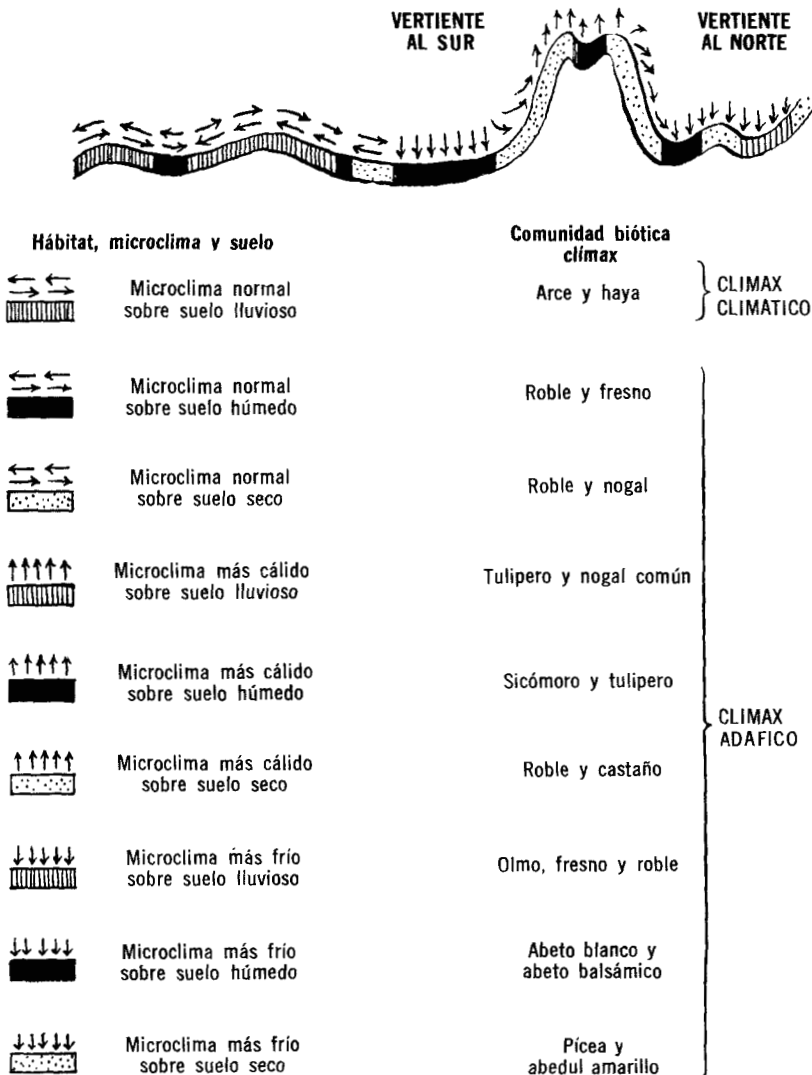


FIG. 9-6. Clímax climático y clímax edáfico en el sur de Ontario. (Simplificado de Hills, 1952.)

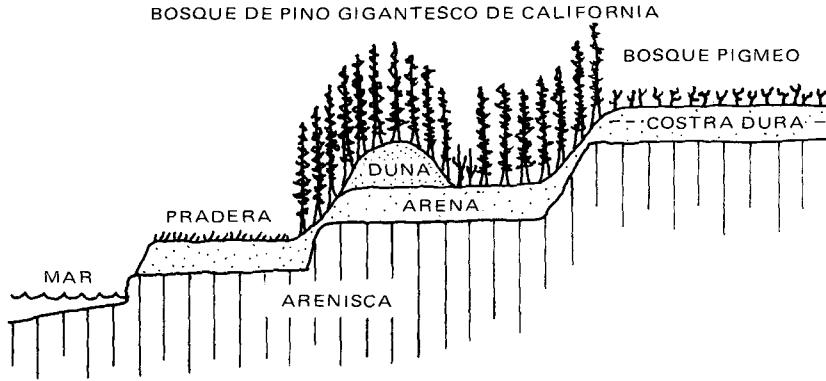


FIG. 9-7. Clímax edáficos en la costa del norte de California (región del Mendocino). Pese a que el material de origen (horizonte C) sea el mismo (depósitos de playa y arenisca), los pinos gigantes y las coníferas enanas crecen unos junto a otros en terrazas marinas adyacentes. El carácter raquítico del bosque pigmeo se debe a una costra dura, cementada de hierro, de horizonte B, situada unos 45 cm abajo de la superficie. El suelo arriba de la costra dura impermeable es sumamente ácido (pH 2.8 a 3.9) y pobre en Ca, Mg, K, P y otros elementos nutritivos. Al menos uno de los pinos enanos dominantes es un ecotipo (véase pág. 109) adaptado especialmente a esta condición extrema del suelo. (Según Jenny, Arkley y Schultz, 1969.)

pues, esta clase de ecosistema tiene un clímax cíclico natural controlado por la acción recíproca del fuego y de elementos antibióticos (véase cap. 7, pág. 228). Otro ejemplo es el del bosque de pinabeto en el que brotes periódicos de orugas de las yemas matan grandes árboles maduros y provocan un crecimiento vigoroso de árboles jóvenes que escapan, en gran parte, al desastre. McDonald (1965) cree que el pinabeto y la oruga de la yema forman un sistema natural autopertpetuador y que los intentos enderezados a controlar los brotes por medio de insecticidas constituyen un esfuerzo en vano que más bien perjudica que beneficia (véase pág. 199).

Las regiones varían considerablemente en cuanto al porcentaje de área que es capaz de soportar comunidades climáticas de clímax. En los suelos profundos de los llanos centrales, los primeros colonizadores encontraron una gran proporción de tierra cubierta de una hierba de pradera clímax. En contraste, en el arenoso llano costal más bajo, "geológicamente joven", del sureste, el clímax climático (un bosque siempre verde de hoja ancha) fue inicialmente tan raro como es hoy. La mayor parte del llano costal está ocupado por clímaxes edáficos o por sus etapas serales. (Véanse también págs. 386 a 388). En cambio, los mares, que ocupan cuencas geológicamente antiguas, pueden considerarse estar en una situación de

clímax, por lo que se refiere al desarrollo de la comunidad, según ya se indicó.

Por regla general, la composición de las especies se ha utilizado como criterio para averiguar si una comunidad determinada era clímax o no. Sin embargo, esto solo no constituye a menudo un buen criterio, porque es el caso que la composición de las especies experimentará acaso cambios apreciables en respuesta a las estaciones y a fluctuaciones meteorológicas a breve plazo, pese a que, en su conjunto, el ecosistema permanezca estable. Según ya se indicó, la razón P/R u otro criterio funcional proporcionarán acaso un índice mejor. Varias razones estadísticas, como las de pigmento (véase pág. 62), los tiempos de renovación (más largos en clímax que en las etapas de desarrollo), los coeficientes de variación, índices de similitud y otros indicadores de estabilidad deberían utilizarse asimismo con provecho.

Por supuesto, el hombre tiene mucho que ver con el progreso de la sucesión y la consecución de clímax. Cuando una comunidad estable, que no es el clímax climático o edáfico en relación con el lugar dado, es mantenida por el hombre o por sus animales domésticos, se la puede designar apropiadamente como *disclímax* o *subclímax antropogénico* (= producido por el hombre). Por ejemplo, el pastoreo excesivo por parte del ganado podrá

producir acaso una comunidad de desierto de arbustos de creosota, mezquite y cactus, allí donde el clima local permitiría que se mantuviera una tierra de pradera. La comunidad del desierto será así el disclímax, en tanto que la pradera sería el clímax climático. En este caso, la comunidad de desierto es prueba de una administración deficiente por parte del hombre, en tanto que la misma comunidad de desierto en una región de un verdadero clima desértico constituiría un estado natural. Una combinación interesante de climaxes edáfico y de trastorno ocupa áreas extensas en la región de pradera de California, en donde especies anuales introducidas han reemplazado casi por completo las hierbas nativas de la pradera. En un extenso estudio de estas praderas, McNaughton (1968) observó que biomasa, productividad, relaciones de diversidad y predominio y composición florística de comunidades establecidas en suelos de arenisca diferían pronunciadamente de los de suelos de serpentina, que tienen un contenido de calcio muy bajo y uno muy alto de magnesio (véase pág. 112).

Los ecosistemas agrícolas que han permanecido estabilizados durante prolongados periodos de tiempo pueden considerarse sin duda como climaxes (o disclímaxes, si se prefiere). Desafortunadamente, muchos sistemas de cultivo, especialmente tal como se administran corrientemente en los trópicos y en desiertos irrigados, no son en modo alguno estables, puesto que están sujetos a erosión, lixiviación, acumulación de sales e invasiones de plagas. Según ya se indicó, el mantener alta productividad en tales sistemas requiere un "subsidio" creciente por parte del hombre. Diremos más al respecto en la sección siguiente.

### 3. IMPORTANCIA DE LA TEORIA DEL DESARROLLO DEL ECOSISTEMA PARA LA ECOLOGIA HUMANA

#### Enunciado

Los principios del desarrollo del ecosistema revisten importancia en las relaciones entre el hombre y la naturaleza, porque la estrategia de la "protección máxima" (esto es, el tratar de obtener el apoyo máximo de estructuras complejas de biomasa), que caracteriza el desarrollo ecológico, entra a menudo en conflicto con el objetivo humano de la "produc-

ción máxima" (tratar de obtener el mayor rendimiento posible). El reconocimiento de la base ecológica para este conflicto entre el hombre y la naturaleza constituye un primer paso en el establecimiento de una política racional de aprovechamiento del suelo.

#### Explicación

La figura 9-2 ilustra un conflicto básico entre las estrategias del hombre y de la naturaleza. Las relaciones del "tipo de floración", tales como las exhiben el microcosmo de 30 días o el bosque de 30 años, ponen de manifiesto la idea actual del hombre acerca de cómo habría de regir la naturaleza. Por ejemplo, el objetivo de la agricultura o de la silvicultura intensa tal como se practican de modo general está en conseguir altos porcentajes de producción de productos de fácil recolección, dejando acumularse poco plantel permanente en el campo o, en otros términos, una alta eficiencia de P/B. Por otra parte, la estrategia de la naturaleza tal como se percibe en los resultados de los procesos de sucesión, está orientada hacia la eficiencia inversa, esto es, hacia una razón B/P elevada, como lo ilustra la relación a la derecha de la figura 9-2. El hombre se ha preocupado, por regla general, por obtener del campo la mayor "producción" posible, desarrollando y manteniendo tipos de ecosistemas de sucesión temprana, monocultivos por lo regular. Pero, por supuesto, el hombre vive no sólo de alimento y fibra, sino que necesita además una atmósfera de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> equilibrados, el amortiguador climático proporcionado por los mares y las masas de vegetación, y agua limpia (es decir, improductiva) para usos culturales e industriales. Muchos recursos indispensables para el ciclo vital, sin hablar de las necesidades recreativas y estéticas, se los proporcionan mejor al hombre los campos menos "productivos". En otros términos: el campo no es solamente un depósito de abastecimiento, sino también el *oikos* —la casa— en que debemos vivir. Hasta hace poco, el hombre ha considerado como naturales el intercambio gaseoso, la purificación del agua, el ciclo de los elementos nutritivos y otras funciones protectoras de los ecosistemas de conservación autónoma, o sea, hasta que sus números y sus manipulaciones del medio se hicieron lo bastante grandes como para afectar los equi-

librios regionales y globales. El paisaje más agradable y ciertamente el más seguro para vivir es el que contiene una diversidad de cultivos, bosques, lagos, ríos, bordes de camino, marismas, litorales y "lugares de desecho" o, en otras palabras, una mezcla de comunidades de edades ecológicas distintas. En cuanto individuos, rodeamos más o menos instintivamente nuestras casas con elementos protectores no comestibles (árboles, arbustos, hierba), al mismo tiempo que nos empeñamos en extraer fanegas complementarias de nuestro trigal. Por supuesto, todos nosotros consideramos el trigal como "algo bueno", pero la mayoría de nosotros no quisiéramos vivir en él, y sería sin duda alguna suicida cubrir la superficie terrestre entera de la biosfera con campos de trigo, ya que la oscilación entre el auge y la pérdida de la cosecha sería grave en una situación de esta clase.

Puesto que es imposible llevar al grado máximo usos contrarios en el mismo sistema, dos soluciones posibles del dilema surgen espontáneamente. Podríamos seguir buscando un compromiso entre la cantidad de rendimiento y la calidad del espacio vital, o podemos proponernos deliberadamente dividir el campo en compartimientos, con objeto de mantener simultáneamente tipos altamente productivos y predominantemente protectores como unidades distintas, sujetas a estrategias distintas de administración (estrategias que vayan desde el cultivo intensivo, por ejemplo, por una parte, a la administración de las tierras incultas por la otra). Si la teoría del desarrollo del ecosistema es válida y aplicable a la planificación, entonces la estrategia llamada del uso múltiple, de la que tanto oímos hablar, sólo actuará a través del uno o el otro de estos métodos, porque, en la mayoría de los casos, los usos múltiples proyectados pugnan unos con otros. Es conveniente, pues, examinar algunos ejemplos de compromiso y las estrategias de los compartimientos.

#### Estabilidad del pulso

Un trastorno físico más o menos regular, pero agudo, impuesto desde fuera puede mantener un ecosistema en algún punto intermedio en el orden de sucesión del desarrollo, procurando un compromiso, por así decir, entre juventud y madurez. Aquellos que podríamos llamar "ecosistemas de nivel

de agua fluctuante" constituyen buenos ejemplos. Los estuarios y las zonas de marea en general están mantenidos en una etapa temprana relativamente fértil por las mareas, que proporcionan energía para un ciclo rápido de los elementos nutritivos. Y en forma análoga, los pantanos de agua dulce, como los Everglades de Florida, son mantenidos en una etapa temprana de sucesión por las fluctuaciones estacionales de los niveles de agua. La baja de la estación seca acelera la descomposición aeróbica de la materia orgánica acumulada, liberando elementos nutritivos que, al volver a subir el nivel, prestan soporte a un auge de productividad durante la estación húmeda. Las vidas biológicas de muchos organismos están íntimamente ligadas a esta periodicidad. La cigüeña silvestre, por ejemplo, cría cuando los niveles de agua bajan y los pequeños peces de los que se alimenta se concentran en menos espacio y son más fáciles de capturar en los estanques medio secos. Si el nivel de agua permanece alto durante la estación seca habitual o deja de subir durante la estación húmeda, la cigüeña no nidifica (Kahl, 1964). Estabilizar los niveles de agua en los Everglades por medio de diques, esclusas y embalsamientos, como lo proponen actualmente algunos, más bien destruiría los Everglades, en opinión del autor, que los conservaría tal como ahora los conocemos, con la misma seguridad que lo haría el desagüe completo. Sin descensos y fuegos periódicos, las cuencas poco profundas se llenarían de materia orgánica y la sucesión procedería de la situación actual de estanque y pradera a la de chaparral o bosque pantanoso.

Es extraño que el hombre no reconozca fácilmente la importancia de los cambios recurrentes en el nivel del agua en las situaciones naturales como las de los Everglades, siendo así que estas pulsaciones constituyen la base para algunos de sus cultivos de alimento más duraderos. El llenado y vaciado alterno de estanques ha constituido un procedimiento corriente en la piscicultura durante siglos en Europa y Oriente. La inundación, el desagüe y la aeración del suelo en el cultivo del arroz constituyen otro ejemplo. En esta forma, el arroz es el análogo cultivado del ecosistema natural de pantano o de zona de marea.

El fuego es otro factor físico cuya periodicidad ha sido de importancia vital para el hombre y la naturaleza por espacio de siglos.

Tal como se describió en el capítulo 4, biotas enteras, como las de las praderías africanas y el chaparral californiano se han adaptado a los fuegos periódicos, produciendo lo que los ecólogos designan como "clímaxes de fuego". Por espacio de siglos, el hombre se ha servido deliberadamente del fuego para mantener clímaxes de éstos o volver la sucesión a algún punto conveniente hacia atrás. El bosque controlado por fuego (véase fig. 5-16) rinde menos madera que un árbol de granja (esto es, árboles jóvenes, todos de aproximadamente la misma edad, plantados en hilera y cosechados conforme a una breve rotación; véase figura 15-3, A), pero proporciona mayor protección al paisaje, madera de mejor calidad y un albergue para aves nativas de caza (codornices, pavos silvestres, etc.), que no podrían sobrevivir en un árbol de granja. Así, pues, el clímax de fuego es un ejemplo de un compromiso entre producción y simplicidad por una parte, y protección y diversidad por la otra.

Debería recalcarse que la estabilidad de la pulsación sólo opera si existe una comunidad completa (incluidos no sólo las plantas, sino también los animales y los microorganismos) adaptada a la intensidad y la frecuencia de la perturbación. La adaptación (operación del proceso de selección) requiere tiempos medibles en la escala evolutiva. La mayoría de las presiones físicas introducidas por el hombre son demasiado repentinas, demasiado violentas o demasiado arrítmicas para que se produzca adaptación al nivel del ecosistema, de donde más bien resulta grave oscilación que estabilidad. En muchos casos, al menos, la modificación de ecosistemas naturalmente adaptados con fines culturales parecería preferible al nuevo diseño completo.

#### Perspectivas para una agricultura de detritus

Según se indicó anteriormente, la utilización heterotrófica de producción primaria en los ecosistemas maduros implica en gran parte un consumo diferido de detritus. No hay razón alguna para que el hombre no pueda servirse del detritus en mayor grado y obtener así alimento u otros productos del tipo más protector del ecosistema. Esto representaría, una vez más, un compromiso, puesto que el rendimiento a breve plazo no podría ser tan

grande como el rendimiento obtenido por explotación directa de la cadena de alimentos de pasto. No obstante, una agricultura del detritus presentaría algunas ventajas. En efecto, la estrategia agrícola actual se basa en la selección con miras al crecimiento rápido y al carácter de comestibilidad en las plantas alimenticias, lo que, por supuesto, las hace vulnerables al ataque por parte de insectos y a las enfermedades. Por consiguiente, cuanto más seleccionemos con miras a la succulencia y al crecimiento, tanto mayor esfuerzo deberemos invertir en el control químico de las plagas; pero este esfuerzo aumenta a su vez la probabilidad de que envenenemos organismos útiles, sin hablar del peligro de envenenarnos a nosotros mismos. Siendo esto así, ¿por qué no seguimos una estrategia inversa consistente en seleccionar plantas que sean básicamente poco gustosas o de las que producen sus propios insecticidas generales mientras crecen, a reserva de convertir luego la producción neta en productos comestibles mediante enriquecimiento microbiano o químico en fábricas de alimentos? Podríamos dedicar así nuestro genio bioquímico al proceso de enriquecimiento, en lugar de ensuciar nuestro espacio vital con venenos químicos (!). La producción de ensilaje por fermentación de forraje de bajo grado constituye un ejemplo de un procedimiento de esta clase, de uso muy difundido ya actualmente. El cultivo de peces detritívoros en Oriente es otro.

Recurriendo a la cadena de alimentos de detritus, el hombre puede obtener una cosecha apreciable de muchos sistemas naturales, sin modificarlos mucho y sin destruir su valor protector y estético.

#### El modelo de compartimiento

Por mucho éxito que tengan, los sistemas de compromiso no son ni apropiados ni beneficiosos para el campo en su conjunto. Necesitamos insistir en mayor grado en la compartimentalización, de modo que los ecosistemas del tipo de crecimiento, de situación estable y de tipo intermedio puedan enlazarse con las áreas urbanas e industriales para beneficio mutuo. Sabiendo los coeficientes de transferencia que definen la corriente de energía y el movimiento de materiales y organismos (incluido el hombre) entre los compartimientos, debería ser posible averiguar, mediante

manipulación análoga de computadora, límites racionales para el tamaño y la capacidad de cada compartimiento. Podríamos empezar, por ejemplo, con un modelo simplificado como el que se ilustra en la figura 9-8, consistente en cuatro compartimientos de área igual, separados según el criterio básico de la función biótica, esto es, según que el área sea o no: 1) productora, 2) protectora, 3) un compromiso entre 1 y 2, ó 4) urbana-industrial. Afinando continuamente el coeficiente de transferencia sobre la base de situaciones del mundo real, y aumentando y reduciendo el tamaño y la capacidad de cada compartimiento mediante simulaciones de computadora, sería posible averiguar objetivamente los límites que deben imponerse en último término a cada compartimiento para mantener equilibrios regionales y globales de energía vital y de materiales. Un procedimiento de análisis de sistema proporciona al menos un método para la solución del dilema básico planteado por la pregunta, "¿Cómo sabemos cuándo estamos obteniendo demasiado de una cosa buena?" Proporciona asimismo un medio de evaluar los drenajes de energía impuestos a los ecosistemas por la contaminación, la radiación, la recolección y otras cargas (H. T. Odum, 1967).

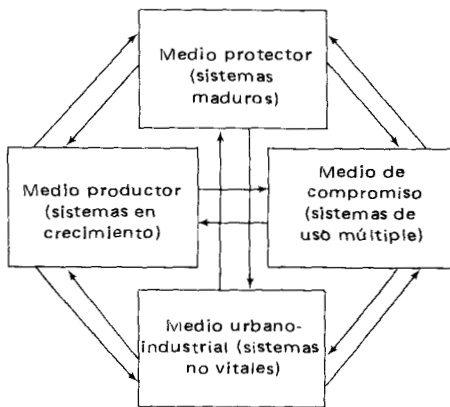


FIG. 9-8. Modelo de compartimiento de las clases básicas de medios que requiere el hombre, distribuidas según criterios de desarrollo del ecosistema y de los recursos del ciclo biológico. Véase la explicación en el texto. (Según E. P. Odum, 1969.)

Por supuesto, la realización de cualquier proyecto de compartimentalización requeriría procedimientos para dividir el campo en zonas y restringir el uso de algunas áreas de tierra y de agua. Aunque el principio de las zonas está universalmente aceptado en las ciudades, es el caso, con todo, que los procedimientos actualmente seguidos no funcionan muy bien, porque las restricciones relativas a la zonificación se dejan eludir con demasiada facilidad por presiones de breve plazo tanto económicas como de población. Dividir el campo en zonas requeriría un modo totalmente nuevo de pensar, incluida la creación de comisiones ambientales y de planificación investidas de poderes reguladores. Se necesitará además un mayor recurso a medidas legales que proporcionen reducción de impuestos, restricciones sobre el empleo, las facilidades de embellecimiento y la propiedad pública, si áreas apreciables de tierra y agua han de mantenerse en categorías de "protección". New Jersey y California, en las que la contaminación y la presión de población están empezando a hacerse sentir, han dado un primer paso en dicha dirección aprobando una legislación de "espacio abierto", destinada a poner la mayor parte de tierra sin ocupar posible bajo un estatuto de "protección", de modo que pueda conservarse la calidad del medio total. Algunas regiones de Estados Unidos de Norteamérica, pero no todas, son afortunadas, por cuanto grandes extensiones son de bosques, parques y cotos de caza nacionales. El hecho de que tales áreas, lo mismo que los mares colindantes, no sean totalmente explotables nos da tiempo para el estudio y la programación ecológicos acelerados que se necesitan para averiguar cuáles proporciones de diversos tipos de campaña proporciona un sano equilibrio entre el hombre y la naturaleza. Los mares abiertos, por ejemplo, debería permitirse que permanezcan siempre al estado de regiones protectoras, más bien que productoras, a causa del gobierno de la biosfera, tal como se describió en el capítulo 2. En efecto, el mar rige los climas y modera y controla la velocidad de descomposición y de regeneración de los elementos nutritivos, creando así y conservando el medio terrestre altamente aeróbico al que las formas superiores de vida, como la del hombre, por ejemplo, están adaptadas. La eutrofización de los mares, por ejemplo, en un esfuerzo desesperado por ali-



mentar la población de la tierra, podría tener acaso muy bien un efecto adverso sobre los equilibrios gaseoso y térmico de la atmósfera.

Hasta tanto que podamos averiguar con mayor precisión hasta dónde podemos llegar con seguridad en la expansión de la agricultura intensiva y la propagación urbana a expensas del campo protector, constituirá una actitud prudente conservar inviolado de éste la mayor parte posible. Así, pues, la conservación de áreas naturales no constituye un lujo periférico para la sociedad, sino una inversión de capital de la que esperamos obtener provecho. Podrá ocurrir muy bien, también, que las restricciones impuestas al empleo de la tierra y el agua constituyan nuestro único medio de evitar la sobrepoblación o una explotación excesiva de los recursos o ambas cosas a la vez. En forma interesante, la restricción del empleo de la tierra es el análogo del mecanismo de control natural de la conducta conocido como "territorialidad", mediante el cual muchas especies de animales evitan el amontonamiento y la presión social, según vimos en detalle en el capítulo 7 sección 15.

Un proyecto para conseguir semejantes objetivos en las cuestiones humanas se examina en el capítulo 21.

En resumen, el modelo tabular para el desarrollo del ecosistema tiene muchos paralelos en el desarrollo de la sociedad humana misma. En la sociedad precursora, lo mismo que en el ecosistema precursor, una alta natalidad, un crecimiento rápido, altos beneficios económicos y la explotación de recursos accesibles no utilizados son ventajosos, pero, a medida que nos acercamos al nivel de saturación, estos impulsos han de desplazarse hacia la consideración de la simbiosis (esto es, de los "derechos civiles", de la "ley y el orden", de la "educación" y de la "cultura"), del control de natalidad y de la renovación del ciclo de los recursos. Por consiguiente, el equilibrio entre juventud y madurez en el sistema socioambiental constituye el objetivo realmente básico que hay que conseguir si el hombre como especie quiere salir con éxito de la etapa actual de crecimiento rápido, a la que manifiestamente está bien adaptado, y pasar a alguna forma de etapa de crecimiento y equilibrio controlados, de la que hasta el presente muestra poca comprensión y a la que hasta ahora muestra pocas ganas de adaptarse.

#### 4. EVOLUCION DEL ECOSISTEMA

##### Enunciado

Al igual que en el caso del desarrollo a breve plazo descrito en las secciones precedentes de este capítulo, la evolución de los ecosistemas a largo plazo es regida: 1) por fuerzas alogénicas (de fuera), como son los cambios geológicos y climáticos, y 2) por los procesos autogénicos (interiores) que resultan de actividades de los componentes vivos del ecosistema. Los primeros ecosistemas, de hace tres mil millones de años, estaban poblados por minúsculos heterótrofos anaerobios que vivían de materia orgánica sintetizada por procesos abióticos. A continuación del origen y de la explosión de población algal, que convirtió una atmósfera reductora en una de oxígeno, los organismos han evolucionado a través de las prolongadas edades geológicas hacia sistemas cada vez más diversos y complicados que, por una parte, han conseguido el control de la atmósfera y, por otro lado, están poblados por especies multicelulares mayores y más altamente organizadas. En el marco de esta comunidad, el cambio evolutivo de los componentes se supone que tiene lugar principalmente mediante *selección natural al nivel de la especie o por debajo de él*; pero es el caso que la selección natural arriba de dicho nivel podrá ser importante asimismo, especialmente: 1) *coevolución*, esto es, la selección recíproca entre autótrofos y heterótrofos interdependientes, y 2) *selección de grupo o de comunidad*, que conduce a la conservación de rasgos favorables al grupo, aunque sean desfavorables a los portadores genéticos en el seno del grupo.

##### Explicación

El amplio esquema de la evolución de organismos y la atmósfera de oxígeno, que hacen que la biosfera sea absolutamente única entre los planetas de nuestro sistema solar, están representados en la figura 9-9. Se cree ahora de modo general que al empezar la vida en la tierra, hace más de tres mil millones de años, la atmósfera contenía nitrógeno, amoníaco, hidrógeno, bióxido de carbono, metano y vapor de agua, pero no, en cambio, oxígeno libre (véase Berkner y Marshall, 1964, 1965; Drake (dir.) 1968; Tappen, 1968, y

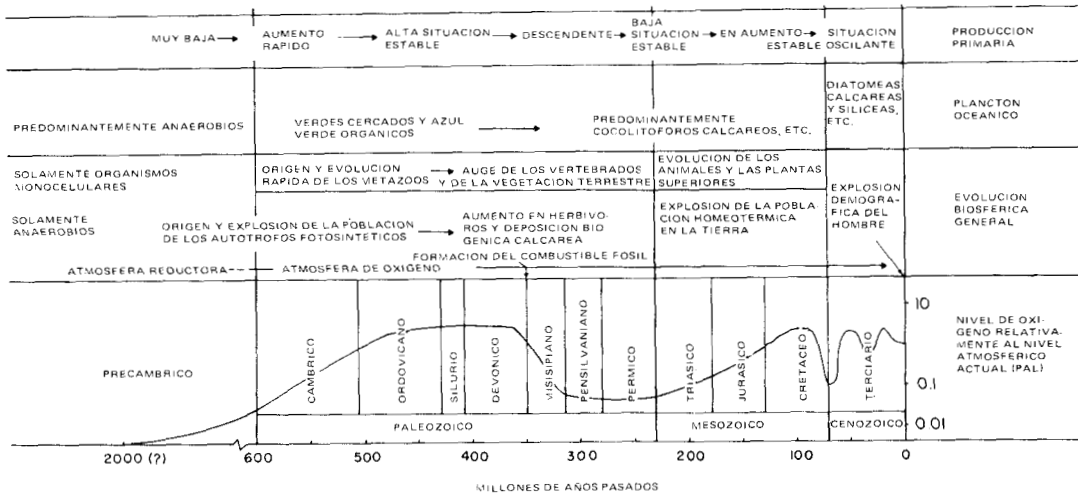


FIG. 9-9. La evolución de la biosfera y de su atmósfera de oxígeno. Véase la explicación en el texto. (Copiado y ampliado consultado a Helen Tappan, 1968.)

Calvin, 1969). Contenia además cloro, sulfuro de hidrógeno y otros gases, que serían venenosos para la mayor parte de la vida actual. La composición de la atmósfera en aquellos días estaba condicionada en gran parte por los gases de volcanes, que eran mucho más activos entonces que ahora. Debido a la ausencia de oxígeno, no había capa alguna de ozono (el  $O_2$  sometido a la radiación de onda corta produce  $O_3$ , el que a su vez absorbe la radiación ultravioleta) para proteger contra la radiación ultravioleta solar mortal, la cual, por consiguiente, penetraba hasta la superficie de la tierra y el agua. Semejante radiación mataría toda vida expuesta a ella, pero, por extraño que parezca, es esta radiación la que se supone haber creado una evolución química conducente a moléculas orgánicas complejas, como los aminoácidos, que se convirtieron en los bloques de construcción de la vida primitiva. La cantidad muy pequeña de oxígeno no biológico producida por disociaciones de vapor de agua proporcionaría acaso ozono suficiente para formar una ligera protección contra la radiación ultravioleta. Sin embargo, mientras el oxígeno y el ozono atmosféricos seguían siendo escasos, la vida sólo podía desarrollarse bajo la capa protectora del agua. Así, pues, los primeros organismos vivientes fueron unos anaerobios acuáticos del tipo de las levaduras, que obtenían la energía necesaria para la respiración por procesos de fermentación. Y debido a que la fermentación es tanto menos eficaz que la respiración oxidativa (véase pá-

gina 27), la vida primitiva no podía evolucionar más allá de la etapa monocelular. Por otra parte, los organismos primitivos contaban con un suministro muy limitado de alimento, puesto que habían de depender de los materiales orgánicos de descenso lento sintetizados por la radiación en las capas superiores del agua, hasta donde ellos, los microbios hambrientos, no podían arriesgarse. Así, pues, durante millones de años la vida hubo de existir en condiciones muy precarias y limitadas. Berkner y Marshall (1966) describen la situación como sigue: "Este modelo de ecología primitiva requiere charcos suficientemente profundos para absorber la luz ultravioleta mortal, pero no tan profundos, con todo, que eliminen demasiado de la luz visible. La vida pudo haberse originado en el fondo de charcos o de aguas someras protegidas, alimentada, tal vez, por manantiales calientes ricos en sustancias químicas nutritivas."

Es posible que la escasez de alimento orgánico ejerciera una presión de selección que conduciría a la evolución de la fotosíntesis. La formación gradual de oxígeno, producido biológicamente en el agua, y su difusión hacia la atmósfera produjo los enormes cambios en la geoquímica de la tierra e hizo posible la rápida expansión de la vida y el desarrollo de sistemas de vida mayores y más complicados. Muchos minerales, como el hierro, precipitaron en el agua y constituyeron formaciones geológicas características. Al aumentar el oxígeno en la atmósfera, la capa de ozono

constituida en la atmósfera superior se hizo más tupida, la superficie de la tierra resultó protegida, y la vida pudo subir a la superficie del agua. Al mismo tiempo, la respiración aerobia hizo posible el desarrollo de organismos multicelulares complejos. Se supone que los primeros animales multicelulares aparecieron al alcanzar el oxígeno aproximadamente el 3 por 100 de su nivel actual (o aproximadamente 0.6 por 100 de la atmósfera, frente al 20 por 100 actual), hace unos 600 millones de años, en los comienzos del periodo cámbrico (fig. 9-9). El término "pre-cámbrico" se utiliza para comprender el vasto periodo de tiempo durante el cual sólo existió la vida pequeña y primitiva "monocelular". Durante el cámbrico se produjo una explosión revolucionaria de vida nueva, como la de las esponjas, los corales, gusanos, moluscos, algas y los antepasados de las plantas de semilla y los vertebrados. Así, el hecho de que las minúsculas plantas verdes del mar fueran capaces de producir un excedente de oxígeno con respecto a las necesidades respiratorias de todos los organismos, hizo posible poblar la tierra en relativamente poco tiempo. En los periodos subsiguientes de la era paleozoica, la vida no sólo llenó todos los mares, sino que invadió también la tierra. El desarrollo del manto verde de vegetación proporcionó más oxígeno y alimento para la evolución subsiguiente de grandes seres, como los dinosaurios, los mamíferos y luego el hombre. Al propio tiempo, formaciones calcáreas y luego silíceas se añadieron al fitoplancton orgánicamente cercado de los mares (figura 9-9).

Cuando finalmente el consumo de oxígeno igualó la producción del mismo, en algún momento a mediados del paleozoico, la concentración era en la atmósfera, así se cree ahora, de aproximadamente el mismo nivel actual del 20 por 100. Desde el punto de vista de la biosfera, pues, la evolución parece ser muy parecida a la sucesión heterotrófica seguida de un régimen autotrófico, tal como la que podríamos reproducir en un microcosmo de laboratorio partiendo de un medio de cultivo enriquecido con materia orgánica. A partir del devónico, las pruebas geológicas indican algunos altibajos (véase fig. 9-9). Durante los últimos tiempos del paleozoico se produjo un descenso pronunciado (a tal vez el 50 por 100 del nivel actual) de  $O_2$

y un aumento de  $CO_2$ , acompañados de cambios climáticos. Es posible que el aumento de  $CO_2$  desencadenara la "vasta floración autotrófica" que creó los combustibles fósiles de los que depende actualmente la civilización industrial del hombre. A continuación de un retorno gradual a una atmósfera de alto  $O_2$  y bajo  $CO_2$ , el equilibrio de estos dos se mantuvo en lo que cabría designar como una "situación estable oscilante". Según vimos en el capítulo 2 y luego nuevamente en el 4, es posible que el  $CO_2$  y la contaminación del polvo producidos por el hombre hagan más "inestable" todavía este precario equilibrio.

Diremos de paso que la historia de la atmósfera tal como acabamos de exponerla debería enseñarse a todo ciudadano y todo niño de escuela, porque pone de manifiesto, en forma impresionante, la dependencia absoluta del hombre con respecto a otros organismos de su medio.

La figura 9-10 es un modelo simplificado que muestra de qué modo los componentes de la población del ecosistema van evolucionando con el tiempo. Se producen cambios en la composición en especies de la población cuando surgen nuevas especies, se extinguen otras y las que sobreviven cambian en abundancia o composición genética. Durante la historia hipotética de las poblaciones de 10 especies que pueden verse en la figura 9-10, partimos de siete especies y terminamos con ocho, dos de las cuales son nuevas, al paso que cinco han cambiado en abundancia o en composición genética o en ambas cosas a la vez. Durante el periodo de tiempo, una de las especies (la número 10) evolucionó y se extinguió, mientras que otra (la número seis) se las arregló para subsistir sin cambio. Muchos biólogos creen que todos los cambios evolutivos pueden explicarse en el marco de la teoría convencional de la selección y mutación naturales (lo que en ocasiones se designa como neodarwinismo), pero los geneticistas y especialmente los ecólogos están intrigados por las posibilidades de la selección natural a niveles superiores de organización. En consecuencia, consideraremos brevemente estas posibilidades en las dos secciones próximas. Simpson (1969), al resumir los "primeros tres mil millones de años de evolución de la comunidad" concluye que la composición taxonómica de los ecosistemas no se había estabilizado todavía.

FIG. 9-10. Diagrama en el que se aprecian diversas formas en que los cambios en las poblaciones de la especie se traducen en cambios evolutivos en la comunidad; por ejemplo, cambio genético (depósito de genes) con o sin cambio en el tamaño (o distribución) de la población; cambio en el tamaño de la población, sin cambio en el depósito de genes; evolución de nuevas especies y extinción de especies viejas. (Según Valentine, 1968.)



## 5. COEVOLUCION

### Enunciado

La coevolución es un tipo de evolución de la comunidad (esto es, de acciones recíprocas evolutivas entre organismos en las que el intercambio de información genética entre las clases es mínimo o nulo), que implica acción selectiva recíproca entre grupos principales de organismos de relación ecológica estrecha, como por ejemplo, entre plantas y herbívoros, entre grandes organismos y sus microorganismos simbiotes, o entre parásitos y sus huéspedes.

### Explicación

Sirviéndose como base de sus estudios de mariposas y plantas, Ehrlich y Raven (1965) han esbozado su teoría de la coevolución. Su hipótesis puede resumirse como sigue: a través de mutaciones o recombinaciones ocasionales, las plantas producen sustancias químicas no relacionadas directamente con las vías metabólicas básicas (o tal vez como productos secundarios originados en estas vías) que no son hostiles al crecimiento y al desarrollo normales. De casualidad, alguna de dichas sustancias sirven para reducir la palatabilidad de las plantas con respecto a los herbívoros. Protegida de insectos fitófagos, una planta de éstas habría entrado en una nueva zona de adaptación. Podría seguir radiación evolutiva de las plantas y aquello que empezó como una mutación o recombinación fortuita podría acabar caracterizando una familia entera o un grupo de familias emparentadas. Sin embargo, los insectos fitófagos pueden evolucionar en respuesta a obstáculos fisiológicos, como lo muestra la reciente experiencia del hombre con los insecticidas. Y

efectivamente, la respuesta a sustancias vegetales secundarias y la evolución de la resistencia a los insecticidas parecen estar íntimamente relacionadas (cita aquí Gordon, 1961). Si aparecía en una población de insectos un mutante o un recombinante que permitiera a los individuos alimentarse de la planta anteriormente protegida, la selección llevaría la evolución hacia una nueva zona de adaptación, permitiéndole diversificarse en ausencia de competición con otros herbívoros. Así, pues, la diversidad de las plantas no sólo tenderá acaso a aumentar la diversidad de los animales fitófagos, sino que puede también ocurrir lo contrario. En otros términos, la planta y el herbívoro evolucionan juntos, en el sentido de que la evolución de cada uno es dependiente de la evolución del otro. Ehrlich y Raven llegan inclusive a sugerir que las respuestas selectivas recíprocas de la planta y el herbívoro podrán explicar acaso la alta diversidad de plantas en los trópicos (véase pág. 149), donde los climas cálidos son particularmente favorables a los insectos. Pimentel (1968) se ha servido de la expresión de "retroalimentación genética" para esta clase de evolución, que conduce a la homeostasia de la población y la comunidad en el seno del ecosistema (véase pág. 197 y 211).

### Ejemplos

La coevolución se ha traducido al parecer en una asociación notable entre la planta acacia asta de toro (*Acacia cornigera*) y una hormiga (*Pseudomyrmex ferruginea*), en México y América Central, según lo ha descrito Janzen (1966, 1967). Las hormigas viven en colonias al interior de las espinas hinchadas de la planta de acacia. Si se eliminan las hormigas, se produce una grave defoliación por insectos

herbívoros (que normalmente serían presa de las hormigas), y la sombra subsiguiente que le hace una vegetación competidora provoca la muerte de la acacia en un plazo de dos a 15 meses. Así, pues, la planta depende del insecto para protección contra el pasto. Parecería probable que la selección recíproca y la retroalimentación genética intervengan en todos los casos de mutualismo, según se describió en el capítulo 7, sección 19.

La coevolución puede comprender más que un solo paso en la cadena de alimentos. Brower y sus colegas (1968), por ejemplo, han estudiado la mariposa monarca (*Danaus plexippus*), bien conocida por su falta de palatabilidad para los depredadores vertebrados. Observaron que este insecto es capaz de extraer los glicósidos altamente tóxicos contenidos en las plantas de venetósigo de las que se alimenta, proporcionando en esta forma una defensa sumamente eficaz contra las aves depredadoras, no sólo para la oruga, sino también para la mariposa adulta. Así, pues, este insecto ha desarrollado no sólo la capacidad de alimentarse de una planta de gusto desagradable para otros insectos, sino que se "sirve" del veneno de la planta para su propia protección contra los depredadores.

Finalmente, la coevolución no se halla restringida a las interacciones fagotróficas. En efecto, las poblaciones vegetales pueden unirse una con otras en la comunidad por su dependencia de una sola especie de insecto o fecundador de colibrí y su evolución común con ella (Baker, 1963). Resulta fácil ver de qué modo las selecciones graduales recíprocas pueden explicar las tendencias evolutivas hacia la diversidad, la interdependencia y la homeostasia al nivel de la comunidad.

## 6. SELECCION DE GRUPO \*

### Enunciado

La *selección de grupo* es una selección natural entre grupos de organismos no necesariamente enlazados estrechamente por medio de asociaciones mutualistas. La selección de grupo conduce teóricamente a la conservación de rasgos favorables a las poblaciones y las comunidades, pero selectivamente contrarios,

\* Esta sección fue preparada por Dr. R. H. Crozier, Departamento de Zoología, Universidad de Georgia.

en cambio, a los portadores genéticos en el seno de las primeras. E inversamente, eliminará acaso o mantendrá a bajas frecuencias rasgos contrarios a la supervivencia de las especies, pero selectivamente favorables, en cambio, en el seno de las poblaciones. La selección de grupo implica extinción de poblaciones en un proceso análogo a la selección de genotipos en el seno de las poblaciones, por muerte o capacidad de reproducción reducida de los tipos de individuos apropiados. Sin embargo, la eficacia de la selección de grupo podrá verse reforzada por desplazamiento genético. La selección de grupo es una cuestión muy controvertida entre los genetistas y seguirá probablemente siéndolo por algún tiempo, según lo atestiguan los argumentos de libro entero *en contra*, por Williams (1966), y *en favor*, por Darlington (1958) y Waddington (1962).

### Explicación

Pese a que sean pocos los que duden que la selección de grupo puede tener lugar, hay considerable incertidumbre, con todo, acerca de la cantidad de influencia que pueda ejercer sobre la evolución. Williams (1966) cree que casi todas las adaptaciones de grupo que han sido atribuidas a la acción de la selección de grupo por ecólogos de la población, como Wynne-Edwards (1962, 1964, 1965), pueden atribuirse a la acción tradicional de la selección individual. Sin duda, su punto de vista de que sólo se la debería invocar como mecanismo cuando la conclusión es ineludible merece crédito. Así, Orians (1969) ha mostrado que los sistemas de cría territoriales y poliginios de muchas aves, interpretados por algunos como adaptaciones de grupo para facilitar el control de población, pueden explicarse como producto de la selección tradicional al nivel individual. Williams sostiene que la selección de grupo tiene poca probabilidad a priori de constituir un elemento importante opuesto a la operación de la selección en el seno de poblaciones, a causa del gran número supuesto de generaciones (durante las cuales la selección puede actuar) antes de que ocurra por lo regular la extinción de la población. Sin embargo, hay pruebas recientes, en la obra de Wilson y sus colaboradores (véase Wilson, 1969), de que la extinción de la población puede tener lugar a alta velocidad, permitiendo así que se

produzca una posibilidad considerable de selección de grupo. Antes de poder decidir si la selección de grupo tiene o no probabilidades de constituir un factor importante en la evolución de cualquiera especie, hay que averiguar la velocidad de extinción de las poblaciones locales, lo que habrá de constituir sin duda un tema de interés capital de la ecología evolucionaria de futuros años.

Un modelo de selección de grupo que no implica extinción de población ha sido sugerido por Wright (1945). En este modelo, un genotipo es selectivamente superior al otro durante el curso de la selección en el seno de la población, pero es el caso que las poblaciones fijadas en relación con él o en vías todavía de segregación tienen un tamaño menor que las que están fijadas en relación con el otro alelo. Wright sugiere que, a un tamaño apropiado de la población, mientras unas de las poblaciones se fijarán mediante selección en relación con el alelo de capacidad baja de adaptación de población, otras se fijarán por desplazamiento genético en relación con el alelo de alta capacidad de adaptación de población. Estas últimas poblaciones aumentarán luego en tamaño y contribuirán a la corriente de inmigrantes entre poblaciones. Esta corriente desproporcionada de genes propenderá, en las poblaciones en vías todavía de segregación, a contrarrestar los efectos de la selección individual y a "atraer" algunas de estas poblaciones del otro lado, a la fijación en relación con el alelo favorable. La frecuencia del alelo favorable, de alta capacidad de adaptación de la población, aumentará así en la especie, aunque se haya seleccionado en su contra en el seno de una población cualquiera. Sin embargo, este modelo parece necesitar un ajuste más delicado de factores que el que se requiere en el modelo de extinción de población y no es tan plausible por consiguiente, pese a que, según veremos en el caso de *t* alelos en el ratón, el desplazamiento pueda ser importante también en este último caso.

En poblaciones pequeñas, el desplazamiento genético fortuito puede actuar en reciprocidad con la selección y dar resultados inesperados cuando no se consideran más que las solas presiones selectivas. Wright y Kerr (1954) mantuvieron cierto número de poblaciones de *Drosophila melanogaster* cada una de las cuales contenía inicialmente números iguales de alelos de ojo de barra y de tipo aberrante, hasta que se hicieron todas monomórficas en

relación con uno o el otro de los alelos. Pese a que el ojo de barra tenga una fuerte selección adversa y se perdería siempre en poblaciones grandes, una pequeña proporción de las poblaciones experimentales se fijó, con todo, en relación con él. Esto constituye la prueba experimental de que el curso de la selección puede resultar negado, en algunas ocasiones, por desplazamiento genético.

### Ejemplo

Un ejemplo claro de selección de grupo ha sido señalado por Lewontin (1962), quien llevó a cabo simulaciones de computadora del curso de tres alelos *t* estériles en poblaciones del ratón doméstico. Estos alelos particulares conducen a la esterilidad del macho cuando son homocigóticos, pero es el caso que del 85 al 99 por 100 del esperma de los machos heterocigóticos en relación con cualquier alelo lleva al alelo, en lugar de sólo el 50 por 100 que cabría esperar. La frecuencia exacta de transmisión depende del alelo de que se trate en cada caso. En poblaciones grandes, la frecuencia del alelo debería estabilizarse en el punto en que la proporción de pérdida en los homocigóticos resulta equilibrada por la sustitución de alelos en las proporciones de segregación aberrante de los machos heterocigóticos. Este punto es  $q = 2m - 1$ , donde  $m$  es el coeficiente de transmisión. Para el alelo  $t^{w2}$ , con  $m = 0.86$  y, teóricamente  $q = 0.70$ , el valor observado en una de las poblaciones fue  $q = 0.37$ . Lewontin encontró que una estructura de cría en que existen poblaciones tan pequeñas como grupos de familia de dos machos y seis hembras podía engendrar, en simulaciones de computadora, la frecuencia de gene aproximadamente observada. En 70 por 100 de las familias computadas, el alelo *t* tendió a fijarse, ya sea completamente o al menos en los machos, y causó extinción de la familia. Sin embargo, 30 por 100 de las familias perdieron el alelo *t* por desplazamiento genético, quedando todas las poblaciones fijadas después de 24 generaciones. Así, pues, el alelo *t* se perdería, si no fuera por el hecho de que, al natural, la migración vuelve a reinfectar algunas poblaciones de alelos, y la frecuencia real de cualquier alelo en una población depende de la probabilidad de extinción de los grupos que lo llevan y del coeficiente de reinfección de grupos de familias sanas por migración.

# Ecología de sistemas: el método de los sistemas y los modelos matemáticos en ecología

Por Carl J. Walters

Instituto de Ecología de Recursos  
Animales. Universidad de British  
Columbia, Vancouver, Canadá

Toda teoría del curso de los acontecimientos en la naturaleza se basa necesariamente en algún proceso de simplificación y es hasta cierto punto, por consiguiente, un cuento de hadas.

Sir Napier Shaw

### INTRODUCCION

Completamos ahora el círculo. Empezamos con el todo, esto es, con el concepto del ecosistema (capítulos 1 y 2), detallamos luego los componentes funcionales y bióticos del ecosistema (caps. 3 a 8) y sus desarrollos y evolución integrados (cap. 9). Y volvemos ahora al todo en términos de tratamiento "formal" o matemático de los modelos gráficos y verbales, "informales", que se han utilizado en todo este texto para ilustrar principios. El concepto general del modelado se examinó en la sección 3 del capítulo 1, y valdría la pena volver a dicha sección y también a la sección sobre cibernética (pág. 34) a manera de introducción al presente capítulo. Se han presentado modelos de diagramas de compartimiento y círculo en capítulos anteriores (véanse, por ejemplo, las figs. 3-11 y 3-17) y se ha hecho mención frecuente de la generación por computadora de curvas que imitan o predicen fenómenos del mundo real (véase, por ejemplo, la fig. 7-36). La introducción a ecuaciones diferenciales en el capítulo 7, secciones 7, 8, 17 y 18 proporciona un fundamento necesario para este capítulo.

La aplicación de procedimientos de análisis de sistemas a la ecología ha venido a conocerse como *ecología de sistemas*. En cuanto estudio sistematizado del holismo, la ecología

de sistemas se está convirtiendo en una ciencia principal por derecho propio, por dos razones: 1) disponemos ahora de nuevos instrumentos formales sumamente poderosos en términos de teoría matemática, cibernética, procesamiento electrónico de datos, etc., y 2) la simplificación formal de ecosistemas complejos proporciona la mejor esperanza de soluciones de los problemas ambientales del hombre que no pueden seguir dejándose por más tiempo a procedimientos de tanteo o de una sola solución por cada problema, en los que se ha venido confiando principalmente en el pasado. Puesto que la ecología de sistemas es la onda del futuro, es apropiado que nos volvamos hacia un joven preparado en este nuevo campo, para una introducción concebida especialmente para el estudiante principiante, no muy entrenado todavía en materia de matemáticas y de elaboración de información. Carl Walters es un estudiante de George Van Dyne, quien, juntamente con Jerry Olson y Bernard Patten, organizó uno de los primeros programas de entrenamiento para ecología de sistemas cuando estuvieron juntos en el Laboratorio Nacional de Oak Ridge. Desde entonces, Van Dyne y Patten han pasado a universidades en las que se están preparando nuevas promociones de ecólogos. Estos precursores, juntamente con el centro activo de entrenamiento e investigación creado por Ken

Watt y C. S. Holling, que empezaron modelando la dinámica de la población, y Howard T. Odum, quien empezó modelando la corriente de energía, están revolucioando el campo de la ecología y proporcionado un enlace vital con la ingeniería, donde los procedimientos de análisis de sistemas se han estado utilizando desde hace ya algún tiempo. Así, pues, Carl Walters es un miembro de la primera generación preparada tanto para enseñar como para llevar a cabo investigación en un área que ha de comprenderse ampliamente y aplicarse eficazmente en el futuro. En este capítulo, el Dr. Walters escribe con una claridad y una comprensión tan notables, que una materia potencialmente difícil ha quedado reducida a un diálogo comprensible para cualquiera con una preparación en matemáticas de escuela superior que haya dedicado un poco de tiempo y reflexión a los principios básicos de la ecología tal como se han expuesto en los capítulos precedentes.

## 1. EL CARACTER DE LOS MODELOS MATEMATICOS

### Enunciado

Los símbolos matemáticos proporcionan una taquigrafía útil para describir sistemas ecológicos complejos, y las ecuaciones, por su parte, permiten enunciados formales acerca de cómo propenden los componentes del ecosistema a actuar recíprocamente entre sí. El proceso consistente en traducir conceptos físicos y biológicos de cualquier sistema en un conjunto de relaciones matemáticas y la manipulación de los sistemas matemáticos así obtenidos, esto se designa como análisis de sistemas. El sistema matemático se designa como modelo y constituye una representación abstracta e imperfecta del mundo real.

### Explicación

Si bien pensamos a menudo en "modelos" en términos de ecuaciones y computadoras, cabe definirlos también de modo más general como cualesquiera representaciones físicas o abstractas de la estructura y la función de sistemas reales. En todo el presente texto se hace un empleo extenso de "reproducciones" y modelos "verbales" como auxiliares para la comprensión de procesos ecológicos complicados. Si se describieran con todo detalle sin

el beneficio de algún marco o esbozo, los sistemas biológicos se presentarían como desesperadamente complejos. El análisis de sistemas se ocupa del reconocimiento explícito y de la manipulación de la complejidad en el desarrollo de modelos abstractos: el análisis de sistemas es simplemente un instrumento para la comprensión. Una excelente introducción al empleo del análisis de sistemas en ecología ha sido publicada por Dale (1970).

La posibilidad de describir y predecir la conducta de sistemas ecológicos mediante el empleo de modelos depende en gran parte de un principio de todos los sistemas, esto es, del principio de la *organización jerárquica* (o principio de los niveles integradores). Este principio, examinado en el capítulo 1, proclama simplemente que no es necesaria comprender precisamente de qué modo el componente de un sistema es estructurado a partir de subcomponentes más simples para predecir cómo se comportará. Así, por ejemplo, no se necesita tener una comprensión cabal de la bioquímica para describir la fisiología de las células, ni es tampoco necesario comprender la fisiología por completo para describir la dinámica de las poblaciones animales. El concepto de la organización jerárquica se ilustra en la figura 10-1 en términos de "casillas negras". En el estudio de los sistemas, la *comprensión* se concibe como la capacidad de ver cómo está organizado un componente del sistema a partir de partes más simples. El grado de subdivisión jerárquica empleado en el desarrollo de un modelo matemático particular depende del objeto con miras al cual el modelo se desarrolla, más bien que de la capacidad de reconocer subdivisiones naturales del sistema. Si bien los modelos son abstracciones imperfectas de sistemas reales, representan para el ecólogo instrumentos poderosos, con todo, porque es el caso que las respuestas y las predicciones provisionales acerca de cuestiones importantes pesan más, a la larga, que el tratamiento preciso de detalles sin importancia.

## 2. LOS OBJETOS DE LA CONSTRUCCION DE MODELOS

### Enunciado

Cabe construir los modelos por una diversidad de razones. En efecto, al proporcionar una *descripción* abstracta y simplificada de



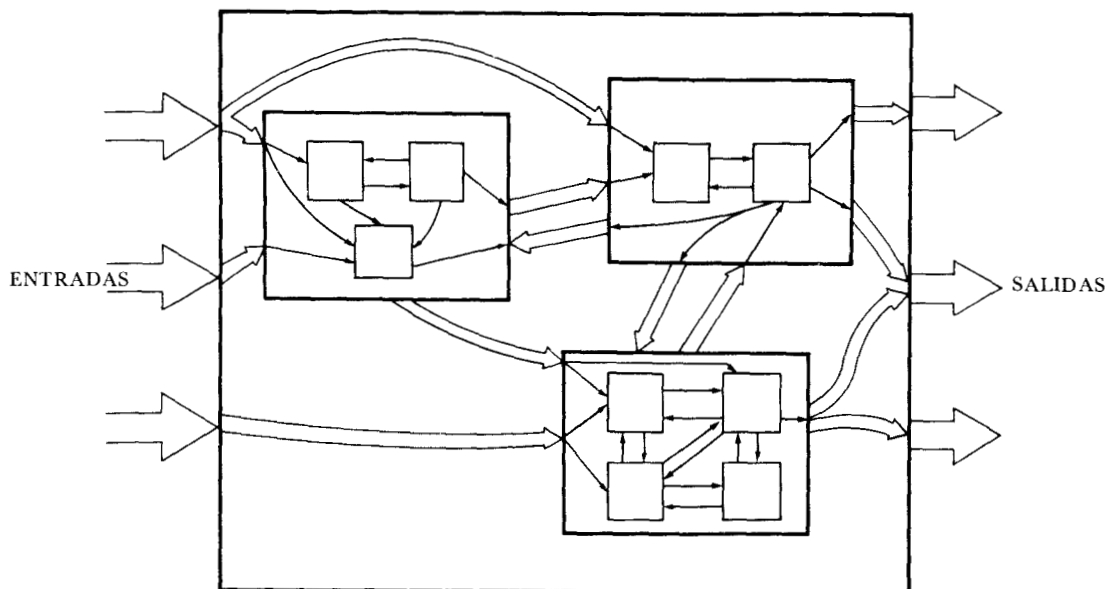


FIG. 10-1. Los procesos y las estructuras de los ecosistemas pueden concebirse como "casillas negras", formados de simples cajas negras, en una jerarquía de complicación. Este diagrama muestra tres niveles de organización. Observando la relación de entrada y salida para cualquier casilla, estaremos acaso en condiciones de predecir su comportamiento, aun sin comprender cómo está formada a partir de componentes más sencillos.

algún sistema, se los puede utilizar simplemente para dirigir esfuerzos de investigación o definir un problema para su estudio más detallado. Con mayor frecuencia, los modelos matemáticos se desarrollan para la *predicción* de cambio dinámico con el tiempo. El fracaso de un modelo en cuanto a predecir el cambio es útil en sí mismo, porque señalará acaso fallas en el marco conceptual a partir del cual el modelo se desarrolló. Los modelos pueden valorarse en términos de tres propiedades u objetivos, esto es: de *realismo*, *precisión* y *generalidad*. El realismo se refiere al grado en que los enunciados matemáticos del modelo corresponden, al traducirse en palabras, a los conceptos biológicos que se suponen representar. La precisión es la capacidad del modelo de predecir cambio numérico y de imitar los datos en que se basa. Y la generalidad se refiere a la amplitud de aplicabilidad del modelo (esto es, al número de situaciones distintas en las que se lo podrá aplicar).

#### Explicación

Hasta hace poco, los modelos matemáticos se desarrollaban ante todo en las ciencias físi-

cas, en psicología y en campos aplicados, como la logística militar y la administración de pesquerías. En estos casos, los sistemas objeto de estudio se dejan definir claramente, y los modelos se construyen para responder a preguntas específicas. En cambio, los sistemas ecológicos resultan a menudo difíciles de describir en el espacio y el tiempo y pueden caracterizarse en modelos mediante una multitud de "medidas de realización" (energía, elementos nutritivos, volumen de poblaciones, etc.); además, las preguntas que se plantean a los modelos ecológicos son a menudo complejas y se basan en problemas tan vagos como los de "estabilidad" y "eficacia trófica". Debido a que los ecosistemas tienen entradas altamente fortuitas, como la del tiempo meteorológico, ha parecido poco razonable construir modelos de alta capacidad predictora, cuando las entradas básicas no pueden con frecuencia medirse o predecirse. Así, pues, a los modelos ecológicos se los juzga a menudo en términos de generalidad y capacidad para orientar el esfuerzo de investigación, más bien que en relación con su capacidad predictora (precisión). Considerando la complejidad inmensa de la acción recíproca entre

plantas y animales y la dificultad de identificar y medir estas interacciones, algunos ecólogos matemáticos han concluido que los modelos no podían ser a la vez veraces y generales (Levins, 1966). Es el caso, sin embargo que, lo mismo que la belleza, la veracidad está en la mirada de quien contempla; en efecto, alguno de los modelos de "casilla y flecha" de este libro le parecerán acaso excesivamente complicados y realistas al estudiante, pero absurdamente simples, en cambio, al ecólogo experto. La organización jerárquica de la complejidad en los sistemas ecológicos asegura que, por detallado que sea el modelo, siempre se lo podrá considerar como poco natural, si se lo juzga desde el punto de vista de niveles inferiores (menos abstractos) de organización biológica.

En los problemas de ecología aplicada, en que la predicción es el objetivo, el realismo y la generalidad se sacrifican a menudo en beneficio de la precisión. Por ejemplo, en los modelos de pesquerías suele ser necesario predecir la velocidad promedio de crecimiento de los individuos. El crecimiento puede modelarse de modo preciso según ecuaciones con poco fundamento en la realidad; sin embargo, éstas son suficientes para el biólogo de las pesquerías, porque su interés está en el *rendimiento* por una población determinada, en un ámbito restringido de densidad de población. (Véase un modelo de pesquería de esta clase en la fig. 7-35.)

Dos conceptos que se relacionan con los de realismo y generalidad son los de *resolución* e *integridad*. Bledsoe y Jamieson (1969) definen la resolución como estando "...emparentada con el número de atributos de un sistema que el modelo trata de reflejar". Según veremos a continuación, los modelos ecológicos están contruidos representando cada parte del sistema con un número o una serie de números. Así, por ejemplo, una población de animales podría representarse acaso por el número de animales en cada clase de edad, el tamaño medio de los animales y la proporción de los sexos. En este caso, la resolución podría considerarse como alta, en tanto que un modelo más sencillo podría ignorar la distribución de edades y la proporción de los sexos. La integridad, tal como la define Holling (1966a) se refiere al número de procesos y acciones recíprocas biológicos reflejados en el modelo. Integridad y resolución pueden concebirse como medidas subjetivas

del grado de subdivisión en las jerarquías de función y estructura biológicas.

### 3. LA ANATOMIA DE LOS MODELOS MATEMATICOS

#### Enunciado

Es conveniente concebir el modelo matemático como provisto de cuatro elementos básicos. Las *variables del sistema* son juegos de números que suelen utilizarse para representar el *estado* o la condición del sistema en cualquier momento. Los sistemas ecológicos suelen concebirse como compuestos, en cualquier momento, de una serie de componentes o compartimientos; en los modelos, una o más variables del sistema se utilizan para caracterizar el estado de cada componente. Las corrientes o acciones recíprocas entre componentes están representadas por ecuaciones llamadas *funciones de transferencia* o *relaciones funcionales*. Las entradas en el sistema, o los factores que afectan los componentes del sistema pero que no están afectados por ellos están representados por ecuaciones llamadas *funciones forzantes*. Finalmente, las constantes de las ecuaciones matemáticas se designan como *parámetros*.\*

#### Explicación

Si bien las variables del sistema pueden ser de muchas clases, suelen representar, con todo, cantidades o elementos constitutivos biológicos, o tipos de cambio de estas cantidades. Son ejemplos: 1) las cantidades de energía en los niveles productor, consumidor y desintegrador, o la velocidad de la corriente de energía entre productores y consumidores; 2) el número de animales en una población, y 3) la cantidad de tiempo que necesita el depredador para digerir cada presa. Para los fines de una representación matemática concisa del estado del sistema, solemos disponer las variables del mismo según una lista, lla-

\* Los modelos pueden ser o *estocásticos* o *determinativos*. Los modelos estocásticos tratan de incluir los efectos de la variabilidad fortuita en funciones forzantes y parámetros, en tanto que los modelos determinativos ignoran esta variación fortuita. Los modelos estocásticos son difíciles de tratar matemáticamente, de modo que en la mayoría de los casos nos serviremos, como ejemplos, de modelos determinativos.

mada *vector del estado del sistema*, y representar la lista mediante un símbolo único:

$$V = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ v_n \end{pmatrix}$$

Aquí,  $v_1$  representa el valor en cualquier momento de la variable 1 del sistema,  $v_2$  el valor de la variable 2, etc., y  $n$  es el número de variables incluidas en el modelo. A título de ejemplo, supongamos que nos proponemos hacer un modelo muy sencillo de transferencia de energía en Silver Springs, Florida. Sirviéndonos de los símbolos y los números de la figura 6-1, B, podríamos escoger la biomasa como medida de la energía disponible para la transferencia y representar el estado del sistema como sigue.

$$\begin{pmatrix} P \\ H \\ C \\ TC \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 809 \\ 37 \\ 11 \\ 1.5 \end{pmatrix}$$

Así, pues, nuestro modelo matemático constaría de un juego de ecuaciones para describir el movimiento de energía de un componente a otro, y de una función forzante para describir la entrada de energía (véase fig. 6-1, B). Los parámetros de este sencillo modelo, representarían eficiencias de consumo, velocidades de respiración, y demás por el estilo. Obsérvese que  $v_1$ ,  $v_2$ , etc. pueden considerarse ellas mismas como juegos de números (vectores) y utilizarse para caracterizar cada parte del sistema.

Las funciones de transferencia o relaciones funcionales pueden adoptar una diversidad de formas. De la manera más general se las representa en términos de la forma en que cada variable está *cambiando*, como:

$$\frac{\Delta v_i}{\Delta t} = f(v_1, v_2, \dots, v_n, F_1, F_2, \dots, F_k)$$

Aquí,  $\Delta v_i / \Delta t$  † es alguna medida de la velocidad de cambio con respecto al tiempo del componente  $i$  del sistema, y  $f(v, F)$  significa "una función de  $v_1$ , de  $v_2, \dots$  y de  $v_n$  y de

$F_1, \dots, F_k$ " donde las  $v_i$  son componentes del sistema, como arriba, y las  $F_i$  son los valores de las funciones forzantes. Resolver el modelo de sistemas implica, por lo regular, encontrar los valores de las  $v_i$  en el tiempo, a partir de valores iniciales dados para cada una de ellas (*condiciones iniciales*) y de las ecuaciones de velocidad. Otro método, utilizado por Holling (1966), consiste en elegir un  $\Delta v_i$  fijo y resolver con respecto a  $\Delta t$  (la cantidad de tiempo requerida para que tenga lugar un cambio dado). Este método es particularmente útil en modelos de depredador y presa, en donde  $v_i$  podrá ser el número de las presas, y  $\Delta v_i = 1$  representa el consumo de una sola presa. En el caso del ejemplo mencionado de Silver Springs,  $F_1$  podría ser el tipo de entrada de energía solar, y  $F_2$  podría ser la temperatura del agua o la velocidad de entrada de detritus. Una función sencilla de transferencia para la biomasa herbívora en Silver Springs sería:

$$\begin{aligned} \frac{\Delta v_2}{\Delta t} &= \frac{\Delta H}{\Delta t} = f(P, H, C, TC, F_1, F_2) \\ &= [k_{12}P - k_{22}H - k_{23}HC]F_2 \end{aligned}$$

Esta ecuación indica que: 1) el tipo general de cambio es proporcional a la temperatura,  $F_2$ ; 2) el tipo de absorción de las plantas es proporcional a la biomasa vegetal disponible ( $k_{12}P$ ); 3) hay un tipo de pérdida (respiración, excreción, muerte) proporcional a la biomasa herbívora ( $k_{22}H$ ), y 4) la biomasa se pierde en favor de los carnívoros a una velocidad proporcional a las dos biomasa, herbívora y carnívora ( $k_{23}HC$ ). Aquí,  $k_{12}$ ,  $k_{22}$  y  $k_{23}$  son constantes de proporcionalidad y son los parámetros de la función de transferencia. Este "submodelo" para el cambio de la biomasa herbívora no es realista y sólo se presenta para ilustrar la idea básica de una ecuación utilizada para relacionar diversas variables. En la sección 6 de este capítulo, veremos con mayor detalle algunos métodos de desarrollo de ecuaciones de sistema y evaluación de parámetros.

Al desarrollarse un modelo, se ve a menudo que algunas variables son aproximadamente constantes en la escala de tiempo que se examina en el modelo y que algunos parámetros, en cambio, deberían considerarse como variables en el tiempo. Así, pues, la distinción entre

† Este tipo de notación se introdujo primero en la sección 3, capítulo 7.

estas partes del modelo es artificial y se refiere a un juego particular de ecuaciones que representan una etapa en el análisis de un sistema. Y en forma análoga, las funciones forzantes pueden considerarse como los resultados (los efectos) de los componentes que no están incluidos en el modelo por razones de economía o falta de interés. Casi siempre nos las habemos con sistemas "abiertos" que reciben entrada de algún "sistema de sistemas" mayor o le proporcionan producto. El reconocimiento de que un sistema particular objeto de estudio está contenido en otro sistema mayor (un lago comprendido en un bosque, comprendido a su vez en la biosfera, por ejemplo) no necesita ser explícito; constituye un ejemplo el modelo de crecimiento "logístico" (capítulo 7, sección 8, pág. 184), en el que se supone que las poblaciones tienen una "velocidad específica de crecimiento ilimitada" ( $r$ ), que es una función implícita (no enunciada) de hábitat y acción recíproca con otros organismos.

#### 4. INSTRUMENTOS MATEMATICOS BASICOS EN LA CONSTRUCCION DE MODELOS

##### Enunciado

Las ecuaciones o relaciones funcionales que definen un modelo matemático pueden adoptar una diversidad de formas. En esta sección vamos a examinar las tres clases principales de instrumentos matemáticos de uso más frecuente en el desarrollo de modelos. El primero, *teoría y transformación de conjuntos*, puede utilizarse para representar cualquier clase de modelo. La teoría de los conjuntos se utiliza en el desarrollo de los modelos de *cambio de estado del estado*. Aquí enumeramos simplemente las condiciones cualitativas o "estados" que un sistema podría asumir, y el modelo consiste en una *regla de transformación* para especificar cuál estado adoptará el sistema a continuación, dado aquél en que se encuentra ahora. El segundo instrumento, el *álgebra matricial*, se ocupa de la descripción y la manipulación de listas y tablas de números. Las matrices proporcionan una forma simbólica general de exposición de relaciones de sistema; las técnicas de la manipulación de matrices constituyen la base de numerosos modelos. El tercer instrumento, las *ecuaciones de diferencia y diferenciales*, se utiliza para desarrollar modelos que des-

criben cuantitativamente la forma en que los sistemas cambian con el tiempo. El ejemplo de Silver Springs de la sección precedente fue de esta clase.

##### Explicación

Cabe concebir el conjunto como una lista de elementos; está representado por paréntesis que comprenden símbolos que denotan los elementos del mismo. Tenemos un ejemplo en el alfabeto, esto es, un conjunto de 26 símbolos que denotan sonidos básicos distintos:

[a, b, c, d, ..., z]

Este conjunto es *finito*, en tanto que otros, como "todos los números pares", contienen un número infinito de elementos. El grupo de variables de estado en un modelo de sistemas forma un conjunto, lo mismo que las ecuaciones que representan estas variables. Una población es un conjunto de animales o plantas en que cada elemento (organismo individual) puede identificarse en una forma complicada mediante examen de atributos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento. Los atributos que se utilizan para definir los elementos de un conjunto forman otro conjunto en sí mismos, y así sucesivamente.

El empleo de conjuntos para describir cambios en el estado de un sistema constituye una parte fundamental de la *cibernética*. Proporciona una excelente introducción a este campo Ashby (1963). Supongamos que desarrollamos un conjunto cuyos elementos simbolizan cada uno de diversos estados posibles que un ecosistema podría asumir con el tiempo en un desarrollo continuo "primario" (véase pág. 258) sobre un substrato de roca; el "estado A" podría representar acaso roca con líquenes y organismos desintegradores; el "estado B" podría representar un suelo delgado, con hierbas y pequeños herbívoros, y así sucesivamente. Este conjunto de estados del ecosistema puede representarse exactamente de la misma manera que los sonidos están representados por el alfabeto. A continuación podemos escoger un intervalo de tiempo apropiado y consignar para cada estado simbólico el estado al que creemos que el sistema cambiaría durante el intervalo en cuestión. Simbolizando la dirección del cambio por medio de una flecha, podríamos acaso obtener

$$\begin{aligned}
 A &\rightarrow B \\
 B &\rightarrow C \\
 C &\rightarrow F \\
 F &\rightarrow D \\
 D &\rightarrow C
 \end{aligned}$$

Obsérvese que se especifica un cambio para cada estado inicial posible, más bien que para algún estado inicial particular. El conjunto de transiciones de un estado a otro se designa como *cambio de estado del estado*, o modelo de *transición de estado*, y se escribe a menudo:

$$T: \begin{array}{c} \downarrow \\ A \quad B \quad C \quad F \quad D \\ B \quad C \quad F \quad D \quad C \end{array}$$

En esta representación, los estados de partida están colocados en la línea de arriba, y los estados resultantes (después de un intervalo de tiempo) están debajo. El símbolo  $T$  indica el conjunto general de las transiciones posibles. Una vez que se ha especificado  $T$  a partir del conocimiento de las transiciones particulares, cabe examinar el comportamiento del sistema a largo plazo mediante los siguientes cambios sucesivos o *transientes*:

$$A \rightarrow B \rightarrow C \overset{\curvearrowright}{\rightarrow} F \rightarrow D$$

Cabe percibir aquí la existencia de agujeros u *hoyos* que habían pasado inadvertidos en la construcción del modelo por piezas; uno de

estos hoyos lo ilustra el transiente  $C \overset{\curvearrowright}{\rightarrow} F \rightarrow D$ . Para ver esto en términos de una situación natural, dejemos que  $A$  represente una comunidad precursora de líquen sobre una afloración de granito;  $B$  una comunidad intermedia,  $C$  una comunidad madura con flora de primavera y estival; y  $D$  la comunidad madura en la fase invernal, que parece desnuda, pero contiene raíces, semillas y tierra que volverán a  $C$  la primavera siguiente. En esta forma, el modelo representaría tanto los cambios anuales unidireccionales en sucesión, como las transiciones cíclicas estacionales. El valor principal de los modelos de cambio de estado del estado está en la organización de la comprensión de un sistema; al construirlos, el constructor podrá acaso no encontrar nada esencialmente nuevo acerca del sistema.

El *álgebra matricial* es una vasta clase de técnicas matemáticas utilizadas para tratar con información que puede organizarse en tablas de doble sentido. La *matriz* es sencillamente un conjunto de números o símbolos organizado en hileras y columnas. Una matriz  $X$  de  $3 \times$

3 (tres hileras por tres columnas) se muestra a continuación para ilustrar la notación usual empleada:

$$X = \begin{bmatrix} x_{11} & x_{12} & x_{13} \\ x_{21} & x_{22} & x_{23} \\ x_{31} & x_{32} & x_{33} \end{bmatrix}$$

Cada uno de los elementos de la matriz se designa como  $x_{ij}$ , donde el *subíndice*  $i$  indica la posición en la hilera, y el *subíndice*  $j$  indica la posición en la columna. La matriz de una sola hilera o una sola columna se designa como *vector*. No vamos a entrar aquí en el detalle de las operaciones que pueden efectuarse con matrices, remitiendo para ello el estudiante a Searle (1966). Una operación muy útil es la multiplicación de matrices. Si queremos multiplicar una matriz  $X$  por una matriz  $Y$  (y si  $X$  tiene el mismo número de columnas que  $Y$  tiene de hileras), el producto  $XY$  será asimismo una matriz. Cada elemento de la matriz producto se *define* como la *suma de productos* de los elementos de la hilera  $i$  de  $X$  por los elementos correspondientes en la columna  $j$  de  $Y$ . He aquí un ejemplo sencillo para ilustrar el procedimiento:

$$\begin{array}{ccc}
 \begin{bmatrix} 1 & 3 & 2 \\ 0 & 4 & 0 \\ 3 & 2 & 2 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 \\ 2 \\ 1 \end{bmatrix} & = & \begin{bmatrix} 1 \times 1 + 3 \times 2 + 2 \times 1 \\ 0 \times 1 + 4 \times 2 + 0 \times 1 \\ 3 \times 1 + 2 \times 2 + 2 \times 1 \end{bmatrix} & = & \begin{bmatrix} 9 \\ 8 \\ 9 \end{bmatrix} \\
 X & Y & & XY & & XY
 \end{array}$$

El disponer de una operación simbólica que toma productos y los suma es particularmente útil en el modelado ecológico. Por ejemplo, la suma de índices de entrada y salida define la transferencia de energía a través de un componente ecológico; en algunos casos, podrá resultar razonable representar cada índice como proporcional (igual a veces una constante) a la cantidad de energía presente en los componentes "donador" o "receptor". En tales casos, los elementos  $k_{ij}$  de una matriz  $K$  pueden utilizarse para representar las constantes de proporcionalidad de la transferencia entre los componentes  $i$  y los componentes  $j$ , y los elementos  $v_i$  de un vector  $V$  podrán utilizarse para representar las cantidades de energía en cada componente del sistema. El tipo general de transferencia para cada componente  $i$  resulta así representado por el elemento  $i$ -avo en  $KV$ .

Al organizar información acerca de un sistema particular, las matrices pueden utilizarse simplemente para indicar cuáles componentes del sistema están relacionados directamente entre sí. Si se han identificado, por ejemplo,  $n$  componentes de sistema, puede utilizarse una matriz  $n \times n$ ,  $I$ , para representar todas las acciones recíprocas posibles entre los componentes  $i$  y los componentes  $j$ .  $I$  se designa como *tabla de interacción*. Puede ponerse una "X" en el elemento  $i, j$  de  $I$ , para indicar que el componente  $i$  afecta el componente  $j$  directamente, o bien una "O", para indicar que  $i$  y  $j$  no están directamente relacionados entre sí. He aquí un ejemplo, excesivamente simplificado, para ilustrar la técnica:

$j$		Plantas	Herbívoros	Carnívoros	Desintegradores
$i$	Plantas	X	X	O	X
	Herbívoros	X	X	X	X
	Carnívoros	O	X	X	X
	Desintegradores	X	O	O	X

El ejemplo establece que todos los componentes se afectan a sí mismos ( $I_{ii} = \text{"X"}$ ) pero que los carnívoros no afectan directamente las plantas ( $I_{31} = 0$ ) y viceversa ( $I_{13} = 0$ ). Los herbívoros y los carnívoros afectan los desintegradores (proporcionándoles energía), pero éstos no afectan directamente los herbívoros o los carnívoros ( $I_{42}, I_{43} = 0$ ). Tales tablas de interacción pueden hacerse mucho más grandes y son útiles en la misma forma que los modelos de transición de estado.

Las ecuaciones de diferencia y diferenciales describen tipos de cambio de sistema; una sencilla introducción al concepto de tipo o índice se da en el capítulo 7, sección 3. La idea básica de las ecuaciones de diferencia y diferenciales es que representan la forma en que una variable cambia como alguna función de su tamaño *a medida que cambia el tamaño*. Las ecuaciones de diferencia describen cambios que ocurren en intervalos discretos de tiempo. Si ponemos que  $V_t$  es el valor de una variable determinada en el momento  $t$ , la ecuación general de diferencia puede escribirse como:

$$V_{t+1} = f(V_t, t)$$

lo que dice que el valor de la variable después de una unidad de tiempo será alguna función de su valor original y del tiempo. Por supuesto, podemos hacer que  $V_t$  sea un vector y que  $f(V_t, t)$  sea un conjunto de ecuaciones. Por regla general, la forma de  $f(V_t, t)$  es complicada, y  $V_t$  ha de encontrarse por medio de computadora, que se sirve de cálculos reiterados partiendo del valor inicial  $V_0$ . A  $V_{t+1}$  se lo puede hacer también función de  $V_{t-1}, V_{t-2}$  etc.

Así, pues, las ecuaciones de diferencia son muy útiles en la representación de retrasos en el tiempo.

Las ecuaciones diferenciales describen cambios que tienen lugar con el tiempo. La forma general de estas ecuaciones es:

$$\frac{dV}{dt} = f(V, t)$$

También aquí,  $dV/dt$  y  $f(V, t)$  pueden ser vectores. Cuando  $f(V, t)$  sólo contiene términos de la forma  $kV$  siendo  $k$  una constante, se dice que la ecuación es "lineal". La ecuación simple del crecimiento,  $dN/dt = rN$ , examinada en las secciones 7 y 8 del capítulo 7, es de esta clase de forma lineal, donde  $r$  es la constante  $k$ , y  $N$  es la variable del sistema. Cuando se dan variables en productos (por ejemplo,  $kV_1V_2$ ) u otras funciones una de otra, la ecuación se designa como "no lineal". Algunos de los modelos matemáticos más tempranos de la corriente de energía en los ecosistemas se desarrollaron haciendo uso del álgebra matricial y de las ecuaciones diferenciales lineales simples (Garfinkel, 1962, Patten, 1965). Se consideró que la energía corría a través de "compartimientos" brutos (plantas, herbívoros, carnívoros, desintegradores). Se suponía que la cantidad de energía  $v_i$  en cada compartimiento cambiaba de acuerdo con la ecuación diferencial simple:

$$\frac{dv_i}{dt} = \sum_j k_{ij} v_j$$

en donde los  $k_{ij}$  son velocidades instantáneas de corriente del compartimiento  $j$  al compartimiento  $i$ ; el término  $k_{ii}$  es negativo y representa la velocidad total de pérdida del compartimiento  $i$  en favor de un compartimiento

que recibe energía del mismo. Obsérvese que hay una suma de términos de entrada y salida para cada compartimiento en el sistema; resultaría fastidioso escribir el modelo por completo. Podemos servirnos de la representación matricial para hacer más conciso el simbolismo, observando que la multiplicación de matrices se define en términos de sumas de productos como el de  $k_{ij}$ . El modelo puede escribirse, pues, en forma de matriz, como:

$$\begin{bmatrix} \frac{dv_1}{dt} \\ \frac{dv_2}{dt} \\ \cdot \\ \cdot \\ \frac{dv_n}{dt} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} k_{11} & k_{12} & \dots & k_{1n} \\ k_{21} & k_{22} & \dots & k_{2n} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ k_{n1} & k_{n2} & \dots & k_{nn} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ v_n \end{bmatrix}$$

o simplemente

$$\frac{dV}{dt} = KV$$

La sencillez de este modelo permite que muchas de sus propiedades puedan averiguarse por medio de análisis matemático, sin auxilio de computadoras. Sin embargo, se acerca al límite de complejidad en relación con las técnicas "analíticas"; la mayoría de los modelos ecológicos son más complejos y se examinan primero mediante técnicas de simulación de computadora.

## 5. ANALISIS DE LAS PROPIEDADES DEL MODELO

### Enunciado

Las propiedades de los modelos matemáticos se exploran con auxilio de una diversidad de técnicas. Al examinar el sistema matemático se obtendrá a menudo la comprensión de propiedades correspondientes del sistema real. Son de interés primordial cuestiones de retroalimentación y control, estabilidad y sensibilidad de una parte del sistema con respecto a cambios en otra parte.

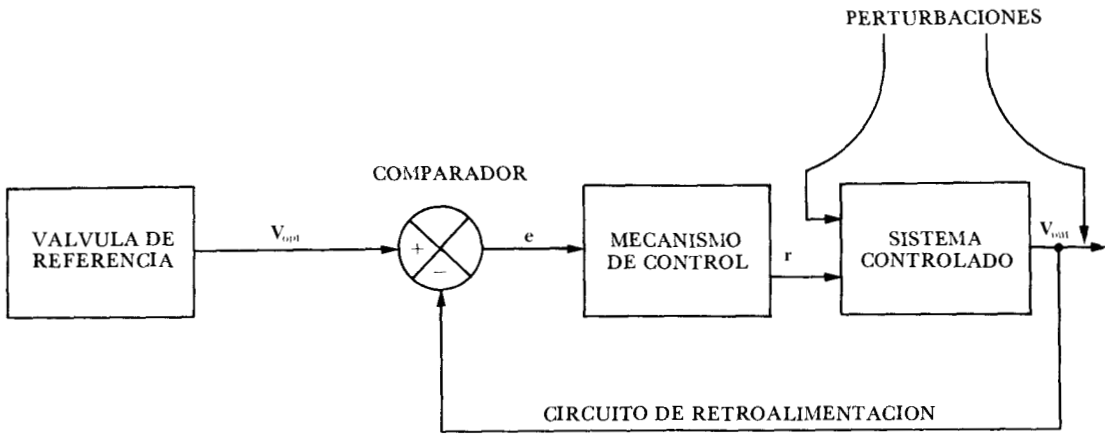
### Explicación

Muchas de las técnicas para el desarrollo y el examen de modelos de sistemas provie-

nen del campo de la "teoría de sistemas de control" (Mílsum, 1966; Milhorn, 1966; véase también cap. 2, sec. 4). El concepto de los bucles de retroalimentación, ilustrado en la figura 10-2, constituye un elemento central de esta teoría. Según se la definió en primer lugar en el capítulo 2 (véase pág. 34), la retroalimentación se refiere a la respuesta de un componente del sistema a un cambio en su propio tamaño. Los mecanismos de retroalimentación positiva son los que fomentan el aumento de tamaño a medida que crece el tamaño, como en el caso del crecimiento exponencial de una población (véase pág. 182). Los mecanismos de retroalimentación negativa, en cambio, contrarían un crecimiento ulterior a medida que crece el tamaño, esto es, controlan, como en el modelo logístico de la población (véase pág. 184). Los modelos ayudan a averiguar la eficacia relativa de los diversos mecanismos de retroalimentación en cuanto a fomentar (o reducir) la estabilidad de un sistema, porque resulta posible variar los parámetros o las ecuaciones que representan dichos mecanismos. El modelo podrá construirse acaso explícitamente en términos de mecanismos de retroalimentación, pero es más frecuente, con todo, que estos mecanismos se identifiquen en el sistema, después de construido el modelo, como "propiedades emergentes" de acciones recíprocas más simples entre los componentes del sistema.

Las propiedades de estabilidad se exploran a menudo con la ayuda de *diagramas de fase*, como el que se expone, en relación con un sistema de parásito y huésped, en la fig. 10-3. En los diagramas superiores, los parámetros y las variables de la ecuación son tales, que las oscilaciones en materia de densidad aumentan en las generaciones sucesivas; en los diagramas inferiores, en cambio, un juego distinto de valores se traduce en oscilaciones que decrecen con el tiempo en una forma similar a la del modelo de "retroalimentación genético" que se describió en el capítulo 7 (fig. 7-32). Los diagramas de fase se crean oponiendo en una gráfica los valores de las variables del sistema unos a otros, con el cambio relativo en el tiempo representado por una línea que conecte los puntos de coordenada de valores sucesivos de tiempo correspondientes a las variables, como se ve en los dos diagramas de la derecha, figura 10-3. La oscilación atenuada de variables durante un periodo de tiempo está indicada por una línea

A. DIAGRAMA DE CASILLA NEGRA DE UN SISTEMA BASICO DE RETROALIMENTACION



B. COMPORTAMIENTO DEL SISTEMA DE RETROALIMENTACION EN RESPUESTA A PERTURBACION

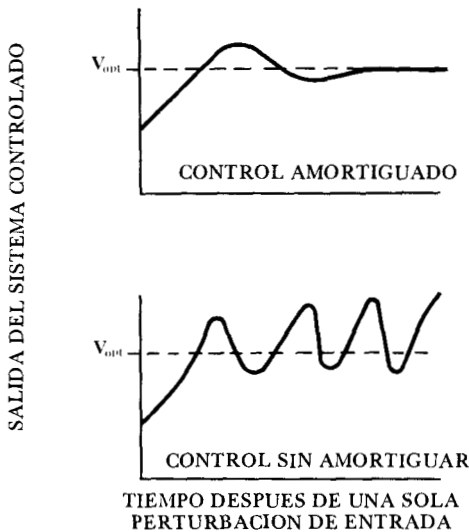


FIG. 10-2. Un sistema básico de retroalimentación tal como lo concibe la teoría del control (adaptado de Waterman, 1968). Un valor de referencia del estado o velocidad de salida del sistema controlado,  $V_{opt}$  es comparado mediante algún mecanismo (el comparador) al valor  $V_{out}$  del presente sistema. La diferencia es un error,  $e$ , que es utilizado por el mecanismo de control para proporcionar una intensidad de entrada,  $r$ , modificada, al sistema controlado. El valor de referencia podría ser él mismo alguna función de  $V_{out}$ .

que se vuelve en espiral para adentro, hacia un "punto de equilibrio" (diagrama derecho inferior). La inestabilidad está indicada por una línea en espiral hacia fuera (diagrama derecho superior). Partiendo de valores ini-

ciales distintos de las variables, cabe encontrar aquellos estados del sistema que conducirán a estabilidad. Los conjuntos de estados iniciales para los cuales el sistema no "se hundirá" definen *regiones de estabilidad* en el diagrama



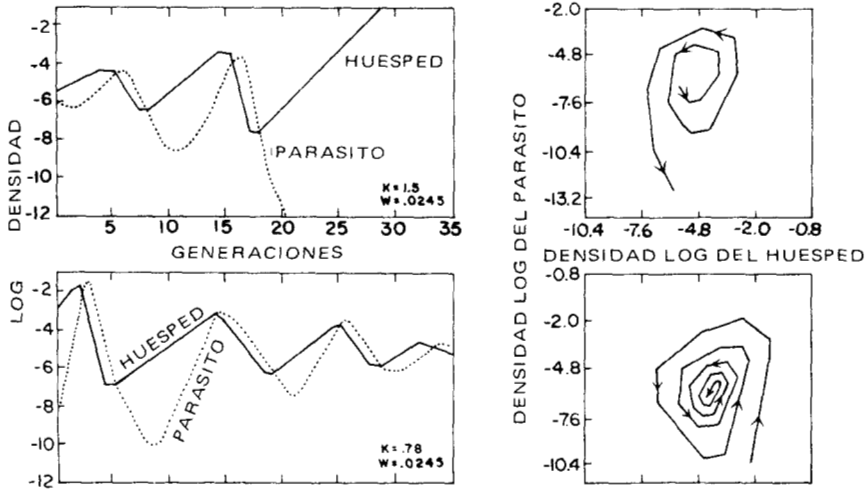


FIG. 10-3. Modelo de componentes experimentales de la acción recíproca entre huésped y parásito. (De Holling y Ewing, 1969.) Las gráficas de la izquierda muestran tamaños de población en el tiempo correspondientes a una situación inestable (arriba) y una situación estable (abajo). Las gráficas de la derecha son "diagramas de fase", y muestran los volúmenes de la población a medida que van cambiando en el tiempo uno con respecto a otro. Las flechas indican la dirección del cambio en el tiempo.

ma de fase. El tamaño y la forma de la región de estabilidad pueden examinarse como parámetros, y las ecuaciones se cambian en el modelo.

Una diversidad de observaciones sobre la conducta de los modelos se agrupa bajo el título general de *análisis de sensibilidad*. Variando las funciones forzantes de un modelo, puede examinarse la *sensibilidad de entrada y salida*. En los modelos de corriente de energía, podemos apreciar los efectos de cambiar la producción primaria sobre el rendimiento potencial de los carnívoros. Por ejemplo, refiriéndonos al modelo de corriente de energía de una piscicultura en la figura 3-11, ¿cómo resultaría afectado el rendimiento de pescado rapaz (lobina) por un aumento del 25 por 100 en la producción primaria (la función forzante) obtenido gastando un número  $x$  de dólares en fertilizante complementario? El modelo mostraría acaso que muy poco de la energía primaria extra llegaría al nivel carnívoro superior, a causa de la "cadena lateral" prominente, que comprende las larvas carnívoras de insecto que forman parte de este ecosistema particular. O bien podría mostrar que el rendimiento extra no compensa el dinero gastado, sobre todo en presencia de la inestabilidad complementaria creada aumentando la función forzante. En otro enfoque podríamos buscar la cantidad de suministro de energía necesario

para mantener un nivel trófico complementario. Por ejemplo, ¿cuán grande debe ser un microecosistema o una isla para poder sustentar una población carnívora sobre una base a largo plazo, sin eliminar la parte de presa del sistema (recuérdese que en el ejemplo de microecosistema mencionado en el cap. 2 fue necesario un "cercado de pasto" para soportar inclusive dos niveles tróficos; véase figura 2-6, II)?

Otro tipo de sensibilidad es el de los componentes del modelo, uno para con otro, medida en términos ya sea: 1) de cambio en equilibrio o valor medio de uno con respecto al otro, o 2) de estabilidad del uno como función de estabilidad en el otro. Por ejemplo, en un modelo de ciclo alimenticio (figura 4-7) cabría imponer algún cambio en el valor del componente de la absorción vegetal y ver qué efecto produce esto sobre el componente del detritus. Finalmente, podemos indagar la sensibilidad de la realización total (estabilidad, valores de equilibrio, etc.) a cambios en parámetros y en las ecuaciones del sistema. Esta clase de análisis de sensibilidad es particularmente útil por cuanto sugiere áreas de medición al natural y de labor experimental más precisas. A menudo emergen del análisis de sistemas complejos componentes claves o acciones recíprocas. Estos factores clave cabe concebirlos como si se encontraran en puntos

de convergencia en una red de líneas que representen relaciones recíprocas causales entre componentes del sistema. En resumen, el análisis de sensibilidad constituye un buen método a adoptar cuando no sabemos cuál es la estrategia, o cuál estrategia debemos seguir para obtener el resultado deseado. En efecto, cambiando los pesos de diversos componentes en alguna forma preconcebida, podemos ver cuáles componentes del modelo son *sensibles* a cuál cambio.

## 6. METODOS PARA EL DESARROLLO DE MODELOS

### Enunciado

No existen reglas o criterios fijos para guiar las actividades de la construcción de modelos matemáticos. En principio, todo modelo matemático puede considerarse como una extensión, una generalización o un caso especial de cualquier otro modelo. En la práctica, en cambio, se han adoptado al menos dos estrategias relativamente distintas en el modelado ecológico. El *método del sistema compartimental* destaca las cantidades de energía y de materiales en "compartimientos" del ecosistema. Los ejemplos citados hasta aquí en el presente capítulo se basan en este método, lo mismo que los diagramas de "canal de casilla y corriente", de amplio uso en los capítulos 3 y 4. Los modelos de "análogo eléctrico", como los que se ilustran en la figura 3-17, son del tipo de compartimiento, pero destacan analogías entre sistemas ecológicos, eléctricos e hidrológicos, en forma muy parecida a aquella en que pondríamos de manifiesto los circuitos eléctricos y de plomería en el modelo de sistema de un edificio o de una pieza compleja de máquina manufacturada por el hombre (véase H. T. Odum, 1960a, 1962). Los modelos de compartimiento suelen estar desarrollados como sistemas de ecuaciones diferenciales relativamente sencillas. El *método de los componentes experimentales* recalca el análisis detallado de los procesos ecológicos (depredación, competición, y demás por el estilo). En este método, el esfuerzo del modelado se centra en las acciones recíprocas y en las ecuaciones de sistemas, más bien que en la identificación de medidas cuantitativas para describir el estado del sistema. Los modelos desarrollados según el método de los componentes experimentales han propendido a ser

fieles y precisos, en tanto que los modelos de compartimiento han propendido a ser generales, pero no fieles. Los parámetros de los modelos de compartimiento suelen calcularse a partir de datos de observación sobre los tamaños de los compartimientos en el tiempo tomados sin perturbar el sistema objeto de estudio. En cambio, como su nombre lo sugiere, los parámetros de los modelos de componentes experimentales suelen provenir de labor experimental en procesos aislados del ecosistema; los datos del natural sólo se utilizan como control general, para asegurarse que los procesos experimentalmente tratados se combinan apropiadamente en el modelo. En el modelado de compartimiento, el acento se pone en la descripción y el resumen de datos, al paso que en el modelado de componentes experimentales el acento se pone en la predicción y la reacción de los sistemas al trastorno y las manipulaciones. Se combinan rasgos de ambos modelos en estudios integrados, de gran escala, de ecosistemas enteros.

### Explicación

El método compartimental del modelado ecológico es descrito por Patten (1971) y Van Dyne (1969). Los ecólogos que se han servido del método han estado interesados, por lo regular, en la dinámica bruta de ecosistemas enteros en cuanto unidades elaboradoras de energía o de ciclo alimenticio. Los ecosistemas se conciben como formados por compartimientos o estanques de energía o de elementos nutritivos. Se supone que los procesos complicados que acompañan la constitución de cada estanque por las poblaciones se compensan unos a otros, traduciéndose en el simple comportamiento del estanque conjunto. Los datos para los modelos de compartimiento podrán provenir de labor experimental, pero suelen obtenerse, con todo, de simples mediciones, en el tiempo, de tamaños de los compartimientos. Los cálculos de parámetros suelen obtenerse resolviendo reiteradamente las ecuaciones, mientras se van cambiando las evaluaciones de aquellos para adaptarlos mejor a los datos de tiempo y tamaño. Un modelo particular se consideraría inapropiado si no se lo pudiera hacer "coincidir" con los datos. Los adversarios del método del compartimiento sostienen que no es "científico", porque en la ciencia experimental ordinaria uno trata de encontrar los datos que más bien *desaprobarán* que de-

mostrarán la relación de la hipótesis utilizada. En la figura 10-4 se expone un simple modelo de seis compartimientos, para ilustrar el método. En este modelo, el componente productor primario del ecosistema de pradera está

dividido en cuatro unidades (a saber: hojas arriba del suelo, raíces, materia muerta erecta y manto), acopladas a dos componentes de energía (entrada fotosintética,  $P$ , y respiración,  $R$ ). Las ecuaciones de cada comparti-

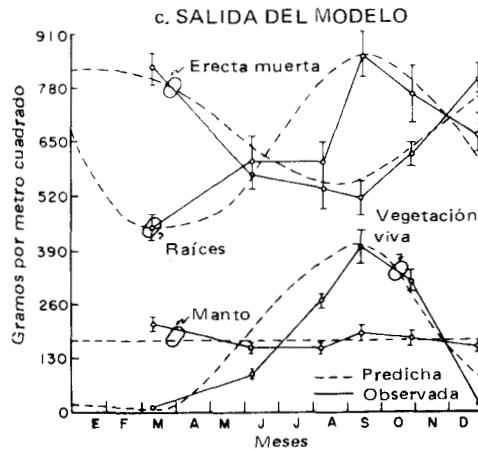
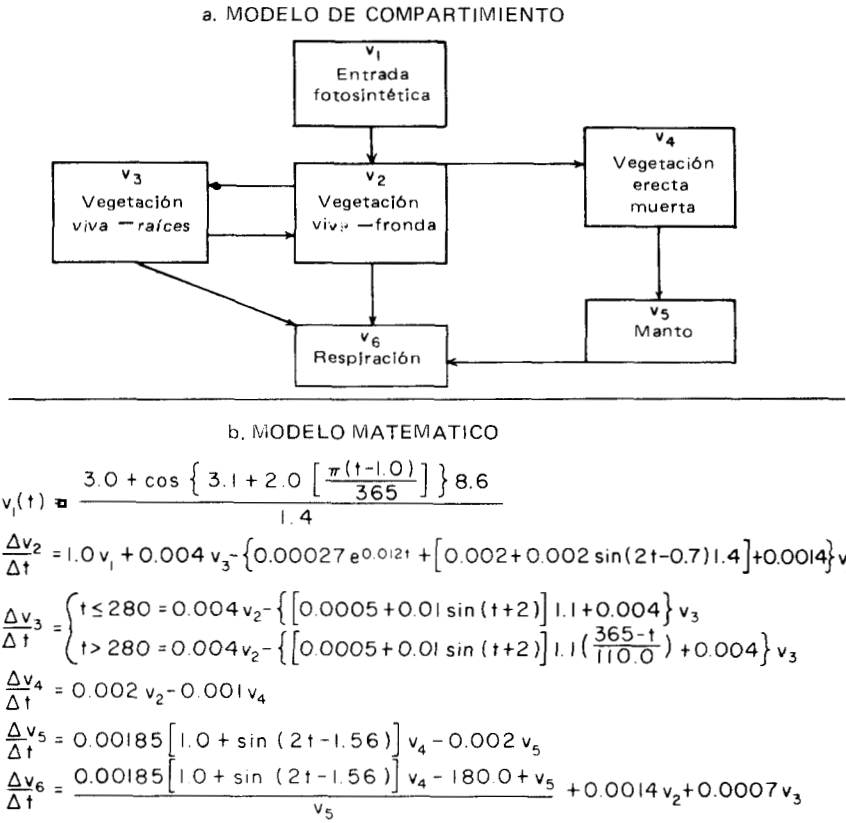


FIG. 10-4. Modelo de compartimiento del cambio de la biomasa en un ecosistema de pradera. a, Diagrama que identifica los componentes del sistema y muestra la dirección de la corriente de energía. b, Función forzante  $\{v_1(t)\}$  y sistema de ecuaciones. c, Salida del modelo, que muestra su capacidad de coincidir con los datos reales. (De Van Dyne, 1969.)

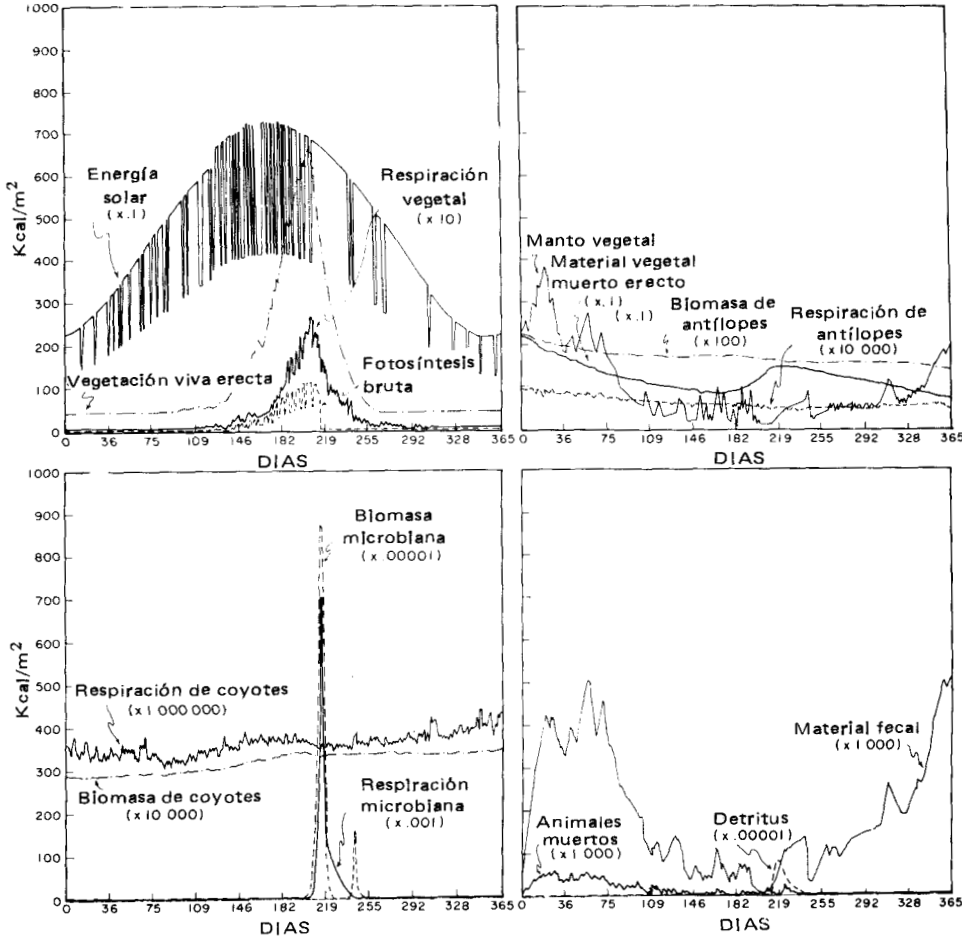


FIG. 10-5. Resultados de un modelo de simulación de gran escala, del ecosistema de una pradería. El suministro de datos fue en forma de parámetros de velocidad y valores iniciales para el día 0; las curvas que se muestran no constituyen datos reales. En la figura 10-4 se da una versión mucho menos fiel y compleja de este modelo. (De Van Dyne, 1969.)

miento, en cuanto actúa estacionalmente en reciprocidad con los otros compartimientos, se ven en la figura 10-4, b. Finalmente, el producto de computadora del modelo matemático se muestra en la figura 10-4, c, en donde se ve de cuán cerca los cambios "predichos" coinciden con los "observados" en los componentes medidos al natural. El modelo de energía descrito al final de la sección 4 es otro ejemplo.

El método de los componentes experimentales fue propuesto formalmente por Holling (1966) antes que nadie. Enunciado sencillamente, el método implica la división de los procesos ecológicos en subprocesos o "componentes experimentales". Cada componente es examinado luego separadamente y está re-

presentado por una ecuación simple o por un conjunto de ecuaciones. La integración de los modelos de componentes básicos en un modelo del proceso entero o del conjunto de procesos es tratada como un problema de "teneduría de libros" de computadora. Se hace un uso extenso de ecuaciones de diferencia complejas, y las computadoras constituyen una necesidad imprescindible para examinar las propiedades del modelo. En esta forma resulta relativamente fácil representar retrasos en el tiempo, discontinuidades y respuestas de umbral. Watt (1968) examina diversas aplicaciones del método de los componentes experimentales en el análisis de problemas de administración de recursos. El método se ha utilizado extensamente para analizar procesos

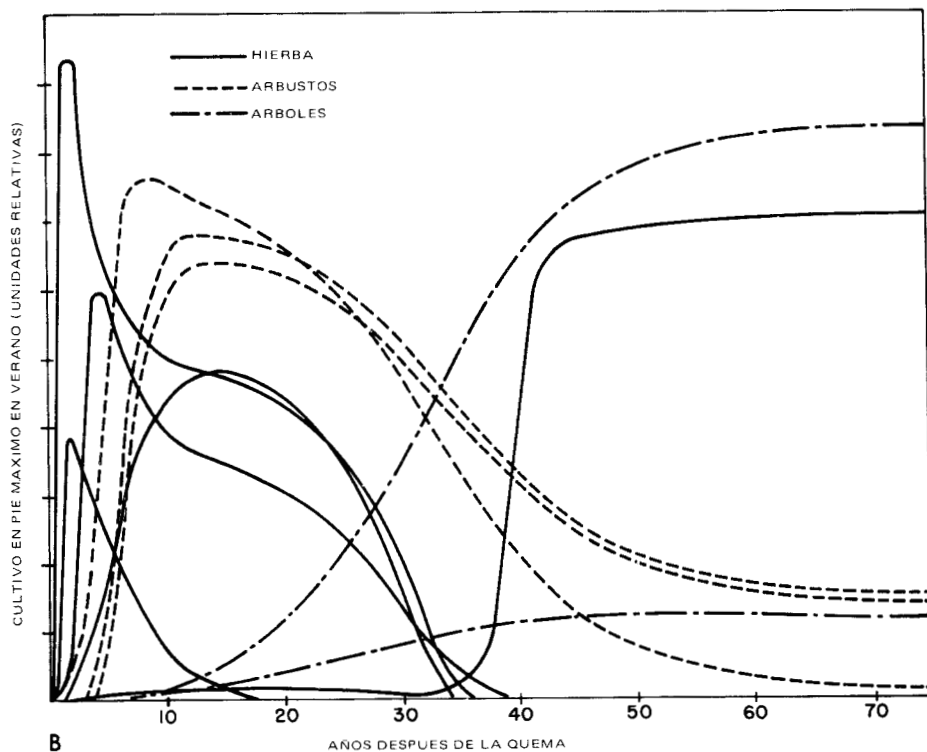
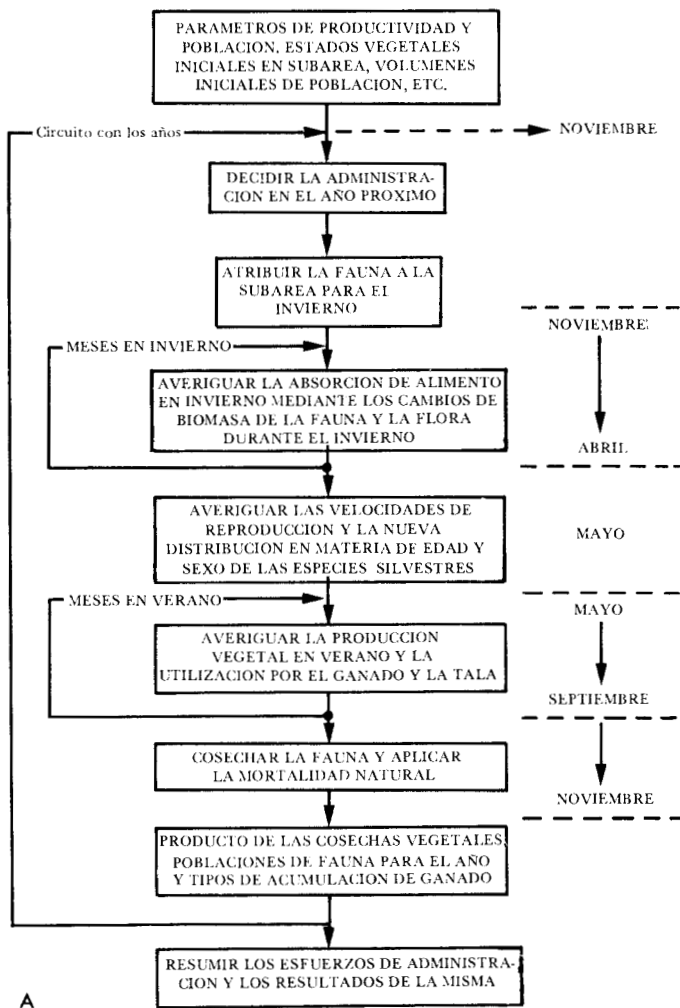


FIG. 10-6. (Véase la leyenda en la página opuesta.)

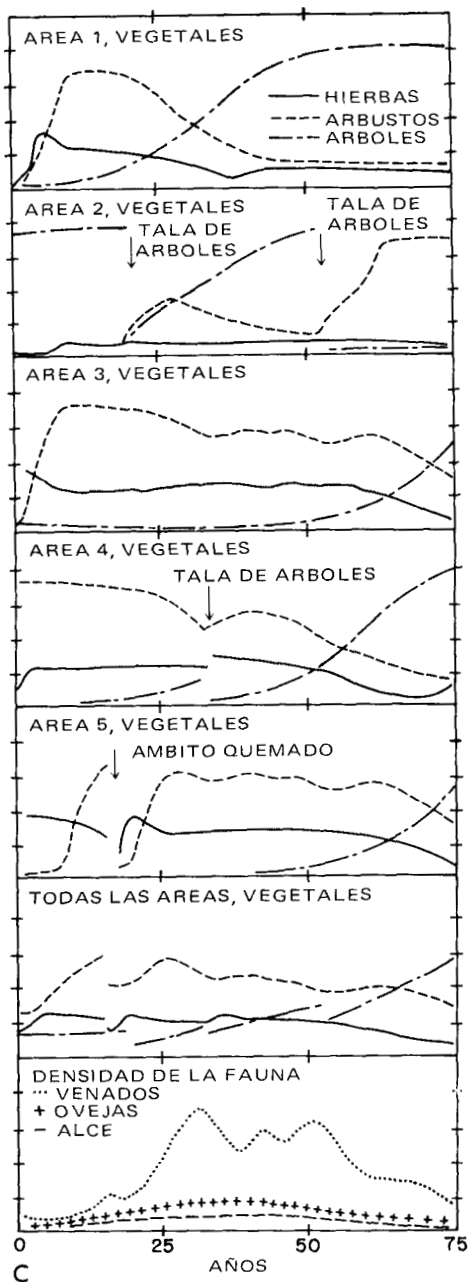


FIG. 10-6. Modelo de producción y administración de vegetales y animales en un bosque y una vasta extensión de terrenos de pasto del oeste de Norteamérica. A. Ficha corrida que muestra la sucesión de los cálculos de computadora; cada casilla representa uno o varios sistemas de ecuaciones. B. Sucesión vegetal simulada a continuación de un grave incendio en un área de administración que no cuenta con grandes herbívoros. Cada curva representa la biomasa relativa de una especie de planta. Figuran en la gráfica cinco especies de hierbas, dos de arbustos y dos de árboles. C. Producción resumida de una simulación de 75 años en cinco áreas de administración (los cinco cuadros superiores) y en el área total (los dos cuadros de abajo). Las actividades de la administración de la tierra, como son la tala de árboles y el incendio de las tierras de pasto se llevaron a cabo en diversas áreas (indicadas por las flechas), y se indican los efectos perseguidos de dichas actividades en el manto vegetal y las poblaciones de los animales silvestres.

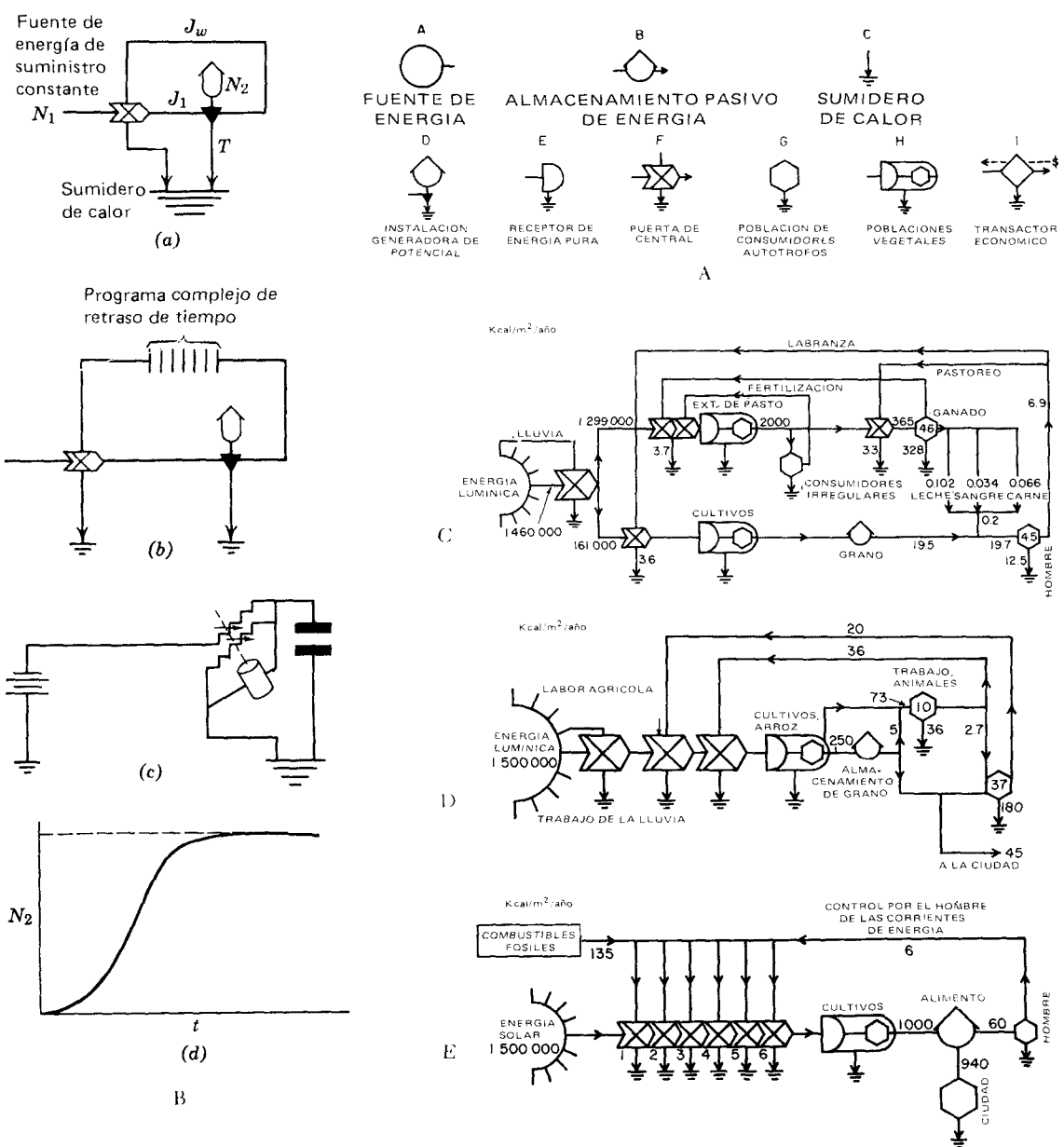


FIG. 10-7. Ejemplos de modelos de circuito análogo eléctrico. A. Símbolos de red de energía eléctrica (véanse mayores explicaciones en el texto). B. Diagramas de circuito del modelo del crecimiento logístico de población y las ecuaciones para cada respuesta. a) Circuito biológico para una población de retrocircuito multiplicativo. b) Biofiltro: desplazamiento de fase resonante o amortiguada. c) Análogo pasivo. d) Gráfica del crecimiento logístico.

Logística derivada del circuito:  
 $J = L(N_1 - N_2)$  Entrada de corriente.  $J_w = k N_2$  Corriente de retrocircuito a la central.  $L = kJ_w$  Conductividad que controla la central,  $L = 1/R$ .  $T = dN_2/dt$  50 por 100 de tasa de entropía, siendo positiva.  $dN_2/dt = J - T - J_w$  Equilibrio de corrientes.  
 Ecuaciones de combinación:  $dN_2/N_2 dt = (k/2) [k(N_1 - N_2) - 1]$   
 Capacidad de porte dependiente de la energía =  $(kN_1 - 1)/k$ .

C, Circuito de energía correspondiente a un sistema tribal de ganado en Uganda. D, Circuitos de energía correspondientes al hombre en una agricultura de monzón sin subsidio, en la India, basada en gran parte en la energía solar, pero con corriente de energía controlada por el hombre y operando a través de los cultivos y el ganado. E, Circuito de energía correspondiente a una agricultura industrial subsidiada, en la que los grandes rendimientos se basan en grandes suministros de combustibles fósiles que: 1) reemplazan el trabajo realizado anteriormente por el hombre y sus animales, y 2) eliminan la red de animales y plantas que se "mantienen" en los dos sistemas precedentes. figura 10-7. C y D. (A, C, D, E. según H. T. Odum, 1967.; B. según H. T. Odum, 1967.)

que tienen lugar al nivel de los organismos individuales, y las inducciones han sido en el sentido de cambios en las poblaciones de las especies. Los problemas relativos a la aplicación de semejante método a ecosistemas enteros serían, en efecto, formidables. Un ejemplo de la aplicación del análisis de componentes experimentales al estudio de las relaciones entre depredador (parásito) y presa (huésped) se da en la figura 10-3. En este complicado modelo, Holling se sirvió de ecuaciones representando muchos componentes del proceso general de depredación, como por ejemplo, el nivel del hambre, intensidad de búsqueda del animal rapaz, densidad de la presa e interferencia entre depredadores. Una variante interesante del modelo depredador-presa la presenta Holling (1969) en un trabajo reciente, en donde considera los fomentadores y los especuladores de la tierra como "depredador", y la tierra como "presa" (!). Se construyeron dos modelos, uno basado en una especulación en pequeña escala (numerosos pequeños "depredadores" de la tierra) y el otro en una especulación en gran escala (el 50 por 100 de la tierra bajo el control de un desarrollo de gran escala). Se utilizó el "diagnóstico de perturbación" de un aumento repentino de población y de demanda de tierra para medir la estabilidad de cada modelo. La especulación en gran escala se tradujo en una oscilación menor en términos de densidad de población, satisfacción de los compradores y cantidad de la tierra puesta en valor. Por supuesto, este modelo no tiene en cuenta los efectos a largo término del desarrollo en gran escala en términos de contaminación, beneficios y satisfacción humana en la generación siguiente. Sin embargo, constituye un caso al punto en relación con un desarrollo *proyectado* en gran escala, que implica restricciones cualitativas ambientales. Sin duda, el desarrollo por pequeñas piezas, sin proyectar, que va corroyendo la campaña en forma fortuita, es exactamente tan autodestructor como lo es el depredador "no programado" que explota la presa sin control alguno de retroalimentación.

Modelos que ilustran las combinaciones de métodos de componentes experimentales y de compartimientos se exponen en las figuras 10-5 y 10-6. El modelo de ecosistema de pradera (fig. 10-5) fue desarrollado en conjunción con el *International Biological Program* y estaba destinado a la investigación de los principales aspectos de la corriente de ener-

gía. Ecuaciones para la energía solar, para la temperatura y para la precipitación se utilizan como funciones forzantes básicas. Cada compartimiento cuyo cambio simulado en el tiempo se muestra en la figura 10-5 está representado en el modelo por al menos una ecuación de diferencia o una ecuación diferencial. El modelo de producción vegetal y población de la fauna (fig. 10-6) fue desarrollado para examinar el uso de la tierra en áreas de bosque de Norteamérica. La productividad y la sucesión vegetales están simuladas con una especie de modelo de compartimiento que destaca ecuaciones diferenciales no lineales. Los parámetros de la productividad vegetal básica están tomados de estudios experimentales, en tanto que la tendencia general de sucesión se engendra "jugando" con los valores de los parámetros que representan competición entre plantas. Se utilizan ecuaciones de diferencia y un procedimiento de teneduría de libros para representar la estructura de las edades, las natalidades y las mortalidades en las poblaciones de la fauna. La alimentación de ésta y el efecto de la absorción de alimento sobre la reproducción y la muerte están simulados a partir de datos experimentales, con el auxilio de ecuaciones tanto de diferencia como diferenciales. Estos dos últimos ejemplos se presentan no tanto para mostrar precisamente cómo están desarrollados los modelos, como para aludir al grado de complejidad biológica que puede ser representada en términos matemáticos.

En la figura 10-7 (véase también fig. 3-17) se muestran cuatro ejemplos de la versión del análogo eléctrico del modelo de compartimiento. Los compartimientos están representados por símbolos especiales, tal como están reproducidos en la figura 10-7, A; éstos comprenden símbolos para las fuentes de energía, para los productores primarios, los consumidores, el almacenamiento, sumideros de calor (en donde una parte de la energía potencial es divertida en calor cual una función necesaria de la transferencia de energía de una forma a otra) y puertas de trabajo (una corriente de trabajo que facilita otra corriente de trabajo, o sea, matemáticamente, una función de producto, según lo indica la casilla que contiene una "X"). Según lo explicó H. T. Odum (1967, pág. 59):

Cada símbolo tiene una definición matemática, y para cada símbolo hay una gráfica de respuesta



funcional de entrada y salida. Puesto que cada símbolo representa algo matemáticamente definido, el diagrama de red constituye también un enunciado del programa de computadora que ha de escribirse, para simulación, en computadoras digitales. Cuando hay que estudiar la respuesta del grupo de partes conectadas, podemos modelar también el sistema con unidades eléctricas sobre el principio pasivo en que la corriente eléctrica simula la corriente de carbono, y las pérdidas de energía calórica en el sistema real están simuladas por pérdidas de calor en el sistema eléctrico. El voltaje simula la energía potencial.

Si el sistema está construido de ferretería eléctrica, podemos variar la pulsación de la energía de entrada y averiguar el tipo de llegada de la energía en cualquier punto del sistema, como, por ejemplo, en el hombre y en el final de la cadena de alimentos. Si se ha omitido alguna cosa importante, la respuesta variará con respecto a la del sistema real. Podemos, pues, añadir rasgos o cambiar tipos, desarrollando así el modelo gradualmente, hasta que simule el sistema verdadero.

La figura 10-7, B muestra de qué el modelo de población logístico, que ya vimos con cierto detalle en la sección 8 del capítulo 7, puede representarse como un circuito de análogo eléctrico, con un bucle ya sea directamente lineal o de retroalimentación de retraso de

tiempo que nivela el crecimiento de la población a alguna capacidad de porte determinada  $k$ . La figura 10-7, de C a E muestra tres sistemas agrícolas que forman una serie evolutiva, de un sistema tribal, en Africa, a la agricultura industrial subsidiada con combustible fósil de Estados Unidos de Norteamérica. Los retrocircuitos muestran en estos diagramas la importancia cuantitativa de la labor del hombre, de los animales y del combustible fósil en cuanto a mantener la corriente de alimentos hacia el hombre. El concepto del subsidio de energía se subrayó ya en el capítulo 3. Como puede verse en la figura 10-7, D, el llamado ganado sagrado (animales de trabajo) de la India desempeña un importante papel en el laboreo y la fertilización de cultivos en la agricultura "no subsidiada"; el hecho de eliminarlo requeriría la sustitución por energía de combustibles fósiles y por una maquinaria costosa. Si consideramos como cifras aproximadas la de que una milla cuadrada equivale a 2.5 millones de metros cuadrados y la de que 1 millón de kilocalorías es la energía de alimentos requerida para mantener a un individuo durante un año, entonces los "productos" (en números redondos) de los tres modelos agrícolas pueden relacionarse como sigue:

	Kcal/m <sup>2</sup> /año	Personas soportadas por milla cuadrada	
		en el campo	en la ciudad
Agricultura tribal	20	50	0
Agricultura sin subsidio	245	600	100
Agricultura industrial subsidiada	1 000	150	2 350

Produce graves "repercusiones" de carácter ecológico, social y económico el paso rápido de la agricultura no subsidiada a la subsidiada, lo que aumenta la contaminación ambiental y obliga a muchos campesinos a trasladarse a la ciudad, donde podrá haber alimentos, pero hay para el individuo trabajos, vivienda y medios de mantenimiento de la dignidad humana inadecuados. Modelos como éste ayudan a calcular el costo de semejantes cambios, que han de pagarse en alguna forma, si la sociedad conjunta ha de sacar provecho de ellos.

Lo que se necesita son modelos que consideren el campo y la ciudad como un solo sistema de sustento integrado y mutualista. La práctica corriente de "suboptimizar" un modelo por sólo una parte del sistema, como, por ejemplo, el considerar únicamente la producción de alimentos, pero sin tener en cuenta la presión ambiental y las consecuencias económicas y sociales de una producción aumentada, resultarán acaso sumamente engañosas y peligrosas, si se supone que estos modelos representan "toda la verdad".

## PARTE 2

# EL METODO DEL HABITAT

### INTRODUCCION

En la parte 1 el tema de la ecología hubo de organizarse desde el punto de vista de los principios y los conceptos en cuanto se aplican a distintos niveles de organización. El individuo, la población, la comunidad y el ecosistema son los niveles convenientes que se utilizaron (véase cap. 1, sección 2). Este método de presentación reúne los temas centrales que unifican la materia de estudio de la ecología y establece una base sólida para las aplicaciones a efectuar en beneficio de la humanidad. Además de esta especie de amplio enfoque, hay que centrar también la atención en un estudio de "primera mano" de áreas perfectamente delimitadas de la superficie terrestre, si es que hemos de lograr una comprensión cabal del mundo en que vivimos. La experiencia en materia de enseñanza (e incluimos en el concepto el de la enseñanza del autodidacta) ha revelado que un "laboratorio de lectura" o un procedimiento hecho de "teoría y práctica" es firme así, pues, la parte 1 es la "teoría" y la parte 2, es el "laboratorio", en el que nos enfrentamos a nuestra materia en términos familiares, aprendemos algo de la "jerga" imprescindible, y verificamos las teorías en la práctica.

En la parte 1 hemos insistido mucho en los aspectos funcionales de la ecología, esto es, en cómo "operan" los sistemas de la naturaleza. Pese a que no debería establecerse separación estricta alguna entre función y estructura, la parte 2 destacará, con todo, la estructura, esto es, el aspecto bajo el cual la naturaleza "se presenta", con referencias a la parte 1. En otros términos, señalaremos aquello que el estudiante verá acaso en sus excursiones por el campo a medida que empieza a pensar en términos de estudios críticos relacionados con la naturaleza.

Al estudiar un hábitat particular, llegamos a conocer organismos y factores físicos efectivamente asociados a algún ecosistema determinado. Esto ayuda a reducir las trampas en las que una excesiva generalización caería fácilmente. Además obtenemos cierta comprensión de los métodos, de los instrumentos y de las dificultades técnicas aplicables a situaciones específicas.

Si no se ha leído la parte 1, debería hacerse referencia a la sección sobre el concepto del ecosistema (cap 2, sec. 1), del hábitat y el nicho (cap. 8, sec. 1), de los ciclos biogeoquímicos (cap. 4, sec. 1), de los principios de los factores limitativos (cap. 5, sec. 3), de la comunidad biótica (cap. 6, sec. 1) y del desarrollo del ecosistema (cap. 9, sec. 1) como antecedente en relación con los estudios de la parte 2.

Hay en la biosfera cuatro hábitats principales, a saber: marino, estuarino, de agua dulce y terrestre. Puesto que la mayoría de los ecólogos sostienen que la vida empezó en el mar, sería lógico empezar con el hábitat marino. En la práctica real, sin embargo, es mejor partir del hábitat de agua dulce, y esto por diversas razones. En primer lugar, los ejemplos de hábitat de agua fresca se encuentran dondequiera que vive el hombre. Muchos hábitats de agua fresca son pequeños y, por consiguiente, son de más fácil acceso, en conjunto, con el empleo de un equipo relativamente sencillo. Finalmente, hay menos clases de organismos en pequeñas extensiones de agua fresca en el mar, haciendo que resulte más fácil para el principiante comprender algo de la naturaleza de la comunidad natural, sin esforzarse excesivamente por aprender a identificar organismos de un gran número de clases y fila.

Estas son las razones de que esta sección empiece con el medio del agua dulce.

# Ecología del agua dulce

### 1. MEDIO DEL AGUA DULCE: CLASES Y FACTORES LIMITATIVOS

Toda vez que el agua es al propio tiempo indispensable y la substancia más abundante en el protoplasma, cabría decir que toda vida es "acuática". Sin embargo, en la práctica hablamos de un hábitat acuático como aquel en que el agua es el medio principal tanto *externo* como interno. Los hábitats de agua dulce pueden considerarse en forma adecuada en dos series, como sigue:

Hábitat de agua quieta, o lénticos (*lenis*, quieto):

Lago, estanque, pantano o charco

Hábitat de agua corriente, o lóuticos (*lotus*, lavado):

Manantial, riachuelo (arroyo) o río.

Se muestran ejemplos de algunos de estos hábitats en las figuras 11-1 y 11-2. No hay límites estrictos entre las dos series o entre las categorías en el seno de una serie. El cambio geológico suele producir un gradiente en la dirección indicada, en tanto que los procesos biológicos actúan a menudo en el sentido de estabilizar o retardar los procesos de sedimentación del lago y erosión del río (cap. 9, sec. 1, y cap. 4, sec. 3). El hombre propende a acelerar los procesos geológicos a expensas de los biológicos, para su propio perjuicio con demasiada frecuencia (véase el concepto del "Hombre, cual poderoso agente geológico", pág. 36). Así, por ejemplo, los lagos tienden a llenarse, en tanto que los ríos tienden a abrirse paso hacia el nivel de base, con

\* El estudio de las aguas dulces naturales en todos sus aspectos —físico, químico, geológico y biológico— se designa como *limnología*. La ecología del agua dulce subraya las relaciones entre los organismos y el medio en el hábitat de agua dulce, en el contexto del principio del ecosistema.

lo que van cambiando como resultado de la acción del agua. Cuando se alcanza el nivel de base, la corriente se reduce, se produce sedimentación y resulta un río de nivel de base, serpenteante, que representa, más o menos, un estado de "clímax". Sin embargo, a medida que se van formando deltas debido al depósito de sedimento, pueden producirse levantamientos en otras partes, reempezando así de nuevo el ciclo completo de la erosión. La compleja acción recíproca de los procesos "autogénicos" (de sucesión) y "alogénicos" en el hábitat del agua dulce se examinó ya con cierto detalle en el capítulo 9.

Los hábitats de agua dulce ocupan una porción relativamente pequeña de la superficie de la tierra, en comparación con los hábitats marino y terrestre, pero su importancia para el hombre es, con todo, considerablemente mayor que su área, por las siguientes razones: 1) Son la fuente más apropiada y barata de agua para los usos doméstico e industrial (podemos obtener y probablemente obtendremos más agua del mar, pero a un costo considerablemente mayor en términos de la energía necesaria y de la contaminación creada de la sal). 2) Los componentes del agua dulce constituyen el "cuello de botella" en el ciclo hidrológico (véase fig. 4-8, B). 3) Los ecosistemas de agua dulce proporcionan los sistemas de eliminación de desperdicios más cómodos y baratos. Sin embargo, ya que el hombre está abusando de este recurso natural, está claro que un esfuerzo principal para reducir esta presión ha de producirse rápidamente, pues, en otro caso, el agua se convertirá en el factor limitativo para la especie "hombre" (!).

Los factores limitativos, susceptibles de ser especialmente importantes en agua dulce y que, por consiguiente, podríamos desear medir en un estudio a fondo del ecosistema acuático, son como sigue:



FIG. 11-1. Tres tipos de hábitat de agua estancada (lénticos). *A*, Un estanque con plantas acuáticas enraizadas en la zona litoral. *B*, Un estanque administrado de granja, sin plantas enraizadas en la zona litoral (estanque de margen "limpio"). (*A* y *C* son fotos del *U.S. Forest Service*; *B*, es una foto del *USDA Soil Conservation Service*.)

**Temperatura**

El agua posee diversas propiedades térmicas únicas que se combinan para reducir los cambios de temperatura al mínimo; así, el margen de variación es más pequeño y los cambios se producen más lentamente en el agua que en el aire.

Las más importantes de estas propiedades térmicas son estas: 1) Un calor específico alto, esto es, interviene una cantidad de calor relativamente alta en el cambio de la tempe-

ratura del agua. Una caloríagramo (gcal) es el calor que se requiere para hacer subir un mililitro (o un gramo) de agua en 1°C (entre 15° y 16°C). Únicamente el amoniaco y algunas otras pocas sustancias poseen valores superiores a uno. 2) Un alto calor latente de fusión. Se requieren 80 calorías para cambiar un gramo de hielo en agua sin cambio de temperatura (y viceversa). 3) El calor latente de evaporación más alto conocido. Durante la evaporación, que tiene lugar más o menos continuamente, tanto por la vegetación, como

desde la superficie del agua y del hielo. Según se señaló en el capítulo 3, sección 1, una parte principal de la radiación solar que llega a la tierra se disipa en la evaporación del agua de los ecosistemas del mundo, y es esta corriente de energía la que templó los climas y hace posible el desarrollo de la vida en toda su magnífica diversidad. 4) El agua posee su mayor densidad a 4°C, aumenta en volumen y, por consiguiente, se hace más ligera, tanto por arriba como por debajo de esta temperatura. Esta propiedad única evita que los lagos, al helarse, se solidifiquen por completo.

Aunque la temperatura es, pues, menos variable en el agua que en el aire, constituye, no obstante, un factor limitativo, porque los organismos acuáticos poseen a menudo tolerancias muy angostas (son estenotérmicos, véase cap. 5, sec. 2). Así, pues, una contaminación térmica por el hombre puede tener, aun siendo moderada, vastos efectos (véase cap. 17). Por otra parte, los cambios de temperatura producen patrones característicos de circulación y estratificación (que se describirán más adelante), los cuales influyen grandemente sobre la vida acuática. Las grandes extensiones de agua modifican fuertemente el clima

de las áreas de tierra adyacentes (véase la pág. 136).

La medición de la temperatura en el agua se efectúa de la manera más cómoda y eficaz por medio de sensores electrónicos, como los termistors. La lectura y el registro directos de los termistors le facilitan ahora al estudiante tomar el "perfil acuático" de los hábitats.

#### Transparencia

La penetración de la luz se ve a menudo limitada por los materiales en suspensión, que reducen la zona fotosintética dondequiera que los hábitats acuáticos tienen una profundidad apreciable. Por consiguiente, el enturbiamiento del agua constituye a menudo un factor limitativo importante. E inversamente, cuando la turbidez es producto de organismos vivos, las mediciones de transparencia se convierten en índices de productividad. La transparencia puede medirse con un instrumento muy sencillo llamado *disco de Secchi* (según A. Secchi, italiano que lo introdujo en 1865), que consta de un disco blanco de unos 20 cm de diámetro que se va bajando desde la superficie hasta que desaparece justamente de la vista. La profundidad de la



FIG. 11-1. C, Una sierra de gran altura, lagos oligotróficos de origen glaciar, en Alaska.

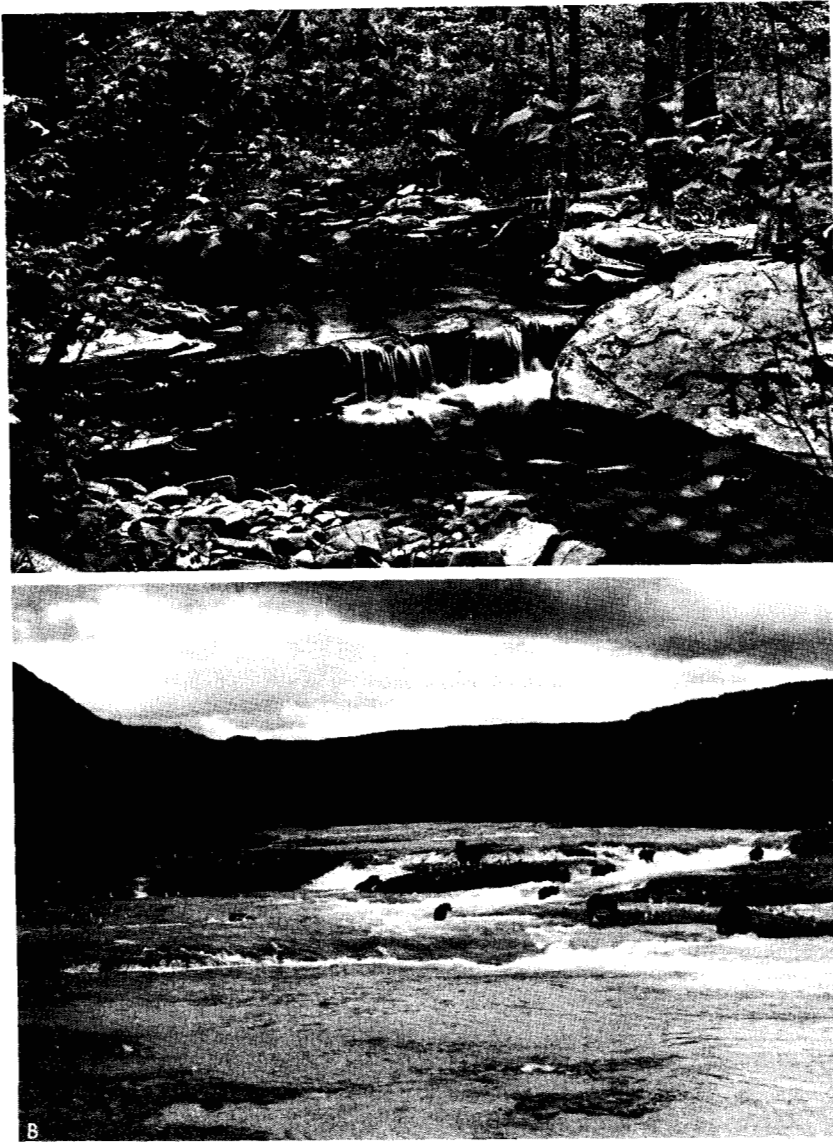


FIG. 11-2. Dos ríos ilustran la estrecha dependencia recíproca entre los ríos y la vertiente terrestre. *A*, Pequeño río de bosque, cuya biota depende casi por completo de la importación de hojas y demás detritus orgánicos del bosque. *B*, Un río de salmón en Alaska, en el momento de la "corriente" del salmón, en que la biomasa y los elementos nutritivos minerales están siendo "exportados" por depredadores que respiran aire (osos y gaviotas) y se alimentan de los peces. (*A*, foto de Soil Conservation Service; *B*, foto de U.S. Dept. Interior, Fish and Wildlife Service.)

desaparición visual se transforma en la *transparencia del disco de Secchi*, que variará desde unos pocos centímetros en extensiones de agua muy turbia hasta 40 metros, en un lago de gran altura, improductivo, muy claro, como por ejemplo, el Crater Lake, en el Parque Nacional de este lago, en Oregon. En relación

con los lagos bien estudiados de Wisconsin, la transparencia del disco de Secchi representa la zona de penetración de la luz hacia abajo, hasta aproximadamente un 5 por 100 de la radiación solar que llega a la superficie. Si bien la fotosíntesis tiene lugar a intensidades menores, el nivel del 5 por 100 señala, con

todo, el límite inferior de la zona fotosintética principal. Si bien es obvio que los instrumentos fotosensitivos modernos proporcionarán datos más precisos en relación con la penetración de la luz, el disco de Secchi sigue siendo considerado como un instrumento útil, con todo, por los limnólogos (Hutchinson, 1957, pág. 399). Los administradores de pisciculturas se sirven a menudo de esta técnica para ajustar el nivel de fertilización de modo que produzca un buen crecimiento, pero no un crecimiento excesivo, con todo, de fitoplankton. El disco de Secchi y el termistro son dos instrumentos sencillos, baratos, que el estudiante principiante podrá utilizar para obtener una idea global de las importantísimas relaciones entre la temperatura y la luz en lagos y estanques.

La absorción exponencial de la luz por el agua se examinó en el cap. 3 (pág. 41). Véase la fig. 16-5 la exposición de cómo la transparencia con la eutroficación progresiva y su inversión subsiguiente.

### Corriente

Toda vez que el agua es "densa", la acción directa de la corriente constituye un factor limitativo muy importante, especialmente en los ríos. Por otra parte, las corrientes determinan a menudo en gran parte la distribución de gases vitales, de sales y de pequeños organismos.

### Concentración de gases respiratorios

En contraste más bien pronunciado con el medio marino, las concentraciones de oxígeno y de bióxido de carbono son a menudo limitativas en el medio de agua dulce (véase cap. 5, sec. 5). En esta "era de contaminación" nuestra, la concentración de oxígeno disuelto (D. O.) y la demanda biológica de oxígeno (B. O. D.) se están convirtiendo en los factores físicos más frecuentemente medidos y más intensamente estudiados. La medición del oxígeno disuelto se examinó ya con cierto detalle en el capítulo 2 (pág. 14), y su empleo como índice de productividad en el capítulo 3 (págs. 61-62). Véase una imagen del "pandeo de oxígeno" inducido y sus consecuencias en términos de la biota en la figura 16-6. Puesto que  $O_2$  y  $CO_2$  se comportan por lo regular en reciprocidad, los ecólogos de la contaminación se van ocupando cada vez más del enriqueci-

miento del bióxido de carbono, en el agua dulce, que de su efecto limitativo (véanse págs. 117 y 139).

### Concentración de las sales biogénicas

Los nitratos y los fosfatos parecen ser limitativos hasta cierto punto en casi todos los ecosistemas de agua dulce (véase cap. 5, sección 5, subdivisión 6; véase asimismo, cap. 5, sección 3, ejemplo 3). En los lagos y los ríos de agua blanda, es posible que el calcio y otras sales sean, asimismo, limitativos. Con la excepción de determinados manantiales minerales, inclusive las aguas dulces más duras poseen un contenido de sal o salinidad de menos de 0.5 de parte por 1 000, en comparación con 30 a 37 partes por 1 000 del agua de mar (véase la fig. 12-3 pág. 363).

Otras dos características de los hábitats de agua dulce son susceptibles de influir sobre el número y la distribución de las especies presentes (o la riqueza cualitativa de fauna y flora). Toda vez que los hábitats de agua dulce están a menudo aislados unos de otros por tierra o mar, los organismos con pocos medios de dispersión por sobre estas barreras pueden haber fallado en cuanto a establecerse en lugares que aparte de esto serían favorables. Los peces, especialmente, están sujetos a esta limitación; los ríos, por ejemplo, separados solamente uno de otro por unos pocos kilómetros de tierra pero aislados por agua, pueden tener sus nichos ocupados por diferentes especies. Por otra parte, la mayoría de los organismos pequeños —algas, crustáceos, protozoos y bacterias, por ejemplo—, poseen unos poderes de dispersión sorprendentes (véase el capítulo 7, sección 11). Así, por ejemplo, podemos encontrar el mismo tipo de pulga del agua (*Daphnia*, por ejemplo) en un estanque de Estados Unidos y en Inglaterra. Un manual de invertebrados de agua dulce escrito para las Islas Británicas, por ejemplo, sirve casi igualmente bien para Estados Unidos. Por lo menos hasta el nivel de la familia y el género, las plantas inferiores y los invertebrados de agua dulce muestran un grado extenso de cosmopolitismo.

Los organismos de agua dulce han de "resolver" un problema concreto por lo que se refiere a la osmorregulación. Toda vez que la concentración de sales es mayor en los líquidos internos del cuerpo y las células que en el medio de agua dulce (esto es, los lí-

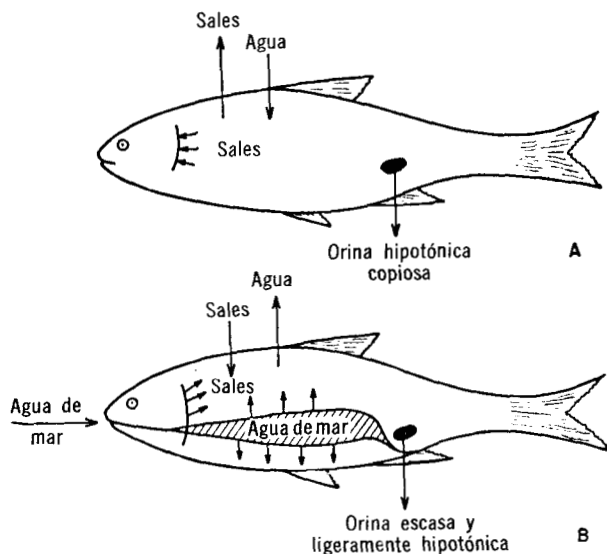


FIG. 11-3. Osmorregulación en agua dulce (A), comparada con la del pez de espina marino (B). (De Florkin y Morgulis, 1949, según Baldwin.)

quidos son hipertónicos), o bien el agua tiende a penetrar en el cuerpo por ósmosis, si las membranas son fácilmente permeables al agua (fig. 11-3, A), o las sales habrán de concentrarse, si las membranas son relativamente impermeables.

Los animales de agua dulce, tales como los protozoos, con sus delgadas membranas celulares, y los peces, con sus agallas (figura 11-3, A), han de disponer de medios eficaces para excretar el agua (lo que se realiza por medio de vacuolas contráctiles en los protozoos y por medio de riñones en los peces) o, en otro caso, el cuerpo se hincharía literalmente y reventaría. Las dificultades relativas a la osmorregulación son susceptibles de explicar, por lo menos en parte, por qué un gran número de animales marinos —filos enteros en realidad— nunca han sido capaces de invadir el medio de agua dulce. En contraste, los peces de espina (y también las aves y los mamíferos marinos), cuyos líquidos internos tienen un contenido de sal menor que el del agua de mar (esto es, son hipotónicos), han sido capaces de volver a invadir el mar, desarrollando una osmorregulación metabólica que implica excreción de sal y retención de agua, como puede verse en la figura 11-3, B.

están dispuestos en orden taxonómico (tal como suele seguirse en los textos de biología o en los museos sistemáticos), algún tipo de clasificación sobre una base ecológica nos será muy útil. En primer lugar, cabe clasificar a los organismos en relación con los nichos principales, basados en su posición en la cadena de energía o de alimentos (véase cap. 2, sección 1, fig 2-2, y cap. 3, secciones 2-4), esto es, como:

Autótrofos (productores): plantas verdes y microorganismos quimiosintéticos.

Fagótrofos (macroconsumidores): primarios, secundarios, etc.; herbívoros, depredadores, parásitos, etc.

Saprótrofos (microconsumidores o desintegradores): subclasificados según la naturaleza del substrato orgánico descompuesto.

Dentro de estos niveles tróficos suele ser instructivo observar las especies que actúan como dominantes principales (véase cap. 6, sección 2).

En segundo lugar, los organismos del agua pueden clasificarse con respecto a su *forma* o *hábito de vida*, con base en su modo de vida, como sigue:

Bentos: organismos fijados al fondo o que permanecen en este o viven en los sedimentos del fondo. El bentos animal pue-

## 2. CLASIFICACION ECOLOGICA DE LOS ORGANISMOS DE AGUA DULCE

Toda vez que los organismos del agua dulce (o en cualquier otro hábitat natural) no



de dividirse cómodamente, según la forma de alimentación, en comedores de filtro y comedores de depósito (una almeja y un caracol constituyen sendos ejemplos apropiados).

**Perifiton** o *Aufwuchs*:\* organismos (tanto vegetales como animales) fijados a los tallos y las hojas de plantas enraizadas, o que se adhieren a ellos o a otras superficies arriba del fondo.

**Plancton**: organismos flotantes cuyos movimientos dependen más o menos de las corrientes. Mientras algunos organismos del zooplancton exhiben movimientos natatorios activos que les ayudan a mantener la posición vertical, el plancton en su conjunto es incapaz de moverse contra corrientes apreciables. En la práctica, el *plancton de red* es el que se atrapa en una red de malla fina que se arrastra lentamente a través del agua; el *plancton enano*, en cambio, es demasiado pequeño para ser cogido en una red, y ha de extraerse del agua recogido en una botella o por medio de una bomba.

**Necton**: organismos flotantes capaces de navegar a voluntad (y por consiguiente, capaces de evitar las redes para plancton, las botellas, etc.). Peces, anfibios, grandes insectos nadadores, etc.

**Neuston**: organismos que permanecen o nadan en la superficie.

Finalmente, los organismos pueden clasificarse en relación con la región o el subhábitat. En los estanques y los lagos suelen ser manifiestas tres zonas, según se aprecia en forma de diagrama en la figura 11-4.

**Zona litoral**: la región de agua somera, con penetración de luz hasta el fondo; ocupada típicamente por plantas enraizadas en los estanques y lagos naturales, pero no necesariamente en los estanques "administrados" (véase fig. 11-1).

**Zona limnética**: es la zona de agua abierta, hasta la profundidad de la penetración

\* La palabra alemana *Aufwuchs*, propuesta por Ruttner (1953), es tal vez más apropiada que la palabra inglesa "periphyton".

eficaz de la luz llamada *nivel de compensación*, que es la profundidad a la que la fotosíntesis compensa justamente la respiración. Por regla general, este nivel se situará a la profundidad a la que la intensidad de la luz es de aproximadamente 1 por 100 de la plena intensidad de la luz solar (compárese con la profundidad de la "transparencia del disco de Secchi examinada en la sección precedente). La comunidad de estas zonas se compone solamente de plancton, necton y algunas veces de neuston. Esta zona no se encuentra en los pequeños estanques poco profundos. El término *zona eufótica* se refiere al estrato totalmente iluminado, incluidos el litoral y el limnético.

**Zona profunda**: es el área del fondo o de agua profunda: que queda más allá de la penetración eficaz de la luz. Esta zona falta a menudo en los estanques.

En pequeñas corrientes suelen ser manifiestas dos zonas principales:

**Zona de los rabiones**: agua somera, en donde la velocidad de la corriente es lo bastante grande para mantener el fondo limpio de cieno y materiales sueltos, proporcionando así un substrato firme. Esta zona está ocupada ampliamente por organismos bénticos o perifíticos especializados, los cuales se adhieren firmemente o se fijan al substrato firme, así como por vigorosos nadadores, como los flecheros americanos (peces).

**Zona de charco**: agua de cierta profundidad en donde la velocidad de la corriente es reducida, y el cieno y otros materiales sueltos tienden a depositarse en el fondo, proporcionando en esta forma un fondo blando, poco favorable a las formas de la superficie del bentos, pero favorable, en cambio, a las formas que se entierran, al necton y en algunos casos al plancton.

Conviene subrayar dos puntos. Para aclarar el papel ecológico o el nicho de un determinado organismo, habrá que determinar su posición en las tres clasificaciones en cuestión. Así, por ejemplo, una diatomea que

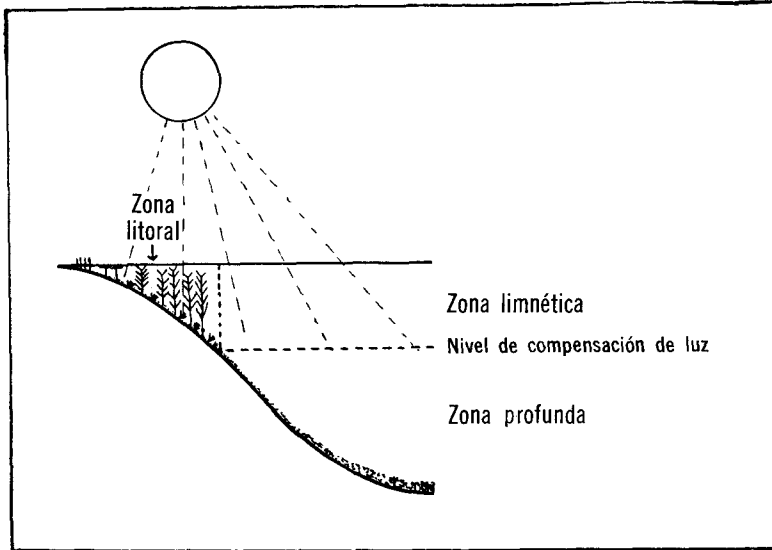


FIG. 11-4. Las tres zonas principales de un lago.

vive suspendida en la zona de agua abierta se clasificará como productora de plancton de la zona limnética. Si resulta, además, que fue muy abundante durante la primavera y escasa en las otras épocas del año, diríamos que fue una dominante principal entre los productores de la comunidad limnética durante la primavera o la estación vernal. Otro punto importante a observar es la clasificación ecológica de una especie particular, que puede ser distinta en diversas épocas de su ciclo vital. Así, por ejemplo, un animal podrá ser acaso un consumidor primario mientras permanece en estado de larva, y un consumidor secundario, como adulto (el renacuajo y la rana, por ejemplo); o un animal podrá ser miembro de la comunidad profunda durante su etapa de larva (por ejemplo, una larva quironómida) y dejar luego el agua por completo cuando es adulto. A este respecto, la clasificación ecológica es totalmente distinta a la clasificación taxonómica, la cual, por supuesto, no varía con los cambios en las etapas del ciclo vital. Otros factores (competición, tolerancia, etc.) que afectan el nicho ecológico de un organismo se examinaron en el capítulo 8.

### 3. LA BIOTA DEL AGUA DULCE (FLORA Y FAUNA DEL AGUA DULCE)

Las divisiones principales de las plantas y de muchos de los filos animales más impor-

tantes están representadas por uno o varios géneros que viven en comunidades de agua dulce. Considerando el medio del agua dulce en su conjunto, las algas son los productores más importantes, con los espermatofitos quedando en segundo lugar. Excepto por lo que se refiere a las algas de los estanques y a las lentejas de agua, la mayoría de las plantas acuáticas superiores son miembros de diversas familias en las que la mayoría de las especies son terrestres.

Entre los consumidores animales, tres grupos completarán fácilmente el volumen de la biomasa en la mayor parte de los ecosistemas de agua dulce, a saber: los moluscos, los insectos acuáticos, los crustáceos y los peces. Los anélidos, rotíferos, protozoos y helmintos quedarán por lo regular en segundo lugar en cuanto a importancia, aunque, en determinados casos, cualquiera de estos grupos puede adquirir un gran volumen en la "economía" del sistema.

Entre los saprótrofos, las bacterias acuáticas y los hongos acuáticos parecen poseer una importancia igual en la realización del papel vital de reducir la materia orgánica a forma inorgánica, que pueda ser utilizada luego nuevamente por los productores. Según se destacó en el capítulo 4, sección 7, las bacterias y los hongos son sumamente importantes en las zonas donde hay una gran cantidad de detritus orgánico (y en aguas contaminadas con materiales orgánicos); son menos numerosos,

en cambio, en las aguas limnéticas no contaminadas. La distribución y las actividades de los microorganismos en hábitats acuáticos se examinan en el capítulo 19.

En resumen, el estudiante principiante debería familiarizarse primero con las algas, las bacterias y los hongos, los espermatofitos acuáticos, los crustáceos, los insectos acuáticos, los moluscos y los peces. En efecto, estos son los "actores" principales en los ecosistemas de agua dulce.

#### 4. COMUNIDADES LENTICAS

La zonación general característica de los estanques y lagos se expuso en diagrama en la figura 11-4. Los organismos característicos de las diversas zonas se ilustran en las figuras 11-5, 11-6, 11-7. Sigue una breve exposición que pone de manifiesto la organización de la comunidad en estas zonas. A título de identificación y en relación con las exposiciones de los ciclos vitales, habrá que consultar los tratados corrientes de biología del agua dulce, así como monografías y manuales disponibles para uso local.

##### Naturaleza de las comunidades en la zona litoral

1. *Productores*. Dentro de la zona litoral, los productores son de dos tipos principales, a saber, plantas de raíz o bénticas, que pertenecen en su mayor parte a la división de los espermatofitos (plantas semilla), y el fitoplancton, o plantas verdes flotantes que en su mayor parte son algas (véase la figura 11-5). Algunas veces las lentejas de agua, que son espermatofitos de neuston no fijados al fondo, son importantes; en efecto, en algunos estanques llegan a formar una película casi continua en la superficie, en determinadas estaciones, y virtualmente "dejan a la sombra" a otras plantas verdes. Cuando un estanque o un lago están contaminados con un exceso de elementos nutritivos, el tipo filamentosos de algas (fig. 11-5, números 8 y 9) desarrolla a menudo grandes "floraciones" que suben a la superficie, sostenidas por oxígeno atrapado. Entonces, el oxígeno producido por la fotosíntesis se escapa en gran parte hacia el aire, y cuando la floración feneces, el oxígeno se agota en el agua, gravando o matando a menudo los peces. Es importante que el lego se percate de este pro-

ceso, porque a primera vista podría parecer que un crecimiento rápido de las algas aumentaría el contenido de oxígeno disuelto del agua, al paso que, en la sucesión que acabamos de describir, el resultado es precisamente el contrario.

Típicamente, los organismos acuáticos enraizados forman zonas concéntricas dentro de la zona litoral, reemplazando un grupo a otro a medida que cambia la profundidad del agua (ya sea en el espacio o en el tiempo). Una disposición representativa que va del agua somera al agua más profunda puede describirse como sigue (no debe suponerse que en cualquier extensión de agua estarán presentes las tres zonas o que estarán dispuestas en el orden que se indica):

a) Zona de vegetación emergente: plantas de raíz con superficies principales fotosintéticas que sobresalen del agua. En esta forma, el bióxido de carbono para la elaboración del alimento se obtiene del aire, pero otras materias primas, en cambio, se obtienen de debajo de la superficie del agua. Las plantas acuáticas enraizadas "recuperan" a menudo elementos nutritivos de los sedimentos anaerobios profundos y proporcionan así una "bomba alimenticia" muy beneficiosa para el ecosistema (véase pág. 105). Las espadañas, pertenecientes a diversas especies del género *Typha*, son un productor dominante muy extendido al que se puede considerar como "típico" de este nicho. Crecen en un vasto ámbito latitudinal, a causa de su propensión para formar ecotipos y razas (véase pág. 119). Otras plantas de esta categoría comprenden los juncos (*Scirpus*), las cabezas de flecha (*Sagittaria*), las escobillas (*Sparganium*), las alhucemas (*Eleocharis*) y los camalotes (*Pontederia*). Las plantas emergentes, juntamente con las de la orilla húmeda, forman un eslabón importante entre el agua y el medio. Son utilizadas como alimento y refugio por animales anfibios —la rata almizclera, por ejemplo— y proporcionan un medio apropiado de entrada y salida, con respecto al agua, para los insectos acuáticos que pasan una parte de sus vidas en el agua y otra parte en la tierra.

b) Zona de plantas de raíz con hojas flotantes. Los lirios de agua (*Nymphaea*, unas cuatro especies) son el "tipo" en esta zona, en la mitad oriental de Estados Unidos pero otras plantas (como el escudo de agua, *Bra-senia*, por ejemplo) tienen una forma de vida similar. Esta zona es semejante ecológicamen-

te a la anterior, pero las superficies fotosintéticas horizontales pueden acaso reducir más eficazmente la penetración de la luz en el agua. La superficie inferior de las hojas grandes del lirio de agua proporcionan lugares adecuados de reposo para el depósito de los huevos por parte de animales.

c) Zona de vegetación sumergente: plantas de raíz o fijas, completamente o en gran parte sumergidas. Las hojas tienden a ser delgadas y finamente divididas y adaptadas para el intercambio de alimentos nutritivos con el agua.

Las algas de estanque o Potamogetonaceae suelen ser muy abundantes en esta zona. El género *Potamogeton* es, de hecho, uno de los géneros más abundantes de las plantas acuáticas de raíz, contando unas 65 especies que ocurren en todas las partes templadas del mundo. Otros géneros de la familia de las algas de estanque (*Ruppia*, *Zannichellia*) son asimismo muy abundantes y pueden ser más importantes localmente que las especies de *Potamogeton*. Otras plantas acuáticas sumergidas importantes de Estados Unidos com-

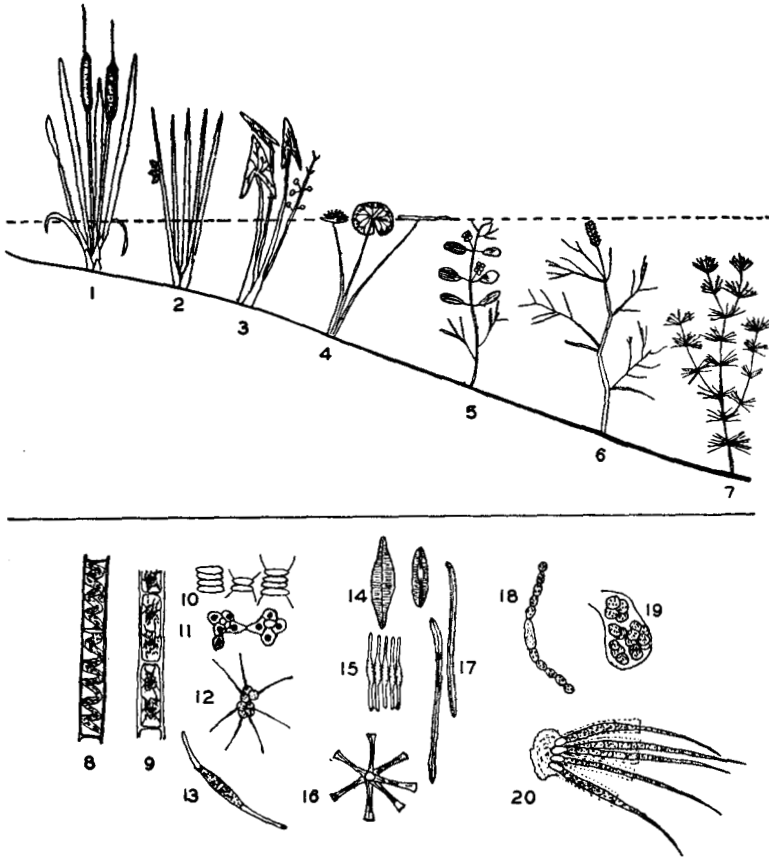


FIG. 11-5. Algunos productores de las comunidades lénticas, incluidas plantas de raíz, de litoral, emergentes, flotantes y sumergentes (1-7); algas filamentosas (8-9), y fitoplancton (10-20). El fitoplancton comprende representantes de algas verdes (10-13), diatomeas (14-17), y algas verdeazul (18-20). Obsérvese que el fitoplancton exhibe elementos de "flotación", que le permiten permanecer suspendido o por lo menos reducir ligeramente la velocidad de inmersión (por supuesto, estos organismos no poseen capacidad propia de movimiento —por ejemplo, reducción del material integumentario, auxiliares de flotación y hábito de vida colonial, que aumentan el área de superficie, así como vacuolas de gas, indicadas por medio de puntos negros en las células de las algas verdeazul (18-20). Los organismos del diagrama son: 1, cola de mapache (*Typha*); 2, junco (*Scirpus*); 3, cabeza de flecha (*Sagittaria*); 4, lirio de agua (*Nymphaea*); 5 y 6, dos especies de algas de estanque (*Potamogeton diversifolia*, *P. pectinatus*); 7, hierba almizclera (*Chara*); 8, *Spirogyra*; 9, *Zygnema*; 10, *Coelastrum*; 11, *Richteriella*; 12, *Richteriella*; 13, *Closterium* (un désmido); 14, *Navicula*; 15, *Fragilaria*; 16, *Asterionella* (que flota en el agua como un paracaídas); 17, *Nitzschia*; 18, *Anabaena*; 19, *Microcystis*; 20, *Gloetrichia* (19 y 20 representan partes de colonias encerradas en una matriz gelatinosa). (8 a 17 copiados de Needham y Needham, 1941; 18 a 20 copiados de Ruttner, 1953.)

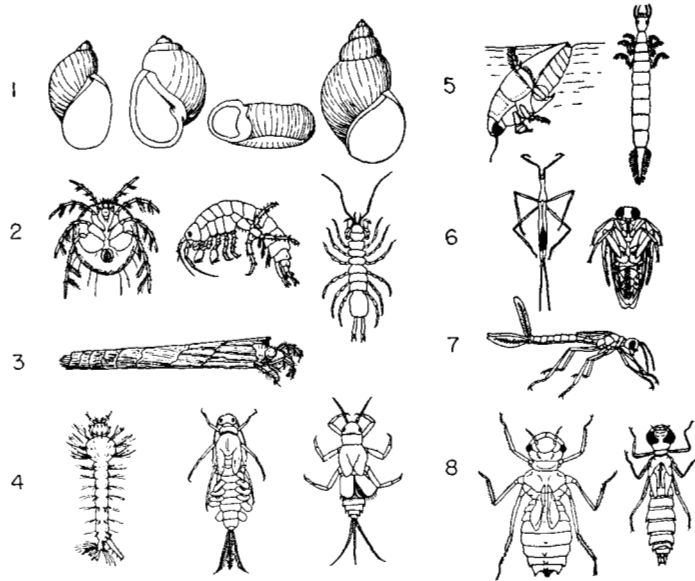


FIG. 11-6. Algunos animales representativos de la zona litoral de estanques y lagos. Las series uno a cuatro son formas primariamente herbívoras (consumidores primarios); las series cinco a ocho son depredadores (consumidores secundarios). 1, Caracoles de estanque (de izquierda a derecha): *Lymnaea (pseudosuccinea) columella*; *Physa gyrina*; *Helisoma trivolvis*; *Campeloma decisum*. 2, Pequeños artrópodos que viven en el fondo o cerca del fondo, o asociados con plantas o detritos (de izquierda a derecha): un ácaro acuático o Hydracarina (*Mideopsis*); un anfípodo (*Gammarus*); un isópodo (*Asellus*). 3, Una larva de frigáneo de estanque (*Triaenodes*), con su ligera envoltura portátil delgada. 4 (de izquierda a derecha), Una larva de mosquito (*Culex pipiens*); una ninfa de mosca de mayo adherida o perifítica (*Cloëon*); una ninfa de mosca de mayo béntica (*Caenis*) —obsérvense las cubiertas de las branquias que las protegen del cieno. 5, Un escarabajo zambullidor depredador, *Dytiscus*, adulto y larva (a la derecha). 6, Dos Hemípteros depredadores, un escorpión acuático, *Ranatra* (Nepidae), y (derecha) un nadador de espalda, *Notonecta*. 7, Una libélula, *Lestes* (Odonata-Zygoptera); obsérvense tres branquias caudales. 8, Dos ninfas de libélula trepadora (Odonata-Anisoptera), *Helocordulia*, tipo rampante de pierna larga (bentos) y (a la derecha) *Aeschna*, un tipo trepador esbelto (perifiton). (Copiado de Robert W. Pennak, "Fresh-water Invertebrates of the United States", 1953, The Ronald Press Company.)

prenden la cola de mapache (*Ceratophyllum*), la milenrama acuática (*Myriophyllum*), la hierba acuática (*Elodea* o *Anacharis*), las náyades (*Najas*), y el apio acuático (*Vallisneria*). La hierba almizclera, "Chara", y los géneros afines, *Nitella* y *Tolypella*, suelen clasificarse como algas, pero están fijadas al fondo y tienen una forma de vida parecida a la de las plantas superiores. *Chara* puede clasificarse así ecológicamente junto con los productores sumergidos antes mencionados. Señala a menudo el límite interior de la zona litoral, puesto que es susceptible de crecer en aguas profundas.

En toda clase de aguas someras (estanques, ríos lentos y marismas), las plantas acuáticas de raíces suelen ser más importantes en climas cálidos. Se ha señalado que la producción primaria de las plantas acuáticas emergentes es muy elevada (Penfound, 1956; Westlake,

1963; véase también la sección relativa a la hierba de marisma, cap. 13). En el sudeste de Estados Unidos y en los trópicos crecen tan bien, que se las llega a considerar en ocasiones como plagas, porque obstruyen las vías de agua y obstaculizan la circulación de los botes y la pesca. La primera reacción instintiva del hombre suele ser la de recurrir en tales casos al veneno ("herbicidas", etc.), pero sería más prudente, en muchos casos, tratar de cosecharlas o pacerlas, especialmente habiéndose demostrado que la vegetación acuática posee a menudo un alto valor nutritivo (Boyd, 1968).

Los productores no enraizados de la zona litoral comprenden numerosas especies de algas. Muchas de estas se encuentran flotando a todo lo largo tanto del litoral como de las zonas limnéticas (plancton), pero algunas especialmente las que están fijadas o asociadas

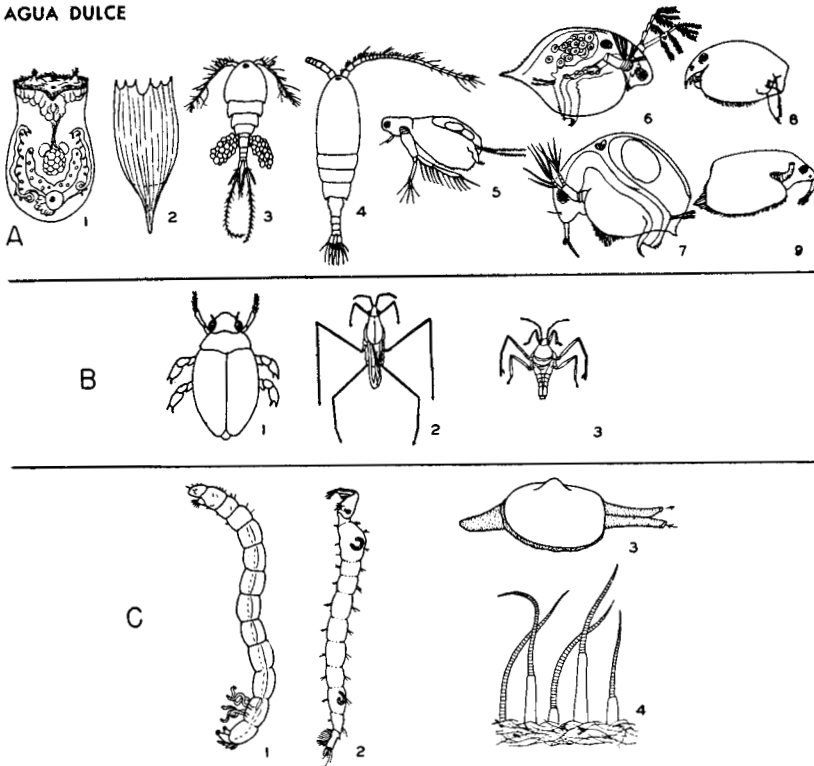


FIG. 11-7. A, Zooplankton representativo. Rotíferos: 1, *Asplanchna*; 2, *Notholca* (solamente lórica). Copéodos: 3, Un copéodo ciclopoide, *Macrocyclus*; 4, un copéodo calanoide, *Senecella*. Cladocera (un representante de cada una de las cinco familias); 5, *Diaphanosoma* (Sididae); 6, *Daphnia* (Dapnidae); 7, *Bosmina* (Bosminidae); 8, *Pleuroxus* (Chydoridae); 9, *Acantholeberis* (Macrothricidae).

B, Zooneuston. 1, Un escarabajo girino, *Dineutes* (Gyrinidae). 2, Un andador acuático, *Gerris* (Gerridae). 3, Un andador acuático de hombro ancho, *Rbagovelia* (Veliidae).

C, Algunos tipos característicos de la zona profunda. 1, Una larva quironómida o gusano de sangre, *Tendipes* (obsérvense las patas anteriores y las branquias adbominales); 2, una "larva fantasma", *Chaoborus* (obsérvense los dos sacos de aire que por lo visto ayudan al animal al realizar migraciones verticales); 3, una almeja de "vaina de guisante", *Musculium* (Sphaeriidae), con "pie" y dos sifones branquiales extendidos; 4, *Tubifex*, un anélido rojo que forma tubos en el fondo y agita vigorosamente su parte posterior en el agua. (Copiado de Robert W. Pennak, "Fresh-water Invertebrates of the Unites States", 1953, The Ronald Press Company.)

a plantas de raíz, son especialmente características de la zona litoral. En forma análoga, muchas especies tienen adaptaciones especiales para flotar mejor, siendo así características de la zona limnética. Como se muestra en la figura 11-5, los tipos principales de algas son:

1) Diatomeas (*Bacillariaceae*), con conchas de sílice en forma de caja y un pigmento amarillo o pardo en los cromatóforos, que disimula la clorofila verde. Las diatomeas son buenos indicadores de la calidad del agua (véase figuras 6-6, B y 16-5).

2) Algas verdes (*Chlorophyta*), que comprende formas de célula única como los désmidos, formas filamentosas ya sea flotantes o fijas; y varias formas coloniales flotantes. En estas formas, la clorofila no está

disimulada por algún otro pigmento; por consiguiente, las poblaciones presentan un aspecto verde brillante.

3) Las algas verdeazul (*Cyanophyta*), más bien de célula única, o algas coloniales con clorofila difusa (no concentrada en los cromatoplastos) disimulada por un pigmento verdeazul. Este grupo es a menudo de gran importancia ecológica, a causa de la enorme biomasa que es capaz de desarrollar en estanques y lagos contaminados. Como ya se indicó en el capítulo 4, algunas de las algas verdeazul son capaces de fijar el nitrógeno gaseoso en nitratos, realizando así la misma función en el agua que realizan las bacterias en la tierra. Muchas especies de verdeazules son resistentes al pastoreo (lo que es una de las razones

de las grandes acumulaciones de biomasa). En efecto, los metabolitos excretados por las células y los productos de fragmentación liberados durante la descomposición son a menudo tóxicos y confieren mal gusto o mal olor al agua potable; de ahí que este grupo no tenga aficionados entre los ingenieros de las obras hidráulicas (!). Además de los géneros reproducidos en la figura 11-5, cabría mencionar la *Oscillatoria* y *Rivularia*, que o pueden cubrir el fondo o encontrarse fijadas a los tallos y las hojas de espermatófitos sumergidos.

Las algas verdes filamentosas o "espuma de los estanques", tales como *Spirogyra*, *Zygnema*, *Oedogonium*, se estudian con frecuencia en cursos elementales de botánica. Otras formas filamentosas adoptan un género de vida de perifiton, en el que cada una de las plantas de raíz posee a menudo encostramientos algales característicos, estando por lo visto los dos organismos asociados en una relación de comensalidad o mutualista. (Véase el capítulo 7, sección 16.) *Chara* parece formar un substrato especialmente favorable y está casi siempre recubierta por una costra de otras algas. Una muestra del fitoplancton de flotación libre de la zona litoral mostraría probablemente numerosas diatomeas, désmidos, y otras algas verdes, así como protozoos que contienen clorofila (de ahí que se los designe como holofíticos o "productores"), como, por ejemplo, la forma corriente de laboratorio *Englena*, y sus numerosos afines.

2. *Consumidores*. La razón litoral es el albergue de una diversidad mayor de animales que las otras zonas. Los cinco "hábitos de vida" están bien representados, y todos los filos que tienen representantes de agua dulce estarán probablemente presentes. Algunos animales, especialmente el perifiton, muestran una zonación paralela a la de otras plantas de raíz, pero muchas especies se producen u ocurren más o menos en toda la zona litoral. La zonación vertical, más bien que horizontal, es más llamativa en los animales. Algunos de las animales característicos de las regiones litorales se muestran en la figura 11-6. Entre las formas del perifiton, por ejemplo caracoles de estanque, libélulas voladoras, y libélulas trepadoras (Odonata), rotíferos, platelmintos, briozoarios, hidra, etc., y larvas de jején están fijadas a los tallos y las hojas de las grandes plantas o reposan en ellos. Los caracoles se alimentan de plantas o de

*Aufwuchs*; las larvas del jején son también consumidores primarios, pero obtienen su alimento en forma de detritos. Las larvas de las libélulas voladora y trepadora son exclusivamente carnívoras, y se sirven ventajosamente de su labio hinchado para capturar presas de tamaño apropiado que pasan frente a sus lugares de acecho. Otro grupo, que contiene consumidores tanto primarios como secundarios, se puede encontrar ya sea en reposo o moviéndose en el fondo o debajo del cieno o de los desechos de plantas, por ejemplo, las ninfas de Odonata rampantes (que tienen cuerpos planos, más bien que cilíndricos), cangrejos de río, isópodos y ciertas ninfas de cachipollas. Bajando más adentro en el cieno del fondo, se encuentran Odonata y Ephemeroptera (que o bien se mantienen en túneles, o tienen partes extendidas del cuerpo que salen a la superficie para respirar), almejas, gusanos verdaderos (Annelida), caracoles y especialmente quironómidos (jején) y otras larvas de dípteros, que viven en diminutos túneles.

El necton de la zona litoral es rico a menudo en especies y números. Son conspicuos los escarabajos zambullidores en estado adulto o larvario y varios hemípteros adultos; algunos de estos, especialmente los ditiscidos y los notonéctidos, son carnívoros, en tanto que los hidrofílicos, halíplidos, así como los "escarabajos" coríxidos, son, por lo menos en parte, herbívoros o comedores de carroña. Diversas larvas y pupas de dípteros permanecen suspendidas en el agua, a menudo cerca de la superficie. Muchos de los animales de este grupo obtienen aire de la superficie, llevando a menudo una burbuja en la parte inferior del cuerpo o debajo de las alas para utilizarla debajo del agua.

Los vertebrados anfibios, ranas, salamandras, tortugas y serpientes de agua son casi exclusivamente miembros de la comunidad de la zona litoral. Los renacuajos de ranas y sapos son consumidores primarios importantes que se alimentan de algas y otro material vegetal, en tanto que los adultos se mueven hacia arriba en uno o dos niveles tróficos. Los vertebrados de sangre fría aumentan en importancia a medida que vamos hacia el sur. Por ejemplo, la densidad de población y, por consiguiente, la importancia ecológica de las tortugas, las ranas y las especies de agua en los estanques de Louisiana y Florida son sorprendentes para aquellos que están

únicamente familiarizados con los estanques de más al norte.

Los peces de estanque se mueven libremente entre la zona litoral y la limnética, pero la mayoría de las especies pasan una gran parte de su tiempo en la zona litoral; muchas especies establecen territorios y crían en estos (véase el cap. 7, sección 15). Casi todos los estanques tienen una o varias especies de la familia de la "rueda" o de la "brema" (Centrarchidae). En el sur de Estados Unidos todos los estanques tienen una o varias especies especialmente *Gambusia*, en las zonas de vegetación. Algunas especies de lobina, sollo (*Esox*) o lucio representan el término de la cadena de los alimentos por lo que se refiere al ecosistema del estanque considerado (véase cap. 3).

El zooplancton de la zona litoral es más bien característico y difiere de la zona limnética en la preponderancia de crustáceos más pesados y menos flotantes, que a menudo se adhieren a las plantas o reposan en el fondo, cuando no están moviendo activamente sus apéndices. Grupos importantes del zooplancton litoral (fig. 11-7, A) son: especies grandes, poco nadadoras de Cladocera ("pulgas de agua"), como algunas especies de *Daphnia* y *Simocephalus*, algunas especies de copépodos de la familia Cyclopoidea y todos los de la familia Harpacticoida, algunas familias de ostrácodos y algunos rotíferos.

Finalmente, el neuston del litoral (figura 11-7, B) consta de tres insectos de superficie bien conocidos de todo aquel que siquiera casualmente ha observado alguna vez un estanque: 1) escarabajos girinos de la familia Gyridae, los "escarabajos afortunados" negros de los pescadores (estos escarabajos son únicos en su género, por cuanto tienen el ojo dividido en dos partes, esto es, una mitad para "ver" arriba del agua y la otra para la visión debajo del agua); 2) grandes andadores acuáticos de la familia Gerridae; y 3) los andadores acuáticos más pequeños, de "anchos hombros", de la familia Veliidae. No son tan conspicuos gran número de protozoos y otros microorganismos que están asociados a la película de la superficie (tanto arriba como debajo de esta).

Otra comunidad microscópica notable ocurre entre los granos de arena y el borde del agua (zona que a menudo se designa como hábitat psamolitoral). El examen de esta área aparentemente desnuda revela buen número

de algas, protozoos, tardígrados, nematodos y copépodos (Pennak, 1940; Neel, 1948).

#### Naturaleza de las comunidades de la zona limnética

Los productores del fitoplancton de la zona de agua abierta constan de algas de los tres grupos anteriormente enumerados y de los flagelados verdes parecidos a las algas, especialmente los dinoflagelados Euglenidae y Volvocidae. La mayoría de las formas limnéticas son microscópicas y, por consiguiente, no llaman la atención del observador casual, pese a que a menudo colorean el agua de verde. Con todo, podrá ocurrir que el fitoplancton aventaje a las plantas de raíz en cuanto a la producción por unidad de área. En la figura 11-5 se muestran tipos característicos de fitoplancton de agua abierta. Muchas de estas formas tienen apéndices u otros elementos que les ayudan a flotar. La turbulencia o los movimientos de agua hacia arriba de la corriente, ocasionados por diferencias de temperatura, ayudan al fitoplancton a mantenerse cerca de la superficie, donde la fotosíntesis es más eficaz. Un rasgo característico del fitoplancton limnético es la marcada variación estacional en la densidad de la población (fig. 11-8). Densidades muy altas que aparecen rápidamente y persisten durante breve tiempo se llaman "auges" o "pulsos" de fitoplancton (véanse págs. 50, 281 y 367). En el norte de Estados Unidos de Norteamérica, los estanques y los lagos muestran a menudo un auge primaveral temprano y otro, por lo regular más pequeño, en el otoño. El pulso de primavera, al que los limnólogos designan algunas veces como "floración primaveral", comprende típicamente a las diatomeas y es al parecer resultado de las siguientes combinaciones de circunstancias. Durante el invierno, las bajas temperaturas del agua y la luz reducida se traducen en una intensidad baja de fotosíntesis, de modo que los elementos nutritivos regenerados se acumulan sin ser usados. Al llegar una temperatura y condiciones de luz favorables, los organismos del fitoplancton, que tienen un alto potencial biótico, crecen rápidamente, puesto que los elementos nutritivos no constituyen factor limitativo por el momento. Sin embargo, estos elementos no tardan en agotarse, y la floración desaparece. Cuando los elementos nutritivos empiezan a acumularse de nuevo, las



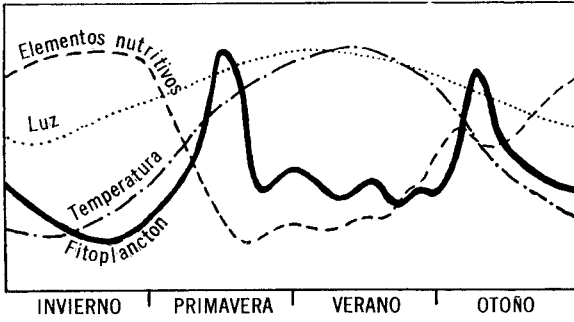


FIG. 11-8. Mecanismo probable de las pulsaciones del fitoplancton en estanques y lagos de la zona templada. Véase la explicación en el texto.

algas verdeazules nitrificantes, como la *Anabaena*, son las que ocasionan a menudo las floraciones de otoño, pues dichos organismos son capaces de seguir creciendo rápidamente, pese a la reducción de nitrógeno disuelto, esto es, hasta tanto que el fósforo, la baja temperatura o algún otro factor se haga limitativo y detenga el crecimiento de la población.

El zooplancton limnético consta de unas pocas especies, pero los números de los individuos pueden acaso ser grandes. Los copépodos, cladóceros y rotíferos suelen ser de primera importancia, y las especies son ampliamente distintas de las que se encuentran en la zona litoral. Los copépodos de antena larga o calanoides (*Diaptomus*, género común) son especialmente característicos, aunque las formas de antena semilarga (*Cyclops*) serán acaso más abundantes en extensiones menores de agua. Los cladóceros limnéticos constan de formas flotantes altamente transparentes como *Diaphanosoma*, *Sida* y *Bosmina*. En la figura 11-7, A, se muestran dos géneros característicos de rotíferos de plancton.

Muchos de los crustáceos del zooplancton son "coladores" y filtran bacterias, partículas de detritus y fitoplancton mediante rastillos de cerdas en sus apéndices torácicos. Así, pues, estos organismos "pacen" las plantas en una forma parecida a la del ganado que paca la vegetación en la tierra. Otros zooplancton, en cambio, son depredadores. Como cabría esperar, el zooplancton exhibirá acaso pulsaciones al mismo tiempo que el fitoplancton o inmediatamente a continuación de éste, puesto que en gran parte depende de él. Algunos de los organismos del zooplancton podrán utilizar acaso materia orgánica disuelta, pero se supone que el alimento en partículas constituye su fuente principal de energía.

La migración vertical rítmica diaria (*diel*) es un rasgo muy característico del zooplancton

limnético de los lagos, según se describió en la parte primera, capítulo 6, sección 7; figura 6-9.

Los copépodos y los cladóceros muestran un contraste interesante en los ciclos vitales y los métodos de reproducción. Ambos han alcanzado un éxito parecido, por así decirlo, en un nicho en donde la reproducción rápida es necesaria para la supervivencia. Los cladóceros se reproducen partenogenéticamente, se desarrollan en una "cámara de cría", que es el espacio entre el cuerpo y la concha—caparazón— que envuelve el cuerpo de la hembra. El desarrollo es directo, sin etapa larval alguna. Los machos aparecen solamente a intervalos raros, por lo regular al principio de condiciones desfavorables. Los huevos fecundados se desarrollan en epípios o huevos "invernales", que tienen una cáscara resistente y están en condiciones de sobrevivir en un estanque seco. Los copépodos, por otra parte, no se reproducen partenogenéticamente, sino que la hembra es capaz de almacenar esperma suficiente en una copulación para que dure para varias puestas de huevos. En esta forma, los copépodos están en condiciones de competir en materia de aumento rápido con otros organismos del plancton, que tienen partenogénesis o reproducción asexual. Los copépodos tienen una etapa larval, llamada nauplio, que es de vida enteramente libre. Así, pues, los copépodos y los cladóceros, esto es, los "co-dominantes" de los grupos consumidores primarios limnéticos, ilustran adaptaciones paralelas que cumplen el mismo objetivo final.

El necton limnético de agua dulce consta casi enteramente de peces. En los estanques, los peces de la zona limnética son los mismos que los de la zona litoral, pero en extensiones mayores de agua algunas especies podrán estar restringidas a la zona limnética. La mayoría de los peces de agua dulce se alimentan como

adultos de animales relativamente grandes, esto es, no de plancton microscópico. Algunas especies, (*Dorosoma* y *Signalosa*), por ejemplo, la alosa de molleja, tienen "coladores" y se alimentan de plancton. En los lagos de grandes depósitos del sistema de TVA (Tennessee Valley Authority) las alosas de molleja constituyen un eslabón importante entre los productores y el pez de pesca; su presencia en estos lagos permite a los peces de pesca tales como lobina y sollo existir a base de una cadena de alimentos más corta y de hacerse independientes de la zona litoral, que podrá estar abstraída a su empleo por los peces durante las "bajas" estacionales. Las especies grandes de alosas son menos buscadas, porque crecen demasiado para que los peces depredadores puedan devorarlas y, por consiguiente, desvían energía alimenticia en detrimento de estos, al seguir alimentándose a un nivel trófico más bajo.

#### Naturaleza de las comunidades en la zona profunda

Toda vez que no hay luz, los habitantes de la zona profunda dependen de la zona limnética y litoral para sus materiales básicos de alimentación. En cambio, la zona profunda proporciona elementos nutricios "rejuvenecidos", los cuales son llevados por las corrientes a otras zonas (véase el capítulo 2, sección 3). La diversidad de la vida en la zona profunda no es grande, como cabría esperar, pero lo que aquí hay puede ser importante, con todo. Los constituyentes principales de la comunidad son bacterias y hongos, que son especialmente abundantes en la interfase agua-ciéno, en donde se acumula la materia orgánica, así como tres grupos consumidores de animales (fig. 11-7, C): 1) gusanos de sangre, o larvas quironómidas que contienen hemoglobina, y anélidos; 2) pequeñas almejas de la familia Sphaeriidae; y 3) "larvas fantasmas", o *Chaoborus* (*Corethra*). Los dos primeros grupos son formas bénticas; y las últimas son formas de plancton, que pasan regularmente hacia arriba a la zona limnética en la noche, y hacia el fondo durante el día (véase fig. 11-9). Los gusanos anélidos rojos aumentan a menudo en aguas contaminadas con aguas negras domésticas; en lechos de áreas muy sépticas podrá ocurrir que estos gusanos, llamados "gusanos del ciéno", sean el único macroorganismo presente. Las larvas

de *Chaoborus* son notables por poseer cuatro sacos de aire, dos en cada extremo del cuerpo, que por lo visto actúan como flotadores y proporcionan al propio tiempo una reserva de oxígeno. Estas larvas son únicamente miembros "de tiempo parcial" del plancton, puesto que los adultos son un tipo de jején que vive en la tierra (dípteros). La mayoría de los organismos del plancton de agua dulce permanecen durante su ciclo vital entero en esta forma de vida (esto es, son holoplancton), en pronunciado contraste con los organismos del plancton marino, muchos de los cuales son únicamente miembros de tiempo parcial (esto es, meroplancton). Todos los animales de la zona profunda están adaptados para resistir periodos de baja concentración de oxígeno, en tanto que las bacterias son capaces de subsistir sin oxígeno (anaerobias). La importancia de la zona limítrofe entre los sedimentos oxidado y reducido se mencionó en el capítulo 2 (pág. 28) y se volverá a considerar en el capítulo relativo a la ecología marina.

#### 5. LAGOS

En su tratado monográfico, *Treatise on Limnology*, Hutchinson (1957) observa: "A escala de los años del largo de la vida humana, los lagos parecen rasgos permanentes de los paisajes, nacidos por lo regular de catástrofes, para madurar y morir quieta e inadvertidamente. El origen catastrófico de los lagos, en épocas glaciares o periodos de intensa actividad volcánico-tectónica, implica una distribución localizada de sus cuencas en las grandes extensiones de tierra del planeta, porque es el caso que los acontecimientos que produjeron las cuencas, por grandiosos que fueran, nunca actuaron simultánea o igualmente en todas partes. Por consiguiente, los lagos suelen agruparse en *distritos de lagos*." Podríamos añadir a esto que el hombre está construyendo febrilmente lagos (llamados por lo regular embalsamientos) en el mundo entero, incluidas áreas donde no hay lago natural alguno. Aunque no son producto de catástrofe, los lagos obra del hombre son probablemente tan transitorios como aquellos en el sentido geológico (véase también cap. 9, sec. 4).

Como ya se indicó en la sección 1 de este capítulo, no puede hacerse una distinción estricta entre los lagos y los estanques. Sin embargo, existen entre ambos diferencias ecológicas importantes, aparte del tamaño o vo-

lumen. En los lagos, las zonas limnética y profunda son relativamente grandes en comparación con la zona litoral. Lo contrario es cierto de las extensiones de agua que suelen designarse como estanques. Así, por ejemplo, la zona limnética es la región "productora" principal (región en donde la energía de la luz es fijada en alimento) en el lago en su conjunto. El fitoplancton y la naturaleza del fondo y su biota son de interés primordial en el estudio de los lagos. Por otra parte, la zona litoral y la región "productora" principal por lo que se refiere a los estanques, y las comunidades de esta zona son de primordial interés. La circulación del agua en los estanques es generalmente tal que se produce como una estratificación de temperatura o de oxígeno limitada; los lagos, a menos que sean muy poco profundos, tienden a estratificarse en determinadas estaciones. Examinemos este rasgo con mayor detalle.

#### Estratificación en los lagos.

##### El tipo clásico de la zona templada

Este ciclo estacional típico, ilustrado en la figura 11-9, puede describirse como sigue: durante el verano, las aguas superiores se hacen más calientes que las del fondo y, como resultado, únicamente la capa caliente superior circula, y no se mezcla con el agua más fría que es al propio tiempo más viscosa. Al subir la temperatura en el verano, la diferencia de temperatura entre las aguas de arriba y las del fondo aumenta, lo que crea una zona intermedia llamada *termoclino*. El agua superior caliente circulante es el *epilimnio* ("lago superficial"), y el agua más fría no circulante es el *hipolimnio* ("lago inferior"). Obsérvese en la figura 11-9 el fuerte descenso de temperatura en el termoclino durante los meses calientes de verano. Si el termoclino está por debajo del alcance de la penetración eficaz de la luz (esto es, por debajo del nivel de compensación), como ocurre con frecuencia, la reserva de oxígeno se agota en el hipolimnio, toda vez que tanto las plantas verdes como el manantial de la superficie están eliminados. Obsérvese en la figura 11-9 que la reserva de oxígeno desaparece en el hipolimnio de Linsley Pond durante el verano.

Esto se designa a veces como el periodo del estancamiento de verano en el hipolimnio.

Al empezar el tiempo más frío, la temperatura del epilimnio baja hasta ser igual a la

del hipolimnio. Entonces el agua del lago entero empieza a circular, y el oxígeno es devuelto nuevamente a las profundidades durante el "cambio de otoño". Al enfriarse el agua por debajo de 4°C, esta aumenta el volumen, se hace más ligera, permanece en la superficie y se hiela, si el clima regional es frío, produciéndose la estratificación de invierno. En invierno, la reserva de oxígeno no suele reducirse fuertemente, porque la descomposición bacteriana y la respiración de los organismos no son tan grandes a temperaturas bajas, y el agua retiene más oxígeno a estas temperaturas. El estancamiento invernal, por consiguiente, no suele ser tan severo (véase la fig. 11-9, esquema a la izquierda). Puede producirse una excepción de esta generalización cuando la nieve recubre el hielo e impide la fotosíntesis, de lo que resulta un agotamiento de oxígeno para el lago entero y, por consiguiente, la "muerte invernal" de los peces.

En la primavera, al fundirse el hielo y hacerse el agua más caliente, se hace también más pesada y baja al fondo. Así, pues, cuando la temperatura de la superficie sube a 4°C, el lago realiza una "respiración profunda", en cierto modo, que constituye el *retorno a la primavera*.

Este cuadro clásico es típico, tal como se acaba de señalar, de muchos lagos de la zona templada de Norteamérica y Eurasia, pero no es en modo alguno universal, ni siquiera en la zona templada. Los detalles de la estratificación térmica fueron elaborados en los lagos suizos entre 1850 y 1900 por Simony y Forel, el último de los cuales es llamado a menudo el "padre de la limnología". En 1904, Birge, quien más adelante se unió con Juday en el famoso equipo de Birge y Juday, fue el primero en demostrar la estratificación térmica en los lagos de Wisconsin. En términos generales, cuanto más profundo es el lago, más lenta es la estratificación y más grueso el hipolimnio. El grado de agotamiento del oxígeno en el hipolimnio depende de la cantidad de materia en desintegración y de la profundidad del termoclino. Los lagos productivamente "ricos" suelen estar sujetos a un agotamiento de oxígeno mayor durante el verano que los lagos "pobres", porque la "lluvia" de materia orgánica de las zonas limnéticas y litorales hacia la zona profunda es mayor en los lagos ricos desde el punto de vista de la producción. La eutroficación

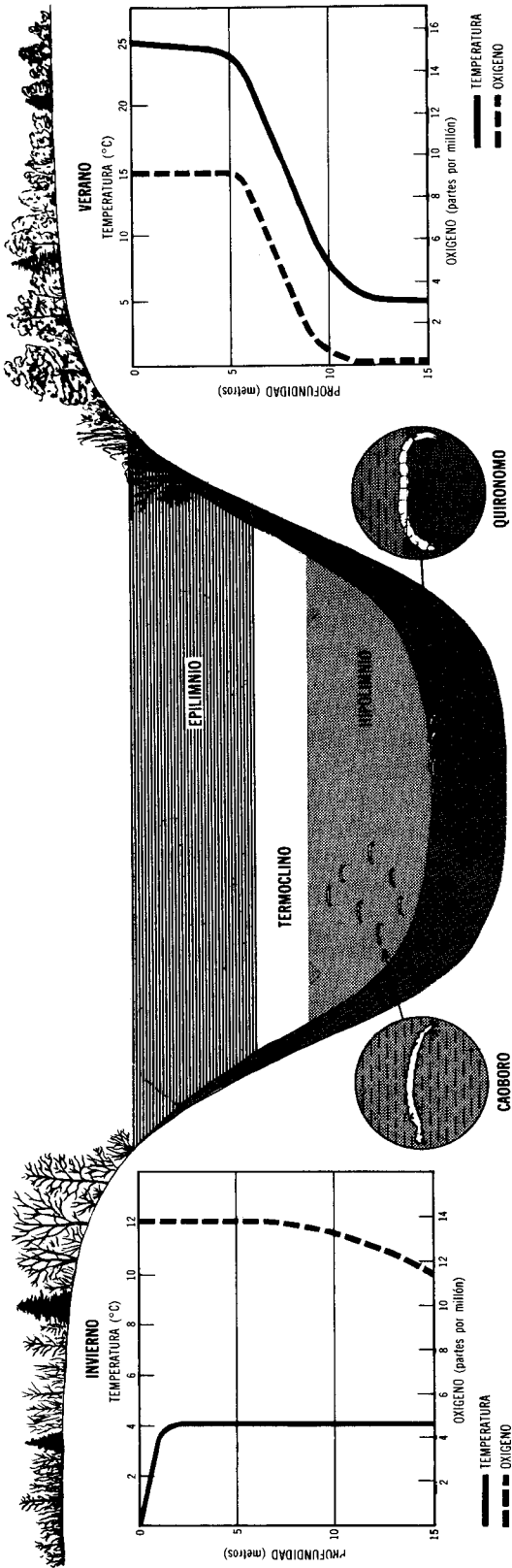


FIG. 11-9. Estratificación térmica en un lago templado del norte (Linsley Pond, Conn.). Las condiciones del verano se muestran a la derecha, y las del invierno a la izquierda. Obsérvese que en verano, una capa de agua caliente circulante, rica en oxígeno, el epilimnio, está separada de las aguas del hipolimnio, frías y pobres en oxígeno, por una ancha zona llamada termocline, que se caracteriza por un rápido cambio en la temperatura y en el oxígeno al aumentar la profundidad. Se muestran dos organismos típicos del hipolimnio (véase también figura 11-7). (Según Deevey, 1951.)

cultural acelera el agotamiento de oxígeno en la zona profunda, según se describió en el capítulo 3 (pág. 62); véase también la figura 16-5, página 487). Así, pues, los peces que son estenotérmicos y toleran temperaturas bajas sólo pueden vivir en lagos "pobres", en los que las aguas frías del fondo no se vacían de oxígeno. Estas especies fueron las primeras que desaparecieron al eutroficarse los Grandes Lagos en Estados Unidos. Como ya se indicó, los organismos inferiores (al revés de los peces) de la zona profunda están perfectamente adaptados a resistir la deficiencia de oxígeno durante periodos muy considerables.

Si las aguas de un lago son muy transparentes y permiten el crecimiento del fitoplankton por debajo del termocline (en la parte superior del hipolimnion), el oxígeno podrá estar presente inclusive en mayor abundancia aquí que en la superficie, porque, como ya se indicó, el agua fría retiene más oxígeno. Vemos, por consiguiente, que la zona eufótica no coincide necesariamente con el epilimnion. En efecto, la primera se basa en la penetración de la luz (que es la zona de los "productores"), en tanto que la segunda es la zona de la temperatura. Sin embargo, a menudo coinciden en grandes líneas durante el periodo de estancamiento estival.

#### Estratificación térmica en los trópicos

Los lagos subtropicales, con temperaturas de superficie que nunca bajan de 4°C, suelen exhibir un claro gradiente térmico de la superficie al fondo, pero sólo experimentan un periodo de circulación general por año, que tiene lugar en invierno. Los lagos tropicales, en cambio, de altas temperaturas de superficie (de 20 a 30°C) presentan gradientes débiles y poco cambio estacional de temperatura, a cualquiera profundidad que sea. Es el caso, sin embargo, que las diferencias de densidad del agua resultantes del gradiente térmico, por ligero que sea, producirán acaso una estratificación estable sobre una base más o menos anual. Por consiguiente, la circulación general es irregular y tiene lugar, las más de las veces, en las estaciones más frescas. Los lagos tropicales muy profundos suelen permanecer sólo parcialmente mezclados. Según se expondrá más adelante (véase pág. 450), la construcción de grandes embalsamientos profundos en los trópicos ocasiona mayores "desastres ecológicos", a causa

de la incomprensión de las diferencias existentes entre los ecosistemas terrestres y acuáticos en los trópicos y la zona templada.

En términos de estos importantes tipos de circulación del agua, la mayoría de los lagos del mundo pueden clasificarse cómodamente en una de las categorías siguientes (Hutchinson, 1957):

1. *Dimícticos* (míctico = mezclado). Dos periodos estacionales de circulación libre, o cambios, según se ha descrito en la sección precedente.

2. *Frios monomícticos*. El agua no sube nunca arriba de los 4°C (regiones polares), cambio estacional en verano.

3. *Calientes monomícticos*. El agua no baja nunca por debajo de 4°C (regiones templadas calientes o subtropicales); un periodo de circulación en invierno.

4. *Polimícticos*. De circulación más o menos continua, con sólo breves periodos de estancamiento, si los hay. (Grandes alturas, ecuatoriales).

5. *Oligomícticos*. Raramente (o muy lentamente) mezclados (térmicamente estables) como en muchos lagos tropicales.

6. *Meromícticos*. Permanentemente estratificados, las más de las veces como resultado de diferencias químicas en las aguas hipoliminales y epiliminales, según se describe en la página 345.

#### Distribución geográfica de los lagos

Los lagos naturales son más numerosos en las regiones que han estado sometidas a cambios geológicos en tiempos relativamente recientes, digamos durante los últimos 20 000 años. Así, pues, los lagos abundan en las regiones glaciales de Europa del Norte, Canadá, y el norte de Estados Unidos. Estos lagos se formaron durante los últimos periodos glaciales que se retiraron hace 10 000 a 12 000 años. Estos son los lagos que han sido más estudiados por los limnólogos europeos y americanos. Los lagos naturales son asimismo numerosos en regiones de levantamientos recientes del mar, como en Florida, y en las regiones sujetas a actividad volcánica reciente, como en las cascadas orientales. Los lagos volcánicos, formados ya sea en cráteres extintos o en valles cerrados por la acción volcánica, figuran entre los más bellos del mundo. Por otra parte, los lagos naturales son raros en las regiones geológicamente an-

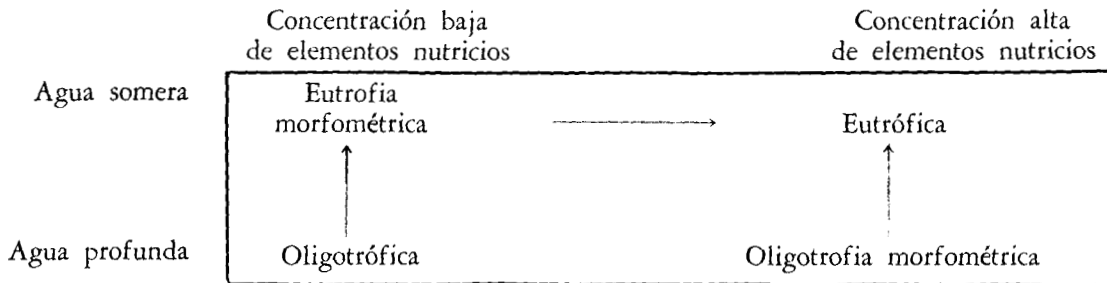
tigas y accidentadas de los Apalaches y de Piedmont, de Estados Unidos orientales, así como en amplias secciones de los Grandes Llanos, que no sufrieron la acción glacial. Vemos así que la historia geológica de una región decide acerca de si habrá o no en ella lagos naturales y ejerce asimismo una gran influencia sobre el tipo de los lagos, determinando los minerales básicos disponibles para la incorporación al ecosistema del lago. Por supuesto, la lluvia es importante, pero los lagos de cierto tamaño pueden producirse incluso en desiertos.

**Clasificación de los lagos**

La investigación de los lagos en todo el mundo ha revelado que poseen una gran diversidad de combinaciones de propiedades, lo que hace difícil seleccionar una base para una clasificación natural. En su monografía de 1957, Hutchinson enumera no menos de 75 tipos de lagos, basándose en la geomorfolo-

gía y el origen. Sin embargo, una buena introducción en la materia fascinante de la ecología de los lagos mundiales puede obtenerse considerando tres categorías, a saber: 1) la serie oligotrófica-eutrófica, de los lagos corrientes de agua clara, basada en la productividad; 2) los tipos especiales de lagos, y 3) los embalsamientos.

1. *Serie oligotrófica-eutrófica.* Los lagos de todas las regiones pueden clasificarse de acuerdo con la productividad primaria (véase capítulo 3, sección 3), tal como fue esbozado por el limnólogo precursor alemán Thiennemann. La productividad o "fertilidad" de un lago depende de los productos nutricios recibidos del drenaje regional, así como de la etapa de sucesión y de la profundidad. Una clasificación muy simplificada es la siguiente, con la dirección de la sucesión indicada por flechas (la interacción de los procesos geológico y de desarrollo de la comunidad se examinó más a fondo en el capítulo 9, sección 1):



Los lagos típicamente oligotróficos ("de pocos alimentos") son profundos, y tienen el hipolimnio mayor que el epilimnio, así como una productividad primaria baja. Las plantas del litoral son escasas y la densidad del plancton es baja, aunque el número de especies pueda ser grande; los auges de plancton son raros, puesto que los elementos nutricios rara vez se acumulan lo suficiente para producir una erupción de población del fitoplancton. A causa de la baja productividad de las aguas de arriba, el hipolimnio no está sujeto a grave agotamiento de oxígeno; de aquí que los peces estenotérmicos del agua fría del fondo, tales como la trucha del lago y el cisco, sean característicos del hipolimnio de los lagos oligotróficos y se encuentren a menudo confinados a estos. Hay también algunas formas de plancton características de tales lagos (*Mysis*,

por ejemplo). En resumen, los lagos oligotróficos son todavía "geológicamente jóvenes" y han cambiado poco desde el tiempo de su formación. Por el contrario, los lagos *eutrófico*s ("ricos en alimento") son menos profundos y poseen una mayor productividad primaria.

La vegetación litoral es mucho más abundante, las poblaciones de plancton son más densas, y los "auges" son característicos. A causa del fuerte contenido orgánico, el estancamiento del verano puede ser lo suficientemente fuerte para excluir a los peces de agua fría. El Lago Mendota y el Linsley Pond (véase fig. 11-9) son ejemplos de lagos eutrófico que han sido muy estudiados; los Grandes Lagos y Finger Lakes, en Nueva York, son lagos que podríamos llamar típicamente oligotróficos.

La tendencia general al aumento de la productividad paralelamente a la disminución de la profundidad la ilustran los datos del cuadro 11-1. Estos datos ponen de manifiesto asimismo el breve tiempo de renovación del fitoplancton de lago (véase cap. 2, pág. 16) y el hecho de que la biomasa del plantel permanente podrá verse acaso más afectada por el tamaño de los individuos que por la productividad; en otros términos: una ilustración más de que la biomasa no se relaciona necesariamente con la velocidad de la producción; véase capítulo 3, página 45.

2. *Tipos especiales de lagos.* Cabe mencionar aquí cinco tipos especiales de lagos.

a) *Lagos distróficos: lagos de agua parda, lagos húmicos y pantanos.* Estos suelen tener unas altas concentraciones de ácido húmico en el agua; los lagos pantanos tienen márgenes llenos de turba (en donde el pH suele ser bajo) y se transforman en turberas.

b) *Lagos profundos antiguos con una fauna endémica.* El lago Baikal, en Rusia, es el más famoso de los lagos antiguos. Es el lago más profundo del mundo y se formó por movimientos de la tierra durante la era mesozoica (edad de los reptiles). El 98 por 100 de 384 especies de artrópodos son endémicos (no se encuentran en ninguna otra parte), incluidas 291 especies de anfípodos. El 81 por 100 de 36 especies de peces son endémicas. A este lago se le llama a menudo la "Australia de agua dulce", a causa de su fauna endémica (véase Brooks, 1950). Se ha

informado recientemente que este lago está amenazado de contaminación.

c) *Lagos salados del desierto.* Se encuentran en los drenajes sedimentarios y en climas áridos en donde la evaporación rebasa la precipitación (lo que se traduce en concentración de sal). Ejemplo: el Gran Lago Salado, de Utah. La comunidad que contiene está compuesta de unas pocas especies (aunque en ocasiones abundantes), susceptibles de tolerar una salinidad elevada. El camarón de agua salada (*Artemia*) es característico.

d) *Lagos alcalinos del desierto.* Ocurren en los drenajes ígneos (*volcánicos*) en climas áridos; tienen un pH elevado y una concentración de carbonatos. Ejemplo: Pyramid Lake, en Nevada.

e) *Lagos volcánicos.* Son lagos ácidos o alcalinos en regiones volcánicas activas (que reciben agua del magma); poseen condiciones químicas extremas y biota restringida. Ejemplos: algunos lagos japoneses y de las Filipinas.

f) *Lagos meromíticos químicamente estratificados* (= lagos parcialmente mezclados). En contraste con la mayoría de los lagos de los que las aguas del fondo y de la superficie se mezclan periódicamente (o sea que son lagos *holomíticos* o de mezcla total), algunos lagos resultan permanentemente estratificados por la intrusión de agua salina o de sales liberadas por los sedimentos, lo que crea una diferencia permanente de densidad entre las aguas del fondo y de la superficie. En

Cuadro 11-1

RAZÓN DE LA BIOMASA DEL PLANTEL PERMANENTE Y LA INTENSIDAD DIARIA DE PRODUCCIÓN PRIMARIA EN SIETE LAGOS SUIZOS \*

Biomasa (B) (Kcal/m <sup>2</sup> )	B/P (renovación en días)	Lago	Profundidad (m)	Productividad (P) (Kcal/m <sup>2</sup> /día)
20 †	4.0	1	215	5
3 ‡	0.75	2	151	4
7	1.75	3	134	4
24 †	4.0	4	84	6
5 ‡	0.62	5	46	8
12	1.33	6	36	9
10	0.91	7	16	11

\* De Findenegg, 1966.

† Población dominada por especies grandes de algas (plancton neto).

‡ Población por especies pequeñas de algas (plancton enano).

este caso, el límite entre las capas circulante y no circulante es un "quimioclino", en lugar de un termocline. Por supuesto, el oxígeno libre y los organismos aeróbicos estarán ausentes de las aguas de tales lagos. Constituyen ejemplos el Big Soda Lake, en Nevada, y el Hemmeldorfersee, en Alemania.

g) *Lagos polares.* Las temperaturas de la superficie permanecen por debajo de 4°C, o sólo suben por encima por breves periodos durante el verano libre de hielo, en que la circulación puede tener lugar. La población del plancton crece rápidamente durante este periodo, y almacena a menudo grasa con miras al prolongado invierno.

3. *Embalsamientos.* Por supuesto, los lagos artificiales varían según la región y según el carácter del desagüe. Por lo regular, se caracteriza por niveles fluctuantes del agua y una turbidez elevada. La producción del bentos es a menudo menor en los embalsamientos que en los lagos naturales. Los cambios en la sucesión de la productividad primaria y en el rendimiento en pescado que tienen lugar al represar grandes ríos se esbozaron ya en el capítulo 9, página 290.

El presupuesto calórico de los embalsamientos podrá variar mucho del de los lagos naturales, según sea el objeto de la presa. En efecto, si el agua se suelta por el fondo, como sería el caso de los diques construidos

para la producción de energía hidroeléctrica, resulta que se exporta río abajo un agua fría, rica en elementos nutritivos pero pobre en oxígeno, en tanto que el agua caliente es retenida en el lago. En este caso el embalsamiento se convierte en una *trampa de calor* y *exportador de alimentos nutritivos*, en contraste con los lagos naturales, que descarga por la superficie y funcionan, por consiguiente, como *trampas de alimentos nutritivos* y *exportadores de calor*. En consecuencia, el tipo de la descarga afecta en gran manera las condiciones río abajo. La figura 11-10 compara las temperaturas del agua en dos lagos de la misma cuenca de desagüe en Montana, uno de descarga de superficie y otro de descarga de agua profunda. Durante la parte más cálida del verano, las temperaturas en las regiones termocline e hipolimnion (unos 10 metros por debajo) fueron de 5 a 8 grados centígrados más bajas en el lago de descarga de superficie.

La liberación de agua fría del fondo hace posible desarrollar una pesquería de trucha río abajo, al sur del ámbito normal de esta, en tanto que, más al norte, dicha agua será acaso demasiado fría para que pueda crecer en ella buen pescado. Además de los efectos térmicos, Wright (1967) enumera los siguientes efectos de los diques con compuertas de esclusa de agua profunda.

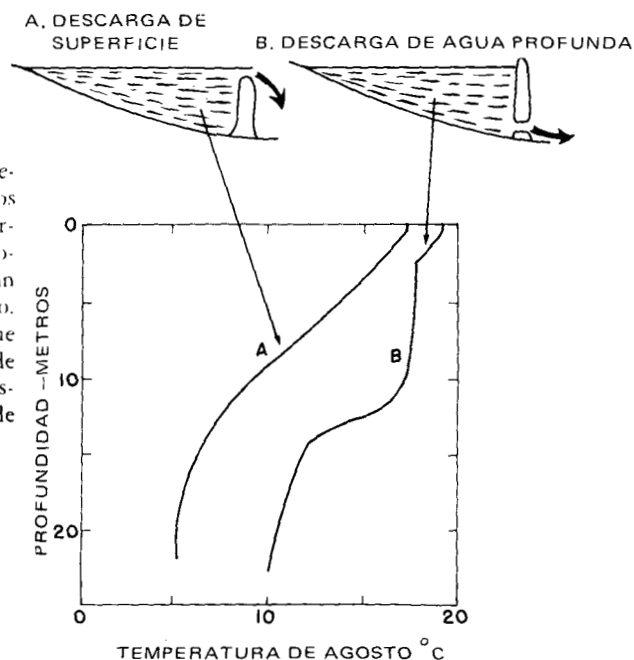


FIG. 11-10. Curvas de profundidad de temperatura correspondientes al mes de agosto en dos lagos de Montana: (A) con descarga de superficie, y el otro (B) con descarga de agua profunda. El dique del lago A fue formado por un derrumbe de tierra causado por un terremoto. El lago B es un embalsamiento con un dique construido por el hombre. Las dos extensiones de agua se encuentran en la misma cuenca de desagüe, quedando A río abajo de B. (Copiado de Wright, 1967.)



1. El agua sale con una salinidad mayor de la que se obtendría de la extracción de agua de la superficie.

2. Se pierden en el depósito elementos nutritivos esenciales, lo que tiende a agotar la capacidad productiva del depósito, produciendo al propio tiempo eutroficación río abajo.

3. La pérdida por evaporación aumenta como resultado de almacenar agua caliente entrante y de liberar agua hipolimnial fría.

4. Un contenido de oxígeno disuelto bajo, en el agua descargada, reduce la capacidad del río de recibir contaminantes orgánicos.

5. La descarga de sulfuro de hidrógeno y de otras sustancias reducidas rebaja la calidad del agua río abajo y, en casos extremos, se traduce en exterminio de peces.

Algunos otros problemas en el diseño y la administración de los embalsamientos, en presencia de demandas de uso múltiple en conflicto, se examinan en otros lugares (véanse págs. 450, 459 y 460).

## 6. ESTANQUES

Como se indicó en la sección precedente, los estanques son extensiones pequeñas de agua en las que la zona litoral es relativamente grande y las regiones limnética y profunda son pequeñas o están ausentes. La estratificación es de importancia secundaria. Pueden encontrarse estanques en la mayoría de las regiones de precipitación pluvial adecuada. Se están formando continuamente, por ejemplo,

cuando un río cambia su curso, dejando el cauce anterior aislado, como un cuerpo de agua estancada o "brazo muerto". A causa de la acumulación de materiales orgánicos y de las inundaciones periódicas, los brazos muertos del llano de inundación serán acaso muy productivos, como lo prueba la cantidad de pescadores que atraen. Los estanques naturales son asimismo numerosos en regiones de piedra caliza, en donde se desarrollan depresiones o "sumideros", a causa de la rotura de las capas subyacentes.

Los estanques temporales, esto es, los estanques que están secos durante parte del año, son especialmente interesantes y soportan una comunidad única. Los organismos de estos estanques han de ser capaces de sobrevivir en una etapa latente durante los periodos secos, o han de ser capaces de moverse hacia adentro y hacia afuera de ellos, como lo hacen los anfibios y los insectos acuáticos adultos. Algunos animales de los estanques temporales se muestran en la figura 11-11. Los camarones (Eubranchiopoda) son crustáceos especialmente dotados que están muy bien adaptados a los estanques temporales. Los huevos sobreviven en el suelo seco durante muchos meses, en tanto que el desarrollo y la reproducción tienen lugar en breve tiempo a fines del invierno y de la primavera, mientras hay agua. Al igual que otros hábitats marginales, el estanque temporal es un lugar favorable para los organismos adaptados al mismo, porque se hallan reducidas en él la compe-

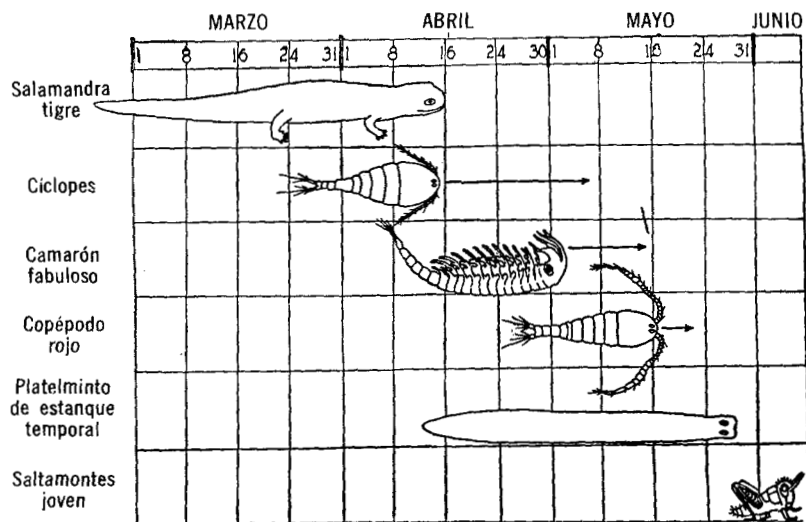


FIG. 11-11. Sucesión de animales en un estanque temporal de Illinois. El largo del cuerpo del animal más el largo de la flecha indican las fechas entre las cuales los adultos de cada una de las cinco especies fueron encontrados. El secado rápido y completo del estanque y la aparición de organismos terrestres están indicados por el joven saltamontes. (De Welch, modificado según Shelford, 1919.)

tición y la depredación interespecíficas. Pese a que el estanque temporal sólo contiene agua por unas pocas semanas, podrá producirse, con todo, una determinada sucesión estacional de organismos, lo que permite a una diversidad sorprendentemente grande de organismos servir de una cantidad muy limitada de hábitat físico (véase fig. 11-11).

Los estanques creados por el embalsamiento de un río o una cuenca por el hombre, o por animales como el castor, son los más numerosos. Antes de aproximadamente 1920, la mayor parte de los estanques hechos en Estados Unidos por el hombre eran "estanques de molino", formados represando ríos de cierto caudal con el propósito de proporcionar energía a pequeños molinos. Actualmente, en cambio, se está construyendo un número muy grande de "estanques de granja", que difieren de los "de molino" en que el agua de la corriente es desviada en gran parte alrededor del estanque, o en que el estanque está construido en una cuenca que no cuenta con un río permanente, con objeto de prevenir la pérdida de elementos nutritivos y la sedimentación gradual de la cuenca. A través de semejantes estanques corre relativamente poca agua, estos son fertilizados a menudo artificialmente, poblados con peces difíciles de pescar, y administrados de modo que la vegetación enraizada se vea contrariada. Así, pues, los productores son fitoplancton todos ellos y, en cierto modo, las relaciones de la cadena de alimento se parecen a las de los lagos. Sin embargo, es raro que tales estanques sean lo bastante profundos como para que se produzca estratificación. En la figura 11-1 puede apreciarse el contraste entre un "estanque de granja" administrado y un estanque con una zona litoral cubierta de vegetación. El "estanque de granja" podrá ser mucho más eficaz que un estanque no administrado o que un estanque de molino, desde el punto de vista de la producción de una gran biomasa de peces.

Los estanques de castores constituyen un rasgo característico de una gran parte del continente norteamericano al llegar el hombre europeo. El estanque de castores suele tener un ciclo vital ecológico breve, toda vez que muchos estanques son abandonados cuando la reserva de árboles alimenticios en las inmediaciones queda reducida. Así, pues, en las condiciones primitivas, el castor, era un factor muy importante para abrir los bosques y para

mantener etapas tanto terrestres como acuáticas.

A lo largo de los grandes ríos y en los llanos de la costa, el castor no construye a menudo estanques, sino que vive en cuevas, en la orilla de los ríos, y se convierte así esencialmente en animal de río.

A medida que el hombre fue "conquistando" el continente, le faltó muy poco al castor para verse totalmente extirpado en grandes áreas, pero este animal está regresando ahora, especialmente a medida que la tierra de cultivo del margen va siendo abandonada en favor de bosque o de desarrollo urbano. Los estanques de castor constituyen un componente muy útil de las áreas naturales, puesto que actúan como depósitos de agua, como "rompefuegos", y proporcionan hábitat a animales de pelaje y a peces. Sin embargo, las inundaciones del bosque o de la tierra labrantía relegan a menudo al pobre castor a la categoría de "plaga" y provocan aquello que yo he dado en llamar el "síndrome del dique del castor", para dar a entender que el hombre se entrega a una acción precipitada, hace saltar el dique y crea en esta forma, sobre el medio, una presión mucho mayor. Según Wilde y col. (1950), el desagüe súbito, que baja el manto de agua y deseca el suelo, es particularmente perjudicial para la vegetación circundante cuyos sistemas de raíces se han adaptado al suelo húmedo. Esto constituye otro ejemplo de un tipo de presión de "choque", que resulta más limitativa que el cambio gradual. Tal parece que el represar los ríos y el quitarles las presas sea un privilegio que sólo deba gozar el hombre, pero no, en cambio, el castor.

## 7. COMUNIDADES LOTICAS (DE AGUA CORRIENTE)

### Comparación general de los hábitats lótico y léntico

No se necesita ser experto, ni necesitamos reunir toda la diversidad de las manifestaciones de vida, para apreciar diferencias entre los hábitats de las aguas estancada y corriente. La comparación de un río con un estanque o un lago constituye un estudio ecológico excelente, esto es, un estudio que pone de manifiesto principios importantes. Una clase de ecología, por ejemplo, puede dedicar en forma muy provechosa un par de horas, en un

estudio sobre el lugar, a un ejemplo de cada tipo de hábitat. Los resultados serán probablemente muy satisfactorios si la clase está dividida en "equipos", encargado cada uno de reunir aspectos fisicoquímicos y biológicos de una zona o porción significativa. En esta forma, todo el mundo contribuye al estudio y nadie es dejado de lado. Si este muestreo sobre el terreno es seguido de un pequeño trabajo de laboratorio, podrán ponerse de manifiesto muchos rasgos significativos de ambos medios, a través de los métodos de comparación y contraste. Si se ponen los resultados en un cuadro, se observará que la comunidad biótica en los ríos es muy distinta de la de los estanques, inclusive si la identificación de plantas e invertebrados inferiores es llevada solamente hasta el género (o solamente hasta la familia). El descubrimiento de diferencias en organismos conduce naturalmente a la consideración de las diferencias principales de los factores limitativos físicos y químicos. Esto debería sugerir a su vez diferencias básicas en las disposiciones de la cadena de los alimentos y las maneras en que la productividad en los dos tipos de ecosistemas podría estudiarse. Y esto, así se espera, debería aguzar el apetito para el retorno al estanque y al río, para más observaciones, o inclusive promover incursiones en la literatura.

Mientras muchos estanques y lagos han sido bien estudiados como ecosistemas enteros, se ha dado, en cambio, muy poco tratamiento de esta clase a los ríos, tal vez porque muchos de ellos son, en conjunto, sistemas incompletos, según veremos luego. Se ha producido cierto número de estudios excelentes sobre la energía de la cadena de alimentos, destacando los peces, como, por ejemplo, Allen (1951), Horton (1961) y Gerking (1962). El Río Támesis, en Inglaterra, ha estado relativamente bien estudiado por un grupo de investigadores (véase Mann, 1964, 1965, 1969). Cummins y col. (1966) han destacado las relaciones trópicas en un pequeño río de bosque, y este trabajo proporciona una buena referencia para el estudio en clase. Pueden construirse ríos artificiales en el laboratorio o al aire libre, y estos "microecosistemas" son instrumentos útiles para el estudio (véase H. T. Odum y Hoskins, 1957; McIntire y Phinney, 1965; Davis y Warren, 1965). Puesto que la mayoría de los ríos en las cercanías de áreas urbanas están contaminados, al menos hasta cierto punto, el pequeño libro *Biology of*

*Polluted Waters*, de Hynes (1960), constituye una buena referencia para el estudiante principiante.

En términos generales, las diferencias entre corrientes y estanques giran alrededor de una tríada de condiciones; a saber: 1) la corriente es mucho más un factor dominante y limitativo en los ríos; 2) el intercambio agua-tierra es relativamente más extenso en los ríos, lo que se traduce en un ecosistema más "abierto" y en un tipo de metabolismo de comunidad "heterotrófico" (véase fig. 3-10, pág. 75), y 3) la tensión de oxígeno es generalmente más uniforme en los ríos, y hay poca o ninguna estratificación térmica o química en estos. Examinemos con brevedad cada uno de estos aspectos sucesivamente.

1. *Corriente*. Aunque la presencia de una corriente definida y continua es, por supuesto, una de las características principales de los hábitats lóticos, los ríos y los lagos no están estrictamente divididos, con todo, desde este punto de vista. Así, por ejemplo, la velocidad de la corriente varía grandemente en diversas partes del mismo río (tanto en sentido longitudinal como transversal, con respecto al eje de la corriente), lo mismo que de un momento a otro. En los grandes ríos, las grandes corrientes y el flujo pueden estar tan reducidos que se produzcan virtualmente las condiciones del agua estancada. Inversamente, la acción del oleaje a lo largo de las orillas rocosas o arenosas de los lagos (especialmente en ausencia de plantas de raíz que pudieran atenuar la acción de aquel) podrá duplicar virtualmente las condiciones del río. Por consiguiente, aquellos que podrían considerarse generalmente como organismos del estanque se encuentran a menudo en remansos quietos de los ríos, y podrán encontrarse, en cambio, animales de corriente en una posición azotada por las olas.

No obstante, la corriente es un factor importante primario que: 1) hace que exista una gran diferencia entre las vidas del río y las del estanque, y 2) rige las diferencias en las diversas partes del río que se estudia. De aquí que sea, sin duda alguna, un factor digno de considerarse y de medirse.

La velocidad de la corriente está determinada por la inclinación de la superficie, la rudeza del cauce del río, y la profundidad y el ancho del lecho del río. Se han ideado diversos tipos de medidores de corriente, pero resulta difícil medir la velocidad debajo de

piedras y en las hendiduras en que viven los organismos. En cualquier lugar hay una "microestratificación" de corriente. Allí donde se trata de peces y se examina el carácter general de la comunidad del río en un trayecto considerable, el gradiente de la superficie proporciona por sí solo un buen índice de las condiciones medias de la corriente. El gradiente en pies por milla, o en metros por kilómetro (o en unidades menores), por ejemplo, puede averiguarse fácilmente a partir de mapas topográficos, o puede medirse mediante simples instrumentos de inspección en el lugar. En Ohio, por ejemplo, Trautman observó, en 1942, que la distribución de la lobina y otros peces está bien relacionada con el gradiente de la corriente. La lobina de boca pequeña, por ejemplo, se encontró en gran parte en secciones de corriente con un gradiente de siete a 20 pies por milla; en cambio, no se la encontró nunca allí donde el gradiente quedaba por debajo de tres o por arriba de 25 pies por milla.

2. *Intercambio entre el agua y la tierra.* Toda vez que la profundidad del agua y el área de la sección transversal de los ríos son mucho menores en estos que en los lagos, la superficie de unión entre el agua y la tierra es relativamente grande en los ríos en proporción al volumen de su hábitat. Esto significa que los ríos están más íntimamente asociados a la tierra circundante (fig. 11-2) de lo que ocurre en la mayoría de las extensiones quietas de agua. En efecto, la mayoría de los ríos dependen, para una porción importante de su suministro básico de energía, de áreas terrestres y de estanques de contracorrientes y lagos conexos. Sin duda, los ríos tienen productores propios, tales como las algas verdes fijas filamentosas, las diatomeas encostradas y los musgos acuáticos, pero éstos son por lo regular insuficientes para soportar la gran legión de consumidores que se encuentra en los ríos. Muchos de los consumidores primarios de los ríos se alimentan de detritus y dependen, cuando menos en parte, de materiales orgánicos que o son arrastrados al agua o caen en ella a partir de la vegetación terrestre (véase Hynes, 1963; Minshall, 1967). Algunas veces, el plancton y los detritus que llegan al río desde aguas más quietas son importantes. Por otra parte, los ríos "exportan" energía en forma de insectos emergentes y de vida fluvial eliminada por los depredadores que respiran aire (véase

fig. 11-2). Así, pues, los ríos forman un ecosistema abierto, que está imbricado con sistemas terrestres y lénticos. Esta es la razón de que la medición de la productividad deba comprender los sistemas de tierra y de agua estancada adyacentes. La importancia de este ecosistema de "vertiente" se destacó en el capítulo 2. Mann (1969) calcula que el Río Támesis, que es muy productivo y está densamente poblado con peces y moluscos, depende por tal vez la mitad de su corriente de energía de material "alóctono", esto es, de materia orgánica de fuera de la corriente, como son hojas y sólidos de aguas negras y, por consiguiente, más bien de detritus que de la cadena de alimento de pasto (véase cap. 3). En un río de Georgia que sólo recibe una pequeña cantidad de aguas negras domésticas y ningún desperdicio industrial, Nelson y Scott (1962) encontraron que "los organismos consumidores primarios obtenían 66 por 100 de su energía de materia orgánica alóctona, material de hojas en gran parte.

3. *Oxígeno.* Aunque los organismos del río se enfrentan a condiciones más extremas, por lo que se refiere a la corriente y la temperatura, que los organismos de estanque, el oxígeno no propende a ser tan variable en los ríos en condiciones naturales. A causa de la poca profundidad, de la gran superficie expuesta y del movimiento constante, los ríos suelen contener una reserva de oxígeno abundante, inclusive cuando no hay en ellos plantas verdes. Por esta razón, los animales de río suelen tener una tolerancia menor y son especialmente sensibles a la escasez de oxígeno. Por consiguiente, las comunidades de los ríos son especialmente sensibles a cualquier tipo de corrupción orgánica susceptible de reducir la reserva de oxígeno (véase fig. 16-6). Según el público se está percatando ahora de ello, los ríos son las primeras víctimas de la urbanización, y el restablecer su calidad requerirá una dedicación de dinero y de esfuerzo humano que no se ve apuntar todavía en parte alguna. Diremos más acerca de esto en la parte 3.

#### Carácter de las comunidades lólicas

Tal como se señaló en el examen de la zonación acuática en la sección 2 de este capítulo, los ríos presentan por lo regular dos hábitats, esto es, el de los rabiones y el de los remansos. Por consiguiente, de modo ge-

neral podemos pensar primero en términos de dos tipos de comunidad de los ríos, comunidades de los rabiones y comunidades de los remansos. Algunos de los organismos característicos de estos dos tipos de comunidad se muestran en la figura 11-12. Dentro de estas categorías amplias, el tipo del fondo, ya sea este de arena, guijarros, arcilla, roca o piedras sueltas, es muy importante en cuanto a determinar la naturaleza de las comunidades y la densidad de población de sus dominantes. A medida que los ríos se van sumiendo hasta las condiciones del nivel de base, la distinción entre rabiones y remansos se va haciendo cada vez menor, hasta que finalmente se desarrolla un hábitat de canal en los grandes ríos. La biota de un canal de río se parece a la de los rabiones, excepto en que la distribución de la población es altamente "amontonada", debido a la ausencia frecuente de substratos firmes.

La corriente constituye el mayor factor limitativo en los rabiones, pero el fondo duro, especialmente si está compuesto de tierra, podrá ofrecer acaso superficies favorables para que los organismos (tanto vegetales como animales) puedan fijarse o adherirse a ellas. El fondo blando y en movimiento constante de las áreas del estanque suele limitar los organismos bénticos más pequeños a las formas que se sumen en la tierra, pero el agua más profunda y de movimiento más lento es más favorable para el neuston, el neuston y el plancton. La composición en especies de las comunidades de los rabiones podrá variar en un 100 por 100 con respecto a la de las zonas más quietas de los estanques y los lagos. Por consiguiente, pensamos generalmente en los organismos de las comunidades de los rabiones como los organismos "típicos" del río. Por otra parte, cabe esperar que las comunidades de remanso contengan algunos de los organismos que se encuentran también en los estanques. Por ejemplo, los escarabajos girínidos "giran" lo mismo sobre la superficie de un remanso quieto que sobre la de las zonas litorales de los estanques, en tanto que las percas de agalla azul, peces típicos de estanque, se encuentran también en los remansos más profundos de los ríos.

Siendo las demás condiciones iguales, la arena o el cieno blando constituyen generalmente el tipo de fondo menos favorable y el que soporta el menor número de especies de individuos de plantas y animales bénticos.

El fondo de arcilla es por lo regular menos favorable que el de arena; las piedras sueltas o la roca producen la mayor variedad y la más alta densidad de organismos del fondo. Generalmente, los invertebrados bénticos poseen una densidad más elevada en las comunidades de los rabiones, en tanto que un neuston del río y las formas de este que se entierran, tales como las almejas, Odonata y Ephemeroptera, que forman túneles, son más abundantes en los remansos. Los peces de río encuentran generalmente refugios en los remansos y se alimentan en los rabiones o en la base de estos, enlazando así las comunidades de remanso y las de los rabiones.

Cabría suponer que el plancton estaría ausente de los ríos, toda vez que estos organismos están a merced de la corriente. Aunque es cierto que el plancton es mucho menos importante en la economía de los ríos, en comparación con su posición dominante en los ecosistemas de los lagos, los ríos sí poseen plancton. En los ríos pequeños el plancton, si existe, se origina en lagos, estanques o contracorrientes conectados con los ríos, y suele ser destruido rápidamente al pasar por los rabiones. Sólo en las partes de los ríos que corren lentamente y en los grandes ríos puede el plancton multiplicarse y convertirse así en una parte integrante de la comunidad. A pesar del carácter transitorio de una gran parte del plancton del río, este puede proporcionar en algunos ríos una fuente de alimento que no carece de importancia. En el río Illinois, el plancton vuelve a reintegrarse continuamente en grandes cantidades, a partir de una serie de lagos productivos, de llanos de inundación, adyacentes al río. En el río Mississippi y en sus grandes tributarios, cuando menos una especie de pez, *Polyodon*, primitivo y único, se alimenta en gran parte de zooplancton.

Los organismos de las comunidades de los rabiones, y en menor grado los que habitan las comunidades de remansos, muestran adaptaciones para mantener su posición en el agua rápida. Algunas de las más importantes de estas son:

1. *Fijación permanente a un substrato firme*, por ejemplo, una piedra, un leño o una masa de hojas. Cabría incluir en esta categoría a los principales productores de plantas de los ríos, que son: 1) las algas verdes fijadas, tales como *Gladophora*, con sus largos filamentos colgantes; 2) diatomeas encostra-

das que recubren diversas superficies, y 3) musgos acuáticos del género *Fontinalis* y otros, que recubren las piedras, inclusive en las corrientes más rápidas. También algunos animales se fijan, tales como las esponjas de agua dulce y las larvas del frigáneo, que fijan sus caparazones a las piedras.

2. *Ganchos y ventosas*. Muchos animales de los rabiones poseen ya sea ganchos o ventosas que les permiten aferrarse inclusive a superficies lisas. Obsérvense cuántos de los animales de la figura 11-12 están provistos

de ellos. Las dos larvas dípteras, *Simulium* y *Blepharocera*, y el frigáneo *Hydropsyche* (véase la fig. 11-12), son especialmente notables en esta conexión y son a menudo los únicos animales capaces de resistir la fuerza de los rabiones y las cascadas. *Simulium* no sólo tiene una ventosa en el lado posterior del cuerpo, sino que se fija, además, por medio de un hilo de seda. Si son desalojadas las larvas que carecen de patas, se libran de ser arrastradas muy lejos río abajo por medio de su "cuerda de seguridad", y vuelven atrás,

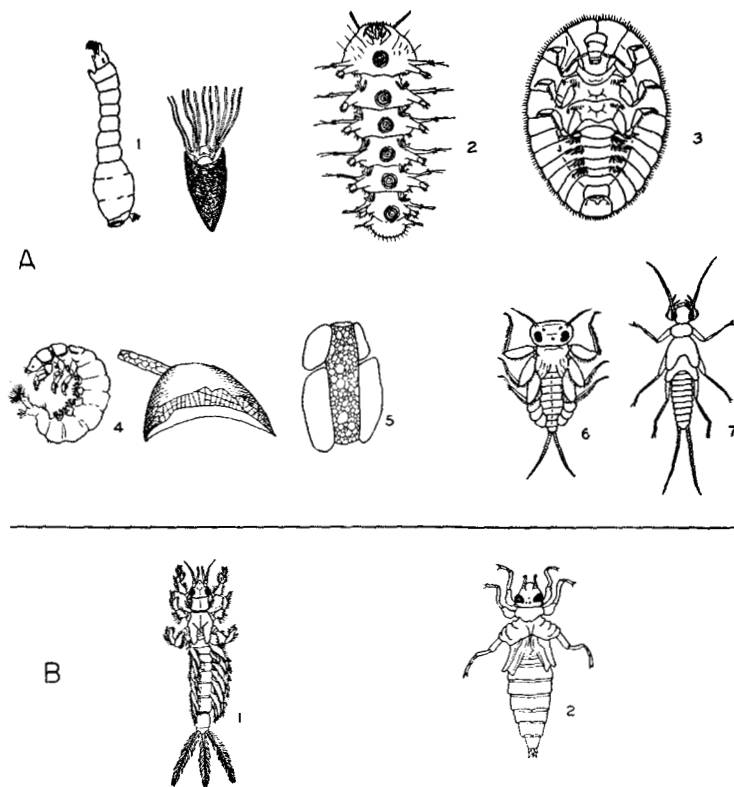


FIG. 11-12. Algunos animales característicos de ríos. A, Géneros representativos de la comunidad de los rabiones, ilustrando las diversas adaptaciones para la vida en las corrientes rápidas. Este grupo se designa a menudo adecuadamente como "fauna torrencial". 1, Una larva de mosca negra, *Simulium* (Simuliidae), y su pupa (a la derecha), en un capullo fijado a una piedra; obsérvense una ventosa en el extremo posterior de la larva y la "red de cabeza", utilizada para colar el alimento del agua. 2, Una larva blefarocérida, *Blepharocera* (obsérvense la hilera de ventosas ventrales). 3, Un "penique de agua", *Psephenus*, la larva del escarabajo del rabión (Psephenidae). 4, Un frigáneo tejedor de red, *Hydropsyche*, con su red (el extremo abierto opuesto a la corriente) y su vaina. 5, La vaina de un frigáneo, *Goera*, con piedras de "lastre" fijadas a su lado. 6, Una ninfa de cachipolla, *Iron*, y 7, una ninfa de mosca de piedra, *Isogenus*, ambas con cuerpos aplanados, fuselados, aptos para adherirse a las partes inferiores de las piedras. (Nota: la mayoría de las ninfas de las moscas de piedra tienen dos "colas", y la mayoría de las ninfas de cachipolla tienen tres "colas", tal como se muestra en B-1. *Iron* es atípico bajo este aspecto.)

B, Dos tipos de madriguera que viven en los bancos de los ríos o en el fondo de los remansos. 1, Una ninfa de cachipolla de madriguera, *Hexagenia*. 2, Una ninfa de libélula de madriguera, *Progomphus*. (Copiado de Robert W. Pennak, "Fresh-water Invertebrates of the United States", 1953, The Ronald Press Company.)

a lo largo del hilo, hasta un lugar de fijación más favorable. Además de los ganchos. *Hydropsyche*, el fríganeo tejedor de red, fija una red a su alrededor, que actúa no sólo como un refugio sino también como una trampa para material animal y vegetal suspendido en el agua.

3. "*Extremidades*" inferiores pegajosas. Muchos animales son capaces de adherirse a las superficies por medio de sus "extremidades" inferiores pegajosas. Los caracoles y los platemintos presentan buenos ejemplos de ello.

4. *Cuerpos fuselados*. Casi todos los animales de río, desde las larvas de insectos hasta los peces, poseen cuerpos fuselados, lo que significa que el cuerpo tiene una forma más o menos de huevo, redondeada ampliamente por delante y afinándose hacia atrás, con objeto de presentar una resistencia mínima al agua que corre sobre el cuerpo.

5. *Cuerpos aplanados*. Además del fuselado, muchos animales de los ríos poseen cuerpos sumamente aplanados, lo que les permite encontrar refugio debajo de piedras, en hendiduras, etc. Así, por ejemplo, el cuerpo de la mosca de piedra y de las ninfas de la mosca de piedra y de la cachipolla, que viven en las aguas rápidas, es mucho más plano que el de las ninfas de las especies emparentadas que viven en estanques.

6. *Reotaxia positiva* (*reo*, corriente; *taxia*, disposición). Los animales de río se orientan casi invariablemente río arriba y, si son capaces de movimientos natatorios, se mueven constantemente contra la corriente. Esto constituye un tipo de conducta inherente a estos animales. En contraste, muchos animales de lago, cuando se colocan en una corriente de agua, simplemente siguen la corriente y no efectúan intento alguno para orientarse o moverse contra ella. El tipo inherente de conducta hacia la reotaxia positiva constituye probablemente una adaptación tan importante como los demás rasgos morfológicos señalados anteriormente.

7. *Tigmotaxia positiva* (*tigmo*, tacto, contacto). Muchos de los animales de río poseen un tipo inherente de conducta para adherirse íntimamente a una superficie o para mantener su cuerpo en estrecho contacto con la superficie. Así, por ejemplo, cuando un grupo de ninfas de mosca de piedra de río se colocan en un plato, tratan de establecer contacto con la parte inferior de palillos, desechos o cualquier cosa disponible, aferrándose in-

clusivo unas a otras si no disponen de alguna otra superficie.

Thienemann (1926), el limnólogo alemán, ha señalado en su delicioso ensayo sobre el "arroyo" que la adaptación en vista de la vida del río entre los animales podría haber tenido origen en dos formas. Primero, estructuras y respuestas fisiológicas especializadas pueden haber surgido en órdenes y familias ampliamente diferentes y no adaptados inicialmente al agua corriente por la selección natural. El desarrollo filogenético de simples pliegues de la piel a ventosas complicadas, en los dípteros, constituiría un buen ejemplo de ello. En segundo lugar, es posible que los animales poseyeran ya anteriormente una forma o alguna función favorables y pudieran, por consiguiente, ocupar medios de agua rápida sin otro cambio ulterior. Thienemann llamó a esta preadaptación el "principio de sacar ventaja" (*Ausnutzungsprinzip*). Los caracoles, en cuanto grupo, poseen un "pie" pegajoso, independientemente de donde vivan. Así, pues, los caracoles, los platemintos, y algunos otros organismos, sólo necesitan "sacar ventaja" de su atributo básico, para convertirse en parte de comunidades de río.

## 8. SUCESION LONGITUDINAL EN LOS RIOS

En los lagos y estanques, la zonación dominante es horizontal, en tanto que en los ríos es longitudinal. Así, por ejemplo, en los lagos, las zonas siguientes a partir del centro hacia la orilla representan en cierto modo etapas geológicas más viejas en el proceso de sedimentación de los lagos. En forma análoga, encontramos en los ríos etapas cada vez más viejas de desarrollo desde el manantial a la desembocadura. Los cambios son más pronunciados en la parte superior de los ríos a causa del gradiente, del volumen del flujo, y de la composición química que cambia rápidamente. El cambio en la composición de las comunidades propende a ser más pronunciado en los primeros dos kilómetros que en los 50 últimos.

La distribución longitudinal de los peces en un río puede escogerse como ejemplo específico. Shelford (1911, *a*), y Thompson y Hunt (1930), hicieron estudios de esta clase en ríos de Illinois, en donde el gradiente de la corriente no variaba mucho del manantial a la desembocadura. Las especies de las aguas

Cuadro 11-2

DISTRIBUCIÓN LONGITUDINAL DE PECES EN LITTLE STONY CREEK \*

Estaciones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
pH	5.6	5.6	5.8	5.8	5.9	6.2	6.4	6.6	7.0	7.0	7.1	7.2	7.2	7.4
Temperatura (°C)	15	15	16	16	17	18	18	18	18	19	19	20	20	21
<i>Salvelinus f. fontinalis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				
<i>Rhinichthys atratulus obtusus</i>					X	X	X		X			X	X	
<i>Catostomus f. flabellaris</i>							X			X			X	X
<i>Salmo gairdnerii irideus</i>								X	X	X	X	X	X	X
<i>Cottus b. bairdii</i>												X	X	X
<i>Campostoma anomalum</i>													X	X
<i>Notropis albeolus</i>														X
<i>Rhinichthys cataractae</i>														X
<i>Catostomus c. commersonnii</i>														X

\* De Burton y Odum (1945). Las estaciones están separadas unas de otras en aproximadamente un kilómetro y medio.

superiores solían exhibir amplias tolerancias y se encontraban a todo lo largo de la corriente, en tanto que las otras especies ocupaban secciones sucesivas del río. Thompson y Hunt encontraron que el número de individuos iba decreciendo río abajo, pero el tamaño de los peces, en cambio, aumentaba, de modo que la densidad de la biomasa seguía siendo aproximadamente la misma. El cuadro 11-2 muestra la distribución de los peces en un río de las montañas de Virginia, donde un cambio longitudinal muy preciso es referido a un gradiente muy rápido de temperatura, velocidad de corriente (más alta en el extremo superior del río), y pH. Temperaturas bajas y corrientes rápidas limitan los peces, a lo largo de la altura superior de Little Stony Creek, a relativamente pocas especies (truchas, flechadores y peces pequeños de aguas rápidas). La sucesión longitudinal no debe considerarse en términos de un cambio uniforme continuo; en efecto, condiciones y poblaciones específicas pueden volver a aparecer a intervalos, tal como lo indica la distribución discontinua de algunas especies.

Un estudio muy instructivo de zonación longitudinal de invertebrados de río puede llevarlo a cabo una clase de ecología. Las estaciones pueden escogerse a intervalos a lo largo de las márgenes superiores de un pequeño río, asignando a diversos equipos la tarea de efectuar colecciones con técnicas similares. Con los resultados podrá formarse

luego un cuadro como el cuadro 11-2 y someterlo a diversas clases de análisis de gradiente, tal como se describió en el capítulo 6, sección 3.

9. MANANTIALES

Los manantiales constituyen el laboratorio natural de temperatura constante del ecólogo acuático.

A causa de la constancia relativa de su composición química, de la velocidad del agua y de la temperatura en comparación con los lagos, los ríos, los medios marítimos y las comunidades terrestres, los manantiales ocupan una posición de importancia como áreas de estudio que no guardan proporción con su tamaño y número. Una relación del metabolismo de la comunidad de dos tipos de manantiales se ha dado en capítulos anteriores (véanse especialmente págs. 155-158 y 309). Estos estudios fueron los precursores de lo que se designa a menudo como el método "trófico-dinámico" del estudio de los ecosistemas.

Muchos manantiales, por ejemplo los manantiales de agua caliza de Florida, suelen mantenerse en un estado fijo, esto es, con un crecimiento rápido de organismos, pero con un plantel constante (H. T. Odum, 1957). En el manantial mismo, los organismos no modifican su medio causando sucesión, porque, a medida que es alterada por la fotosíntesis y la respiración, el agua corre río abajo y es reemplazada por agua nueva de las



mismas propiedades del subsuelo. Estas circunstancias permiten estudiar comunidades enteras en condiciones constantemente conocidas. El costo de un arreglo semejante en el laboratorio sería prohibitivo.

Algunos de los tipos de manantiales a cuyo propósito se dispone de conocimientos, son: 1) las fuentes termales, que suelen tener una salinidad elevada, de áreas volcánicas, tales como Islandia, Nueva Zelandia, occidente de Estados Unidos y Africa del norte; 2) las grandes fuentes de agua dura en los distritos de piedra caliza de Florida, Dinamarca y Alemania del norte, que tienen la temperatura media de la región en la que se encuentran, y 3) las pequeñas fuentes de agua blanda que salen a través de esquistos de la arenisca y de las piedras cristalinas; a causa de su pequeño volumen, estos manantiales están afectados por el medio circundante, y la comunidad de organismos depende casi totalmente de suministros orgánicos de origen terrestre (véase Teal, 1957).

Los manantiales termales proporcionan microcosmos de situación estable en condiciones extremas que presentan un interés especial para el biólogo, en conexión con las teorías acerca del origen de la vida y de las posibilidades de vida en los planetas (véase cap. 20).

Por estudios hechos en los manantiales térmicos se han establecido las tolerancias ecológicas de temperatura superiores para la supervivencia y la propagación de algunos tipos de organismos; esto se resume en la forma siguiente:

	°C
Bacterias	88
Algas verdeazules	80
Protozoos	54
Insectos	50
Peces	50

Dos puntos cabe destacar en relación con estas cifras. 1) Muchos microorganismos pueden sobrevivir a temperaturas superiores a 90°C durante breves periodos, pero ninguna especie conocida es capaz de mantenerse indefinidamente arriba de ella. 2) El grado óptimo es siempre menor (véanse las figs. 5-1, 5-3). La temperatura óptima para las verdeazules en las fuentes termales de Yellowstone es de 54°C. En la zona de temperatura de 40 a 57°C de las fuentes termales del Lower Geyser Basin, del Parque Nacional de Yellowstone, Wyoming, las algas verdeazules forman tupa-

das esteras que soportan una comunidad única, objeto ahora de estudio intenso por parte de R. J. Wiegert y M. L. y T. D. Brock (véase Brock, 1967, y Brock, Wiegert y Brock, 1969) y sus alumnos. Siete especies de verdeazules (*Myxophyceae*), tres especies de moscas de la salmuera (*Ephydriidae*), tres especies de moscas de pata larga (*Dolichopodidae*), dos especies de ácaros acuáticos (*Parasitengona*), dos especies de jején (*Chironomidae*) y una especie de avispa parasítica (*Chalcididae*) son las que hasta el presente se han encontrado en este ecosistema de lecho algal (informe no publicado, R. J. Wiegert). Las bacterias están representadas por muchas formas unicelulares, pero no son ni con mucho tan numerosas como en las zonas más cálidas. La cadena de alimentos principal consta de verdeazules como productoras, de una mosca de salmuera, (*Paracoenia turbida*), el herbívoro principal, y una mosca dolicopódida (*Trachytrechus angustipennis*), el depredador principal, que se alimenta tanto de larvas como de adultos de la mosca de la salmuera. Los ácaros acuáticos adultos se alimentan de los huevos de las moscas, en tanto que los jóvenes parasitan las larvas de la mosca, lo mismo que las larvas de la avispa. De este modo, este sencillo sistema de fuente termal contiene todos los ingredientes necesarios para el equilibrio biótico. En forma curiosa, las moscas no están particularmente bien adaptadas a temperaturas altas (la óptima es de 30 a 35°C); los huevos y las larvas se desarrollan en lugares frescos, allí donde el lecho emerge del agua, los adultos se substraen a las altas temperaturas desplazándose por las superficies del lecho.

En un ambiente de temperatura constante, como el que proporciona los grandes manantiales, resulta posible separar los efectos de la luz y la temperatura. Así, por ejemplo, en las fuentes térmicas de Islandia, Tuxen (1944) encontró que la temperatura permanecía constante y era favorable para el desarrollo de las algas durante el largo invierno, pero que había poca luz para la fotosíntesis. Por consiguiente, la densidad de la población algal disminuía durante el invierno, y la población de fauna se encontraba reducida a un nivel bajo por falta de alimento y oxígeno. Un ritmo semejante, pero menos pronunciado, relacionado con las variaciones estacionales de la luz se ha demostrado en el caso de las fuentes de Florida de temperatura constante (Odum, 1957).

La composición de la comunidad de la corriente de un manantial varía según las condiciones cambiantes a medida que se va río abajo, como en el caso de cualquier río (véase la sección anterior). Sin embargo, las condiciones de la corriente de una fuente grande permanecen relativamente más constantes en cualquier punto, produciendo una especie de sucesión de estados fijos. Las corrientes de fuentes termales proporcionan un gradiente ecológico natural que va de condiciones de alta temperatura y alta salinidad a condiciones de temperatura y salinidad más bajas.

Las propiedades de la temperatura constante de los manantiales permiten que existan organismos en regiones en donde no ocurren en otra forma. Así, por ejemplo, se encuentran insectos árticos en las fuentes de Alemania, a causa de las menores temperaturas estivales de estas, y organismos de climas más cálidos se encuentran en las fuentes térmicas de Islandia. No cabe duda que los manantiales proporcionaron refugios para organismos acuáticos durante periodos geológicos, al producirse cambios climáticos.

En la figura 4-8, B se muestran relaciones cuantitativas entre las aguas dulces de superficie y las aguas subterráneas circulantes que alimentan el curso de las fuentes y los ríos.

Mientras se calcula que el remanso subterráneo es diez veces superior al remanso interior de agua de superficie, es mucho menor, con todo, que en los casquetes polares. La velocidad de recarga de las aguas subterráneas circulantes sólo se conoce muy escasamente y necesita ser estudiada (las oportunidades de estudio que proporciona el trazador tritio se mencionaron en la pág. 108), pero es decididamente muy inferior a la de la mayoría de las aguas de superficie. Como lo ha hecho con la mayor parte de las demás cosas, el hombre está explotando este recurso inapreciable como si fuera ilimitado. A causa de las velocidades lentas de recarga, el bombeo masivo de pozos profundos baja rápidamente la capa freática. El uso de agua subterránea para fines industriales ya no debería seguir permitiéndose mientras haya agua abundante de superficie que podría utilizarse y recircularse, o al menos que sea devuelta a los acuíferos subterráneos (= los estratos portadores de agua). Además y según ya se mencionó, el almacenar el agua bajo tierra posee muchas ventajas con respecto a la construcción de grandes embalsamientos, sujetos a grandes pérdidas de evaporación y que destruyen además valiosas tierras, tanto de labor como de bosque.

## Capítulo 12

### Ecología marina \*

#### 1. EL MEDIO MARINO

Por espacio de siglos el hombre ha mirado el mar como una superficie sin reposo que primero impidió y luego secundó sus esfuerzos en vista de la exploración del mundo. Aprendió, asimismo, que el mar era una fuente de alimento, que podía cosecharse por medio de un gran esfuerzo, para complemen-

tar los productos de la tierra y del agua dulce. Los biólogos no tardaron en sentirse intrigados por la desconcertante variedad de vida que se encuentra a lo largo de las costas y entre los arrecifes de coral. Los estudios junto al mar se convirtieron en una parte tradicio-

\* *Oceanography* destaca la totalidad, o el tipo de las relaciones entre organismos y el medio marino.

nal de la preparación profesional avanzada en las ciencias biológicas. Sin embargo, la masa del mar seguía siendo en gran parte un reino misterioso, susceptible de albergar toda clase de serpientes marítimas, como todo el mundo sabía. Pero no fue hasta en 1872 que el barco de S. M. Challenger, uno de los primeros barcos equipados específicamente para el estudio del mar, emprendió sus viajes ahora famosos. A partir de aquel momento, el estudio del mar ha seguido a un ritmo creciente, ayudado por muchos barcos oceanográficos y también por laboratorios marítimos en las costas. El progreso ha sido especialmente rápido a partir de 1930, con el desarrollo de nuevo equipo, tal como los resonadores de eco, las cámaras subacuáticas y las redes para el muestreo rápido a grandes profundidades.

Los mares en cuanto sistemas físicos y químicos se van comprendiendo cada vez mejor, y los conocimientos de la vida en el mar se van extendiendo progresivamente. Las ideas acerca del origen y la histórica geológica de los mares han pasado del reino de la especulación a una base de teoría sólida. El papel clave del mar en la regulación de los climas del mundo, de la atmósfera y del funcionamiento de los ciclos minerales principales se puso ya de manifiesto y se ilustró profusamente en los capítulos 2, 3 y 4. A medida que el hombre se amontona en los continentes y los explota, se va "volviendo hacia el mar" (según la expresión de Athelstan Spilhaus, autor muy leído), en busca de más minerales, alimento e inclusive de espacio vital. Como acertadamente se señaló en el capítulo 3, la mayor parte del mar es semi-desierta y no producirá mucho alimento sin costosos "subsídios de energía". Y en forma análoga, los depósitos utilizables de minerales están concentrados en gran parte alrededor de los márgenes continentales, a causa de la forma en que las rocas más ricas en mena han sido depositadas, y no son ni ilimitados ni fáciles de extraer sin grave riesgo de daños de contaminación (como lo atestiguan los derrames de petróleo cada vez más frecuentes, ver Smith, 1968). Tal como lo ha dicho el geólogo Preston Cloud (1969): "Así, pues, una 'cornucopia mineral' bajo la superficie del mar sólo existe en hipérbole." Al paso que la cooperación internacional en el estudio y la exploración del mar progresa, los esfuerzos internacionales para regular el empleo de

los mares son nulos, pese a que se requieran con urgencia progresos importantes en materia de derecho marítimo internacional. Las pruebas ecológicas cada vez más numerosas advierten al hombre que debe considerar los mares como parte integrante de su sistema total de subsistencia, y no como un "depósito inerte de reserva" que está simplemente aquí para que lo tomemos. Esta es la razón de que el estudio de los mares debiera constituir una asignatura obligatoria para los estudiantes y los ciudadanos de todas las naciones.

Sverdrup, Johnson y Fleming (1942) y Hedgpeth (1957) han publicado obras que siguen siendo útiles para referencia, como en la colección de artículos técnicos editados por Hill (1962-1963). En forma análoga, los libros más pequeños de Coker (1947), Colman (1950) y Moore (1958) subsisten como introducciones provechosas para los principiantes. Muchos textos recientes en materia de oceanografía, como, por ejemplo, Dietrich (1963), King (1967) y Weyl (1970) destacan aspectos físicos, pero se necesita un libro al día sobre oceanografía biológica. El número especial de *Scientific American* (septiembre de 1969) proporciona una introducción semipopular a "los océanos". En esta dice Roger Ravelle acerca del encanto de la profesión:

"Los oceanógrafos tienen lo mejor de dos mundos, del marino y el terrestre. Sin embargo, muchos de ellos, al igual que muchos marineros, consideran como extraordinariamente satisfactorio encontrarse lejos de la costa más cercana, en el pequeño barco aceitoso e incómodo de su negocio, aun en medio de una violenta tormenta, y no digamos ya en uno de aquellos maravillosos días de los Trópicos cuando cielo y mar sonríen y están serenos. Creo que la principal razón de ello está en que, a bordo, tanto el pasado como el futuro desaparecen. En efecto, poco puede hacerse allí para remediar los errores del pasado, y ninguna proyección para el mañana puede contar con la imprevisibilidad de los barcos y del mar. Vivir en el presente constituye la esencia de la existencia del hombre de mar." \*

Las características del mar que revisten mayor interés ecológico pueden enumerarse como sigue:

1. El mar es grande; cubre el 70 por 100 de la superficie de la tierra.

\* De "The Ocean", de Roger Ravelle. Copyright © 1969, de Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados.

2. El mar es profundo (véase fig. 12-4), y la vida se extiende a todas sus profundidades. Pese a que aparentemente no haya zonas abióticas en el mar, la vida es mucho más intensa, con todo, alrededor de las márgenes de los continentes y las islas.

3. El mar es continuo, no está separado como lo están los hábitats terrestre y de agua dulce. Todos los mares están conectados. La temperatura, la salinidad y la profundidad constituyen las barreras principales al movimiento libre de los organismos marinos.

4. El mar está en circulación continua; las diferencias de temperatura entre los polos y el ecuador originan fuertes vientos, como los vientos alisios (que soplan constantemente en la misma dirección durante el año entero), los cuales, juntamente con la rotación de la tierra, crean corrientes definidas. Además de las corrientes impulsadas por el viento sobre la superficie, otras corrientes más profundas resultan de las variaciones en temperatura y salinidad, que crean diferencias de densidad. La actividad recíproca entre la presión del viento, la fuerza de Coriolis, las corrientes termohalinas y la configuración física de la cuenca es muy compleja y no necesitamos ocuparnos de ella aquí (véanse, al respecto, Von Arx (1962) u otras referencias en materia de física oceanográfica). La circulación es tan eficaz, que el vaciado o "estancamiento" de oxígeno que con frecuencia ocurre en los lagos de agua dulce es relativamente raro en las profundidades del mar.

En la figura 12-1 se muestran las mayores corrientes de superficie del mundo. Son dignas de notarse las corrientes ecuatoriales que van de este a oeste, y las corrientes litorales que van de norte a sur. Son bien conocidas las corrientes del Golfo y del Atlántico Norte, que llevan agua caliente y templan el clima en altas latitudes europeas, así como la Corriente de California que empuja agua fría hacia el sur, creando la zona de niebla tan característica de dicha costa. En resumen, las corrientes principales actúan como ruedas o girándulas gigantes que giran en el sentido de las manecillas del reloj, en el hemisferio norte, y al contrario en el hemisferio sur.

Un proceso importante llamado *upwelling*, o corriente ascensional, tiene lugar allí donde los vientos alejan constantemente agua de la superficie de los acantilados, llevando así a la superficie agua fría rica en elementos nutritivos que se han estado acumulando en las

profundidades. Las áreas marinas más productivas se encuentran a menudo en regiones de corriente ascensional, que se sitúan en gran parte en las costas occidentales, como lo demuestran las grandes pesquerías que allí existen. La fuerza ascensional producida por la Corriente del Perú crea una de las pesquerías más importantes del mundo (véase en el cuadro 3-11 una evaluación del rendimiento de dicha pesquería). Además, esta corriente ascensional soporta grandes poblaciones de aves marinas, que depositan incontables toneladas de guano, rico en nitrato y fosfato, en las islas costeras. Si no fuera por estas corrientes, por las corrientes ascensionales y las corrientes profundas que resultan de diferencias de temperatura y salinidad en el agua misma, los cuerpos y los materiales pasarían con carácter permanente a las profundidades, llevándose elementos nutritivos más allá del alcance de los "productores" de las regiones fóticas de la superficie. Tal como están las cosas, los elementos nutritivos se "pierden" en los sedimentos profundos durante largos periodos (véase cap. 4).

Otro movimiento acuático que contribuye a la fertilidad costal es el que yo he designado como *outwelling* (corriente mar adentro) (E. P. Odum, 1968a), que tiene lugar donde las aguas de estuario ricas en elementos nutritivos se adentran en el mar (véase el cap. siguiente).

5. El mar está dominado por olas de diversas clases y por mareas producidas por la atracción de la luna y del sol. Las mareas son especialmente importantes en las zonas del litoral en donde la vida marina es a menudo especialmente variada y densa. Las mareas son la causa principal de las periodicidades marcadas en estas comunidades y ponen en movimiento los relojes biológicos de "día lunar", según vimos en el capítulo 8. Toda vez que las mareas tienen una periodicidad de aproximadamente 12 horas y media, las pleamares ocurren en la mayoría de los lugares dos veces al día, llevando unos 50 minutos de retraso en días sucesivos. Cada dos semanas, cuando el sol y la luna están "actuando juntos", la amplitud de las mareas resulta aumentada (se trata de las llamadas mareas *vivas*, en las que las pleamares son muy altas y las bajamares muy bajas), en tanto que, en el punto medio cada dos semanas, el margen entre la pleamar y la bajamar tienen su grado mínimo en las llamadas *ma-*



*reas muertas*, en que la luna y el sol casi se anulan mutuamente. El margen de las mareas varía desde menos de 30 cm, en mar abierto, hasta 15 m en determinadas bahías cerradas. Hay muchos factores que modifican las ma-

reas, de modo que los tipos de éstos varían de un lugar a otro en todo el mundo. Lo primero que hace el ecólogo marino cuando trabaja en una zona costal es consultar el horario de las mareas locales.

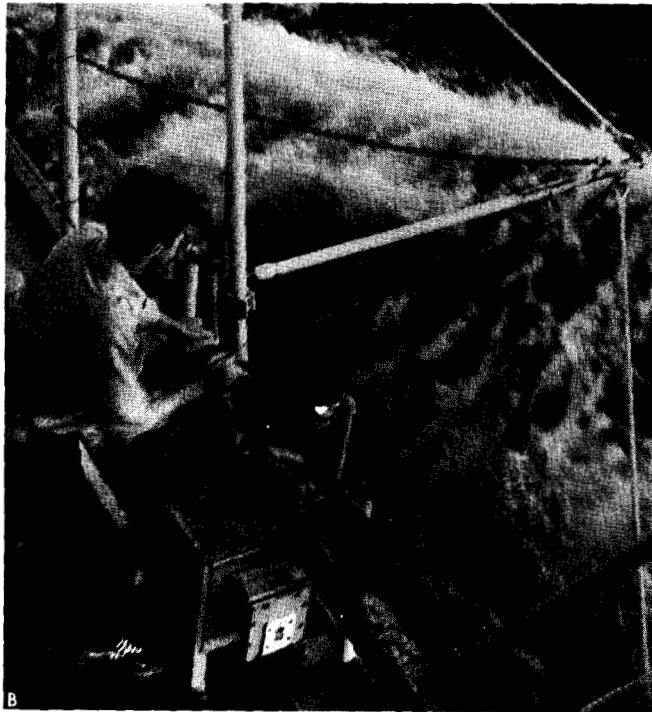
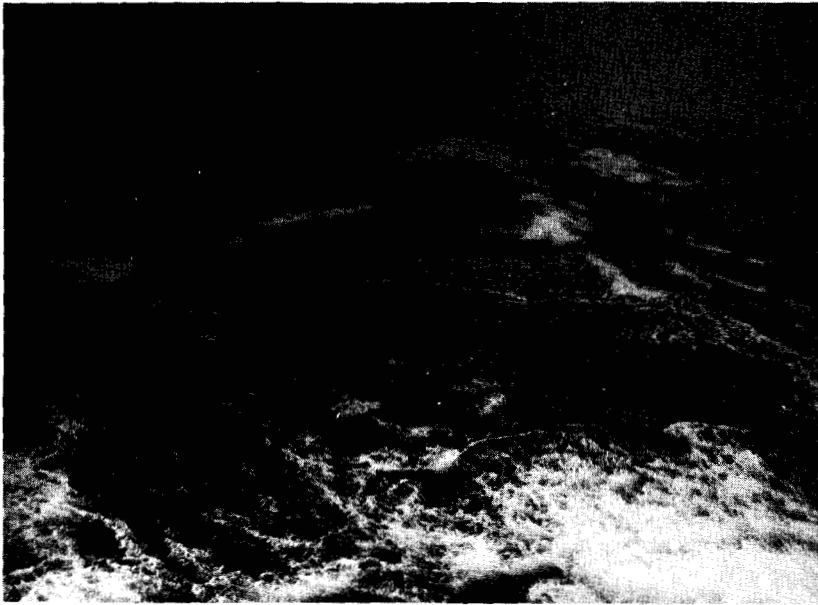


FIG. 12-2. El mar es un ecosistema muy "físico". A, Los intercambios entre la superficie del mar y el aire son especialmente importantes en la regulación de los climas del mundo y de la composición de la atmósfera. B, La vida a bordo de un barco oceanográfico; descenso de un artefacto sencillo. (Fotos del Woods Hole Oceanographic Institute.)

6. El mar es salado. La salinidad media o contenido en sal es de 35 partes de sal, en peso, por 1 000 partes de agua, ó 3.5 por 100. Esto suele escribirse: 35 por 1 000 (= partes por mil; recuérdese que la salinidad del agua dulce es de menos de 0.5 por 100). Aproximadamente el 27 por 1 000 es cloruro de sodio, y la mayor parte del resto consta de sales de magnesio, calcio y potasio. Toda vez que las sales se disocian en iones, la mejor manera de representar la química del mar es como sigue (en partes por 1 000 = gramos por kilogramo):

<i>Iones positivos</i>	
Sodio	10.7
Magnesio	1.3
Calcio	0.4
Potasio	0.4
<i>Iones negativos</i>	
Cloro	19.3
Sulfato	2.7
Bicarbonato	0.1
Carbonato	0.007
Bromuro	0.07

Toda vez que la proporción de los radicales permanece virtualmente constante, la salinidad total puede calcularse averiguando el contenido en cloro (que resulta más fácil de verificar que la salinidad total).

Así, pues, 19 por 1 000 de clorinidad equivale aproximadamente a 35 de salinidad. La fuerza de disociación de los cationes excede de la de los aniones (en aproximadamente 2.4 miliequivalentes), lo que explica el carácter alcalino del agua de mar (normalmente  $\text{pH} = 8.2$ ). El agua de mar, pues, está fuertemente protegida (es resistente al cambio de  $\text{pH}$ ). Además de los iones enumerados, el agua de mar contiene, por supuesto, numerosos otros elementos (teóricamente, todos conocidos), incluidos iones biogénicos, los que están a menudo en concentración tan baja, que resultan limitativos para la producción primaria (véanse págs. 125 y 140). Todos estos otros iones constituyen menos del 1 por 1 000 de la salinidad del mar. Como cabría esperar, el tiempo de residencia (véase la explicación de este término en la pág. 102) de las sales es mucho más largo que para el agua misma (y se calcula ser del orden de  $10^7$  y  $10^4$  años respectivamente; véase Weyl, 1970).

Toda vez que la temperatura y la salinidad representan dos de los factores limitativos

más importantes en el mar, es instructivo representarlos gráficamente juntos en forma de *hidroclimógrafos*, tal como se muestra en la figura 12-3. Cada polígono representa una localidad específica; cada punto de un polígono representa el promedio de la temperatura media del mes referida a la salinidad, siendo 1 el mes de enero, y 12 el de diciembre. Compárense estas gráficas con los climógrafos de temperatura y humedad de los hábitats terrestres (fig. 5-10, pág. 138). Obsérvese en la figura 12-3 que la salinidad varía dentro de límites muy angostos en mar abierto, pero varía mucho, en cambio, con las estaciones en las aguas (salobres) de los estuarios, de las bahías y de las desembocaduras de los ríos. Los organismos del mar abierto suelen ser estenohalinos (esto es, tienen límites de tolerancia angostos respecto a los cambios de salinidad; véase capítulo 5, sección 2), en tanto que los organismos de las aguas salobres cerca de la costa suelen ser eurihalinos. La mayoría de los organismos marinos tienen un contenido interno de sal isotónico con el agua de mar, y de aquí que la osmorregulación no plantee problema, excepto donde la salinidad está sujeta a cambio. Como ya se describió (pág. 331), los peces de espina marinos tienen en la sangre y los tejidos una concentración de sal más baja (esto es, son hipotónicos), pero la regulan mediante ingestión de agua y excreción activa de sal a través de las agallas.

7. La concentración de elementos nutricios disueltos es baja y constituye un factor limitativo importante en relación con el volumen de las poblaciones marinas. Mientras la concentración de cloruro de sodio y de otras sales mencionadas en el párrafo 6 se mide en partes por 1 000, los nitratos, fosfatos y otros elementos nutricios están tan disueltos, que se miden en partes por 1 000 millones.\* Por otra parte, la concentración de estas sales biogénicas vitales varía mucho de un lugar a otro y de una estación a otra. A pesar del hecho de que los elementos nutricios son continuamente arrastrados por el agua hacia el mar, su importancia como factores limitativos no es menor en los medios marinos que en los terrestres o los de agua dulce. Según ya se mencionó en el capítulo 2, la razón básica

\* En la práctica, los elementos nutricios se miden en microgramos-átomos por litro, o en miligramos-átomos por metro cúbico.

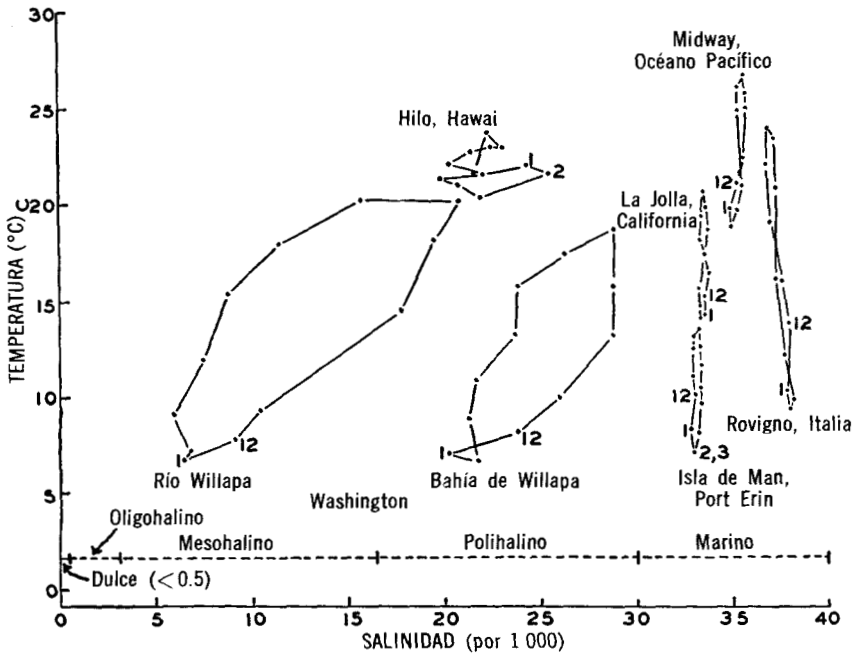


FIG. 12-3. Hidroclimógrafos de temperatura y salinidad de lugares de estuario (salobres) y marinos. Obsérvese que la variación estacional, tanto en temperatura como en salinidad, es pronunciada en los hábitats de estuario, en tanto que la salinidad es constante en los hábitats verdaderamente marinos. (Copiado de Hedgpeth, 1951.)

de la infertilidad biológica general del alta mar es el volumen muy pequeño de la zona autotrófica en relación con la zona regeneradora heterotrófica y alimenticia. Tal vez sea a manera de adaptación a esta situación que el plancton oceánico haya desarrollado un mecanismo de renovación de ciclo alimenticio de "corto circuito", relativamente distinto del de las aguas someras o de la tierra, según se expuso en el capítulo 4 (véase pág. 105 y fig. 4-11). Por consiguiente, la baja concentración de alimentos no indica necesariamente una escasez total, puesto que dichos materiales tienen una "demanda" tal por parte de los organismos, los cuales son tan eficientes en cuanto a la absorción, que se los puede sacar de la circulación tan pronto como van siendo liberados. La descripción clásica del ciclo alimenticio en el mar, tan bien descrita en 1955 por Harvey, necesita, pues, modificarse ligeramente a la luz de los estudios más recientes (véase Pomeroy, 1970). Según se indicó anteriormente, las corrientes impiden la pérdida permanente de muchos alimentos, aunque carbono y silicio sí puedan perderse por depósito de conchas en el fondo del mar. Únicamente

en unos pocos lugares de corriente ascensional vigorosa son los elementos nutritivos tan abundantes, en ocasiones, que el fitoplancton no logra agotarlos (o sea que los elementos nutritivos no son limitativos).

8. En forma paradójica, el mar y algunos grupos de organismos que viven en él son más antiguos que el lecho del océano, que está siendo alterado y renovado constantemente por procesos tectónicos y sedimentarios. Además, el lecho marino se está extendiendo al parecer lentamente a partir de arrecifes del centro del mar, separando los continentes a medida que progresa. Si bien la teoría del "desplazamiento continental" es antigua, no es sino hasta hace poco, con todo, que ha encontrado por parte de los geólogos aceptación general. Según esta teoría, los continentes de Norteamérica y Suramérica y Africa, por ejemplo, estaban en un tiempo unidos los tres y se han ido separando lentamente, ensanchando en gran manera la cuenca atlántica. A los biólogos esta teoría los ha intriguado, pues parece explicar ciertos aspectos de la distribución de animales. Además de esta expansión marginal, el nivel del mar ha va-



riado considerablemente a medida que los glaciares han crecido y se han ido. Hace unos 15 mil años, el borde de la costa este de Estados Unidos de Norteamérica estaba cien o más millas afuera de lo que está actualmente; como vimos en el capítulo 2, la costa se desplazaría muy tierra adentro, con respecto a su posición actual, si todos los casquetes de hielo se derritieran.

## 2. BIOTA MARINA

La biota marina es variada; por consiguiente, resultaría difícil enumerar grupos "dominantes", tal como lo hicimos con el agua dulce (véase cap. 11, sección 3). Celenterados, esponjas, equinodermos, anélidos y varios filos menores que están ausentes o pobremente representados en el agua dulce son, en cambio, muy importantes en la ecología del mar. Las bacterias, algas, crustáceos y peces desempeñan un papel dominante en ambos medios acuáticos, con las diatomeas, flagelados verdes y copépodos igualmente abundantes en ambos. La diversidad de las algas (las algas pardas y las rojas son principalmente marinas), de crustáceos, moluscos y peces es mayor en el mar. Por otra parte, las plantas de semilla (espermatofitos) revisten poca importancia en el mar, excepto en cuanto a la hierba anguila (*Zostera*) y algunas otras pocas especies en determinadas aguas de la costa. Los insectos están ausentes, excepto de las aguas salobres, siendo los crustáceos los "insectos del mar", en términos ecológicos. La gran riqueza de la biota marina puede ilustrarse comparando una muestra de plancton marino con una muestra correspondiente tomada de un gran lago.

Algunos de los organismos marinos más conspicuos se exponen en la figura 12-6, dispuestos en forma que queden de manifiesto las relaciones tróficas y de profundidad que unen a toda la biota en un solo ecosistema vasto. Este diagrama no muestra el microplancton o microbentos, cuya importancia será objeto de examen más adelante.

## 3. ZONACION EN EL MAR

Una clasificación zonal parecida a la que se esbozó en relación con los estanques y los lagos (véase capítulo 11, sec. 2) es aplicable asimismo al mar, excepto que es costumbre servirse aquí de un conjunto de términos dis-

tintos para los hábitats, según puede verse en la figura 12-4. En el diagrama se representa asimismo algo de la naturaleza compleja del lecho marino, incluidos los arrecifes centrales, a partir de los que se supone que los continentes se habrían desplazado (sección 1, anterior). Los mismos términos de "modos de vida" definidos en el capítulo relativo a los ecosistemas de agua dulce (véase pág. 331), esto es, plancton, necton y bentos, se utilizan en relación con el mar. Un término complementario, el de *pelágico*, se utiliza de modo muy general para incluir el plancton, el necton y el neuston (este último poco importante, por regla general), o el conjunto de la vida en alta mar.

De modo general, una plataforma continental se extiende hasta cierta distancia de la costa, más allá de la cual el fondo baja abruptamente, a medida que la pendiente continental se nivela un poco (la ascensión continental) antes de bajar a un llano más profundo, pero más nivelado. La zona de agua somera de la plataforma continental es la zona *nerítica* ("cerca de la costa"). La zonación de *marea intermedia* (la zona entre las mareas alta y baja, llamada también la zona litoral) se considerará en una sección siguiente. La región de alta mar más allá de la plataforma continental se designa como la región *oceánica*; la región de la pendiente y la ascensión continental es la zona *batial*, la que, según se aprecia en la figura 12-4, podrá ser "geológicamente activa", con trincheras y desfiladeros sujetos a erosión y avalanchas subterráneas. El área de las "profundidades" oceánicas, o sea la región *abisal* puede situarse en cualquier punto entre 2 000 y 5 000 metros. Las trincheras pueden bajar más allá de 6 000 metros (estas áreas muy profundas se conocen a menudo como la zona *hadal*). Bruun (1957a) ha llamado la región abisal "la mayor unidad ecológica del mundo". Por supuesto, se trata de un ecosistema incompleto, pese a su extensión, porque la fuente primaria de energía queda muy arriba del mismo.

La zonación vertical importante está condicionada por la penetración de la luz, con una zona de compensación (véase pág. 332) que separa una delgada zona *eufótica* superior (o sea la región "productora") de una zona *afótica* vastamente más gruesa. Según se indica en la figura 12-4, la zona *eufótica* desciende más abajo en las aguas claras de la zona *oceánica* —tal vez unos 100 a 200 metros—

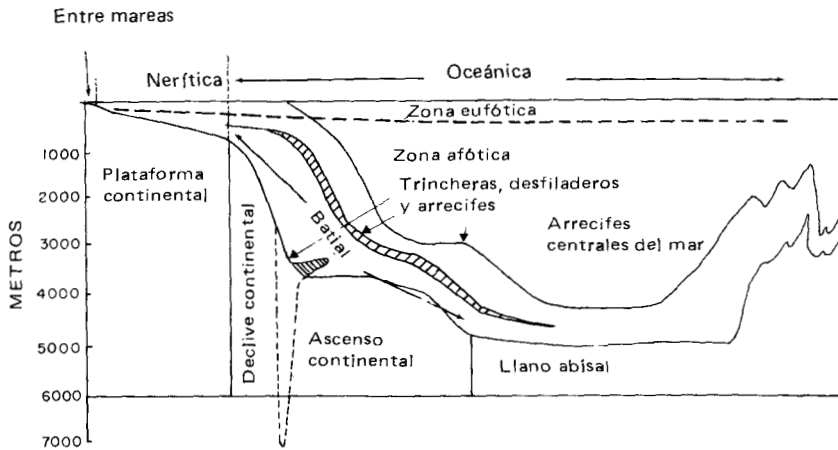


FIG. 12-4. Zonación horizontal y vertical en el mar. Algunas características geológicas del lecho del mar, como las trincheras (que pueden bajar hasta 6 000 metros), los desfiladeros, los arrecifes, el llano abisal y los arrecifes centrales, que se elevan como grandes picos montañosos, se muestran también en un corte transversal a través del Atlántico occidental. (Diagrama basado en Heezen, Tharp y Ewing, 1959.)

de lo que es el caso en las aguas costeras más turbias (pero también más ricas), donde la penetración efectiva de la luz rara vez pasa de los 30 metros (véase fig. 3-3). La porción oceánica de la zona afótica se divide en ocasiones en zonas verticales (fig. 12-6).

Dentro de estas zonas primarias, basadas en gran parte en factores físicos, suelen ser manifiestas, a partir de la distribución de las comunidades, una zonación secundaria bien marcada, tanto horizontal como vertical. Las comunidades en cada una de las zonas primarias, excepto la eufótica, suelen tener dos elementos componentes verticales más bien distintos; esto es, el béntico, o habitantes del fondo (bentos), y el pelágico. Lo mismo que en los grandes lagos, las plantas productoras del mar se presentan en tipos pequeños, esto es, en el fitoplancton microscópico, aunque grandes hierbas marinas (algas multicelulares) son también importantes en algunas áreas costales. Los consumidores primarios son, por consiguiente, en gran parte, el zooplancton. Los animales de tamaño mediano se alimentan bien de plancton (o de detritus provenientes del plancton) o son carnívoros. Hay solamente muy pocos animales grandes estrictamente herbívoros, que correspondan al ganado y a los caballos terrestres.

El mar, en contraste tanto con la tierra como con el agua dulce, contiene un grupo variado e importante de animales sésiles (adheridos), muchos de los cuales tienen aspecto

de plantas (como se indica con nombres corrientes como los de "anémona marina", "trinitaria marina", etc.). La zonación de estos animales en el fondo del mar es a menudo tan llamativa como la zonación de los árboles en una montaña (como se indicará en las secciones subsiguientes) y proporciona para la clasificación de comunidades una base al mismo título que lo hacen las grandes plantas en la tierra. Y para llevar la analogía más adelante, proporcionan abrigo a muchos organismos más pequeños, como lo hacen aquellas. El comensalismo y el mutualismo están muy extendidos y constituyen acciones recíprocas muy importantes entre numerosas especies marinas (véase cap. 7). Los animales marinos adheridos y el bentos en general suelen tener una etapa pelágica como parte de su ciclo vital. Por consiguiente, desde el punto de vista de la comunidad, la vida béntica, más que constituir una comunidad principal en sí misma, forma parte de las comunidades zonales.

#### 4. ESTUDIO CUANTITATIVO DEL PLANCTON

No sólo desempeña el plancton el papel principal en el ecosistema oceánico, sino que se presta, asimismo, al muestreo cuantitativo. Muchos estudios de ecología marina se han centrado alrededor del estudio del plancton, en 1830, J. Vaughan Thompson, y en 1845

Johannes Müller, se sirvieron de lo que ahora se llama una red de plancton (el nombre de "plancton" no se propuso hasta 1887). Müller estaba estudiando el ciclo vital de la estrella de mar, y arrastraba una red de malla fina por el mar en un intento de capturar larvas de aquélla. Le llamó la atención la gran cantidad de vida flotante que se había pasado más o menos por alto hasta allí. Müller contagió su entusiasmo a Haeckel, el cual, juntamente con otros ecólogos contemporáneos, se entusiasmó grandemente con este nuevo mundo de vida que podía obtenerse arrastrando "redes de Müller" en el agua.

Así, pues, Müller y Haeckel, sin proponérselo, se convirtieron en precursores de los ecólogos, y fue Haeckel quien más adelante, en 1869, acuñó él mismo la palabra "ecología".

Las redes de plancton suelen hacerse ahora, de modo general, de seda o nilón de cedazo, cuyas hebras se mantienen firmes retorciéndolas. Estas redes varían de ocho a 80 mallas por centímetro. En los estudios cuantitativos se utiliza una red que se puede cerrar, de modo que pueda efectuarse un muestreo a cualquier profundidad, sin contaminación, mientras la red se baja o se sube. Una red de cierre, equipada con un dispositivo que mide la cantidad de agua filtrada, se designa como muestreador de Clarke-Bumpus (del nombre de dos biólogos marinos). Inclusive la red de seda más fina sólo capta una porción de la biomasa del plancton (*plancton de red*); en efecto, los pequeños organismos del fitoplancton, lo mismo que las bacterias y los protozoos, pasan a través de las mallas más finas (*plancton enano*); la expresión de *nannoplankton* o plancton enano se utiliza también en la ecología de agua dulce, véase pág. 331). El plancton de red y el plancton enano se llaman también (y tal vez de modo más apropiado) *macroplancton* y *microplancton*, respectivamente.

Los estudios relativos al metabolismo y la composición de las poblaciones del plancton en las extensiones de agua han confirmado aquello que desde hacía mucho se venía sospechando (véanse Atkins, 1945; Knight-Jones, 1951; Wood y Davis, 1956), esto es, que *los organismos fotosintéticos más importantes no son los del plancton de red, relativamente grandes, sino los del plancton enano, especialmente unos minúsculos flagelados verdes, de dos a 25 micrones de tamaño. Y aunque*

esto parezca ser particularmente así por lo que se refiere a la zona eufótica oceánica, es posible que el plancton enano domine también el metabolismo de las aguas costeras (Yentsch y Ryther, 1959). Por supuesto, esto constituye otro ejemplo del principio (enunciado primero en el cap. 2) de que el tamaño de los organismos no constituye un buen índice de la importancia en los sistemas que tienen tiempos breves de renovación de biomasa e intensidades rápidas de reciclaje alimenticio. Se han encontrado asimismo en abundancia flagelados minúsculos (esto es, de unas 5  $\mu$  de tamaño, más o menos), muchos de ellos incoloros, aunque algunos conteniendo clorofila, en la zona afótica, a profundidades de mil metros o más. Se supone que estos viven heterotróficamente, al menos la mayor parte del tiempo, sirviéndose de materia orgánica disuelta que se origina en la zona fótica. Es posible que estos flagelados constituyan uno de los eslabones principales de la cadena de alimentos entre la producción primaria, en la zona fótica, y el zooplancton y el bentos de la zona afótica (el otro eslabón podrían constituirlo los agregados que son arrastrados hacia abajo, formados por organismos disueltos, según veremos más adelante). Este pequeño plancton enano es el que podría corresponder a una gran parte de la respiración total del plancton (así como de la fotosíntesis) en la zona oceánica, según lo indican los estudios de Pomeroy y Johannes (1966) quienes encontraron que los organismos flagelados demasiado pequeños para concentrarse en una red de plancton son los que daban razón del 94 al 99 por 100 de la respiración total del plancton de las aguas de la Corriente del Golfo y del Mar de los Sargazos.

De lo que precede se desprende claramente que la red de plancton constituye un buen instrumento para el muestreo de zooplancton, pero no, en cambio, para el fitoplancton. De modo que el plancton concentrado "cuidadosamente" (para evitar romper las frágiles células) con un filtro de membrana (el llamado filtro miliporo) proporciona un muestreo mucho mejor (véase Dobson y Thomas, 1964). La microscopia de fluorescencia es útil para distinguir entre formas portadoras de clorofila y formas incoloras, así como entre células vivas y células muertas en muestras concentradas (véase Wood, 1955). Según se describe en el cap. 3 (págs. 67-68) la medición de la absorción de clorofila y de carbono

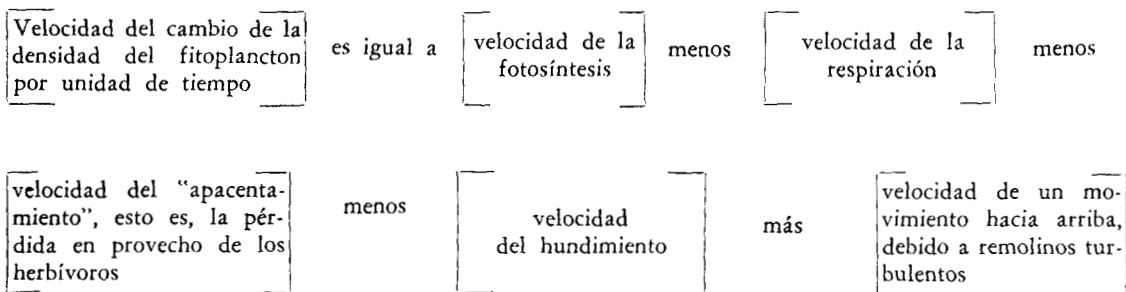
constituyen los métodos principales utilizados para apreciar la producción primaria en la población del plancton.

Entre el equipo más especializado cabe mencionar el dispositivo ingenioso llamado "registro continuo de plancton, de Hardy", que puede arrastrarse detrás de un barco por largos trayectos. El plancton queda preso en una tira de gasa a medida que el agua pasa a través de ella. La gasa se va enrollando continuamente en un tanque de elemento fijador, a medida que el agua que pasa hace girar una hélice detrás del instrumento, proporcionando en esta forma una muestra permanente en sección. Por supuesto, un muestreador de esta clase recoge sobre todo el zooplancton mayor, pero los resultados de este tipo de estudio seccional han sido útiles en cuanto a predecir la ubicación y el rendimiento de las pesquerías comerciales (Hardy, 1958). Algo que los estudios del plancton oceánico han revelado es que su distribución es muy irregular, con las concentraciones de fitoplancton en lugares distintos, en ocasiones, de las de zooplancton. Esta última observación ha conducido a la idea de que la secreción de antibióticos se traduce en "exclusión mutua"

de los componentes animales y vegetales, pero es el caso que esto podría ser en parte un artificio de muestreo, por cuanto cabría esperar que el zooplancton menor (y por consiguiente inadvertido) prosperara en medio de una floración algal. Parece más bien probable que el zooplancton se vea tanto atraído como repelido por metabolitos excretados, puesto que está concentrado con frecuencia alrededor de los bordes de las floraciones.

La obra importante de Gordon Riley y sus colaboradores ha de mencionarse aquí (resumida primero en una monografía de Riley, Strommel y Bumpus, 1949, con trabajos y modelos matemáticos posteriores publicados por Riley, en 1963 y 1967). Estos autores encontraron que la cantidad y la distribución por estaciones, tanto del fitoplancton como del zooplancton, en cualquier región podría predecirse por medio de una fórmula basada en ciertos factores limitativos importantes del medio y en coeficientes fisiológicos calculados a partir de experimentos de laboratorio.

En forma muy simplificada y no matemática, la fórmula que aquéllos concibieron para la apreciación de la producción de fitoplancton es como sigue:



La respiración depende en gran parte de la temperatura, y se encontró que la fotosíntesis dependía en gran parte también de la temperatura, de la luz y de la concentración de fosfatos. Conociendo la densidad de los herbívoros, la "presión de apacentamiento" se calculó a partir de los datos obtenidos en cultivos de laboratorio. Aunque el cómputo es complejo, la pérdida, si la hay, como resultado del hundimiento de células de plantas por debajo de la zona eufótica, puede calcularse a partir de datos oceanográficos físicos. La acción teórica de los seis factores limitativos principales sobre el fitoplancton de un lugar determinado, juntamente con la densidad ob-

servada y calculada, se muestran en la figura 12-5. Por regla general, la densidad observada quedaba dentro del 25 por 100 de la densidad calculada, es decir, notablemente cerca de ésta, si acaso se tiene en cuenta la complejidad de la situación. El modelo de Riley posee un significado más amplio, por cuanto demuestra que cabe desarrollar modelos útiles y predictores de situaciones ecológicas complejas sobre la base de la selección juiciosa de solamente unos pocos de los múltiples factores que intervienen. Esto constituye el punto de partida del campo de la "ecología de sistemas", en rápida expansión, según se vio en el capítulo 10.

## 5. COMUNIDADES DEL MEDIO MARINO

Algunos de los grupos de organismos más importantes y mejor conocidos que forman las comunidades del mar se exponen en la figura 12-6. Según se ha venido indicando en la sección anterior, dicha representación no hace justicia a los pequeños organismos, que son tan importantes en la función de la comunidad. En las descripciones siguientes consideraremos primero las comunidades en la zona de entre-mareas y nerítica, y luego una breve consideración de algunas de las características contrastantes de la zona oceánica.

### Composición de las comunidades de la región de la plataforma continental

**Productores.** Las *diatomeas* y los *dinoflagelados* del fitoplancton son los elementos dominantes del nivel trófico productor casi por doquier en la región de la plataforma continental; pero es posible, según ya se indicó, que los *microflagelados* sean igualmente importantes. Son éstos un grupo mixto de taxonomía insegura, que anteriormente se ponían juntos bajo la etiqueta de "fitomastiginos", esto es, "flagelados vegetales". Pueden verse ejemplos de los tres grupos dominantes en la figura 12-7. Las diatomeas suelen predominar en aguas norteanas, en tanto que los dinoflagelados son a menudo predominantes en aguas subtropicales y tropicales. En cuanto grupo, estos últimos figuran entre los organismos más versátiles, por cuanto la mayoría de ellos no sólo funcionan como autótrofos, sino que algunas de sus especies son asimismo saprótrofos o fagótrofos facultativos (!). Algunas especies son famosas por las "mareas rojas" matadoras de peces. Según se expuso en la página 396, los dinoflagelados siguen a menudo a las diatomeas, en las aguas templadas (tanto de lagos como de los mares), en el orden de las estaciones.

Cerca de la costa son asimismo localmente importantes unas algas multicelulares fijadas al suelo ("hierba marina"), sobre fondo de piedra u otro cualquiera duro, las más de las veces, en aguas poco profundas. Están fijadas por unos órganos prensiles, no por raíces, y forman a menudo "bosques" o "lechos de algas" exactamente debajo del nivel de la marea baja. Además de las *algas verdes* (*Chlorophyta*), prominentes asimismo en agua dulce, estas especies fijadas al suelo pertenecen

a las *Phaeophyta* o *algas pardas*, más o menos exclusivamente marinas, y a las *Rhodophyta*, o *algas rojas*. Estos tres grupos muestran una distribución según el orden mencionado, en grandes líneas (con las algas rojas más al fondo). Los colores pardo y rojo se deben a pigmentos que disimulan la clorofila verde y, según se describió en el capítulo 5 (página 131), estos pigmentos ayudan en la absorción de la luz amarillo-verdosa, que penetra hasta las profundidades mayores. Algunas de las algas fijadas al suelo revisten importancia económica como fuentes de agar y de otros productos. En las costas rocosas del norte, la cosecha de "algas" constituye una industria regular, y en Japón algunas de sus especies se cultivan para alimento.

El fitoplancton nerítico atraviesa un ciclo estacional de densidad, al menos en las re-

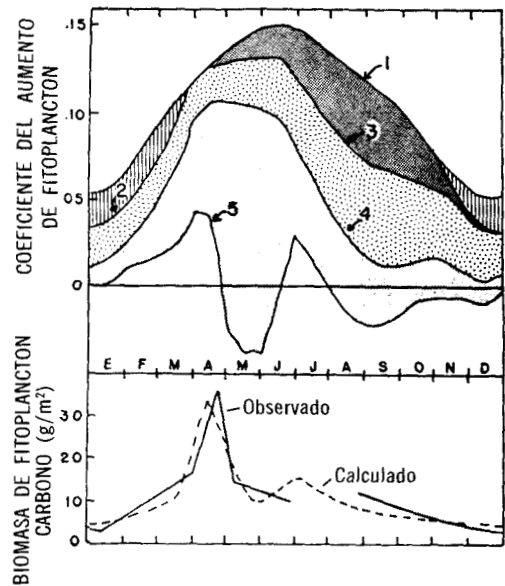


FIG. 12-5. Acción teórica de seis factores limitativos sobre el fitoplancton (figura superior) y densidad observada y calculada durante un ciclo anual en las aguas de Georges Bank junto a las costas de Nueva Inglaterra (figura inferior). Los factores limitativos son: 1) luz y temperatura; 2) turbulencia (que lleva las células más abajo de la zona fótica); 3) falta de fosfato; 4) respiración del fitoplancton, y 5) apacientamiento del zooplancton. Únicamente durante la primavera y a fines del verano son las condiciones favorables para un crecimiento rápido de la población. (Según Riley, 1952a.)

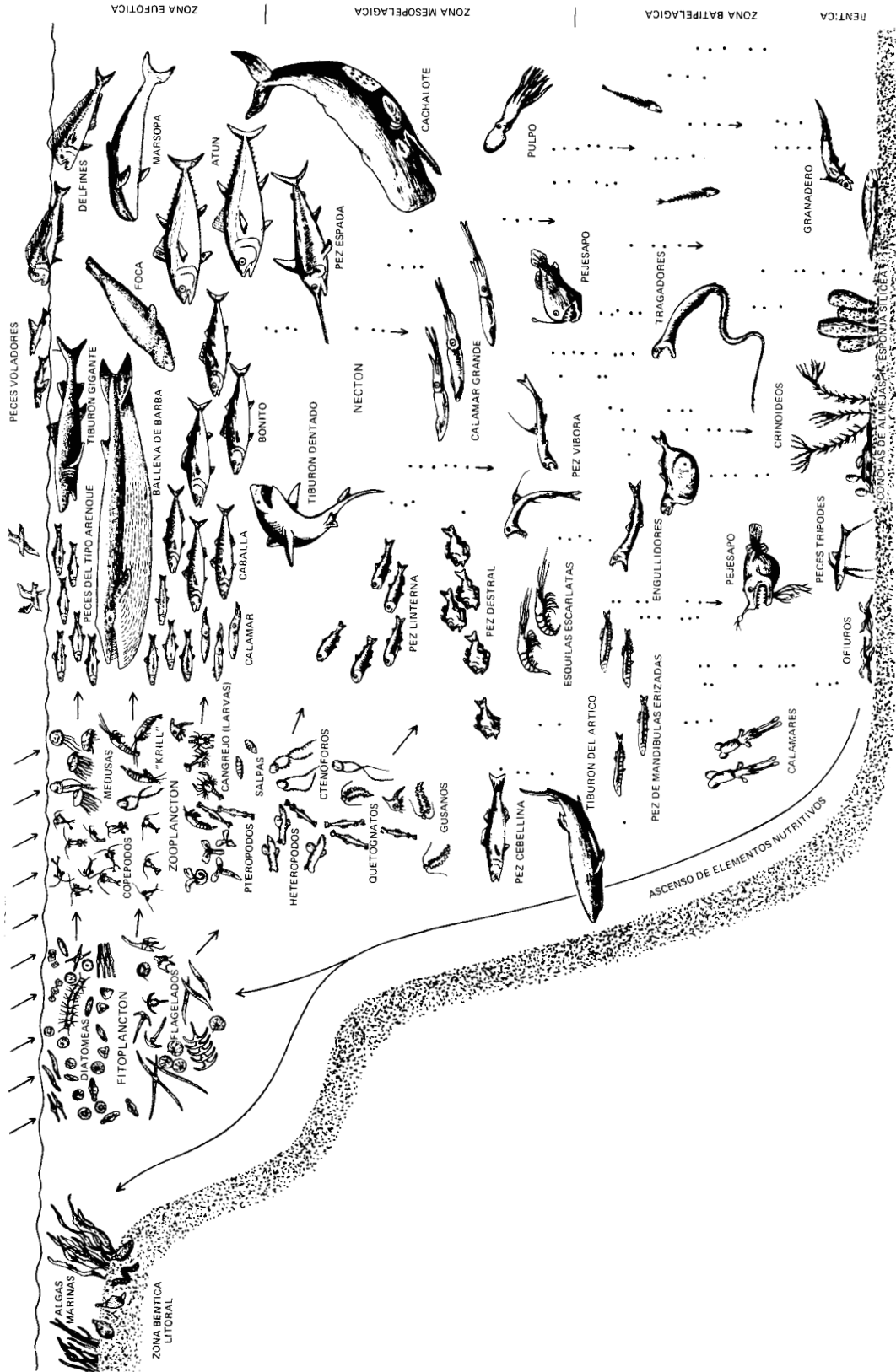


Fig. 12-6. Muestra de la biota marina (los organismos no están a escala). dispuesta para mostrar la cadena principal de los alimentos y las relaciones de profundidad que unen una cuenca oceánica entera en un vasto ecosistema. Este diagrama no hace justicia al microplankton y al bentos de la "infauna", cuya importancia se destaca en el texto. Los puntos y las flechas apuntando hacia abajo representan la "lluvia de detritus orgánico", la cual, según se destaca en el texto, no es más que una de las formas en que la energía alimenticia es transportada de la zona eufótica a las zonas profundas. (De *The Nature of Oceanic Life*, de John D. Issacs, Copyright © 1969 de Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados.)

giones templadas, parecido al de los lagos eutróficos (compárese la fig. 12-5 con la figura 11-8). La producción primaria se examinó y se cuantificó ya en el capítulo 3.

*Consumidores: Zooplancton.* Se exponen ejemplos del variado plancton animal en la figura 12-6. Los organismos que permanecen durante su ciclo vital entero en el plancton se designan como *holoplancton*, o plancton permanente. Los copépodos (véase Marshall y Orr, 1955, con un estudio a fondo del importante género *Calanus*) y unos crustáceos mayores llamados "krill" o eufáusidos son importantes como eslabón entre el plancton y el necton. Los protozoos planctónicos (que no se muestran en la fig. 12-6) incluyen los foraminíferos, los radiolarios y los ciliados tintínicos. Las conchas de los dos primeros grupos constituyen una parte importante del registro geológico en la sedimentación marina. Otros elementos permanentes del zooplancton que aparecen en la figura 12-6 comprenden los moluscos "de pie alado" (pterópodos y heterópodos), medusas y ctenóforos diminutos, tunicados pelágicos, gusanos poliquetos que flotan libremente y los rapaces gusanos de flecha o quetógnatos. Una porción considerable del plancton cercano a la orilla es *meroplancton*, o plancton temporal, en fuerte contraste con el agua dulce (véase cap. 11, pág. 336). La mayor parte del bentos y una gran parte del necton (los peces, por ejemplo) son formas minúsculas, en la etapa larval, que se unen al conjunto de plancton por periodos variables antes de asentarse en el fondo o de convertirse en organismos de nado libre. Muchas de las formas de plancton natural poseen nombres especiales, tal como se indica en la figura 12-8, que reproduce cierto número de ejemplos de este componente único de las aguas marinas costeras. Como cabría esperar, el meroplancton varía según las estaciones, de acuerdo con los hábitos de desove de la especie, pero se da un traslape suficiente, con todo, para asegurar una cantidad de meroplancton en todas las estaciones.

Un aspecto muy interesante de la ecología de las larvas pelágicas es su capacidad para encontrar la clase de fondo apropiada a la supervivencia de los adultos. Wilson (1952, 1958) demostró, por medio de experimentos, que las larvas de determinados poliquetos bénticos no se asientan al azar, sino que reaccionan a ciertas condiciones químicas particulares a las que están adaptados. Cuando están

a punto de metamorfosearse en adultos sedentarios, las larvas "examinan críticamente" el fondo. Si el carácter químico es "atractivo", se asientan, mientras que, en caso contrario, proseguirán su vida planctónica por varias semanas más. Dos fuentes posibles de los "mensajeros químicos" que dirigen a las larvas hacia la clase apropiada de fondo son los metabolitos liberados por microorganismos o por los adultos. Se trata en esto de un problema de ecología "bioquímica" de solución pendiente todavía.

*Consumidores: bentos.* Tal como se indicó en la sección 3, el bentos marino se caracteriza por un gran número de animales sésiles o relativamente inactivos que exhiben una zonación pronunciada en la región de las aguas costeras. Los organismos del fondo suelen ser muy distintos en cada una de las tres zonas primarias, esto es, de pleamar, intermedia y de bajamar, se muestran en diagrama en la figura 12-9. En uno de los extremos, en la línea de marea alta o arriba de ella, los organismos han de estar en condiciones de resistir la desecación y los cambios de la temperatura del aire, puesto que sólo están cubiertos brevemente por el agua o la espuma del mar. En la región de bajamar, en cambio, los organismos están cubiertos permanentemente. El flujo y reflujo constante de las olas entre las líneas de marea producen un gradiente ambiental con respecto a la exposición al aire y al agua. Es importante observar que puede haber una zonación vertical definida del bentos. Se utilizan de modo generalizado dos términos para expresar los dos componentes verticales más obvios, a saber: *epifauna* se refiere a los organismos que viven en la superficie, ya sea adheridos al suelo o moviéndose libremente por la superficie, en tanto que *infauna* se refiere a los organismos que hurgan en el substrato o construyen tubos o madrigueras. La epifauna alcanza su máximo desarrollo en la zona intermedia entre mareas, pero se extiende por todo el fondo del océano. La infauna, en cambio, está más cabalmente desarrollada en la zona de bajamar y abajo de ella.

En una región determinada, la serie de las subcomunidades bénticas en las que se verá que se reemplazan una a otra desde la orilla al borde de la plataforma nerítica dependen en gran parte del tipo del fondo, según sea de arena, de piedra o de cieno. En la figura 12-9 se compara una sección transversal

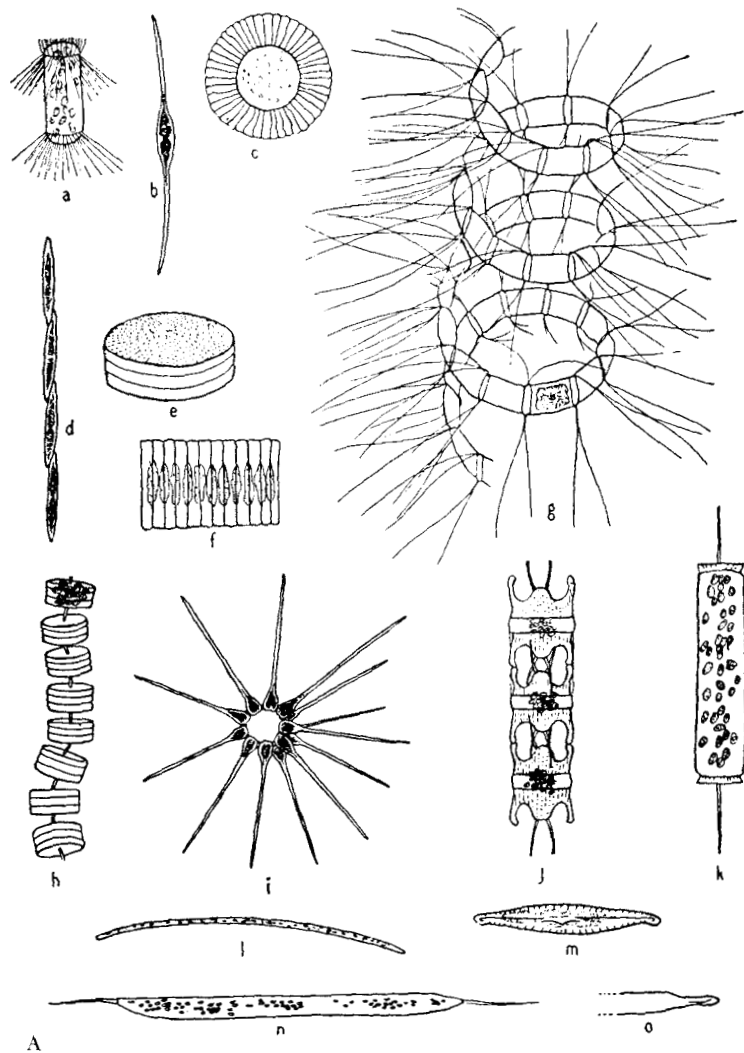


FIG. 12-7. Productores de fitoplancton del mar: DIATOMEAS. Los géneros representados son: a, *Corethron*; b, *Nitzschia closterium*; c, *Planktoniella*; d, *Nitzschia seriata*; e, *Coscinodiscus*; f, *Fragilaria*; g, *Chaetoceros*; h, *Thalassiosira*; i, *Asterionella*; j, *Biddulphia*; k, *Ditylum*; l, *Thalassiothrix*; m, *Navicula*; n, o, *Rhizosolenia semispina*, formas de verano e invierno. Obsérvese que algunos de los géneros de las diatomeas de agua dulce reproducidas en la figura 11-5 ocurren también en el mar.

de una playa típica con la de un substrato rocoso (los rompeolas y los muelles hechos por el hombre son similares a la piedra natural) en la región de Beaufort, N. C. Se indican los dominantes más conspicuos, muy pocos de los cuales son comunes a ambas series. Mezclados con los animales y las algas mayores hay grandes cantidades de algas unicelulares y filamentosas, bacterias y pequeños invertebrados. Una playa de arena podría parecer a primera vista constituir un hábitat estricto, pero está mejor poblada, con todo, de lo que parecía. En efecto, la mayoría de

los animales grandes son zapadores especializados, y las diatomeas, los anfípodos y la otra infauna que viven entre los granos de arena pasarían inadvertidos. La fauna y la flora intersticiales o "psammon", que se mencionaron en el capítulo relativo a la ecología del agua dulce (pág. 339), están mejor desarrolladas todavía en las costas marinas que en las márgenes de los lagos o los ríos. Una de las notables diatomeas móviles de la arena posee una reacción excepcional de fotosíntesis de la luz, que se examinó en el capítulo 5 (véase fig. 5-7, págs. 131-132).



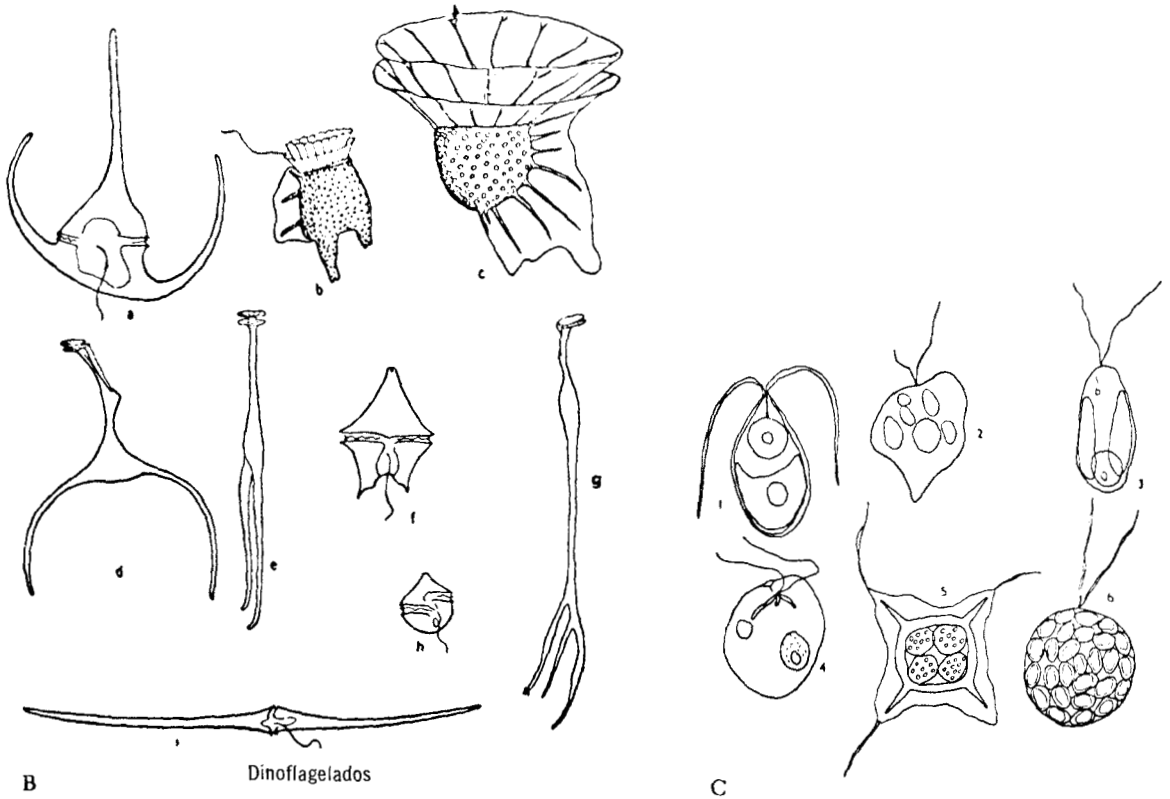


FIG. 12-7. B. Dinoflagelados: Los géneros representados son: a. *Ceratium*; b. *Dinophysis*; c. *Ornithocercus*; d. e. *Triposolenia*, vistas de frente y de lado; f. *Peridinium*; g. *Amphisolenia*; h. *Goniaux*; i. *Ceratium*. C. Microflagelados. Los géneros reproducidos son: 1. *Dunaliella* (fitomonada); 2. *Chloramoeba* (xantomonada); 3. *Isochrysis* (crisomonada); 4. *Protocrysis* (criptomonada); 5. *Dictyocha* (silicoflagelado); 6. *Pontosphaera* (cocolitoforo). (A y B. de Sverdrup, Johnson y Fleming, "The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology", 1946, publicado por Prentice-Hall, Inc. C. de Wood, "Marine Microbial Ecology", 1965, Chapman y Hall, Londres.)

Algunos de los zapadores altamente especializados de la arena se muestran en la figura 12-10. El cangrejo-topo *Emerita*, uno de los más notables, es capaz de "sumirse" en la arena, hacia atrás, en unos pocos segundos. Estos cangrejos se alimentan extendiendo sus antenas plumosas arriba de la arena y recogiendo plancton del agua corriente cuando llega la marea. Otros animales, como por ejemplo, los gusanos, se alimentan ingiriendo arena y detritus que penetran en sus madrigueras y extrayendo el material alimenticio que contienen, una vez que se encuentra ya en sus intestinos.

La selección de hábitat de los moluscos en un gradiente de barro y arena se muestra en la figura 12-11. Los animales de la infau-na responden a menudo vigorosamente al tamaño del grano o "textura" del fondo. La

averiguación de la proporción de arena, cieno y arcilla posee un valor considerable de predicción en cuanto a las clases de organismos que puedan esperarse. El método de alimentación por el bentos experimenta un cambio interesante a lo largo de un gradiente de arena y barro; la alimentación de filtrado predomina en el substrato arenoso y sobre el mismo, en tanto que la alimentación de depósito es más corriente en substratos cenagosos o de lodo.

Aunque los diagramas de la figura 12-9 representan una localidad específica, la misma disposición general puede encontrarse en todas las costas, sólo que las especies serán distintas. Por ejemplo, las costas rocosas exhiben generalmente tres zonas distintas, a saber: 1) una zona de litorina (área de pleamar), una zona de broma o mejillón, y una zona

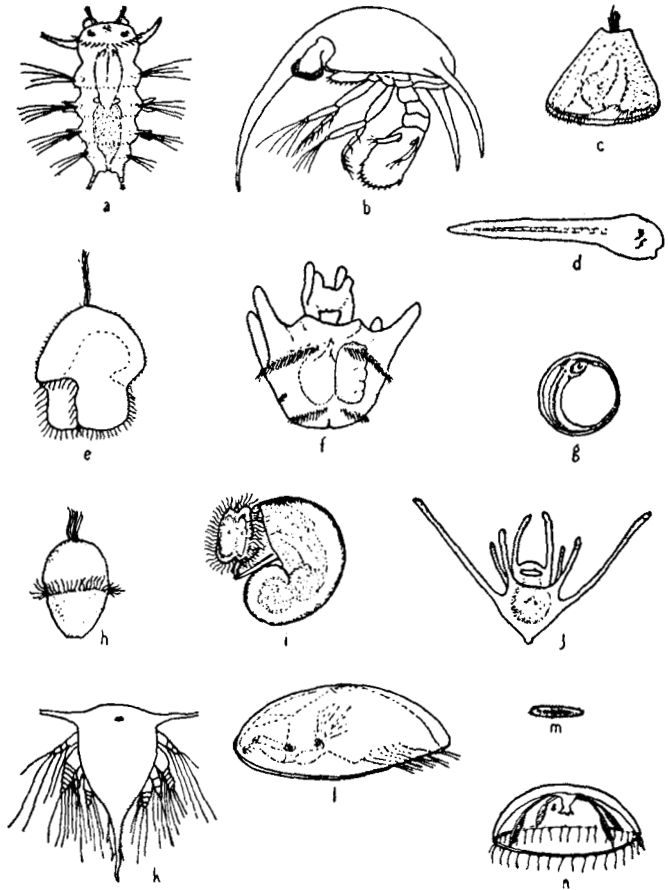


FIG. 12-8. Larvas que forman el plancton temporal (meroplancton) del mar. *a*, Larva quectata del anélido *Platynereis*; *b*, zoea del cangrejo de arena *Emerita*; *c*, larva cifonauta de un briozoarío; *d*, larva de renacuajo de un tunicado sésil; *e*, larva pilidio de un gusano nemertino; *f*, larva pluteo avanzada de un erizo de mar; *g*, huevo de pez con embrión; *h*, larva trocófora de un gusano escamoso; *i*, larva veliger de un caracol; *j*, larva pluteo de una estrella de mar quebradiza; *k*, larva nauplio de una lapa; *l*, larva cipris de una lapa; *m*, larva plánula de un celenterado; *n*, etapa de medusa de un hidroide sésil. (Sverdrup, Johnson y Fleming, "The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology", 1946, publicado por Prentice-Hall, Inc.)

Cuadro 12-1

CONTENIDO DE CLOROFILA DE LA COMUNIDAD, DE LAS TRES ZONAS PRINCIPALES DE LA REGIÓN ROCOSA ENTRE MAREAS DE WOODS HOLE, MASS.\*

Zona	Biomasa	Dominantes		Clorofila (g/m <sup>2</sup> )
		Plantas	Animales	
De pleamar o de litorina	Muy pequeña	<i>Calothrix</i> †	Litorina ( <i>Littorina</i> )	0.50
Zona de la bro-ma	Media	<i>Gomontia</i> , ‡ <i>Rivularia</i> † y <i>Fucus</i> §	Bromas ( <i>Balanus</i> y <i>Chthamalus</i> )	0.87
Zona de las al-gas	Grande	<i>Chondria</i> y otras especies de algas pardas y rojas	Numerosas especies de moluscos y crustáceos	1.07

\* Aunque las diferencias en contenido de clorofila entre las zonas son estadísticamente significativas, la sola variación doble en las medias está en contraste llamativo con la diferencia múltiple en la biomasa y la composición totalmente distinta de las especies. (Datos de Gifford y E. P. Odum, 1961.)

† Algas verdeazules.

‡ Un alga verde.

§ Un alga parda.

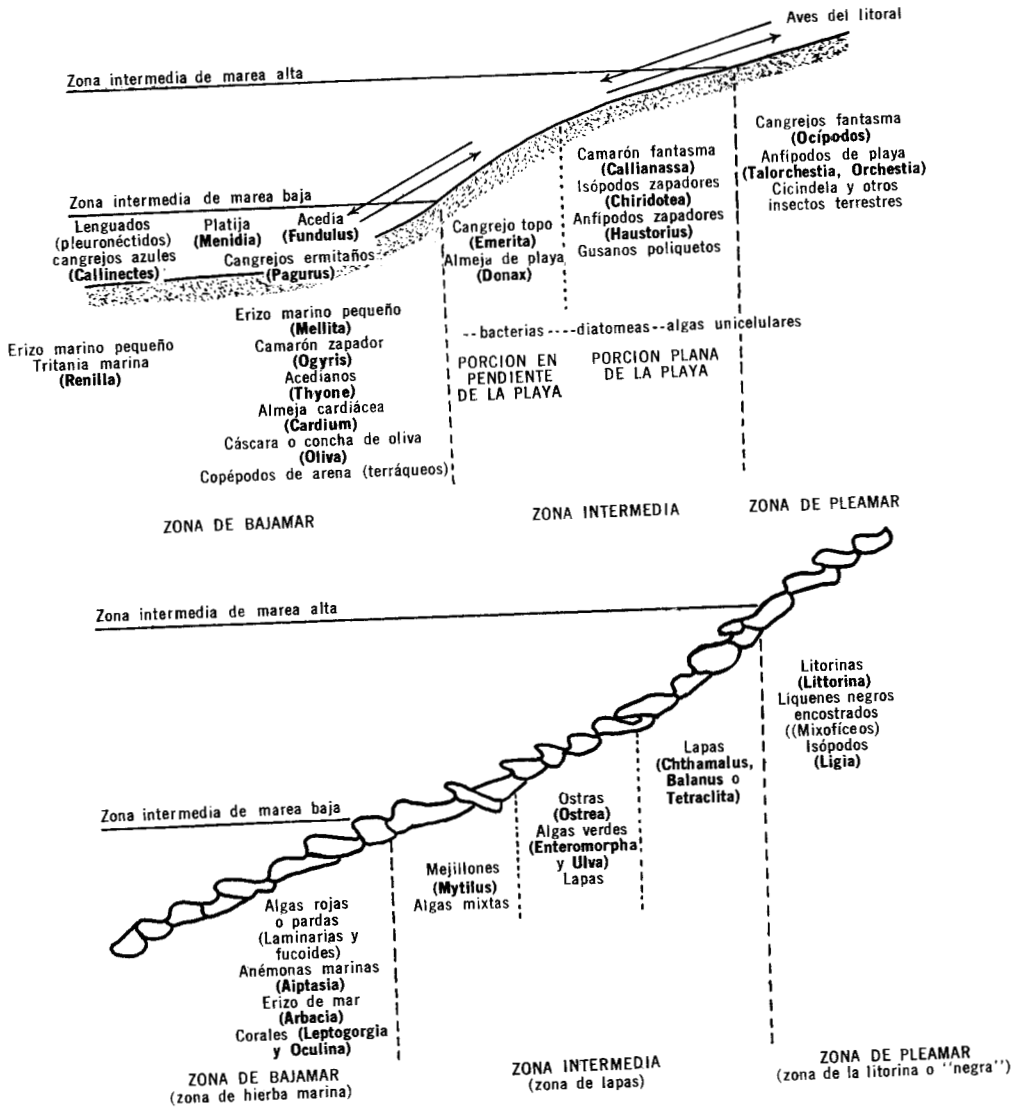


FIG. 12-9. Secciones transversales de una playa arenosa (arriba) y de una costa rocosa (abajo) en Beaufort, N. C., con las zonas y sus dominantes característicos. (El diagrama superior se basa en datos de Pearse, Humm y Wharton, 1942; el de abajo se basa en datos de Stephenson y Stephenson, 1952.)

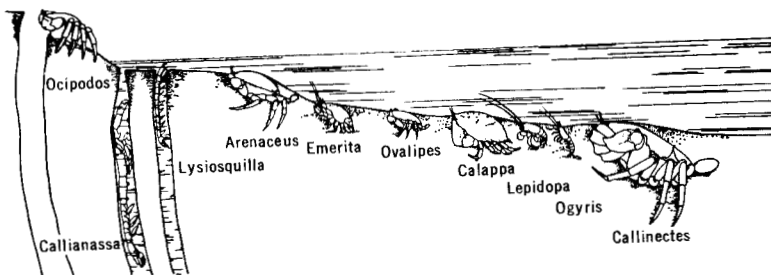


FIG. 12-10. Crustáceos zapadores en posiciones de reposo, en la arena de la región nerítica.

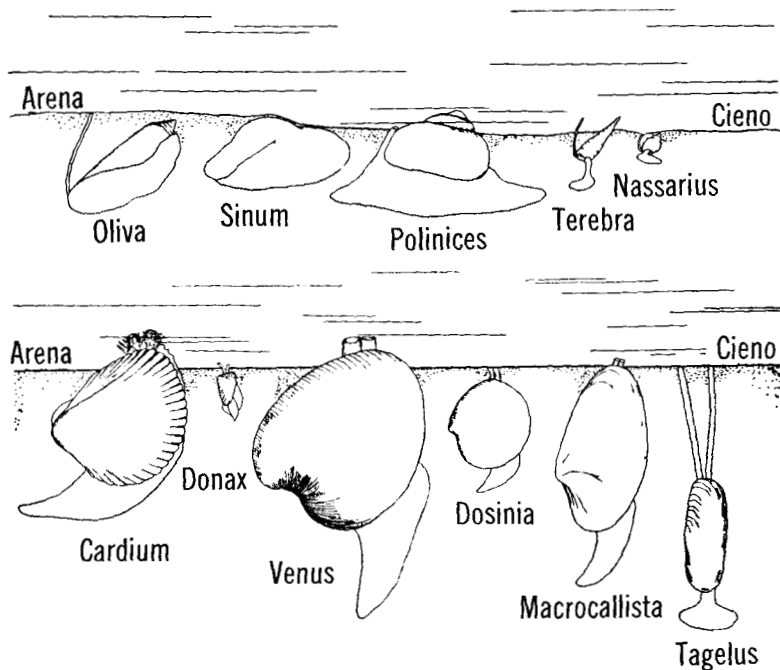


FIG. 12-11. Gastrópodos zapadores (arriba) y almejas (abajo), característicos de los llanos arenosos (izquierda) y lodosos (derecha) de la región nerítica. (Según Pearse, Humm y Wharton, 1942.)

de algas (área de bajamar). Véanse descripciones y fotos de estas zonas, en diversas partes del mundo, en Stephenson y Stephenson (1949, 1952). No debemos dejarnos inducir en el error, por sus nombres, de creer que estas zonas son agregaciones separadas de animales y plantas; en realidad, en efecto, hay grandes cantidades de algas (especies pequeñas o inconspicuas) en las zonas de la litorina y la broma, y muchos animales en la zona de las algas. Una especie de "homeostasia funcional", en presencia de un pronunciado cambio estructural en el gradiente entre mareas, es indicada por el hecho de que la cantidad de clorofila total por metro cuadrado no es muy distinta en las tres zonas, como puede verse en el cuadro 12-1. La región entre mareas proporciona un buen lugar para un estudio de clase sobre las relaciones entre la estructura y las funciones de la comunidad, puesto que de los organismos el censo es fácil de establecer (ya que la mayoría de ellos son sésiles) y las muestras de la comunidad entera pueden ponerse en botellas transparente y opaca y ser llevadas al laboratorio para mediciones de metabolismo. La zona intermedia rocosa es un buen lugar para el estudio experimental de la acción recíproca de los factores físicos con la competición y la depredación

en la configuración de la estructura de la comunidad, según se expuso en el capítulo 7 (véase fig. 7-36, pág. 250).

En las aguas más profundas de la zona nerítica, las poblaciones no suelen estar dispuestas en círculos concéntricos, sino que más bien se encuentran en forma de "centón" o de mosaico. Uno de los estudios clásicos es el de C. G. J. Petersen (1914-1918), quien investigó a fondo el bentos de las aguas neríticas de los importantes fondos de pesca entre Dinamarca y Noruega. Encontró que había ocho "asociaciones" primarias en esta vasta zona, cada una de ellas con una o varias especies dominantes. Los estudios sobre la agregación béntica fueron proseguidos a escala universal por Thorson (1955), quien encontró lo que designó como "comunidades de fondo de nivel paralelo", que habitan el mismo tipo de fondo, a profundidades similares, en áreas geográficas vastamente dispersas. Además, estas comunidades paralelas se ven a menudo dominadas por especies del mismo género. Por ejemplo, las poblaciones bénticas de agua poco profunda, con un fondo mixto de arena y lodo, produjeron a menudo almejas del género *Macoma*, independientemente de si estaban situadas en el Báltico o en la costa oriental de Norteamérica. Y en forma análo-

ga, los fondos de arena de aguas someras podrían estar dominados por almejas del género *Venus* y, más abajo, los fondos lodosos por ofiuos del género *Amphiura*. Esta clase de equivalencia ecológica se examinó en términos generales en el capítulo 6.

La gran densidad de depredadores constituye un rasgo aparentemente incongruente de muchas comunidades del fondo del mar. Sin embargo, Thorson encontró que muchos depredadores, tales como las estrellas de mar quebradizas, no se alimentan por mucho tiempo durante la reproducción, lo que permite a las larvas pelágicas de las almejas y otros elementos de presa establecerse y desarrollarse hasta un tamaño que los hace ya menos vulnerables a la depredación. Aquí tenemos también, una vez más, un ejemplo en el que los solos datos del plantel permanente podrían conducir en error en cuanto a lo que "ocurre" en la comunidad.

El desarrollo de las cámaras subacuáticas ha ampliado nuestros conocimientos de las comunidades del fondo marino, no sólo en la plataforma continental, sino también en las aguas más profundas. En la figura 12-12 se muestran tres fotos tomadas a profundidades crecientes. Fotos semejantes han revelado animales no captados todavía, y proporcionan además un medio para evaluar la densidad de la epifauna mayor en su hábitat imper turbado. Sin embargo, ni siquiera las fotos más nítidas son capaces de mostrar la infauna, la que, en los blandos sedimentos que recubren la mayor parte de los fondos del mar, bien pudiera ser el más importante de los dos componentes bénticos.

Tal como fue el caso del plancton, los componentes más pequeños del bentos marino se han ido conociendo y su importancia se ha ido apreciando mejor como resultado de los estudios de los años sesenta. Sanders (1960, 1968), por ejemplo, encontró que el empleo de dispositivos mejorados de dragado y de tamices más finos para la selección reveló una diversidad de pequeños poliquetos, crustáceos, bivalvos y otros invertebrados de la infauna hasta allí inadvertidos. La densidad del bentos en los sedimentos blandos bajaba a medida que bajaba la profundidad (6 000 individuos por m<sup>2</sup> en la plataforma continental, frente a de 25 a 100 por m<sup>2</sup> en el llano abisal), como cabría esperar a causa de la disminución de la productividad con la profundidad; en cambio, la diversidad de las especies resultó ser

mayor en el hábitat abisal que el de la plataforma (Sanders y Hessler, 1969). Este importante hallazgo presta apoyo a la teoría de que la diversidad está relacionada con la estabilidad y no depende de la productividad. Estos resultados se exponen en forma de gráfica en la figura 6-6, A.

*Consumidores: necton y neuston* (véase la explicación de estos términos en la página 332). Además de la vasta legión de peces, los crustáceos mayores, tortugas, mamíferos (ballenas, focas, etc.) y aves marinas son nadadores activos y habitantes de la superficie. Los individuos de este grupo suelen extenderse, aunque no necesariamente, por un área considerable, como es característico de los consumidores secundarios y terciarios en general.

No obstante, el necton (e incluso las aves) se ven limitados por las mismas "barreras invisibles" de la temperatura, la salinidad y los elementos nutricios, así como por el tipo del fondo, lo mismo que los organismos dotados de menos capacidad de movimiento. Por otra parte y por extraño que parezca, aunque la extensión individual del necton pueda ser grande, la extensión geográfica de una especie podrá ser menor, con todo, que la de muchos invertebrados.

Como se indica en la figura 12-9, la platija, la acedía y el lenguado son característicos de las aguas de la línea de marea baja en la costa del Atlántico medio. Estas y otras especies del mismo hábitat se mueven hacia adelante y hacia atrás con las mareas y se nutren del bentos de la zona intermedia cuando está cubierta de agua. En forma análoga, las aves de la costa avanzan y retroceden en la zona intermedia, cazando alimento, cuando está descubierta. Lo notable es que algo quede después de estos ataques alternados por mar y tierra. Los lenguados y las rayas son los más especializados de los peces del fondo; sus cuerpos y color se confunden con la arena y el lodo. Algunas especies de los primeros son notables por su capacidad de cambiar de color e "imitar" el color del fondo.

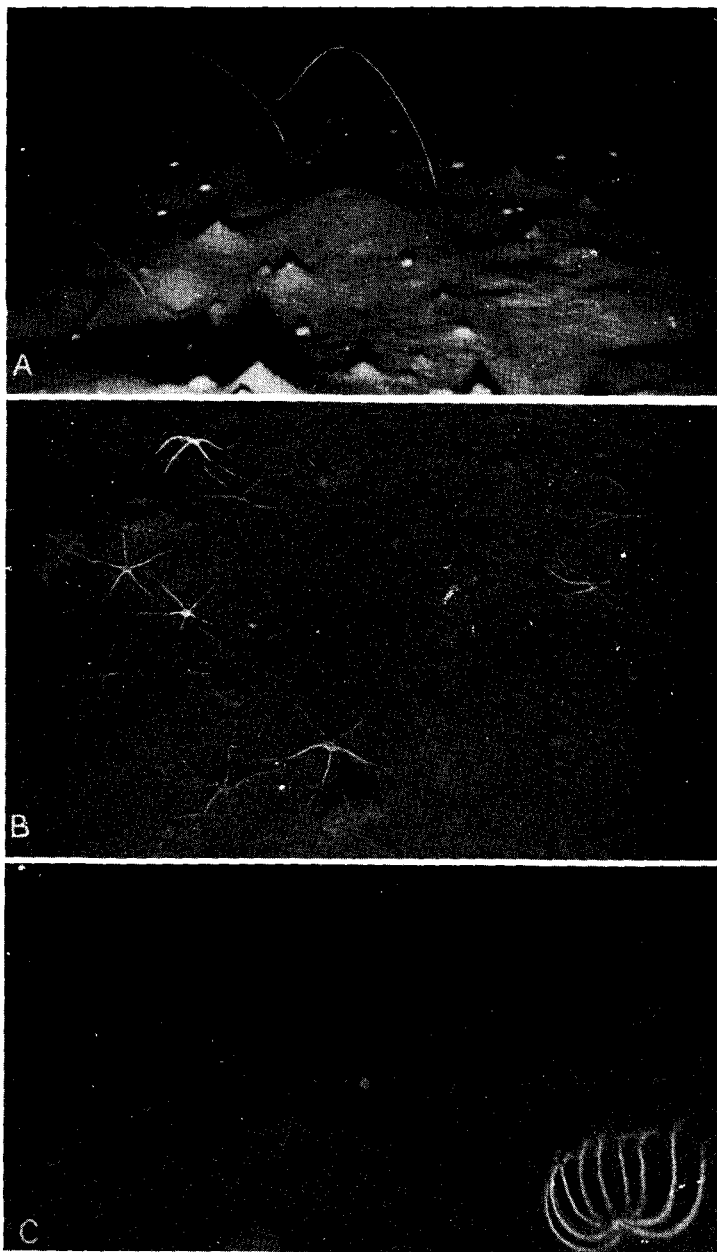
Además de los peces comedores de depósito, se encuentran también comedores de plancton en las comunidades neríticas. Los miembros de la familia del arenque (*Clupeidae*), incluidos el arenque, el sáballo, la sardina y la anchoa, etc., son especialmente importantes. El plancton es colado del agua por medio de una "red" natural, formada por los rastrillos

de las branquias. Toda vez que inclusive los aparatos de filtro más finos, lo mismo que la red más fina de seda, no logran capturar la mayoría del fitoplancton, los peces adultos viven en gran parte del zooplancton, siendo así consumidores secundarios. Diversos estudios han revelado que cuando los peces pasan por un trecho de agua no recogen la misma muestra que la red arrastrada por el mismo lugar; por lo visto, pues, los peces

son capaces de desechar selectivamente algunas formas y de buscar activamente otras. Las especies de los animales comedores de plancton pueden evitar, en esta forma, la competición, no sólo si las "mallas" de los filtros son distintas, sino también si la selección activa de artículos es diferente.

Aunque algunos de los peces del fondo depositan sus huevos en éste y los guardan como lo hacen muchos peces de agua dulce,

FIG. 12-12. Fotografías (por medio de cámaras especiales subacuáticas llamadas bentógrafos) del fondo del océano a tres profundidades diferentes, frente a la costa sur de California (San Diego Trough). A, A 100 metros. Obsérvense los abundantes erizos de mar (probablemente *Lytechinus*), que se ven como cuerpos globulosos, de color claro, y los largos flagelos marinos curvados (probablemente *Acanthoptilum*). Los gusanos zapadores han levantado montones cónicos de sedimentos frente a la boca de sus madrigueras. (Emery, 1952.) B, A 1200 metros. Fotografía vertical de unos 12 metros cuadrados del fondo, compuesto en este lugar de cieno verde de alto contenido orgánico. Obsérvense los numerosos ofiuos (Ophiuroidea), así como varios pepinos de mar grandes (Holothuroidea). Estos últimos no han sido identificados en cuanto a su especie, toda vez que nunca han sido sacados del fondo y sólo han sido vistos en fotografías del bentos (Official Navy Photo, cortesía de U. S. Navy Electronics Lab., San Diego). C, A 1450 metros. Obsérvense a la derecha los 10 brazos de un probable crinoide o comatúlido (pariente de la estrella de mar, fijado al fondo por un elemento en forma de tallo). Pequeños gusanos tubulares y ofiuos cubren la superficie, y dos pepinos de mar se ven en el primer plano a la izquierda. La actividad continua de los animales zapadores mantienen el fondo del mar "abultado". El borde inferior de la foto representa una distancia de unos dos metros. (Emery, 1952.)



la mayoría de los peces marinos, con todo incluidos los más pelágicos, ponen grandes cantidades de huevos que flotan (ayudados por gotitas de aceite y otros elementos de flotación) y no reciben atención alguna por parte de los padres. Otras dos características de los peces pelágicos son importantes, a saber: 1) su tendencia a agregarse a formar "bancos", lo que constituye indudablemente una ventaja apreciable en el agua abierta carente de refugios, y 2) su tendencia a efectuar migraciones estacionales fijas. Esto último puede ser debido en parte al hecho de que los huevos, y más adelante las larvas, van irremediablemente a la deriva en las corrientes, hasta que los peces se hacen lo bastante grandes para efectuar el viaje de retorno a los lugares de cría.

Las pesquerías comerciales más grandes del mundo están situadas casi todas ellas en regiones neríticas o, cuando menos no lejos de la plataforma continental.\* Toda vez que, según ya se indicó, la productividad primaria más elevada tiene lugar en las aguas del norte y en regiones de corriente ascensional de agua fría, no debe sorprender que las pesquerías comerciales más importantes se encuentren en tales regiones.

Aunque un gran número de peces reviste importancia comercial, son relativamente pocas, con todo, las especies que forman el grueso del botín comercial del mundo. En la costa del Atlántico, por ejemplo, los peces comerciales del norte son principalmente el arenque, el bacalao, la merluza y el hipogloso, en tanto que más al sur se buscan el mágil, la lobina marina, el *weakfish* americano, el tambor y la caballa española. La estadística de 1967 de la FAO (véase Holt, 1969) enumera seis especies como constitutivas de la mitad de la captura total mundial de pescado marino, como sigue (siguiendo el orden del peso obtenido): anchoveta peruana, arenque del Atlántico, bacalao del Atlántico, caballa, abadejo ojizarco y sardina sudafricana. Otros grupos importantes son los peces parecidos al lenguado (incluidos el sol, la platija y el hipogloso), los salmones y el atún (incluido el bonito). Los grupos de abadejo, bacalao

y lenguado son tipos del fondo y se pescan con red rastrera, en tanto que los peces de los otros grupos se capturan en las aguas superiores con redes o jábegas de diversos tipos. Obsérvese que la mayoría de éstos son comedores de plancton (cadena de alimentos relativamente corta). Las mayores áreas de pesca del mundo, sus rendimientos y sus perspectivas futuras se examinan en el capítulo 15 (véanse también los cuadros 3-10, B, y 3-11).

Además de los peces rapaces, como los tiburones, son también consumidores terciarios importantes del mar las aves marinas. Las aves marinas (también las focas y las torgugas de mar), por supuesto, constituyen un eslabón entre la tierra y el mar, toda vez que han de alimentarse en la tierra, pero que su alimento proviene del mar. Por consiguiente, estos animales, respiradores del aire, forman parte de la cadena de alimentación del mar al mismo título que los peces y los invertebrados, de los que ellos se alimentan. La función de las aves, en cuanto a "completar" los ciclos del nitrógeno y del fósforo ya se mencionó en el capítulo 4 (fig. 4-2). Al igual que ocurre con los organismos marinos, las aves están concentradas cerca de la costa y, especialmente, en las regiones productivas. Las aves costeras frecuentan las zonas de pleamar e intermedia; los cormoranes, los ánades marinos y los pelicanes, las áreas de bajamar, y los petreles y los cortaaguas, la zona nerítica más baja, más afuera en el mar. Las aves muestran inclusive una distribución vertical de áreas de alimentación en el agua, tal como se ilustró en la figura 7-32.

*Bacterias.* Según Zobell (1963), la densidad de las bacterias en el agua de mar va desde menos de una por litro en alta mar a una cantidad máxima de  $10^8$  por mililitro cerca de la costa. Como ya vimos en otro lugar (pág. 114), las bacterias podrán acaso no ser importantes en la regeneración de los alimentos en la columna de agua. En los sedimentos, en cambio, es posible que desempeñen el mismo papel que ejercen en los sólidos. La densidad en los sedimentos marinos va de 10 a  $10^8$  por gramo de superficie de sedimento, según el contenido orgánico. Como en otros lugares, se supone que, en los sedimentos, los detritívoros obtienen la mayor parte de su energía alimenticia de la digestión de bacterias, protozoos y otros microorganismos que están asociados al detritus ingerido (Zhukova, 1963). Los hongos

\* Las pesquerías de los carnívoros "superiores", de extensión mundial, como el atún y la caballa en agua profunda, constituyen una excepción, pero también aquí, una vez más, las mejores áreas se encuentran en regiones de corriente ascensional.

y las levaduras no son importantes en el mar, excepto allí donde hay gran cantidad de detritus macrofítico. Algunos progresos recientes en materia de estudio de microbiología marina se examinan en el capítulo 19.

**Perfil de un sedimento marino**

La figura 12-13 representa un perfil de sedimento ideal en el que se aprecian los cambios químicos y físicos que tienen lugar en la transición entre las capas superiores oxidadas y la zona reducida, en la que el suministro de oxígeno gaseoso se agota. Estas condiciones cambiantes afectan considerablemente la distribución de organismos cuyos metabolitos tienen mucho que ver, a su vez, con el carácter químico de las zonas. El potencial de oxidación-reducción, o *redox*, se mide según una escala milivoltio llamada escala de Eh, que es análogo al pH, por cuanto es una medida de actividad de los electrones, en tanto que el pH lo es de la actividad de los protones (véase Hewitt, 1950, y Zobell, 1946, con explicaciones más completas acerca del potencial redox). En la zona de discontinuidad del redox, el Eh baja rápidamente y se hace negativo en la zona totalmente reducida o del sulfuro. La importancia de la acción recíproca entre las capas aerobias y anaerobias en el control del ciclo del azufre, la composición química del mar y el equilibrio gaseoso de la atmósfera se destacó ya (caps. 2 y 4), como se hizo también con la "recuperación microbiana" de los elementos nutritivos, resultante de la difusión de gases reducidos hacia arriba ( $H_2S$ ,  $NH_3$ ,  $CH_4$  y  $H_2$ ).

El grueso de los animales bénticos se encuentra en la capa oxigenada; éstos compren-

den los poliquetos y los bivalvos mencionados anteriormente, así como una legión de animales muy pequeños, como copépodos harpacticoides, platelmintos turbelarios, gastrotricos, tartigrados, rotíferos, ciliados y nematodos. Si hay luz, habrá algas. La capa de discontinuidad del redox es la morada de las bacterias quimiosintéticas y, si hay luz, de las fotosintéticas. Es posible que los nematodos sean los únicos metazoos en dicha región. Solamente las bacterias anaerobias, como las reductoras del sulfato y las bacterias del metano, los protozoos anaerobios (ciliados que se nutren de bacterias), y tal vez algunos pocos nematodos, pueden vivir en la zona totalmente reducida. Son estos organismos, por supuesto, los que producen los gases que se difunden hacia arriba. Las madrigueras de la gran macrofauna (gusanos, almejas y cangrejos) se extienden profundamente en esta zona, lo mismo que las raíces de las hierbas marinas y las de las hierbas de las marismas en las someras aguas costeras. La importancia de estas últimas como "bombas de alimento" se mencionó ya en el capítulo 4 (pág. 104). Una información excelente sobre la ecología marina es la que proporciona Fenchel (1969; véanse especialmente págs. de 44 a 78).

La zona oxigenada será acaso muy delgada en fondos de lodo o cieno. Por supuesto, si el agua arriba de los sedimentos se vacía de oxígeno, entonces la zona reducida sube a la superficie y se extiende hacia arriba, en las aguas del fondo. En años recientes, la contaminación de los prósperos países escandinavos ha convertido el fondo del Mar Báltico en una vasta zona de sulfuro. Hay pocas cuencas oceánicas, como el Mar Negro, que sean permanentemente anaerobias en el fondo.

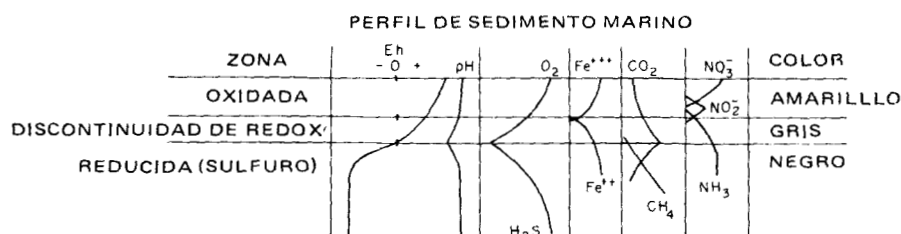


FIG. 12-13. Perfil de sedimento marino en que se aprecian tres zonas distinguibles por el color. Se muestran los perfiles Eh (potencial redox) y pH y la distribución vertical de algunas sustancias y algunos iones. El potencial de redox es negativo en la zona reducida, de 0 a + 200 milivoltios en la región de transición de discontinuidad, y de más de 200 en la zona totalmente oxidada. Obsérvese que el oxígeno, el bióxido de carbono y el nitrato son reemplazados por sulfuro de hidrógeno, metano y amoniaco en los sedimentos reducidos. La distribución de los organismos y sus funciones ecológicas en el perfil se describen en el texto. (Copiado de Fenchel, 1969.)



### Mangles y arrecifes de coral

Dos comunidades neríticas muy interesantes y características de las aguas tropicales y subtropicales, que vale la pena mencionar especialmente, son los pantanos de mangle y los arrecifes de coral. Los dos son importantes "constructores terrestres" que contribuyen a formar islas y costas extensas. El mangle figura entre las pocas plantas terrestres emergentes que toleran la salinidad del alta mar. Diversas especies forman zonas en la región entre mareas o inclusive más allá. La próxima vez que el lector haga un paseo o un viaje a Florida, observe que el mangle rojo (*Rhizophora mangle*) forma la zona exterior extrema. Tiene raíces en puntal pronunciadas que reducen las corrientes de las mareas, causan un depósito extenso de barro y cieno y proporcionan superficies para la fijación de los organismos marinos (fig. 12-14, A). Sus semillas germinan estando todavía en el árbol, los brotes se desprenden y flotan en el agua, hasta que se alojan en agua somera, donde unas raíces bien desarrolladas podrán aferrarse, tal vez para iniciar una nueva isla. El mangle negro (*Avicennia nitida*) forma una zona más cerca de la costa; sus raíces sobresalen del barro como un manojo de espárragos (véase la zona segunda en la figura 12-14, D). Sin embargo, para observar el desarrollo completo de la comunidad de mangle, necesitamos ir más al sur, donde el desarrollo de las formas es mayor y la zonación es más compleja. La figura 12-14, B, muestra un bosque tropical de mangle en Panamá, en tanto que la figura 12-14, C, es una vista detallada de las raíces de puntal que penetran profundamente en los lodos anaerobios (obsérvense asimismo las numerosas cuevas de cangrejos). Según se indicó anteriormente, se supone que esta penetración sea importante en el proceso del ciclo mineral, que es necesario para mantener la alta productividad primaria que exhibe la comunidad de mangle (Golley, Odum y Wilson, 1962). La zonación a lo largo de una costa tropical de mangle se muestra en forma de diagrama en la figura 12-14, D. Según Davis (1940), el mangle no sólo es importante por cuanto extiende las costas y forma islas, sino también por la protección que presta a las mismas contra la erosión excesiva que, en otro caso, podría producirse como consecuencia de las violentas tormentas tropicales. Se ha comprobado que los detritus

de las hojas del mangle aportan a las pesquerías uno de los principales suministros de energía (W. E. Odum, 1970; Heald, 1970). Este ejemplo se utilizó para demostrar la "cadena de alimentos de detritus" en el capítulo 3 (fig. 3-12).

Los arrecifes de coral están ampliamente distribuidos en las aguas someras de los mares cálidos. Según la expresión de Johannes (1970), "figuran entre las comunidades biológicamente más productivas, taxonómicamente más diversas y estéticamente más celebradas de todas". Ningún estudiante de ecología, cualquiera que sea su especialidad, debería dejar de ponerse una vez en la vida la máscara de bucear y el tubo snorkel y explorar un arrecife de coral (!).

Tal como inicialmente los describió Darwin, los arrecifes de coral son de tres tipos, a saber: 1) arrecifes de barrera, a lo largo de continentes, 2) arrecifes de margen, que bordean islas, y 3) atolones, que son unas colinas de arrecifes e islas en forma de herradura de caballo, con una laguna en el centro. Las exploraciones y las sondas geológicas de los años cuarenta y cincuenta revelaron que, en su mayor parte, los arrecifes del Pacífico se habían desarrollado en roca basáltica levantada hasta cerca de la superficie del mar por la actividad volcánica submarina (Ladd y Tracey, 1949). El depósito biológico de carbonato de calcio es el proceso mediante el cual el arrecife crece hasta el nivel del mar. Las islas se forman en el arrecife ya sea como resultado de un descenso del nivel del mar (o subsistencia de apuntalamiento volcánico), o como producto de la actividad golpeante del oleaje y el viento, que amontonan pedazos de arrecife y arena de coral arriba del nivel del mar, de modo que puedan empezar a desarrollarse plantas terrestres.

C. M. Yonge empezó unos estudios biológicos sobre la Gran Barrera de Arrecifes de Australia en los años de 1920 y ha seguido publicando trabajos sobre la fisiología y la ecología de los corales hasta la fecha; véanse resúmenes de esta labor de toda una vida en Yonge, 1963, 1968. Algunos autores japoneses han efectuado contribuciones importantes a la fisiología de los corales de arrecife. En años recientes, el acento se ha desplazado hacia los estudios del metabolismo y el ciclaje mineral de la comunidad del arrecife en su conjunto (o sea hacia el método "holístico") y hacia los estudios detallados de la notable

simbiosis entre el coral y las algas, que es manifiestamente una de las razones principales del "éxito" del ecosistema del arrecife. Veamos brevemente estos dos aspectos.

Aunque los corales son animales (filo Coelenterata), un arrecife de coral no es una comunidad heterotrófica, sino un ecosistema completo, con una estructura trófica que incluye una gran biomasa de plantas verdes (véase fig. 3-15, B). Según se expone más abajo, muchos arrecifes se sostienen desde el punto de vista de la energía por sí mismos, pero están magníficamente organizados, con todo, para utilizar, almacenar o volver a poner en circulación los suministros procedentes de las aguas circundantes. Además, aunque los corales pétreos (antozoos del orden Scleractina, pero con algunas especies de otros grupos celenterados) sean unos contribuyentes principales al substrato de piedra caliza, es posible que las algas rojas calcáreas (llamadas litotamnias, y especialmente el género *Porolithon*) sean de igual o mayor importancia, sobre todo del lado hacia el mar del arrecife, puesto que son más capaces de resistir la acometida del oleaje. Estas algas no sólo contribuyen a la construcción del arrecife, sino también a su producción primaria (Marsh, 1968). Así, pues, el llamado arrecife de coral es, en realidad, un arrecife de coral y algas.

La figura 12-15 ilustra bien la asociación íntima entre los componentes animales y vegetales en una colonia de coral. Una clase de algas, las llamadas *zooxanthellae*, viven en los tejidos del pólipo de coral (o sea que son "endozoicas"), en tanto que otras viven en el esqueleto calcáreo alrededor y debajo del cuerpo de los animales. Al paso que otras especies, tanto de tipos carnosos como calcáreos, se encuentran doquier por el substrato de piedra caliza. Por la noche, los pólipos de coral extienden sus tentáculos y capturan el plancton que acontece pasar por sobre del arrecife procedente de aguas oceánicas. Así, pues, la noche constituye un periodo de actividad para los bogavantes y muchos otros invertebrados que pasan el día en recesos oscuros del arrecife. Para obtener una visión completa de la vida en un arrecife habría que "bucear" tanto de noche como de día. Durante el día, la sábana virtualmente continua de algas absorbe la luz solar tropical y manufactura alimento a gran velocidad. Grandes cardúmenes de peces de colores bri-

llantes pacen las algas o se alimentan de la corriente de organismos y detritus hacia abajo. Y aun más corriente abajo, en aguas más profundas, acechan los depredadores máximos, los tiburones y las morenas. Como cabría esperar, la zonación es un rasgo característico de la distribución de las especies, como lo es en otros tipos de costas "rocosas" (véase Odum y Odum, 1957).

Sirviéndose del método de la curva de oxígeno diurna (véase pág. 62), Sargent y Austin (1949), Odum y Odum (1955) y Kohn y Helfrich (1957) encontraron que la productividad primaria de los arrecifes de coral era muy alta y que la razón P/R se situaba cerca de uno, lo que indica que el arrecife en su conjunto se aproxima a un clímax metabólico (véase cap. 9, especialmente cuadro 9-1 y fig. 9-1). *Se supone que el agua corriente y una recirculación biológica eficiente de los elementos nutritivos son dos factores principales de la alta productividad.* Basándose en su análisis de la entrada y salida de un atolón del Pacífico, Odum y Odum (1955) sugirieron que, puesto que no había suficiente zooplancton oceánico (del que anteriormente se suponía que era el alimento exclusivo de los corales) para soportar la población existente, los corales habían de obtener una gran parte de su energía alimenticia de algunas algas simbióticas, las que a su vez habían de recibir elementos nutritivos de los corales y habían de ponerlos nuevamente en circulación. La controversia suscitada por esta teoría ha estimulado estudios complementarios que han aclarado el carácter de las relaciones mutualísticas entre los corales y las algas. Pese a que los investigadores no estén en modo alguno de acuerdo en muchos aspectos, podemos presentar, al menos, un "informe de progreso" como sigue:

1. Las algas endozoicas, que constan de pequeñas células amarillas redondas en el endodermo del pólipo, se han identificado como dinoflagelados y se han puesto en el nuevo género de *Symbiodinium*, por Freudenthal (1962). Pasan por una etapa flagelada de nado libre que proporciona un medio para la distribución de un huésped a otro y han sido cultivadas ahora en el laboratorio. Algas endozoicas similares se encuentran también en otros animales marinos, como por ejemplo, en la almeja gigante *Tridacna*. McLaughlin y Zahl (1966) han resumido experimentos de cultivo y ciclos vitales ge-



FIG. 12-14. El ecosistema del mangle. *A*. Mangle rojo en la costa oeste de Florida. Obsérvense las raíces en puntal que proporcionan superficies de adherencia a las ostras y otros organismos sésiles. *B*. Bosque de mangle en Panamá. La biomasa de las raíces de puntal es igual ella sola al total de tejido lúneo en muchas otras clases de bosques (Golley y McGinnis, 1970).

nerales, en tanto que Halldal (1968) ha estudiado las relaciones de luz y las capacidades fotosintéticas.

2. La transferencia directa de materiales orgánicos de las algas endozoicas a los teji-

dos animales ha sido demostrada por medio de trazadores (Muscatine y Hand, 1958; Muscatine, 1961, 1967; Goreau y Goreau, 1960) y del microscopio electrónico (Kawaguti, 1964). Se sospecha que la dependenci-

del coral con respecto al fotosintato algal para energía alimenticia es mayor en los arrecifes situados en alta mar que en los arrecifes de aguas costeras más ricas, donde el zooplancton es más numeroso.

3. Estudios complementarios al natural, como por ejemplo, el de Johannes y col. (1970) relativos a un arrecife de plataforma de las Bermudas, han revelado que la cantidad de zooplancton de las aguas superpuestas es a

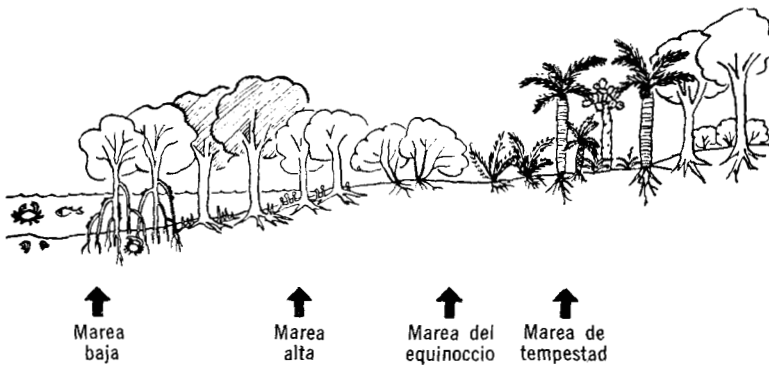
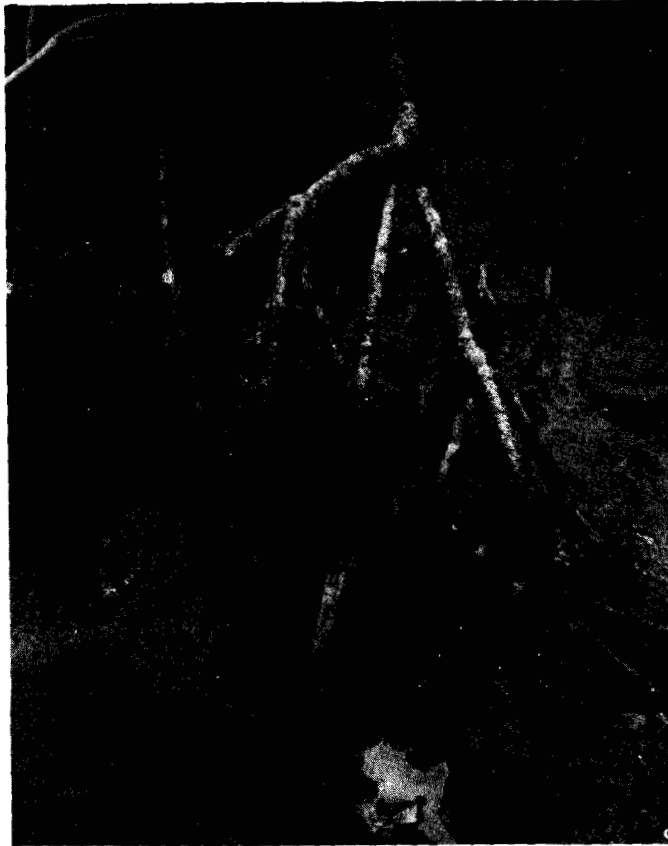


FIG. 12-14. C, Vista de cerca del sistema de las raíces en puntal en el bosque de mangle de Panamá, en la que se aprecia que penetran profundamente en los lodos anaerobios; obsérvese el gran número de madrigueras de cangrejos que se extienden asimismo por la zona de sedimento reducido. (Fotos del Instituto de Ecología, Universidad de Georgia.) D, Zonación en un pantano tropical de mangle. Las cinco zonas entre bajamar y marea de tormenta son: *Rhizophora*, *Avicennia*, *Laguncularia*, *Hibiscus* y *Acrostichum*. (De Dansereau, "Biogeography, an ecological perspective", 1957, Ronald Press, N. Y.)

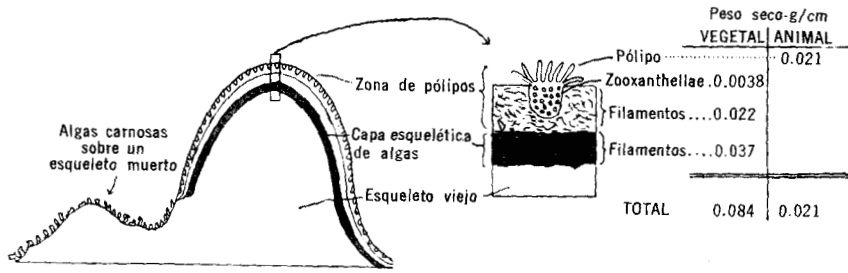


FIG. 12-15. A, Sección transversal de una colonia de coral o "cabeza", en la que se aprecian las íntimas relaciones entre el animal coral (pólipo) y diversas clases de algas. Véase la explicación en el texto. (Copiado de Odum y Odum, 1955.) B, Fotografía subacuática de estructuras de coral ramificadas a lo largo del borde de un arrecife protegido, donde las corrientes son moderadas. Predominan "cabezas" de coral más masivas en las partes más expuestas (cara al mar) de los arrecifes de coral. (Foto cortesía de Amikam Shuv, Universidad de Tel Aviv, Israel.)

menudo inapropiada para satisfacer las necesidades de energía del arrecife.

4. Al paso que Franzisket (1964) ha informado que cuatro especies de corales aumentaron de peso cuando se las mantuvo por

espacio de dos meses a la luz, en agua de mar de la que se había eliminado todo el alimento en partículas, la mayoría de los experimentadores, en cambio, encuentran que los corales crecen más rápidamente si se les pro-

porciona algún alimento "vivo" susceptible de ser capturado e ingerido. Johannes y col. (1970) sugieren que las complicadas adaptaciones anatómicas para capturar zooplancton son importantes no tanto como "captadoras de calorías" cuanto como medio de obtener elementos nutritivos escasos, como por ejemplo, el fósforo que necesitan tanto el coral como sus simbiontes algales. Una vez ingeridos por el pólipo, estos elementos nutritivos podrían volver a circularse repetidamente entre el coral y las algas. Pruebas adicionales en el sentido de que la conservación de los alimentos podría verse reforzada por la simbiosis las proporcionan los estudios de Pomeroy y Kuenzler (1969), quienes observaron que los corales pierden fósforo mucho más lentamente que los animales marinos de tamaño similar que no tienen algas endozoicas; la hipótesis es en el sentido de que el fósforo es vuelto a circular entre los componentes animal y vegetal en el seno de la colonia. Esta doble utilización eficiente significa, por supuesto, que puede mantenerse en el sistema una alta productividad a pesar de niveles bajos de fósforo en el medio acuático (véase cap. 4, sec. 5).

5. Los trabajos de T. F. y N. I. Goreau (véase resumen, 1963) han revelado que las algas endozoicas aumentan considerablemente la capacidad del coral para construir su esqueleto; en efecto, la calcificación fue en promedio diez veces mayor en la luz que en la oscuridad, y resulta considerablemente retardada cuando se priva a los corales, a título experimental, de sus algas endozoicas. Al parecer, la eliminación de  $\text{CO}_2$  por fotosíntesis algal contribuye a la producción de carbonato de calcio. Goreau cree que las algas simbióticas contribuyen más a la construcción del esqueleto que a la alimentación del pólipo.

6. Las algas filamentosas enredadas en el esqueleto de corales vivos (véase fig. 12-15) están adaptadas a baja intensidad de la luz (o sea que están adaptadas a la sombra) y, como consecuencia, son ricas en clorofila (véase el modelo de luz y clorofila en la fig. 3-5). Con frecuencia confieren a la masa viviente de coral un color verdoso. En contraste con las algas endozoicas, que son dinoflagelados, las algas esqueletales son miembros de las Chlorophyta, orden Siphonales. Pese a estudios recientes de Kanwisher y Wainwright (1967) Halldal (1968) y Franzisket (1968), no sabemos en cuál medida las algas esquele-

tales sean mutualísticas con el huésped coral, o hasta qué punto contribuyen a la producción primaria de la comunidad del arrecife. Franzisket cree que la contribución de las algas esqueletales es pequeña, a causa de su baja intensidad de fotosíntesis.

7. Los corales producen grandes cantidades de moco que protege a los delicados animales contra la sedimentación, al paso que tal vez proporcione también a la comunidad del arrecife otro medio de atrapar alimentos en partículas. Johannes (1967) observó que grandes cantidades de moco pasan al agua, donde forman agregados con otro material orgánico, proporcionando así una fuente de alimentos para varios consumidores.

En conjunto, el hombre debe aprender mucho del arrecife de coral por lo que se refiere a la "nueva circulación" y en cuanto a la manera de prosperar en un mundo de recursos escasos. El "mensaje" consiste, por supuesto, en establecer una mejor "simbiosis" con las plantas y los animales de los que dependemos.

El hecho de que el arrecife de coral sea un ecosistema estable, diverso en sus especies y bien adaptado, con un alto grado de simbiosis interna, no lo hace en modo alguno inmune a las perturbaciones por parte del hombre. Las aguas negras y los desperdicios industriales, los derrames de petróleo, la sedimentación y el estancamiento del agua producidos por el dragado y el llenado, por la contaminación termal y la inundación con agua de poca salinidad o cargada de cieno, resultado de una administración deficiente de la tierra, todo ello está empezando a cobrar su tributo. En forma imprevista, los arrecifes de coral se ven también amenazados por una explosión de la población de depredadores, cosa que se suponía no poder producirse en un sistema de clímax bien ordenado (!). El culpable es en este caso la estrellamar "corona de espinas" (*Acanthaster planci*). Durante los primeros estudios sobre el Arrecife de la Gran Barrera, a fines de los años veinte, sólo se recogió una muestra (Yonge, 1963), mientras que hoy (1970) aquéllas son numerosas allí; amenazan la integridad del arrecife entero y se están extendiendo asimismo a otras partes del mundo. La causa de esta epidemia nos es desconocida, pero se supone que se halla a la raíz del mal la contaminación o alguna otra presión producida por el hombre. ¿Perderemos por ventura otro paraíso? Los arreci-

fes de coral merecen ser salvados, siquiera por su valor de recreo; sin ellos, la industria del "buceo" en el agua cálida podría cerrar sus puertas sin perjuicio para nadie.

#### Comunidades de la región oceánica

Por supuesto, las comunidades de esta región constan por completo de organismos de modo de vida pelágico y béptico. Algunas especies oceánicas son comunes asimismo en la zona nerítica, pero muchas de ellas, en cambio, parecen estar confinadas a la zona oceánica. El fitoplancton oceánico es predominantemente "microplancton", según ya se indicó, y el zooplancton es, en gran parte, "holoplancton". Los grandes eufáusidos del tipo del camarón o "*krill*" son importantes eslabones de la cadena de alimentos. Constituye una característica llamativa de ambos, del zooplancton y los peces, el que sean sumamente transparentes o azules en color, condiciones ambas que los hacen poco menos que invisibles. Los auxiliares de flotación, como las espinas, gotas de grasa, cápsulas gelatinosas y vejigas de aire son manifiestamente adaptaciones a la vida en alta mar, como lo son también las adaptaciones de "nueva circulación" a la vida en las aguas pobres en elementos nutritivos, según vimos en el capítulo 4, sección 5. La zona eufótica se extiende a mayores profundidades en el alta mar, pero la producción primaria total por metro cuadrado de superficie sigue siendo pequeña. No obstante, debido al hecho de ser los mares tan extensos, desempeñan, con todo, un papel sumamente importante en los equilibrios de  $O_2$  y  $CO_2$  globales.

Las aves oceánicas constituyen un grupo característico cuya facilidad de observación interrumpe a menudo la monotonía de prolongados viajes por mar. Los petreles, los albatros, las fragatas y algunas especies de golondrinas de mar, de aves tropicales y de pájaros bobos son independientes, excepto durante la estación de cría, de la tierra. Cabría suponer que estas aves no habrían de conocer el significado de la "zonación", lo que, sin embargo, dista mucho de ser así. En efecto, tal como Murphy (1936) lo expresó apropiadamente: "La mayoría de las aves oceánicas están ligadas como súbditos a sus respectivos tipos específicos de agua de superficie." Y en forma análoga, la abundancia de las aves oceánicas depende, indirectamente, de la abun-

dancia del plancton. Lo propio cabe decir de las ballenas, que son tal vez los más notables de todos los animales marinos, puesto que, en cuanto grupo (orden Cetacea) son los principales vertebrados que respiran por pulmón completamente independientes de la tierra. Las ballenas pertenecen a dos tipos, esto es, las ballenas de barba, que se alimentan de zooplancton por medio de grandes coladeros, y las ballenas dentadas, como el cachalote, que se alimentan de necton. Las dos clases de ballenas pueden verse en la figura 12-6, lo mismo que los cetáceos más pequeños, que llamamos marsopas (llamados también delfines, pero que no deben confundirse, con todo, con un pez de espina del mismo nombre).

Según ya se subrayó, la densidad de la vida suele disminuir al aumentar la profundidad, pero se ha demostrado ahora que la diversidad de las especies "por hábitat" (esto es, dentro de un tipo determinado de masa de agua o fondo) es alta y se relaciona probablemente con la estabilidad del medio físico. Tal parece, ahora, que tres mecanismos distintos explican el transporte de alimentos a las grandes profundidades, a saber: 1) la "lluvia de detritus" (véase fig. 12-6), de la que se suponía anteriormente que era el medio principal, pero acerca de la cual unos estudios recientes han demostrado que la velocidad de descenso es tan lenta, que la mayoría del detritus que se forma en la superficie estaría totalmente descompuesto o disuelto antes de llegar al fondo; 2) el transporte por plancton saprofítico, como, por ejemplo, los *cocolitoforos* (véase núm. 6 de la fig. 12-7, C), que son abundantes entre la zona fótica y el fondo, y 3) la formación de partículas de alimento, o agregados orgánicos, de materia orgánica disuelta (el llamado "detritus de burbuja", mencionado en el cap. 2; véase Baylor y Sutcliffe, 1963; Riley, 1963). Puesto que la cantidad de materia orgánica disuelta excede de la cantidad de materia en partículas en el agua de mar en unas diez veces, el potencial para conversión en alimento ingerible es considerable; 4) exportación de materia orgánica de las zonas costeras (donde la razón P/R es a menudo mayor que uno).

Grandes áreas del fondo del mar están cubiertas de sedimentos finamente divididos, llamados a menudo "limo". Las conchas silíceas, especialmente las de diatomeas, son conspicuas en aguas norteñas, en tanto que las conchas calcáreas, especialmente las del pro-

tozario *Globigerina*, predominan en otras regiones. En áreas muy profundas, pocas conchas llegan al fondo, que está constituido por una "arcilla roja" más o menos pura. El epibentos

del mar profundo moldea especies curiosas de crustáceos, equinodermos y moluscos. En consonancia con el "piso" blando, muchos de los animales del fondo poseen apéndices lar-

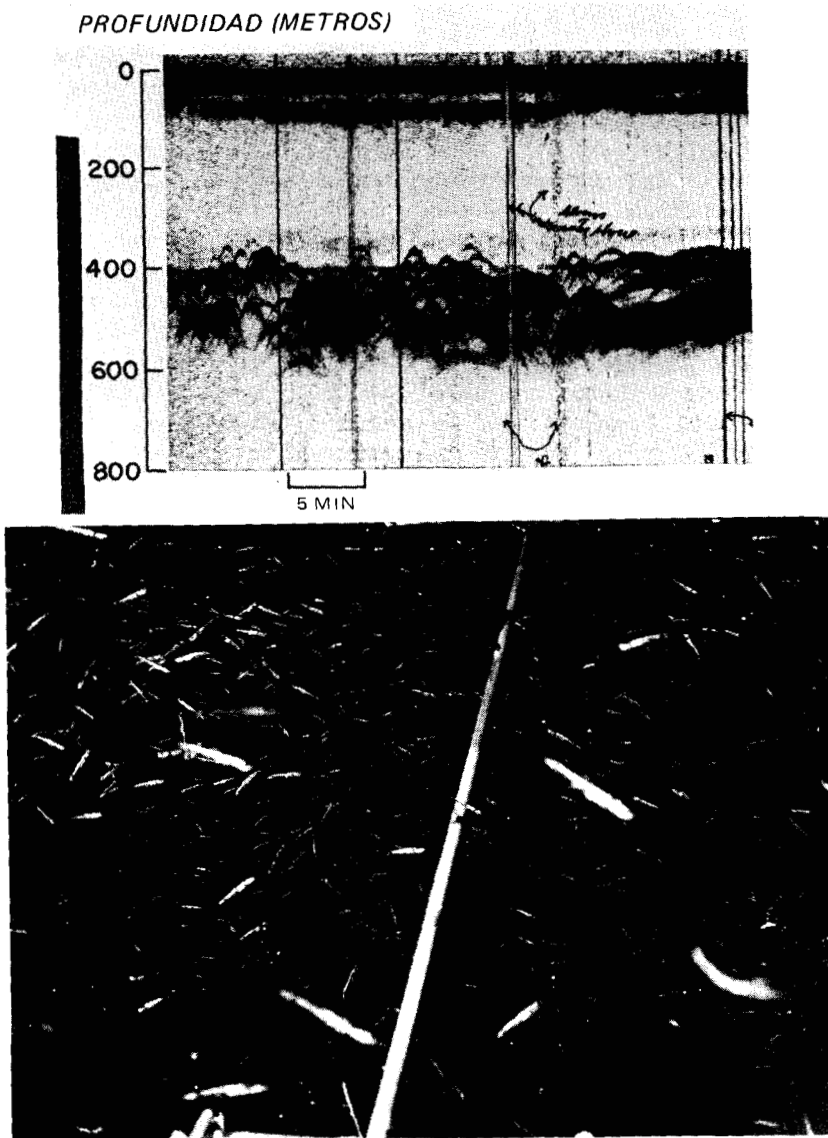


FIG. 12-16. Queda aclarado el misterio de una capa dispersora del sonido o dispersora de profundidad. La foto superior es un registro de resonador de eco efectuado en un barco sobre las aguas del declive continental del Atlántico nororiental, en tanto que la foto inferior es una foto efectuada simultáneamente desde un submarino oceanográfico, que exhibe un cardumen de peces pequeños, *Ceratoscopelus maderensis*, que resultó ser el blanco sonoro, causa del registro de dispersión de sonido. Los bancos de peces eran de cinco a 10 metros de espesor, de 10 a 100 metros de diámetro, y de centros separados en unos 100 a 200 metros. Los peces extraídos del cardumen medían unos seis centímetros de largo en promedio. La densidad en el seno del cardumen se calculó en unos 10 a 15 peces por metro cúbico. Las sucesiones hiperbólicas discretas del eco (foto superior) son poco usuales, pues la mayoría de las series son más planas, y se supone que son producto de la alta densidad de los individuos en el cardumen. (Fotos cortesía de R. H. Bachus, Woods Hole Oceanographic Institution. (Véase una descripción publicada en Bachus y col., 1968.)



gos, espinas abundantes, pedúnculos u otros medios de apoyo, como lo ilustran los peces trípodes, las conchas de lámpara y los cri-noideos, como puede verse en la figura 12-6.

La vida pelágica, especialmente el necton de las zonas batial y abisal, sigue siendo tal vez la menos conocida de toda la vida oceánica, por la razón obvia de que resulta difícil idear redes lo bastante finas para capturar formas activas a grandes profundidades. Esta es la región de las "serpientes de mar", si las hay. En realidad, el calamar gigante (véase fig. 12-6), que es decididamente un hecho y no una fantasía, podría tomarse fácilmente por una serpiente marina si fuera a aparecer en la superficie, toda vez que sus tentáculos alcanzan de 10 a 13 metros de largo.

Los peces del mar profundo, algunos de los cuales se muestran en la figura 12-6, constituyen una fauna curiosa. Si bien no hay luz suficiente para la fotosíntesis en la zona batial, alguna luz penetra profundamente, con todo, sobre todo en los claros mares tropicales. Vemos así, pues, que algunos peces del mar profundo ostentan unos ojos muy agrandados, en tanto que otros los tienen muy pequeños y aparentemente poco útiles. Muchos animales de las profundidades producen su propia luz por medio de órganos luminiscentes (obsérvense el "pez linterna" y el "pez destal" en la fig. 12-6), y algunos se sirven de una "luz" (fijada a una espina móvil) como cebo para atraer su presa (obsérvense las dos clases de "pejesapos" en la fig. 12-6). La producción biológica de luz en el mar ha sido estudiada por Clarke y Denton (1962). Otra característica interesante de los peces del mar profundo es su boca enorme y la capacidad

que poseen de tragar presas mayores que ellos mismos (véanse los "tragones", los "engullidores" y los "peces víbora" en la fig. 12-6). Las comidas son pocas en las profundidades, y los peces están adaptados a aprovechar al máximo las oportunidades que se presentan.

El "resonador de eco", que se ha revelado como tan útil en el sondeo del fondo para fines de navegación, es actualmente lo bastante sensible como para registrar la ubicación de concentraciones de animales ("falsos fondos", "fondos fantasma" o "capas de dispersión profunda"). La figura 12-16 muestra un registro de resonador de eco y una foto simultánea que revelan un banco de peces pequeños (de unos seis centímetros de largo cada uno) que es el que produce la capa de dispersión de sonido. Al parecer, los peces de vejigas natatorias grandes son los que producen la mayor parte de las capas reflectoras, pese a que las concentraciones de invertebrados mayores sean capaces de reflejar el sonido. Durante el día, las capas de dispersión profunda se encuentran a profundidades que van de 600 hasta inclusive 1 000 metros, en tanto que, de noche, las capas suben a menudo hacia arriba, en la misma forma que las migraciones verticales bien conocidas de zooplancton (véase fig. 6-9). La existencia muy generalizada de estas capas dispersoras del sonido atestiguan el hecho de que los peces pequeños se presentan en cardúmenes muy espaciados unos con respecto a otros, pero muy apretados, en cambio, en sí mismos (o sea que la densidad "bruta" del mar en su conjunto es muy baja, en tanto que la densidad "ecológica" en el seno de un cardumen puede ser muy alta; véase pág. 183).

## Capítulo 13

# Ecología del estuario

### 1. DEFINICIONES Y TIPOS

Según una definición modificada de Pritchard (1967), el estuario (*aestus*, marea) es

una extensión de agua costera semicercada, que tiene una comunicación libre con el alta mar; resulta, pues, fuertemente afectado por la actividad de las mareas, y en él se mezcla el

agua de mar (se diluye por lo regular en forma mensurable) con agua dulce del drenaje terrestre. Constituyen ejemplos las desembocaduras de ríos, las bahías costeras, las marismas y las extensiones de agua detrás de playas que forman barrera. Cabría considerar los estuarios como zonas de transición o ecotonos (véase pág. 174) entre el agua dulce y los hábitats marinos, pero es el caso que muchos de sus atributos físicos y biológicos más importantes no son en modo alguno de transición, sino únicos. Además, el uso y el abuso de esta zona por el hombre se están haciendo tan graves, que importa que las características únicas de los estuarios sean objeto de un conocimiento generalizado. Esta es la razón de que el hábitat del estuario sea elevado en esta edición a la plena "categoría de capítulo".

Una fuente de referencia recomendable para el estudio de los estuarios la constituye el volumen publicado por Lauff (1967).

Como puede verse en la figura 12-3, el agua de estuario o salobre puede clasificarse como oligohalina, mesohalina y polihalina, según el promedio de salinidad. Pero esto no nos dice gran cosa, puesto que la salinidad varía, en cualquier lugar que sea, durante el día, el mes y el año. Excepto en cuanto a algunos estuarios tropicales, la variabilidad constituye una característica básica, y los organismos que viven en este hábitat han de contar con tolerancias muy amplias (han de ser eurihalinos y euritermales). Pese a que las condiciones físicas sean a menudo difíciles en los estuarios, y la diversidad de las especies sea consecuentemente baja, las condiciones alimenticias son, con todo, tan favorables en ellos, que la región está repleta de vida. En términos generales, los estuarios pertenecen a la clase importante de los "ecosistemas de nivel de agua fluctuante". Según se expuso en el capítulo 9, sección 3 y se documenta con mayor extensión en el presente, dichos sistemas son de "pulso estabilizado" en una etapa joven, con respecto a la productividad.

La literatura está llena de intentos de clasificación de los tipos de estuarios. Importa darse cuenta de que los intentos difieren porque los clasificadores seleccionan para sus clasificaciones bases diversas. Para ilustrarlo, vamos a presentar tres clasificaciones distintas basadas respectivamente: 1) en la geomorfología, 2) en la circulación y la estratificación del agua, y 3) en los sistemas de energía.

Partiendo del punto de vista geomórfico, Pitchard (1967) encontró indicado considerar cuatro subdivisiones de los estuarios, como sigue:

1. *Valles de río inundados*: están más desarrollados a lo largo de las regiones costeras de llanos litorales relativamente bajos y extensos. Chesapeake Bay, en la costa del Atlántico central de Estados Unidos constituye un buen ejemplo.

2. *Estuarios del tipo fjord*: son profundos, con enmescados costeros vaciados por los glaciares y, por regla general, con una solera, en sus desembocaduras, formada por depósitos glaciares finales. Los famosos fiordos de Noruega y otros similares a lo largo de las costas de Columbia Británica y de Alaska son buenos ejemplos.

3. *Estuarios formados por barreras*: son cuencas de agua somera, expuestas a menudo en parte a la bajamar, cercados por una cadena de bancos de arena o de islas formando barrera frente a la costa, cerco que rompen algunas entradas, a intervalos (lo que permite "una comunicación libre con el mar"). Algunas veces, las barreras de arena están depositadas frente a la costa, pero, en otros casos, podrán representar acaso dunas costeras que han quedado aisladas por ascensos recientes graduales del nivel del mar. En el primero de estos casos, el estuario se desarrolla a partir de un área anteriormente marina, en tanto que, en el segundo caso, se forma en el área inundada de un llano anteriormente costero (véase Hoyt, 1967, con un estudio de estas dos teorías acerca de la formación de barreras de islas y sus estuarios). Los "estrechos" detrás de los "bancos exteriores" de Carolina del Norte (Parque Nacional Litoral de Cabo Hatteras) y los estuarios de marisma frente a la costa de las "islas marinas" de Georgia son ejemplos bien estudiados del tipo de estuario formado por barrera (fig. 13-1).

4. *Estuarios producidos por procesos tectónicos*: son indentaciones costeras formadas ya sea por fallas geológicas o por depresiones locales, acompañadas a menudo de una abundante entrada de agua dulce. La Bahía de San Francisco constituye un buen ejemplo de este tipo de estuario.

*Estuarios de delta de río*. Estos, que suelen encontrarse en las desembocaduras de grandes ríos, como el Mississippi o el Nilo, podrían considerarse como suficientemente distintos de los cuatro tipos de Pritchard para permitir ver

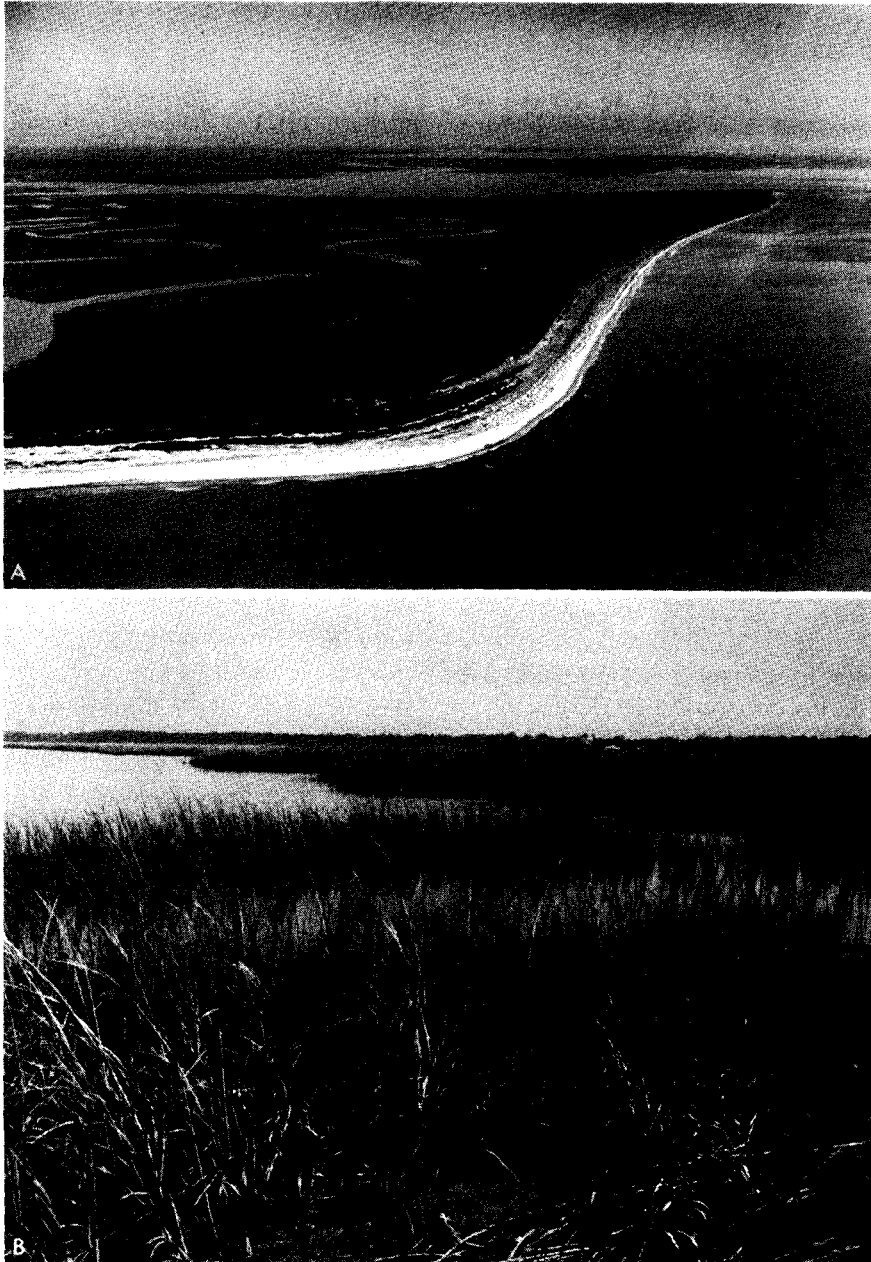


FIG. 13-1. Un tipo de estuario de isla de barrera, en Georgia. *A*, Mirando desde el mar hacia la playa de barrera, una serie de dunas —cubiertas las más antiguas de bosque— y la ancha franja de estuarios de marisma que quedan entre las barreras exteriores y la tierra firme (demasiado distante para poder verse en esta foto). *B*, Vista de cerca de la marisma de *Spartina*, en la que se perciben la alta hierba, numerosos estrechos y ensenadas de marea, así como los charcos lodosos ricos en algas (uno pequeño se ve en el centro a primer término). Obsérvese también la primera etapa en la formación de detritos de *Spartina* (a la derecha, en primer término), que acabará alimentando muchos kilómetros cuadrados de agua (véase el texto y la fig. 13-4).

La foto de arriba destaca la sucesión interdependiente de mar, playa, isla marina y estuario. El estuario de marisma es una trampa de sedimento y elementos nutritivos que se adapta constantemente a corrientes y cargas de sedimento; sin él, las bellas playas arenosas blancas exteriores se verían enlodadas y erosionadas. Las barreras cambian constantemente, erosionando aquí (como en el extremo norte de la isla o lado derecho de la foto) y amontonando allá (como en la parte anterior izquierda del grabado). En ausencia de vegetación protectora sobre las dunas, la intensidad de erosión podría exceder fácilmente de la de formación de nuevas playas. La isla marina que se ve en la foto (la Isla Wassaw) ha sido designada recientemente como área nacional silvestre (esto es, destinada a permanecer "sin desarrollo"), abierta a quienquiera que desee visitarla, gozarla o estudiar los intrincados mecanismos físicos y biológicos que hacen de este paisaje algo único en cuanto a fertilidad y belleza. (La foto superior, de Floyd Wilson, Atlanta Journal and Constitution Magazine; foto inferior, del U.S. Forest Service.)

en ellos una quinta categoría principal, además de las cuatro de aquél. En efecto, en estas situaciones se forman bahías, canales y pantanos salobres por los depósitos cambiantes de cieno.

Los tipos de circulación y estratificación del agua proporcionan una base apropiada para la clasificación de los estuarios, al igual que lo hacen para la clasificación de los lagos (véase cap. 11, sec. 5). Sobre una base hidrográfica, los estuarios pueden ponerse en tres grandes categorías (véase Pritchard, 1952, 1955 y 1967a).

1. *Estuario altamente estratificado o de "cuña de sal"*. Allí donde la corriente del agua del río predomina mucho sobre la actividad de las mareas, como en la desembocadura de un río grande, el agua dulce suele deslizarse por encima del agua salada más pesada, la que, por consiguiente, forma una "cuña" que se extiende a lo largo del fondo hasta una distancia considerable río arriba. A causa de la fuerza de Coriolis, el agua dulce propenderá a correr con más fuerza a lo largo del margen derecho, estando el observador de cara al mar en el hemisferio norte (e inversamente, por supuesto, en el hemisferio sur). Un estuario así estratificado o de dos capas exhibirá un perfil de salinidad con un "haloclino", o zona de cambio pronunciado de salinidad de la superficie al fondo. La desembocadura del Río Mississippi constituye un ejemplo del tipo de estuario de cuña de arena.

2. *El estuario parcialmente mezclado o moderadamente estratificado*. Allí donde las corrientes de agua dulce y agua salada son aproximadamente iguales, el agente de mezcla dominante es la turbulencia, causada por la periodicidad en la acción de las mareas. El perfil de salinidad vertical es menos rápido, por cuanto se disipa más energía en el mezclado vertical, lo que crea un conjunto complicado de capas y masas de agua. La figura

13-2 representa un diagrama simplificado de este tipo. Chesapeake Bay constituye un buen ejemplo.

3. *El estuario completamente mezclado o verticalmente homogéneo*. Cuando la acción de las mareas es fuertemente dominante, el agua suele estar bien mezclada de la superficie al fondo, y la salinidad suele ser relativamente alta (acercándose a la del mar). Las principales variaciones en materia de salinidad y de temperatura suelen ser en este tipo, cuando se dan, más bien horizontales que verticales. Constituyen ejemplos los estuarios formados por barreras u otros estuarios en costa donde no hay grandes ríos.

El *estuario hipersalino* es un tipo especial de estuario, digno de mencionarse aquí. Allí donde la corriente de agua dulce es débil, la amplitud de la marea es baja y la evaporación es muy alta, podrá ocurrir que la salinidad de las bahías encerradas llegue a ser superior a la del mar, al menos durante algunas estaciones. La Laguna Madra superior y otras lagunas de Texas son ejemplos bien estudiados (véase H. T. Odum, 1967); aquí, en efecto, la salinidad puede subir hasta 60 por 1000 (recuérdese que la salinidad del mar es de alrededor 35 por 1000). Pese a las condiciones físicas severas, estas bahías no sólo están habitadas por organismos adaptados, sino que pueden constituir sistemas biológicamente productivos.

Es obvio, en efecto, que estos diversos tipos y gradientes de circulación influirán sobre la distribución de las especies individuales, pero es lo cierto, con todo, que, mientras haya poblaciones adaptadas, la producción no tiene por qué resentirse de estas diferencias. Diremos más, al respecto, más adelante.

Desde un punto de vista totalmente distinto, el de la energía del ecosistema, H. T. Odum y sus colegas (1969) han sugerido la siguiente clasificación, que incluiría no sólo las gran-

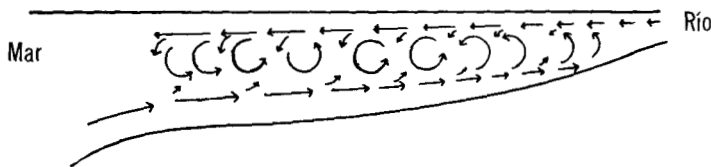


FIG. 13-2. Diagrama esquemático de la circulación en un estuario, parcialmente mezclado, en el que se aprecia cómo la mezcla del agua dulce, más ligera, con el agua salada, más pesada, propende a producir una "trampa nutricia", que retiene y pone nuevamente en circulación los elementos nutritivos dentro del estuario. En muchos estuarios, los factores biológicos son más importantes que los factores físicos en la producción de una trampa de elementos nutritivos.

des bahías y los grandes estrechos de estuario, sino también todas las demás clases de sistemas ecológicos costeros.

1. *Los sistemas físicamente expuestos, de gran extensión latitudinal.* están sometidos a rompientes de olas de gran energía, a fuertes corrientes de marea, a severos cambios de temperatura o salinidad, a oxígeno escaso durante la noche o a fuertes intensidades de sedimentación. Los frentes marítimos rocosos, las rocas de la zona entre mareas, las playas de arena, los canales de marea de alta velocidad, los deltas sedimentarios y las lagunas hipersalinas podrían quedar incluidos todos ellos en esta categoría. Las frías costas rocosas del oeste de Norteamérica, batidas por un fuerte oleaje, y las cálidas bahías hipersalinas de Texas son buenos ejemplos de sistemas naturalmente expuestos en dos zonas climáticas muy distintas. Los canales de factura humana que unen aguas de carácter físicamente muy diferente (como el Canal de Cape Cod) son también excelentes ejemplos. El Canal de Panamá de nuevo nivel marítimo propuesto crearía otro nuevo gran sistema del tipo expuesto, toda vez que las frías aguas ascensionales del Pacífico alternarían con las cálidas aguas del Caribe que subirían por el canal. Esta clase de sistemas suele caracterizarse por una baja diversidad de especies en cualquier lugar, puesto que son pocas las especies capaces de hacer frente a las exigencias fisiológicas necesarias para adaptarse a graves presiones físicas alternantes. Sin embargo, dentro de la zona intermedia entre mareas, se producen a menudo una zonación pronunciada de las especies y una sustitución estacional de comunidades, porque es el caso que la adaptación tiene lugar más fácilmente mediante sustitución de especies a lo largo de un gradiente que por adaptación en el seno de ellas (recuérdense las explicaciones relativas a la zonación y el análisis de gradiente en los capítulos 5, 7 y 12). Así, pues, las listas de las especies que se encuentran en tales sistemas serán acaso muy largas, pese a que quepa esperar que la diversidad de los números de especies en cualquier momento o en cualquier hábitat (expresada según uno de los índices de diversidad examinados en el capítulo 6) sea muy baja. Según vimos en el capítulo 3 (véase pág. 92), las entradas de energía en forma de mareas, corrientes o calor pueden constituir ya sea una presión neta sobre una comunidad biótica o un subsidio, según

sean la severidad y la periodicidad del suministro. En contraste con los tipos 3 y 4 relacionados más abajo, los sistemas organizados alrededor de altas presiones de energía son aquellos en que la energía accesoria es más perjudicial que provechosa y en que la adaptación le resulta a la comunidad a un costo metabólico muy elevado. (Preguntamos aquí, una vez más: ¿Está el hombre irremisiblemente empeñado en cubrir con sistemas expuestos, de esta clase, el planeta entero?)

2. *Ecosistemas árticos naturales, con presión por el hielo.* Los ejemplifican bien los fiordos glaciales, las zonas entre mareas cubiertas de hielo en invierno y las comunidades debajo del hielo en las costas árticas. Las costas y las bahías árticas (y antárticas) constituyen una clase especial de ecosistemas físicamente expuestos, en los que la luz (disponible sobre todo durante la estación muy breve de verano) y la baja temperatura son muy limitativas, como lo es el "cascarse" del hielo mismo.

Cabe observar que el efecto de algunas clases de contaminación provocada por el hombre podrá ser muy distinto en sistemas adaptados ya a presión, en comparación con sistemas (como los tipos 3 y 4) que no lo están. Así, por ejemplo, un desagüe termal de una central de energía atómica que podría ser acaso desastroso para un estuario de agua caliente, reducirá tal vez de hecho la presión, aumentando en consecuencia la productividad y la diversidad, en un estuario ártico; pero, nos apresuramos a añadir, ¿cuál será el efecto del agua más caliente sobre las corrientes y los climas?

3. *Ecosistemas costeros templados naturales con programación estacional.* Estos incluyen muchos de los estuarios y costas mejor estudiados de Norteamérica, Europa y Japón. Muchos de los estuarios de valle inundado de río, formados por barreras o encerrados en bahías (según la clasificación de Pritchard) que se encuentran en las latitudes templadas se incluirían en esta categoría. Las pulsaciones estacionales regulares en materia de productividad y en las actividades reproductora y de comportamiento de los animales son características, regidas a menudo temporalmente, o "programadas estacionalmente", por fotoperiodos o por periodicidades lunares o por ambas cosas a la vez. Las mareas, las olas y las corrientes más moderadas de las cuencas semi-cerradas proporcionan más bien subsidios de energía que presiones, en tanto que las comunidades de los estrechos y las aguas más pro-

fundas frente a la costa se benefician a menudo de las grandes aportaciones de materia orgánica desde zonas someras fértiles. Según veremos más adelante, los estuarios templados son naturalmente fértiles, pero muy vulnerables a los daños por contaminación, dragado, embalsamiento, sedimentación y otras alteraciones que no son sino tópicos demasiado corrientes en las regiones altamente industrializadas. Algunos hábitats o "subsistemas" interesantes e importantes de los estuarios templados comprenden los estanques de marea, las marismas, los lechos de "hierba anguila" (*Zostera*), los fondos de algas, los lechos de "kelp", los arrecifes de ostras y los llanos barrosos, que albergan densas poblaciones de almejas y gusanos marinos.

4. *Ecosistemas costeros tropicales naturales de alta diversidad.* En forma característica, la temperatura, salinidad y otros factores físicos son bajos, de modo que mucha energía de adaptación especial puede pasar a la diversidad y a la conducta relativa a la organización, más bien que al "mantenimiento antitérmico". Lo mismo que otros ecosistemas temporales, éstos contienen una cantidad considerable de especies y una gran dosis de diversidad química en el seno de éstas.

Unos colores brillantes están a menudo asociados a ciclos vitales complejos, a tipos de conducta intrincados y a un alto grado general de simbiosis (esto es, de "vida conjunta") interespecífica. Tampoco aquí, la tecnología de la zona templada, asociada al "monocultivo", no está muy bien adaptada al uso y la administración de estas clases muy distintas de ecosistemas. Unos subsistemas únicos comprenden: pantanos de mangle con raíces adaptadas al agua salada y a los lodos anaerobios (véase fig. 12-14); comunidades de plancton estable próximas a la costa, dominadas por dinoflagelados (a menudo fosforescentes), adaptadas a una alta intensidad de la luz y a elementos nutritivos orgánicos, prados tropicales subacuáticos caracterizados por "hierbas tortuga" (*Thalassia*) y algas bénticas. En aguas someras, donde la intensidad de la luz es alta y la temperatura y la salinidad son uniformes, como por ejemplo, en el Pacífico del Sur, los arrecifes de coral forman a menudo islas "vivientes" de barrera que proporcionan los "medios cercos" para el desarrollo de estuarios tropicales. La ecología de los arrecifes de coral la vimos ya en las páginas 380-386).

5. *Constitución de nuevos sistemas asociados al hombre.* Aunque es urgente que la contaminación en los estuarios se reduzca y que los tratamientos secundarios y terciarios de los desperdicios (véase la definición de estos términos en la pág. 478) se hagan prácticamente universales, es probable, con todo, que los estuarios de las áreas urbanas e industriales habrán de soportar siempre alguna carga de contaminación. Es importante, por consiguiente, que reconozcamos como una categoría especial aquellos estuarios que desarrollan adaptaciones con respecto a los desechos producidos por el hombre. Estos han de estudiarse muy cuidadosamente con objeto de averiguar los límites de tolerancia y delimitar aquellos organismos y mecanismos biológicos susceptibles de ser fomentados para ayudar al hombre en el tratamiento de los productos de desecho. Los estuarios poseen capacidades variables para tratar materiales "desagradables", según el volumen del sistema, los tipos de corriente, tipo del estuario y la zona climática. Materiales como las aguas negras tratadas y los desechos de los molinos de pulpa, desperdicios de pescado y otros de la preparación de alimentos, derrames de petróleo y residuos del dragado, todo ello puede descomponerse y dispersarse, a condición de que: 1) el sistema no esté también gravado con venenos (insecticidas, ácidos, etc.), y 2) que la proporción de la descarga se mantenga a niveles de bajos a moderados y no se efectúe ésta en forma brusca de "choques" repentinos, producidos por vaciamientos periódicos masivos. Así, por ejemplo, bajos niveles de contaminación de petróleo o termal puede contenerlos un sistema adaptado, en tanto que un derrame masivo de petróleo es desastroso (e inexcusable) especialmente para los organismos mayores, como los peces y las aves. De todos los cambios efectuados por el hombre, el embalsamiento de las aguas de estuario, esto es, el hecho de cortar la "conexión libre con el mar" (parte clave de nuestra definición del estuario), sea tal vez el que peores efectos produzca. Hay que reconocer, en efecto, que las aguas embalsadas constituyen un tipo de ecosistema totalmente distinto: un ecosistema que no posee ni la mitad de la capacidad natural de tratamiento de desechos. Inclusive el embalsamiento de aguas para el cultivo del pescado ha de disponerse muy cuidadosamente, puesto que el hombre ha de proporcionar por medios mecánicos algo de la ventilación,

del combate de enfermedades y de la producción de alimento proporcionados anteriormente por el sistema de corriente libre. En efecto, al igual que la agricultura, la maricultura tiene sus costos ocultos y no es en modo alguno un regalo "gratis" de la naturaleza (recuérdese el examen de este importante punto en el capítulo 3).

## 2. BIOTA Y PRODUCTIVIDAD

En forma típica, las comunidades de estuario están compuestas de una mezcla de especies endémicas (esto es, de especies confinadas a la zona del estuario) y de las que llegan desde el mar, más unas muy pocas especies, de capacidades osmorreguladoras, para penetrar desde el medio exterior de agua dulce o hacia éste. Inclusive la biota de los estuarios hipersalinos es de origen marino y no proviene en modo alguno de la comunidad salobre del camarón de agua salada y mosca, de los lagos salados interiores y de los manantiales de alta salinidad. Las poblaciones de pescado y mariscos comestibles son buenos ejemplos de especies endémicas y marinas mezcladas. Por ejemplo, la trucha de mar salpicada (*Cynoscion nebulosus*) está reducida en gran parte a los estuarios, en tanto que una especie de sábalo (*Brevoortia*, sp.) se encuentra en los estuarios en una etapa juvenil, las más de las veces. Y en forma análoga, la mayoría de las especies comerciales de ostras y cangrejos son principalmente de estuario, en tanto que diversas clases de camarones comercialmente importantes viven y desovan como adultos cerca de la costa y van a los estuarios como larvas, según puede verse en el diagrama del ciclo vital de la figura 13-3. Es muy corriente, en efecto, que el necton costero utilice los estuarios como *aposento para niños*, donde las etapas jóvenes de desarrollo sacan provecho de la protección y del alimento abundante. Puesto que el hombre cosecha a menudo estas especies frente a la costa, el ciclo biológico y las conexiones energéticas vitales no siempre se han apreciado debidamente. Los peces anádromos, como los salmones y las anguilas dependen también de los estuarios, donde pueden permanecer por periodos considerables de tiempo durante sus migraciones del agua salada al agua dulce. *La dependencia de tantas y tan importantes pesquerías comerciales y de deporte con respecto a los estuarios es una de las principales razones*

*económicas de la conservación de estos hábitats.* La parte más productiva y, por consiguiente, más importante del vivero la forman las zonas intermedias adyacentes de agua poco profunda, las que, por supuesto, son las primeras que sufren de las intrusiones mal preparadas del hombre (fig. 13-6).

Entre los pequeños organismos que constituyen la base de la cadena de alimentos, la sustitución de las especies según gradientes estacionales proporciona una adaptación eficiente a los cambios estacionales en materia de factores físicos característicos de los estuarios de las zonas templadas, tal como se describió en el capítulo 5 (pág. 119). En términos generales, el componente holoplancton comprende relativamente pocas especies, en tanto que el meroplancton (véase la definición de estos términos en la pág. 370) propende a ser más diverso, reflejando la diversidad de los hábitats béticos. Los consumidores son a menudo versátiles en su conducta alimenticia. El ubicuo mágil (*Mugil*), del que se encuentran especies en estuarios de todo el mundo, puede alimentarse a diversos niveles tróficos (W. E. Odum, 1970a). El perfil del sedimento marino descrito en el capítulo precedente (fig. 12-13) está especialmente bien desarrollado en estuarios y reviste importancia capital en el metabolismo de sistemas. Debido al alto contenido orgánico de los sedimentos de estuario, el ciclo biogeoquímico del azufre, tal como se describió en el capítulo 4, desempeña un papel importante.

Según puede verse en el cuadro 3-7, en cuanto a clase, los hábitats figuran al lado de los bosques tropicales de lluvia y de los arrecifes de coral como ecosistemas naturalmente productivos. *En forma característica, los estuarios suelen ser más productivos que ya sea el mar, por una parte, o el drenaje de agua dulce por la otra.* Los subsidios de energía que contribuyen a semejante productividad se examinaron en el capítulo 3 (véase especialmente fig. 3-17), en tanto que éstos y otros factores se han visto ya en el presente. Podemos resumir ahora las razones de alta productividad como sigue (véase E. P. Odum, 1961; Schelske y Odum, 1961):

1. *El estuario es una trampa nutricia que en parte es física (especialmente en los tipos estratificados, véase fig. 13-2) y, en parte, biológica.* Al igual que en los arrecifes de coral, la retención y la rápida nueva circula-

ción de los elementos nutritivos por el bentos, la formación de agregados y detritus orgánicos y la recuperación de alimentos de los sedimentos profundos por la actividad microbiana y por raíces vegetales de penetración profunda o por animales zapadores, todo ello crea una especie de sistema de "auto-enriquecimiento" (véase Kuenzler, 1961; Pomeroy y col. 1965, 1969). Según ya se señaló, esta tendencia natural hacia la eutroficación hace a los estuarios especialmente vulnerables a la contaminación, puesto que los contaminantes quedan "atrapados" exactamente lo mismo que los alimentos provechosos (véase el examen del DDT, págs. 81-82, y también el cuadro 3-12).

2. *Los estuarios se benefician de una diversidad de tipos de productores, "programados" para una fotosíntesis de prácticamente el año entero.* Los estuarios poseen a menudo los tres tipos de productores que animan nuestro mundo, a saber: macrófitos (algas, hierbas marinas y hierbas de pantano), micrófitos bénticos y fitoplancton. La zonación de estas tres unidades de producción en un estuario de Georgia puede verse en la figura 13-4. En esta ubicación, la hierba de marisma *Spartina alterniflora* es la principal productora; el detritus de la hierba enriquecido por microbios "alimenta" a los consumidores en las ensenadas y los estrechos (véase la explicación de la cadena de alimentos de detritus, cap. 3). Esta función podrán asumirla en aguas más frías las hierbas anguila (*Zostera*) o las algas, así como las hierbas tortuga (*Thalassia* y géneros afines) en aguas más cálidas. Estas

últimas efectúan contribuciones importantes a la productividad de las lagunas tropicales y subtropicales (véase H. T. Odum, 1957a, 1963; Wood, Odum y Zieman, 1969). Las hierbas marinas soportan a menudo grandes poblaciones de algas epifíticas (*Aufwuchs*, o perifiton, véase pág. 332) y de pequeña fauna que proporcionan alimentos a los peces herbívoros y a otro necton. Como puede verse en la figura 13-5, cabe observar una "microsucesión" sobre hojas de hierba marina, con la biomasa y la diversidad mayores en las hojas más viejas.

La importancia de las pequeñas algas bénticas, que crecen no sólo en los macrófitos (fig. 13-5) y los animales sésiles, sino sobre o en toda clase de fondos (roca, arena, barro), pasa a menudo inadvertida. Por ejemplo, Pomeroy (1959) calculó que las "algas del lodo" de los estuarios de Georgia representan no menos de un tercio de la producción primaria anual. En verano encontró que la velocidad de la fotosíntesis era la más alta cuando la marea era alta (los organismos resultaban en cierto modo "enfriados por el agua"), en tanto que en invierno lo era cuando los bancos de las ensenadas estaban expuestas a la bajamar y los sedimentos eran calentados rápidamente por el sol. Como resultado de ello, la intensidad de producción permanecía relativamente constante durante el año, lo que constituye otro buen ejemplo de homeostasia funcional en presencia de cambios estacionales pronunciados en materia de luz y temperatura. Williams (1968), al estudiar diatomeas

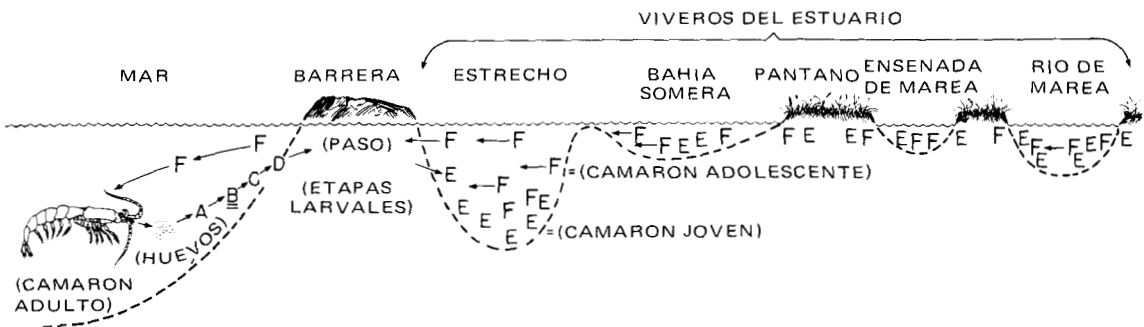


FIG. 13-3. Ciclo vital del camarón, que se sirve de los estuarios como de guardería para niños. Los camarones adultos desovan frente a la costa, y las jóvenes etapas larvales (A, nauplius; B, protozoario; C, mysis; D, postmysis) se mueven hacia la costa, a los estuarios semicerrados en donde las etapas juvenil (E) y adolescente (F) encuentran el alimento y la protección que necesitan para su rápido crecimiento en las bahías, las ensenadas y los pantanos de agua somera. Los camarones maduros vuelven luego a las aguas más profundas de los estrechos y el mar adyacentes, donde son pescados por los barcos rastreadores comerciales.



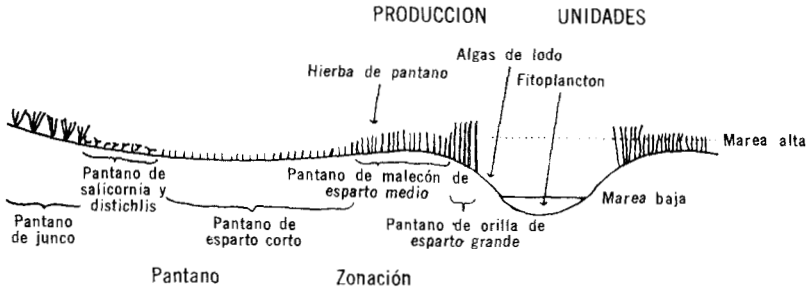


FIG. 13-4. Zonación en un pantano salobre de un estuario de Georgia en el que se aprecian tres tipos distintos de productores que contribuyen al metabolismo del sistema. Una gran parte del pantano está cubierta por una especie única de planta, la *Spartina alterniflora*, la cual, sin embargo, exhibe distintas formas de vida o ecotipos según las condiciones fisiográficas. Las zonas de *Spartina* son exactamente tan distintas en cuanto a la productividad inherente y las poblaciones animales asociadas como lo son las zonas compuestas de especies distintas. Desde el punto de vista funcional, el pantano entero constituye una unidad, puesto que la mayor parte de su hierba no es consumida hasta que ha sido quebrada y reducida a detritos por la acción tanto de la marea como de las bacterias y transportada a todas las partes del estuario.

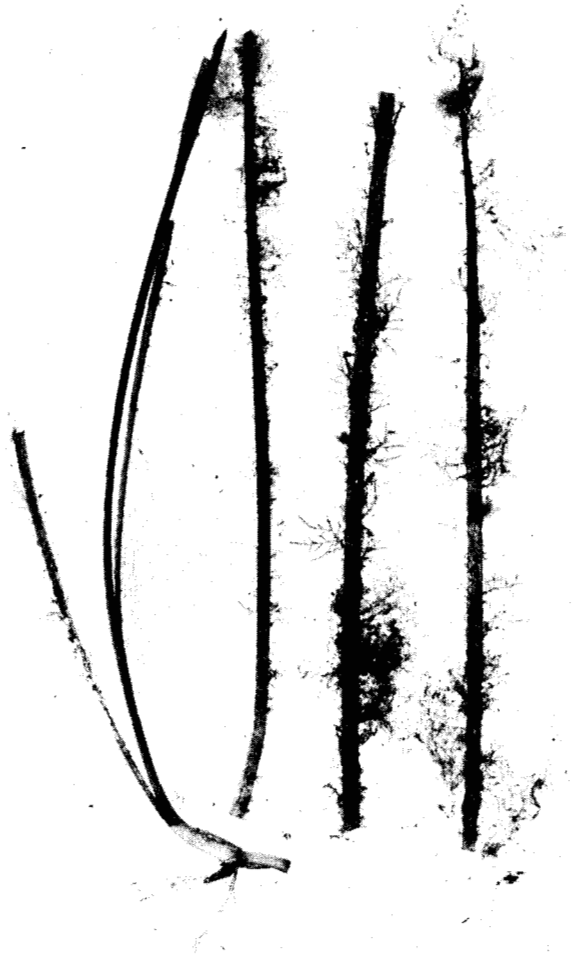
bénticas, encontró que muchas de ellas forman tubos de sedimento en los que se mueven hacia arriba y hacia abajo, siguiendo los regímenes de luz y temperatura (ejemplo de ajuste por la "conducta" de la planta). Véase un diagrama de la corriente de energía del estuario de marisma en Teal (1962).

3. La importancia de la acción de la marea en la creación de un ecosistema "subsidiado" de nivel de agua fluctuante se ha documentado ya. De modo general, cuanto más alta sea la amplitud de la marea, tanto mayor será el potencial de producción, a condición que las corrientes resultantes no sean demasiado abrasivas. El movimiento fluctuante del agua realiza una gran cantidad de "trabajo", alejando desperdicios y transportando alimento y elementos nutritivos, de modo que los organismos puedan conservar una existencia sésil, la que no requiere el gasto de mucha energía metabólica para la excreción y la captura de alimento. No se sabe tan bien como sería de desear a cuál velocidad dejan las corrientes de ser subsidios para convertirse en presiones.

Al igual que los demás sistemas eutróficos, los estuarios están sujetos a floraciones que, a veces, "van más allá de lo debido" o se convierten en temporalmente "cancerosas". Las mareas rojas, que son grandes floraciones de determinados dinoflagelados de pigmento rojo (de los géneros *Gonyaulax* y *Gymnodinium*, entre otros), son ejemplos bien conocidos. Las floraciones rojas se producen a me-

nudo en manchas, en los estuarios, sin causar daño alguno (Ragotzkie y Pomeroy, 1957), pero en algunas áreas, en cambio, se desarrollan periódicamente floraciones de proporciones monstruosas y se extienden hacia afuera, hasta las aguas costeras, donde pueden producir mortalidad en masa de los peces y demás necton, como consecuencia de las toxinas producidas por los flagelados. Según Provasoli (1963), la neurotoxina producida por *Gonyaulax catenella* es uno de los venenos más poderosos conocidos. Lo mismo que en el agua dulce, grandes floraciones de algas verdeazules pueden también producir toxinas. Por otra parte, muchas mareas rojas no son tóxicas, e inclusive se ha informado que las floraciones de ciertas especies pueden ser comidas sin inconveniente por los peces (W. E. Odum, 1968a) y son además alimenticias para las ratas (Patton y col., 1967). Si bien las causas de las mareas rojas no se conocen suficientemente todavía, muchos investigadores creen que se desarrollan cuando las condiciones del agua estable en áreas fértiles producen una concentración de elementos nutritivos orgánicos y sustancias de crecimiento (de las que se sabe que las necesitan los dinoflagelados), que fueron tal vez producidas por floraciones anteriores de otro fitoplancton. Aunque las mareas rojas son fenómenos "naturales" que pueden presentarse en áreas costeras ampliamente esparcidas (y aun en ocasiones en alta mar), se sospecha, con todo, que la contaminación orgánica pueda aumentar la frecuen-

FIG. 13-5. Una sola hoja de hierba anguila (*Zostera*) cortada en cuatro para mostrar el desarrollo de las algas epifíticas en las porciones más viejas (a la derecha de la foto). Además de los cabos algales multicelulares, perceptibles a simple vista, numerosos protozoarios y diatomeas unicelulares juntos forman, con pequeños animales metazoarios, un microecosistema casi completo, cuya producción bruta iguala o supera la de la parte joven, o próxima, no colonizada, de la planta de la hierba de anguila; véase E. P. Odum (1966). (Foto del Dr. E. J. Kuenzler.)



cia y la gravedad de las floraciones tóxicas. Ryther, 1955, Hutner y McLaughlin, 1958, y Wood, 1962, presentan diversas teorías.

Una idea persistente en relación con los estuarios es la de que la aportación de agua de río conteniendo fertilizantes arrastrados de la tierra efectúa una contribución importante a su productividad. Si bien esto podrá ser así allí donde el desagüe de la tierra es muy abundante (como en el Delta del Nilo, antes de que grandes diques bloquearan la corriente sedimentaria), los ríos no "fertilizan" por regla general los estuarios, y de hecho, los estuarios de desembocadura de río son a menudo menos productivos que las bahías y las lagunas, a las que faltan grandes aportaciones de corriente, pero cuentan, en cambio, con una flora béntica bien desarrollada. Riley (1968) ha resumido las pruebas de que los elementos alimenticios concentrados que los estuarios vuelven a circular provienen inicialmente del mar. Al propio tiempo, los estuarios

engendran a menudo más fertilidad de la que son capaces de utilizar ( $P$  es mayor que  $R$ ), lo que se traduce en la exportación o el derrame de elementos nutritivos hacia el mar, según se mencionó en el capítulo anterior (cap. 12). Por ejemplo, en los estuarios de marisma de Georgia se produce tanta materia orgánica y ésta se combina con tanto sedimento, que los elementos nutritivos contenidos no pueden ser utilizados cabalmente en el estuario, a causa de la poca penetración de la luz. En cambio, al alcanzar estos elementos las aguas más claras frente a la costa pueden ser utilizados. Según se muestra en el cuadro 13-1, las aguas costeras adyacentes a semejantes estuarios fértiles podrán ser acaso mucho más productivas que las aguas costeras cerca de las desembocaduras de grandes ríos. La exportación de meroplancton y detritus de los estuarios podrá reforzar particularmente, acaso, la productividad secundaria de las aguas costeras. En resumen, cabe decir que todas las

Cuadro 13-1  
 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DE CARBONO-14 DE AGUAS COSTERAS FRENTE A UN ESTUARIO FÉRTIL,  
 COMPARADA CON LA DE LAS DESEMBOCADURAS DE DOS GRANDES RÍOS \*

Area	Producción primaria (g carbono/m <sup>2</sup> /año)	Procedencia de los datos
Agua costera frente a un gran estuario de marisma de Georgia, sin río alguno a proximidad	547	J. P. Thomas, 1966
Agua costera frente al Río Mississippi	288 †	W. H. Thomas y col., 1960
Desembocadura del Río Columbia	88	
Corriente del Río Columbia	60	
Corriente ascensional al norte de la desembocadura del Río Columbia	152	
		Anderson, 1964

\* Adaptado de E. P. Odum, 1968a.

† Calculada a partir de una producción medida de 0.8 g de C/m<sup>2</sup>.

aguas costeras susceptibles de soportar grandes pesquerías se benefician probablemente ya sea: 1) del derrame de "zonas de producción" de agua somera, ó 2) de la ascensión de aguas del fondo, ricas en elementos nutritivos, ó 3) de ambas cosas a la vez (véase E. P. Odum, 1968a).

### 3. POTENCIAL DE PRODUCCION DE ALIMENTO

La alta productividad potencial de los estuarios no siempre ha sido debidamente apreciada por el hombre, quien a menudo los ha clasificado como áreas "desprovistas de valor", aptas únicamente para verter en ellas materiales de desecho, o bien útiles, solamente, si se las desecaba o se las llenaba para convertirlas en apropiadas al uso terrestre. La figura 13-6 ilustra una modificación particularmente desafortunada que destruye la zona más productiva y crea una propiedad residencial vulnerable a las tempestades. Si se consideran los dobles costos (esto es, los costos de la construcción inicial y los costos subsiguientes de mantenimiento y reparación de los daños causados por tempestades, costos que paga el contribuyente) de semejantes cambios y el alto potencial del estuario no modificado para la producción de proteína de pescado y para el tratamiento de los desperdicios, resulta claro que la utilización al estado natural es preferible. Muchos Estados están aprobando leyes para preservar este "uso mejor y supremo".

Dos ejemplos ilustrarán la capacidad de producción de pescado en estuarios que se han dejado al estado más o menos natural.

Según Hopkins y Andrews (1970), la almeja comercialmente valiosa, *Rangia cuneata*, produce anualmente 2 900 Kg de carne por Ha, y 13 900 Kg de concha por Ha en determinados estuarios de Texas. Admitiendo 2 Kcal por g de peso húmedo, este rendimiento es de aproximadamente 580 Kcal por m<sup>2</sup>, que se compara bien con el rendimiento de pescado de los estanques artificiales más intensamente administrados y fertilizados (véase cuadro 3-11), si se tiene presente, por supuesto, que el lecho de almejas requiere una aportación de energía de aguas adyacentes. El cultivo de ostras en almadía, como se practica en Japón, puede aumentar el rendimiento en cinco o diez veces con respecto al obtenido de poblaciones libres. Sin embargo, este tipo de cultivo, en el que las ostras están suspendidas en cuerdas que cuelgan de flotadores, requiere una gran cantidad de mano de obra (o sea, de energía humana). Según Bardach (1968), una almadía de 500 m<sup>2</sup> puede rendir, en los estuarios mejores productores de ostras, cuatro toneladas métricas (peso húmedo) de carne descascarada de ostra anualmente. Al parecer, estas almadías pueden ocupar nada menos que una cuarta parte del área de agua sin inducir autocontaminación, en cuyo caso podrían obtenerse anualmente hasta 2 000 Kcal por m<sup>2</sup> de proteínas. Furukawa (1968) escribe, en un estudio de la historia y las técnicas del cultivo de ostras japonés, que el método de la almadía había reemplazado ahora virtualmente todos los demás métodos de cultivo de mariscos en dicho país. La producción de la carne de ostra subió, en la sola Bahía de Hiroshima, de 20 mil toneladas

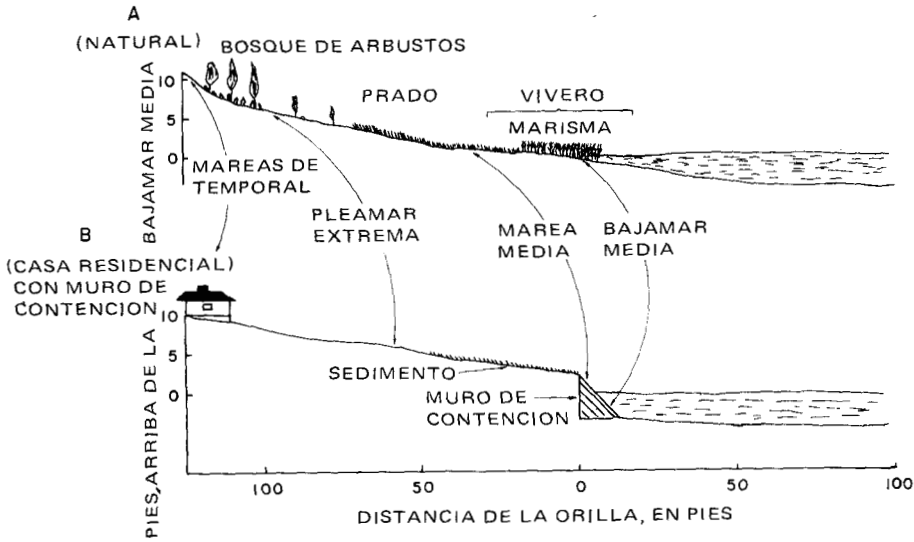


FIG. 13-6. La construcción de muros de contención destruye la parte más importante del "vivero" del estuario y estimula la edificación de barrios residenciales vulnerables a los huracanes y otras tempestades. Diagrama copiado de Mock (1966) quien, informa que 10 meses de reunión intensa de muestras produjeron 2.5 veces más camarón pardo y 14 veces más camarón blanco (las dos principales especies comerciales), de un área natural en el estuario de Texas (A en el diagrama), del que pudo obtenerse de un área con muro de contención en el mismo estuario (B en el diagrama). Esta no es más que una sola de las múltiples clases de modificaciones emprendidas en nombre del "progreso" y el "desarrollo", que destruyen inadvertidamente recursos naturales, con gran costo, a menudo, para los contribuyentes, puesto que la mayoría de estas operaciones no las pagan empresarios "privados", sino el Estado, o se pagan con los fondos del "sistema político de las partidas de favoritismo provincial de ríos y puertos" (véase Allen, 1964, y W. E. Odum, 1970b).

(peso húmedo) en 1950 a 240 mil toneladas en 1965, siendo este último un rendimiento mayor que la cosecha total de ostras naturales en el Japón entero.

Antes de recurrir el lector a su regla de cálculo para averiguar, a partir de las cifras indicadas, cuánta carne de ostra podrían producir los estuarios del mundo, recuerde que tan intensas cosechas locales dependen de muchas hectáreas (el número exacto no se ha averiguado) de agua adyacente. Por consiguiente, las "granjas" de ostras han de estar separadas unas de otras y su densidad habrá de regularse en última instancia, si no se quieren destruir tanto la capacidad natural de producción como los demás empleos necesarios de los estuarios, por un "exceso de cosa buena". A condición que mantengamos las esperanzas de rendimiento dentro de límites ecológicos razonables, el cultivo de ostras y demás mariscos por almadía constituye una forma apropiada de aprovechar la productividad natural de los estuarios. Y puesto que las ostras son sensibles a la contaminación, el

hecho de tener una inversión en semejante cultivo constituirá también, a su vez, un elemento disuasivo contra aquélla.

La ostricultura ha tenido en Estados Unidos sus altos y sus bajos. Antes un negocio floreciente en muchas regiones, el dragado, la sedimentación y el agotamiento de la reserva de "simiente" han poco menos que eliminado la industria. Puesto que la población humana del mundo padece hambre de proteínas, el interés por el cultivo de mariscos mediante almadía en el Japón y por el cultivo de camarón y peces en estanques (bien desarrollado también en Japón y en otros países occidentales; véase Hickling, 1965) aumentará también indudablemente en Norteamérica. Sin embargo, con objeto de aprovechar el potencial, necesitamos comprender la urgencia de dos factores, a saber: 1) la destrucción física de los estuarios ha de detenerse y su capacidad biológica ha de restablecerse, mediante reducción de la contaminación, y 2) debe reconocerse ampliamente que el cultivo del estuario no sólo se basa en principios

totalmente distintos de los de la tierra firme, sino que hay que prestar siempre atención, además, a los demás usos con los que las prácticas del cultivo de mariscos puedan colidir. Así, por ejemplo, a diferencia de un campo de maíz, el estuario ha de servir para otros usos que el del cultivo de alimento (por ejemplo, para el recreo, la navegación, etc.). En fecha reciente, la *National Science Foundation* ha lanzado un programa de "subvenciones marinas" a universidades, con la esperanza de que la investigación inspirada en el uso hará en favor del cultivo de mariscos lo mismo que hizo en el siglo pasado para la agricultura el programa de las "subvenciones agrícolas". Pero algo está muy claro, y es que el cultivo del mar y de los estuarios no deberían emprenderlo en ningún caso personas o grupos de personas inexpertas y no preparadas.

#### 4. RESUMEN

El estuario constituye un buen ejemplo de un sistema acoplado que consigue un buen equilibrio entre los componentes físicos y bióticos y, con esto, una alta intensidad de productividad biológica. Consta de diversos subsistemas enlazados unos con otros por el flujo y reflujo del agua impelida por el ciclo hidrológico (entrada de río) y el ciclo de la marea, que proporcionan ambos "subsídios de energía" para el sistema en su conjunto. Los subsistemas principales son: 1) las zonas de producción de agua somera, en las que la intensidad de la producción primaria excede de la intensidad de la respiración. Estas zonas comprenden arrecifes, bancos de arena, lechos de algas o de hierba marina, tapices algales

y marismas. Este subsistema exporta energía y elementos nutritivos a agua más profunda del estuario y de la plataforma costera adyacente; 2) el subsistema sedimentario de los canales, estrechos y lagunas más profundos, en los que la respiración es superior a la producción y en que se utiliza la materia orgánica, en partículas y disuelta, de la zona de producción. Aquí los elementos nutritivos son regenerados, se vuelven a poner en circulación y se almacenan, y se elaboran vitaminas y reguladores del crecimiento; 3) el plancton y el necton, que se mueven libremente entre los dos subsistemas fijos, produciendo, transformando y transportando elementos nutritivos y energía, al tiempo que responden a periodicidades diurna, de marea y de estación; este subsistema reacciona rápidamente a la abundancia y la escasez locales de los recursos disponibles.

Desde el punto de vista del hombre, los estuarios han de considerarse siempre como un medio de "uso múltiple", lo que significa que los compromisos en relación con los usos en conflicto deben hacerse en términos del bienestar del conjunto (véase pág. 296 y figura 9-8). Puesto que en un estuario, "todo el mundo" (hombre y organismos) vive río abajo de todos los demás, la modificación o la contaminación en un punto afectan puntos distantes en ambas direcciones de marea, y aun en los mares adyacentes. Por consiguiente, *el ecosistema del estuario entero debe estudiarse, regularse, administrarse y zonificarse, rigiéndose los usos humanos con miras al beneficio del conjunto. Ya que, en otro caso, los estuarios sólo podrán sufrir la "tragedia de los comunes"* (véase pág. 271 y Hardin, 1968).

## Capítulo 14

### Ecología terrestre

#### 1. MEDIO TERRESTRE

Llegamos ahora a la tierra, de la que se admite en forma general que es el más va-

riable, tanto en términos de tiempo como de geografía, de los tres medios principales. Aunque no queramos extendernos al respecto, es el caso, con todo, que el contraste entre el

ecosistema del agua libre, como el mar con su pequeña biomasa vegetal, y el ecosistema terrestre, con su gran biomasa vegetal, ha constituido un aspecto en el que hemos insistido constantemente en toda la parte I (véase especialmente cap. 2). Debido a su conspicua estructura biológica fija, los estudios ecológicos del medio terrestre han propendido a destacar los principios de organización de la población y de la comunidad y los procesos del desarrollo autogénico (esto es, de sucesión ecológica). Estos principios han sido examinados en detalle en los capítulos de 6 a 9, con la presentación de numerosos ejemplos terrestres. La productividad de los ecosistemas terrestres se ha considerado en el cap. 3, y las características físicas generales del medio terrestre se han esbozado en el capítulo 5, sección 5. Por consiguiente, este capítulo se ocupará principalmente de la composición de las comunidades terrestres y de su variación geográfica, con notas sobre algunos de los rasgos metabólicos especialmente característicos de los ecosistemas terrestres.

Al comparar el agua con la tierra como hábitat, hay que tener presentes los siguientes aspectos:

1. La humedad misma se convierte en un factor limitativo principal en la tierra. Los organismos terrestres se enfrentan constantemente al problema de la deshidratación. La transpiración o evaporación de agua de las superficies de las plantas constituye un proceso de disipación de energía exclusivo del medio terrestre (véase pág. 19).

2. Las variaciones y los casos extremos de temperatura son más pronunciados en el medio aéreo que en el acuático.

3. Por otra parte, la rápida circulación de aire a través del globo se traduce en una mezcla fácil y notablemente constante de los contenidos de oxígeno y de bióxido de carbono (al menos mientras no interviene el hombre).

4. Si el suelo ofrece un apoyo sólido, el aire, en cambio, no lo hace. Se han desarrollado esqueletos firmes tanto en las plantas como en los animales terrestres, y también medios especiales de locomoción en los últimos.

5. La tierra, a diferencia del mar, no es continua. Hay en ella barreras geográficas importantes que dificultan el movimiento libre.

6. El carácter del substrato, aunque importante en el agua (como se indicó en los ca-

pítulos 11 y 12), es particularmente vital en los medios terrestres. El suelo, y no el aire, es la fuente de elementos nutricios altamente variables (nitratos, fosfatos, etc.); constituyere un subsistema ecológico altamente desarrollado, según veremos más adelante (véase capítulo 4, sec. 5, subdivisión 8; también capítulo 20).

En resumen, podemos pensar en el clima (temperatura, humedad, luz, etc.) y en el substrato (fisiografía, suelo, etc.), como en los dos grupos de factores que juntamente con las interacciones de la población deciden la naturaleza de las comunidades y los ecosistemas terrestres.

## 2. BIOTA TERRESTRE; REGIONES BIOGEOGRAFICAS

La evolución ha modelado en la tierra el desarrollo de categorías taxonómicas más elevadas, tanto en el reino vegetal como en el reino animal. Así, por ejemplo, los organismos más complejos y especializados de todos, esto es, las plantas de semilla, los insectos y los vertebrados de sangre caliente dominan actualmente en la tierra. Por supuesto, estos últimos incluyen una población humana en aumento que, año tras año, ejerce un control mayor sobre el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. Esto no significa que formas inferiores (desde el punto de vista de la evolución) como las bacterias, hongos, protozoos, etc., estén ausentes o revistan poca importancia; en efecto, los microorganismos desempeñan en todos los ecosistemas las mismas funciones vitales.

Aunque el hombre y sus asociados más directos (plantas y animales domésticos, ratas, pulgas y bacterias patógenas) muestran una vasta distribución por la tierra, cada área continental propende a tener su flora y fauna especiales. Las islas, en cambio, difieren a menudo mucho del continente. Así, pues, el tema apasionante de la biogeografía reviste particular importancia en la evolución de las comunidades terrestres. Alfred Russell Wallace, quien fue autor juntamente con Darwin de uno de los primeros principios de selección natural, no tardó en darse cuenta de esto y estableció uno de los primeros sistemas de regiones biogeográficas. Como puede verse en la figura 14-1, los reinos florales, tal como lo percibe el geógrafo de las plantas, son muy parecidos a las regiones de fauna tal como

las reproduce el geógrafo que estudia los animales. La principal diferencia es el reconocimiento de la formación de la región de El Cabo, en Africa del Sur, cual una región principal distinta. Aunque pequeña en extensión, la Unión Sudafricana posee una flora excepcionalmente rica de más de 1 500 géneros, 500 de los cuales (30 por 100) son endémicos, esto es, no se encuentran en ninguna otra parte. Muchas de las especies únicas han sido ampliamente cultivadas en jardines europeos. Cuando se consideran, tanto las plantas como los animales, la región australiana

es, por supuesto, la más aislada; sigue a ésta América del Sur. Estas dos áreas poseen un gran número de especies endémicas. Madagascar, que ha estado separada de Africa durante mucho tiempo, se considera en ocasiones como una región distinta.

Según vimos en el capítulo 8, los organismos que ocupan el mismo nicho ecológico en comunidades similares de regiones biogeográficas distintas se conocen como *equivalentes ecológicos*, aunque tal vez ni siquiera estén emparentados de cerca desde el punto de vista taxonómico. Los cactus (familia Cactaceae),

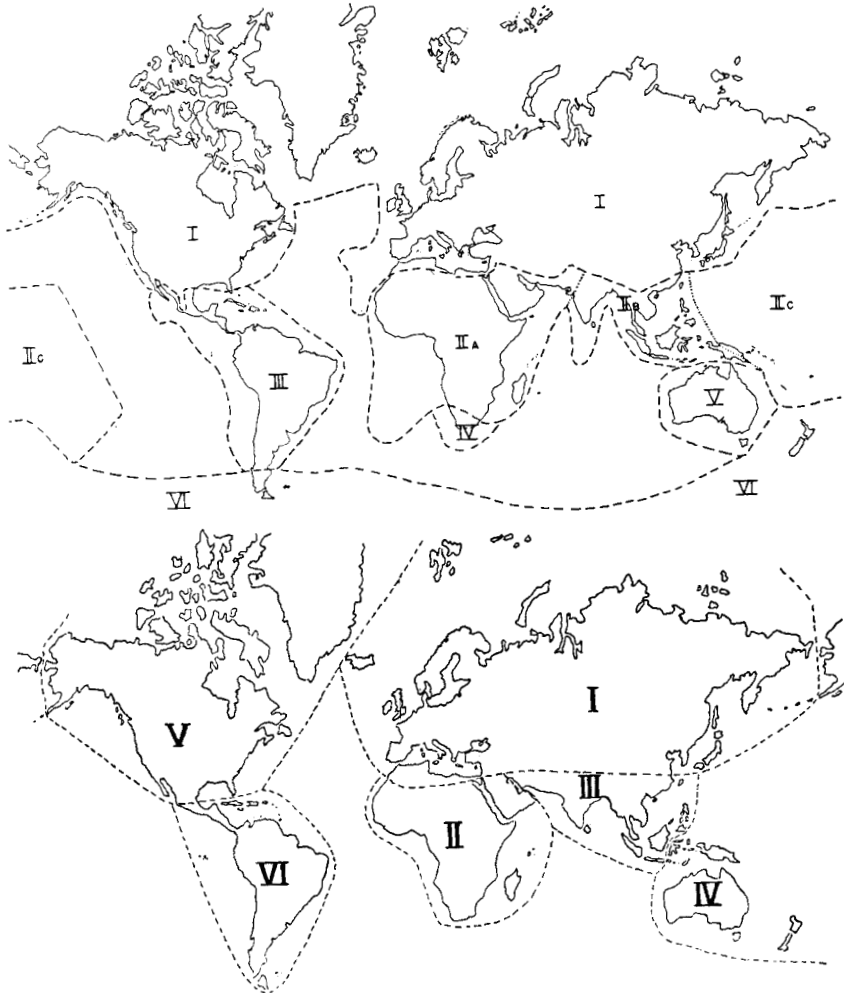


FIG. 14-1. Las regiones biogeográficas del mundo tales como han sido delimitadas por estudiantes de las plantas de flor (mapa superior) y por los geógrafos que estudian los animales (mapa inferior). Las regiones o "reinos" florales tal como los representa Good (1953) son como sigue (mapa superior): I, boreal; II, paleotropical con subdivisiones: A, africana; B, indomalásica y C, polinésica; III, neotropical; IV, sudafricana; V, australiana; VI, antártica. Las regiones zoogeográficas (según de Beaufort, 1951) son como sigue (mapa inferior): I, paleártica; II, etiópica (africana); III, oriental; IV, australiana; V, neoártica; VI, neotrópica. Las regiones I y V se unen a menudo como región holártica, a causa del intercambio considerable de fauna que se ha producido entre ellas.

por ejemplo, que tanto abundan en los desiertos del Nuevo Mundo (especialmente en la región neotrópica), están totalmente ausentes en el Viejo Mundo; pero en los desiertos africanos, en cambio, algunas especies de Euphorbiaceae se ven exactamente igual que los cactus, y han desarrollado una forma de vida espinosa y suculenta (almacenadora de agua) similar. Ejemplos igualmente llamativos son corrientes en el reino animal. El punto a destacar es que la discontinuidad del medio terrestre se traduce en el hecho de que comunidades similares estén pobladas por especies distintas. Compárese la figura 14-1 con el mapa de comunidades de la figura 14-7. Véanse estudios generales en los libros de Newbigin (1936) y Dansereau (1957) sobre biogeografía; de Cain (1944), Polunin (1960) y Good (1964) sobre geografía vegetal; Hubbs (dir.) (1958), Hesse y col. (1951) y Udvardy (1969) sobre geografía animal. Una contribución importante a la biogeografía de las islas, mencionada ya anteriormente en el capítulo 9, es el libro pequeño pero valioso de MacArthur y Wilson (1967).

Al igual que en todos los demás aspectos ecológicos, el hombre modifica deliberada o inconscientemente la distribución geográfica de plantas, animales y microbios. Experimenta constantemente con introducciones, aun a través de muchos "reveses", y sufre pérdidas económicas enormes producidas por plagas que, según se señaló en el capítulo 7, no son a menudo más que especies desplazadas. Islas y continentes remotos han experimentado una substitución casi total de especies endémicas por variedades introducidas. La mayoría de las aves canoras que vemos en las partes habitadas de Hawai, por ejemplo, son importadas. Elton (1958) ha preparado un resumen excelente de la "ecología de las invasiones".

### 3. ESTRUCTURA GENERAL DE LAS COMUNIDADES TERRESTRES

Tan variados son los organismos terrestres, que una clasificación simplificada de las formas y los hábitos de vida similar a la serie del bentos-plancton-necton (véase cap. 11, sec. 2), de empleo general en relación con los organismos acuáticos, no es practicable. Semejante clasificación sería útil, en relación con las comunidades terrestres, pero ha de esperar estudios ulteriores. Sin embargo, al examinar la estructura biótica de dichas comuni-

dades podemos echar mano de la clasificación trófica básica. En efecto, la clasificación general de los principales nichos alimenticios, esto es, la de la serie autótrofos-heterótrofos, es perfectamente aplicable a la tierra.

**AUTÓTROFOS.** La característica sobresaliente de las comunidades terrestres es, por supuesto, la presencia y por lo regular el dominio, de las grandes plantas enraizadas, que no sólo constituyen los principales elaboradores de alimento, sino que proporcionan refugio a otros organismos y juegan un papel importante en mantener y modificar la superficie de la tierra. Aunque hay algas terrestres importantes, no hay nada en la tierra que se compare con el fitoplancton de los medios acuáticos. A diferencia de tantos de éstos, que requieren vitaminas u otros elementos nutritivos orgánicos, los productores básicos de la tierra son autótrofos forzosos estrictos, que sólo requieren luz y elementos nutritivos minerales. No obstante, las plantas terrestres podrán depender acaso de microorganismos, para su alimentación, en otras formas, según vimos en el ejemplo de las micorrizas simbióticas (véanse págs. 113 y 257). La *vegetación* que es el término general empleado por todas las plantas de un área, es un rasgo tan característico, que generalmente clasificamos y designamos las comunidades terrestres sobre la base de ella, más bien que sobre la del medio físico, como es a menudo conveniente en las situaciones acuáticas.

Está representada una gran cantidad de formas de vida que adaptan las plantas terrestres a casi todas las situaciones concebibles. Términos como "herbáceo" y "lígneo", o la sucesión "árbol", "arbusto", "hierba" y "maleza" (incluyendo esta última hierbas no herbosas), son de uso muy general, por supuesto, y proporcionan una base amplia para el reconocimiento de las comunidades terrestres más importantes, que son las que se describirán más adelante en este capítulo. Otros términos, además, se refieren a adaptaciones según gradientes ambientales como, por ejemplo, "hidrófito" (mojado), "mesófito" (húmedo), "xerófito" (seco) y "halófito" (salado). Desde el punto de vista floral más detallado, una de las clasificaciones de uso más generalizado de la forma de vida es la que propuso inicialmente Raunkaier (1934). Las formas de vida de Raunkaier se basan en la posición del botón u órgano de renuevo y la protección correspondiente proporcionada



durante los periodos fríos o secos desfavorables. Las seis categorías primarias que se ven en la figura 14-2, son como sigue:

*Epifitas*, plantas aéreas; sin raíces en el suelo.

*Fanerofitas*, plantas aéreas; botones de renuevo expuestos en retoños erectos. Cinco subgrupos incluyen: árboles, arbustos, plantas jugosas de tallo, tallos herbáceos y lianas (enredaderas).

*Camaefitas*, plantas de superficie; botón de renuevo en la superficie del suelo.

*Hemicriptofitas*, plantas de penacho; botón en la superficie del suelo o justamente debajo de ella.

*Criptofitas* o *geofitas*, plantas terrestres; botón debajo de la superficie en un bulbo o rizoma.

*Terofitas*, anuales; ciclo de vida completo desde la semilla en un solo periodo vegetativo; sobreviven las estaciones desfavorables en forma de semillas.

En términos generales, la serie representa una de las adaptaciones crecientes a condiciones adversas de temperatura y humedad. Como puede verse en la figura 14-2, la mayoría de las especies del bosque tropical de lluvia son

fanerofitas y epifitas, mientras que los bosques del norte contienen una proporción mayor de formas de vida "protegidas". La flora de los desiertos extremos y de las áreas alpinas se compondría probablemente en su mayor parte de plantas anuales. Sin embargo, en el estudio de las situaciones locales necesitamos guardarnos contra el supuesto de que la proporción de las especies en las diversas categorías constituye un indicador del clima, toda vez que los factores edáficos y la etapa de la sucesión influyen grandemente sobre la composición de la forma de vida (Cain, 1950). La forma de vida "espectro", de Raunkaier, es muy útil como elemento descriptivo ecológico cuando se consideran las categorías sobre una base cuantitativa de comunidad, esto es, los números de los individuos lo mismo que los números de las especies consideradas (véase Cain, 1945; Stern y Buell, 1951). En muchos desiertos, por ejemplo, la mayoría de las especies podrán ser plantas anuales, pero algunas especies de arbustos constituyen a menudo la parte más importante de la vegetación desde el punto de vista tanto del plantel permanente como de la producción anual de materia seca. En otros términos, el espectro de

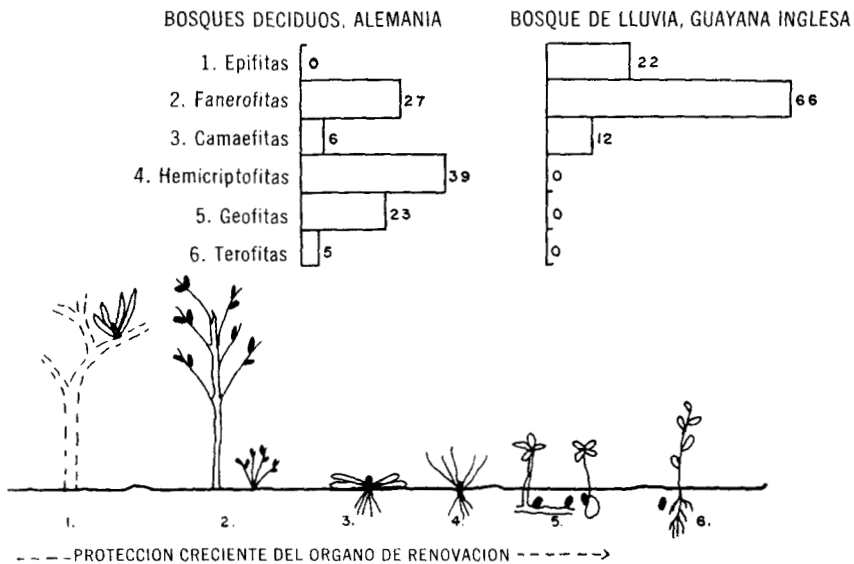


FIG. 14-2. Las formas de vida de las plantas terrestres, de Raunkaier. Las seis formas de vida están en el diagrama del esbozo inferior, con los botones de renuevo (o semillas en el núm. 6) en forma de cuerpos ovalados negros. Las gráficas superiores de barras comparan un bosque tropical y templado desde el punto de vista del porcentaje de las especies de la flora que pertenece a las seis formas de vida. Obsérvese que las formas de vida del bosque de lluvia (en donde no hay periodos fríos o secos desfavorables) tienen todas ellas botones expuestos, en tanto que la flora del bosque del norte contiene un gran porcentaje de formas de vida con órganos de renuevo protegidos. (La gráfica superior reproducida de Richards, 1952; el diagrama inferior está reproducido de Braun-Blanquet, 1932.)

la forma de vida de la vegetación (comunidad), y el espectro de la forma de la flora no son necesariamente los mismos. Será bueno destacar en este punto la diferencia entre el término ecológico "vegetación", que se refiere al manto vegetal tal como se presenta realmente en una región, y "flora", que se refiere a una lista de entidades taxonómicas que suelen encontrarse en ella. En forma interesante, aunque el término de "fauna" sea paralelo del de "flora", sólo que para los animales, no existe, con todo, paralelo alguno de la distribución ecológica de éstos, aunque se ha propuesto para ella el término de "faunación" (véase Udvardy, 1969).

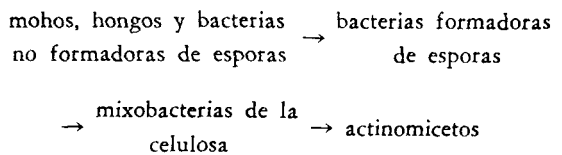
(MACRO)CONSUMIDORES FAGOTRÓFICOS. En relación con el gran número de nichos que proporciona la vegetación, las comunidades terrestres poseen una gran diversidad de consumidores. Los consumidores primarios comprenden no sólo pequeños organismos, tales como los insectos, sino también herbívoros muy grandes, como los mamíferos ungulados. Estos últimos constituyen un rasgo único de la tierra, con únicamente muy pocos paralelos en las comunidades acuáticas (por ejemplo, las grandes tortugas comedoras de plantas). Así, pues, los "herbívoros" terrestres distan mucho, en cuanto a estructura y forma, de los "herbívoros" del agua, esto es, del zooplankton. Toda vez que los autótrofos terrestres hacen una cantidad de alimentos de utilidad nutritiva baja (celulosa, lignina, etc.), los detritívoros constituyen características muy destacadas de las comunidades terrestres (véase cap. 3; también pág. 18).

La diversidad y abundancia de insectos y otros artrópodos (que llenan todo nicho imaginable) constituye, por supuesto, otra característica importante de aquellas comunidades. El estudio de la ecología de los insectos ha experimentado diversas oscilaciones interesantes. En el siglo XIX y los primeros tiempos del XX, se destacaban la historia natural y el ciclo vital, empezándose los estudios importantes sobre la biología de la población, según se vio en el capítulo 7. Con el descubrimiento del DDT, los laboratorios entomológicos se convirtieron sobre todo en laboratorios químicos, y el estudio ecológico de los insectos casi llegó a olvidarse, excepto por parte de aquellos que trabajaban en cultivos de laboratorio. Ahora, por supuesto, con el interés en el control biológico de los insectos reavivado, los departamentos de entomología vuel-

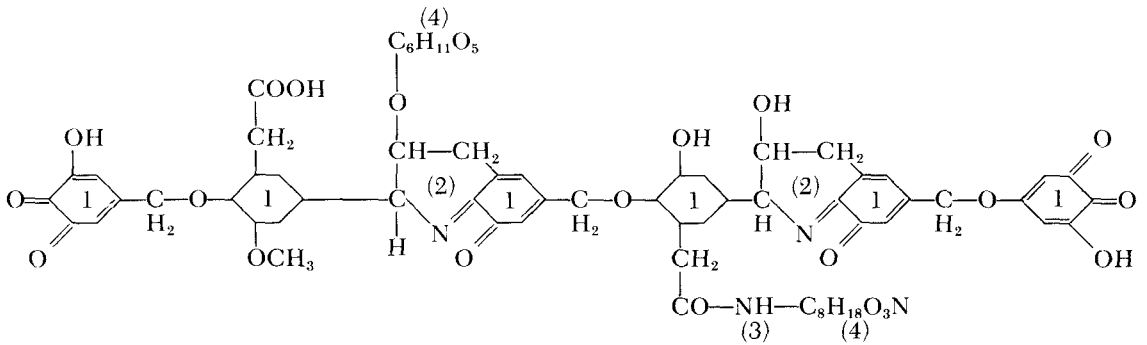
ven a estar bien provistos de ecólogos, y los estudios de campo están a la orden del día. Véase un estudio excelente de la ecología de los insectos en el libro de Clark, Geier, Hughes y Morris (1967).

Entre otros grupos que han sido intensamente estudiados en el campo, deberíamos mencionar las aves, que se encuentran en casi toda comunidad terrestre y proporcionan un material particularmente favorable para el estudio ecológico.

LOS SAPRÓTROFOS O MICROCONSUMIDORES. Los organismos que llevan a cabo la "mineralización de la materia orgánica" y realizan otras funciones útiles, como las que se definieron en el capítulo 2, son principalmente, en el medio terrestre, las bacterias y los hongos, pero comprenden también los protozoos y otros animales pequeños. Las funciones clave de los especialistas microbianos, como las bacterias nitrificantes, los hongos micorrizas y las bacterias anaerobias, se examinaron en los capítulos 2, 4 y 7. Aquellos que se designan a menudo como *microorganismos desintegradores* pueden considerarse como un grupo funcional o ecológico distinto, que comprende las cuatro entidades taxonómicas siguientes: 1) los hongos, incluidos los mohos y las levaduras; 2) las bacterias heterotróficas, incluidas las formadoras de esporas y la que no las forman; 3) los actinomicetos, que son bacterias filamentosas o de "hilo", con ciertos rasgos morfológicos de los hongos, y 4) los protozoos del suelo, incluidos las amibas, los ciliados y, especialmente, los flagelados incoloros. Estos desintegradores pueden encontrarse en todas las comunidades terrestres, pero están concentrados, sobre todo, en las capas superiores (incluido el manto). Aquí, la descomposición de los residuos vegetales, que en tantos ecosistemas terrestres ocasionan una proporción tan grande de la respiración de la comunidad, implica una sucesión de microorganismos que puede representarse como sigue (véase Kononova, 1961 pág. 134):



Los dos primeros grupos utilizan las sustancias orgánicas más fáciles de descomponer, como azúcares, aminoácidos y simples



proteínas. Luego las bacterias de la celulosa operan sobre las sustancias más resistentes, en tanto que los actinomicetos están especialmente asociados al *humus*, el cual, según se describió en el capítulo 2, es el producto final obscuro, pardo-amarillo y muy resistente de la segunda etapa de la descomposición, llamada *humificación* (la primera etapa se designó como la formación de detritus de partículas). Un modelo posible de la estructura de una molécula de ácido húmico se muestra más abajo, para ilustrar características básicas, como los anillos de benceno aromáticos o fenólicos (designados con (1) más abajo), el nitrógeno cíclico (2), cadenas laterales de nitrógeno (3) y residuos de hidratos de carbono (4), que hacen a las sustancias húmicas relativamente difíciles de descomponer:

La tercera etapa de la descomposición, esto es, la *mineralización del humus*, tiene lugar muy lentamente en las regiones frías y más rápidamente en las regiones cálidas, o cuando la tierra es expuesta al aire, como en la labor de arar. Según se dijo en la página 30, sabemos muy poco acerca de los organismos y los procesos químicos que intervienen en la desintegración del humus, pero se supone que los microbios y sus enzimas son distintos de los que intervienen en las dos primeras etapas de la descomposición (véanse comentarios complementarios en el capítulo 19).

El papel de los protozoos del suelo no se conoce muy bien, pero, según se indicó en el capítulo 2 (véase especialmente fig. 2-8), se sabe que desempeñan diversas funciones importantes. Inclusive los protozoos (como los ciliados) que se alimentan de bacterias pueden acelerar la descomposición estimulando el desarrollo y el metabolismo de su presa. Allí donde interviene madera (lignina), tendrá

acaso lugar una sucesión de organismos algo distinta de la que acabamos de indicar. Los hongos parecen desempeñar una función más importante en la desintegración de la lignina.

Según se insiste a todo lo largo de este libro, ni los números ni la biomasa son buenos indicadores de lo que hacen los pequeños organismos ni de la rapidez con que lo hacen. El número de los desintegradores microbianos podrá oscilar entre  $10^{12}$  y  $10^{15}$  por metro cuadrado y tener una biomasa del orden, tal vez, de 1 a  $10^3$  gramos (peso seco) por m<sup>2</sup> (véase cuadro 2-2) en los ecosistemas terrestres productivos (mucho menos, por supuesto, en los desiertos o en medios limitativos). No sólo resulta muy difícil medir el plantel permanente, sino que estas mediciones proporcionan además poca información de significación ecológica; son mucho más importantes, en cambio, las mediciones de la *función*, como la respiración, o velocidades de descomposición del substrato, algunos aspectos de las cuales se examinan en la sección siguiente de este capítulo y en el capítulo 19.

La temperatura y el agua son especialmente importantes en la regulación de la actividad de los desintegradores; toda vez que estos factores son más variables en la tierra que en los hábitats acuáticos, es fácil comprender por qué la descomposición se produce a menudo en la tierra en forma esporádica. La mayoría de las bacterias requieren un microambiente con un contenido más alto de agua de lo que es el caso de las raíces de las plantas superiores, por ejemplo. Por consiguiente, en las regiones con periodos secos prolongados (o periodos fríos prolongados), la producción anual podrá exceder en el ecosistema de la descomposición anual, inclusive en la vegetación "clímax". Según se señaló en el capítulo 4, los fuegos periódicos actúan en

semejante situación como "desintegradores", eliminando la acumulación excesiva de madera muerta y hojarasca. Podrá darse que la prevención completa del fuego en ecosistemas como el de chaparral de California no siempre sea en el mejor interés del hombre o del ecosistema; en efecto, ligeros fuegos periódicos ayudan a los desintegradores microbianos en su labor y previenen grandes fuegos que reconducen la sucesión demasiado atrás y destruyen propiedad humana.

Los dos estratos básicos (véase pág. 6) que contienen todos los ecosistemas completos, esto es, el autótrofo y el heterótrofo, están bien marcados en el medio terrestre. "Vegetación" y "tierra" son dos vocablos corrientes, cotidianos, para dichas dos capas en el ecosistema terrestre. Consideremos brevemente cada uno de éstos como un subsistema, procediendo del suelo para arriba.

4. EL SUBSISTEMA DEL SUELO

La fisiografía del perfil del suelo se describió y representó en el capítulo 5 (véanse especialmente las figs. 5-11 y 5-12), de modo que sólo necesitamos considerar aquí la estructura de la comunidad del suelo y algo de su metabolismo. Resulta apropiado considerar los organismos del suelo en términos de clases de tamaño, ya que las relaciones entre éste y el metabolismo (véase sec. 5, cap. 3) condicionarán el muestreo y otros procedimientos de estudio. Suelen reconocerse

comúnmente tres grupos de tamaño (véase Fenton, 1947):

1. La *microbiota*, que comprende las algas del suelo (en su mayoría tipos verdes y verdeazules), las bacterias, los hongos y los protozoos. Este componente se examinó en la sección precedente, y su contribución al metabolismo total del suelo se considerará más adelante. La microbiota heterotrófica es, por regla general, el eslabón principal entre los residuos vegetales y los animales del suelo en la cadena de alimentos de detritus.

2. La *mesobiota*, que incluye los nematodos, los pequeños gusanos oligoquetos (*Enchytraeids*), las pequeñas larvas de insectos y los microartrópodos; de estos últimos los ácaros del suelo (*Acarina*) y las colas de resorte (*Collembola*) son a menudo las formas más abundantes que permanecen de modo duradero en el suelo. La figura 14-3 representa algunos de los organismos característicos, que son fáciles de extraer del suelo por medio de un dispositivo conocido como embudo de Berlese, o el embudo parecido de Tullgren. En estos aparatos, los organismos están forzados hacia abajo a través de un núcleo de tierra (extraído del suelo sin alterar la textura normal, las madrigueras de animales, etc.), por medio del calor y de la luz, hasta que caen en un frasco de líquido preservativo. Al igual que la red de plancton, el embudo de Berlese es selectivo en el sentido de que no muestra todos los componentes igualmente bien. Los nematodos, que suelen ser abun-

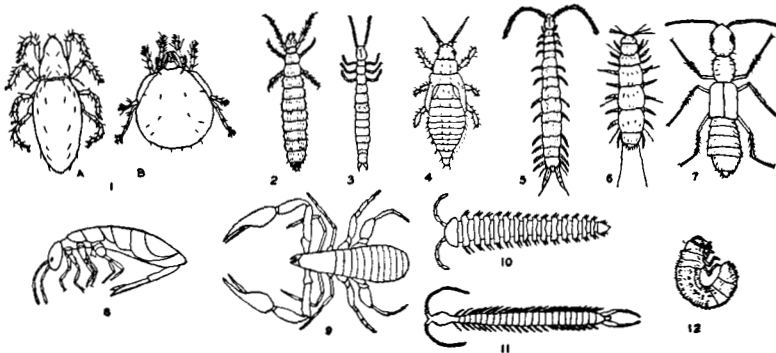


FIG. 14-3. Artrópodos representantes de la mesobiota del manto y del suelo, obtenidos por lo regular por medio del método de muestreo del embudo de Berlese (véase cuadro 14-1): 1, dos ácaros oribátidos (A, *Eulobmannia*; B, *Pelops*); 2, un proturo (*Microentomon*); 3, un iapígrado (*lapyx*); 4, un thrips (un tisanóptero); 5, un sínfilo (*Scolopendrella*); 6, un paurópodo (*Pauropus*); 7, un escarabajo errante (*Staphylinidae*); 8, un cola de resorte o colémbolo (*Entomobrya*); 9, un pseudoescorpión (o quelonéctido); 10, un milpiés (o diplópodo); 11, un ciempiés (o quilópodo); 12, una larva o gorgojo de escarabajo. (El diagrama superior, según Pearse, 1946. El diagrama inferior: 1, reproducido de Baker y Wharton, 1952; 2, 3, 4, 12, reproducidos de Chu, 1949.)

Cuadro 14-1

NÚMEROS Y BIOMASA (COMO PESO VIVO) DE TRES COMPONENTES IMPORTANTES DE LA MESOBIOTA EN DOS SUELOS CONTRASTANTES EN DINAMARCA †

Hábitat	Enquitráeidos		Nematodos		Microartrópodos	
	Núm./m <sup>2</sup> × 1 000	Biomasa g/m <sup>2</sup>	Núm./m <sup>2</sup> × 1 000	Biomasa g/m <sup>2</sup>	Núm./m <sup>2</sup> × 1 000	Biomasa g/m <sup>2</sup>
Suelos de pasto (tipo entre las columnas "mull")	11 a 45	1 a 3	10 000	13.5	48	2
Brezal con suelo de humus crudo (tipo "mor")	50	7	1 500	2	300	4 a 5

† Datos de Overgaard-Nielsen, 1955.

dantes, sólo se dejan extraer muy poco por el tratamiento de la luz y el calor. Sin embargo, si el embudo está lleno de agua caliente y la tierra que contiene está envuelta en una red o gasa, los nematodos salen del suelo y bajan por gravedad al fondo del embudo. Este tipo de aparato se designa como embudo de Baermann. Una modificación, en la que el calor y el agua se aplican desde abajo, se comporta muy bien en el caso de los enquitráeidos. Los números y la biomasa de tres grupos importantes de la mesobiota en dos suelos contrastantes de Dinamarca se muestran en el cuadro 14-1.

Estos datos fueron obtenidos por el método de extracción más eficaz para cada componente.

Del cuadro 14-1 podemos ver que los microartrópodos y los enquitráeidos han de contarse por miles por metro cuadrado, en tanto que los nematodos se cuentan por millones por metro cuadrado.

Sin embargo, la biomasa de los tres grupos de los suelos daneses no es demasiado diferente, y va de 1 a 13 g por metro cuadrado. El número de los artrópodos extraídos de un "campo viejo" (tierra labrantía abandonada) de Michigan fue de alrededor de 150 mil por m<sup>2</sup>, con un peso vivo evaluado de aproximadamente 1 gramo (Hairston y Byers, 1954). Mientras los elementos de la mesobiota son ante todo comedores de detritus y bacterias, algunos, especialmente entre los ácaros y los insectos, son depredadores. Como puede verse en la figura 3-15, E, la razón depredador y presa no es disimilar, en los artrópodos del suelo, a la de la comunidad de la vegetación arriba del suelo.

En sus estudios de los nematodos del suelo, Overgaard-Nielsen (1949, 1949a), encontró que la densidad variaba de aproximadamente 1 000 000 a 20 000 000 por metro cuadrado. Un gran porcentaje de los nematodos se alimenta por lo visto de bacterias, otro porcentaje importante (hasta el 40 por 100) se alimenta de raíces de plantas y de algas del suelo, en tanto que no más del 2 por 100 se alimenta de otros animales. Los nematodos son más numerosos en suelo mineral que en ninguna otra parte (tipo *mull*), en donde su biomasa puede igualar la de los gusanos de tierra; en este caso, sin embargo, su consumo de oxígeno sería de 10 veces más que el de las lombrices más conspicuas (Overgaard-Nielsen, 1949a). En los suelos agrícolas, algunos nematodos podrán convertirse acaso en graves parásitos de las raíces de las plantas y resultan difíciles de erradicar del suelo infestado. La rotación de los cultivos es a menudo la mejor manera de combatirlos. En contraste con los nematodos, los microartrópodos y los enquitráeidos alcanzan por regla general su biomasa máxima en suelos de bosque y orgánicos, como lo indican los datos del cuadro 14-1.

3. La *macrobiota*, que incluye las raíces de las plantas, los insectos mayores, las lombrices (Lumbricidae) y otros organismos, que pueden separarse fácilmente a mano. Los vertebrados zapadores, como los topos, las ardillas del suelo y las culebras de bolsa, podrían incluirse también en este grupo. Con mucha frecuencia, las raíces de las plantas formarán el componente mayor de la biomasa en la tierra, pero como quiera que su metabolismo

por gramo sería relativamente bajo, contribuirán acaso menos a la respiración del suelo de lo que hacen los desintegradores (véase cuadro 14-3). El peso seco de las raíces en pradera climax es del orden de 1 000 g por m<sup>2</sup> (Weaner, 1954) y, en bosques, de 3 000 g por m<sup>2</sup> o más (véase fig. 3-3, B). Unos estudios que se sirvieron de fósforo activo como trazador indicaron que una porción del sistema de raíces de las hierbas podrá estar acaso inactivo en cualquier momento (véase Burton y Comar, 1957). Entre los animales mayores del suelo, muchos insectos no son más que habitantes temporales durante la hibernación o la pupación. Las lombrices se parecen a los nematodos en cuanto abundan más en los suelos minerales, especialmente los calcáreos de arcilla, donde podrán alcanzar una densidad de hasta 300 por m<sup>2</sup>. Toda la macrobiota es muy importante en la acción de mezclar la tierra y conservar una consistencia de "esponja viviente".

Los invertebrados macroscópicos, sumamente móviles, que viven entre el manto y la tierra, pueden colectarse colocando tablas en la superficie del suelo, donde actúan como "trampas" para los animales que tratan de guarnecerse debajo de ellas. Estos animales se han designado como *criptozoos* (cripto = escondido) (véase Cole, 1947). En un estudio de dos años en un hábitat de campo viejo, Tarpley (1967) encontró que un pie cuadrado de tabla de criptozoos reunía animales de un área de 0.5 a 1.0 metros cuadrados, según fuera la densidad de la vegetación. Registró 144 especies que fueron atraídas por las tablas —grillos, cucarachas, escarabajos del suelo (Carabidae y Tenebrionidae), siendo los arácnidos los más numerosos. La densidad media fue de 16 por m<sup>2</sup>, en cinco campos, y su respiración anual calculada fue de 6 Kcal por m<sup>2</sup> en promedio, 11 por 100 de la cual era proporcionada por especies de depredadores. Sumir botes en el suelo, dejando los

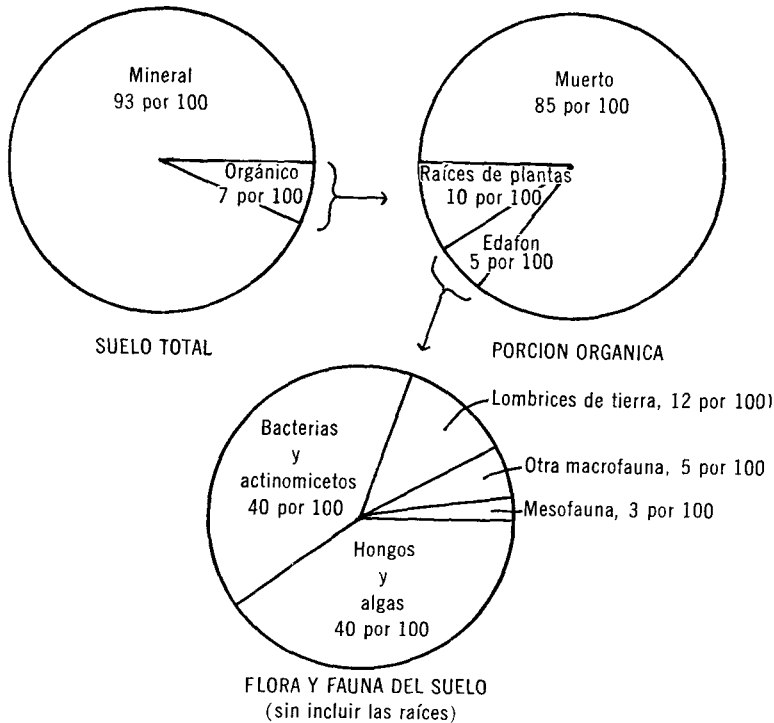


FIG. 14-4. Los componentes vivos y no vivos de un suelo de pradera en términos del peso seco del "plantel permanente". El edafon incluye toda la biota del suelo excepto la de las raíces de plantas superiores. Aunque los organismos vivos sólo constituyen una parte pequeña del peso del suelo, su actividad y sus velocidades de "renovación" pueden ser muy altas y, por consiguiente, su importancia podrá ser relativamente mucho mayor que la que indica el tamaño de sus planteles permanentes. (Reproducido de Tischler, 1955.)

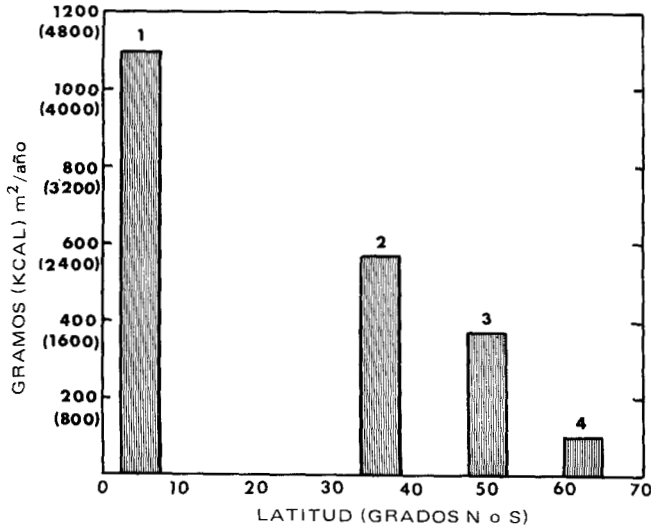


FIG. 14-5. Caída anual de la hoja en bosques, en relación con la latitud. 1. Bosques ecuatoriales. 2. Bosques templados cálidos. 3. Bosques templados frescos. 4. Bosques ártico-alpinos. (Gráfica de barra, dibujada con fundamento en datos de Bray y Gorham, 1964.)

bordes de las aberturas a ras de la superficie, es otro método que puede utilizarse para reunir este componente.

La descomposición mecánica del manto vegetal en formas fáciles de descomponer por los microbios en una de las principales "tareas" llevadas a cabo por los animales del suelo. Estudios efectuados en los Países Bajos han mostrado que el diplópodo *Glomeris* y numerosos otros animales del suelo asimilan solamente del 5 al 10 por 100 del material muerto de la hojarasca que ingieren (esto es, peso de las heces = de 90 a 95 por 100 del alimento ingerido) (Drift, 1958). Se encontró, además, que las heces eran descompuestas más rápidamente por los microorganismos que las hojas pulverizadas mecánicamente, pero no ingeridas previamente por animales.

La serie de los diagramas en forma de pastel de la figura 14-4 da una idea general bastante buena del "plantel permanente" en el suelo, incluidos los componentes tanto vivos como muertos. Así, pues, vemos que los componentes vivos del suelo sólo forman un pequeño porcentaje del peso total de la tierra, pero es el caso que, a causa de su intensa actividad, estos componentes aparentemente pequeños son factores dominantes en el funcionalismo del ecosistema terrestre entero. ¿Qué papel desempeña, pues, el estrato del suelo en el metabolismo total de la comunidad?

**RESPIRACIÓN DEL SUELO.** Se han utilizado tres métodos para averiguar el metabolismo total del suelo (véase Macfadyen, 1970).

1. El método de la diferencia, esto es, la substracción de la energía consumida por los herbívoros arriba del suelo, de la producción primaria neta. En las comunidades de bosque y de campo viejo sólo raramente se padece más del 5 al 10 por 100 de la producción primaria neta anual (véase E. P. Odum, 1963; Bray, 1964), dejando que 90 por 100 o más sea metabolizado o almacenado en el subsistema de suelo y manto. En contraste, los cálculos de la diferencia indican que solamente de 50 a 60 por 100 alcanzará acaso el suelo en terrenos de pradería o de pasto de fuerte pastoreo (véase el cuadro 15-2, pág. 461).

2. El método de la caída de hojarasca. En sistemas de situación estable, la determinación de la cantidad y el valor de la energía de la entrada de detritus (hojarasca) en el subsistema del suelo es una medida de la descomposición. Bray y Gorham (1964), estudiando datos de caída de hojarasca en los bosques del mundo, encontraron, como puede verse en la fig. 14-5, que la caída de hojas aumenta al decrecer la latitud. Por supuesto, los cálculos del metabolismo basados en la caída de las hojas no incluyen la respiración de las raíces vivas y de su microflora asociada.

3. La medición directa de la evolución del  $\text{CO}_2$  de suelos intactos del natural debería proporcionar, por supuesto, un medio para la medición de la respiración total del suelo, incluida la respiración de los tres grupos de la biota. Está claro que los métodos primeros, que implicaban hacer pasar una corriente de aire por sobre del suelo, daban unas cifras

Cuadro 14-2  
 EVOLUCIÓN DEL BIÓXIDO DE CARBONO DEL SUELO DEL BOSQUE, MEDIDO SEGÚN  
 EL MÉTODO DE LA CAJA INVERTIDA. MEDIAS DE SUELO MÁS HOJARASCA, DE TRES  
 PLANTELES (ROBLE, PINO, ARCE) EN TENNESSEE ORIENTAL.\*

	Hojas CO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup>	g CO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup>	Kcal/m <sup>2</sup> †
Proporción diaria—verano	3.0	6.0	16.0
Proporción diaria—invierno	1.2	2.4	6.4
Proporción media anual	766	1 532	4 060

\* Según Witkamp, 1966.

† Calculado sobre la base de 1 litro de CO<sub>2</sub> = 5.3 Kcal (R. Q. = 0.9).

que eran demasiado altas con mucho, porque es el caso que el CO<sub>2</sub> atrapado o almacenado en los intersticios del suelo se sumaba a la salida de respiración durante el periodo de la medición. Métodos mejorados implican ahora el empleo de cajas o cilindros de plástico invertidos, que se tapan brevemente durante la medición real de la absorción de CO<sub>2</sub>. Mediciones recientes de emisión de CO<sub>2</sub>, como las que se muestran en el cuadro 14-2, concuerdan relativamente bien con los métodos de la "diferencia" y de la "caída de hojas", si consideramos que la respiración de las raíces puede estar incluida en los primeros. Las mediciones de campo de la evolución del CO<sub>2</sub> constituyen buenos ejercicios de clase de ecología, ya que todo lo que se requiere es una caja o un cilindro de plástico, algo de KOH para absorber el CO<sub>2</sub> y un sencillo aparato de titulación.

El cuadro 14-3 representa un intento preliminar para averiguar qué parte de la respiración total del suelo se deba a las raíces y qué parte a la demás biota. Puesto que muchos microorganismos son en realidad parte integrante de los sistemas de raíces, semejante distinción no es particularmente significativa en la práctica. Lo que importa observar es que la mayor parte de la respiración del suelo se debe al componente combinado de raíces y microorganismos; la mesofauna y la macrofauna contribuyen muy poco. Bunt (1954), por ejemplo, informa que los nematodos sólo contribuyen a la respiración del suelo en un 1 por 100. Engelmann (1968) encontró que la corriente de energía anual total de los artrópodos no era más que de aproximadamente 2 Kcal por m<sup>2</sup>, o sea menos de 0.1 por 100 de la respiración de suelo y hoja-

rasca que se consigna en el cuadro 14-3. Sin embargo, esto no significa que los animales del suelo no sean importantes. En efecto, cuando están selectivamente equilibrados, la descomposición de la hojarasca y la nueva circulación de los minerales, se ven reducidas en forma notable, como puede verse en la figura 14-6. Por consiguiente, el envenenamiento por insecticidas de este grupo reviste mucha importancia (véase Edwards, 1965). Mientras unos pocos animales del suelo comedores de detritus, como los caracoles, pueden digerir celulosa, la mayoría de ellos no puede hacerlo; en efecto, estos obtienen una gran parte de su energía alimenticia digiriendo microorganismos o los productos de transformaciones microbianas, obtenidos ya sea por coprofagia (véase pág. 32) o por simbiosis interna. Overgaard-Nielsen (1962) resume la situación como sigue: "Se concluye que la descomposición primaria, de la celulosa) es llevada a cabo en gran parte por la microflora (y posiblemente por caracoles, babosas y algunas larvas de dípteros y protozoos), en tanto que la principal importancia de los invertebrados del suelo y el manto ha de buscarse en los efectos que ejercen sobre la actividad química de la microflora."

El empleo de "bolsas de hojarasca" se ha convertido en método popular para estudiar la descomposición, el ciclo mineral y la composición biótica del componente del manto del subsistema del suelo (véase Crossley y Hoglund, 1962). Colocando muestras de hojarasca en bolsas de nilón o de fibra de vidrio de malla fina, cabe averiguar la velocidad de descomposición mediante pesas periódicas y medir la liberación de mineral si la hojarasca se marca con un trazador (véase



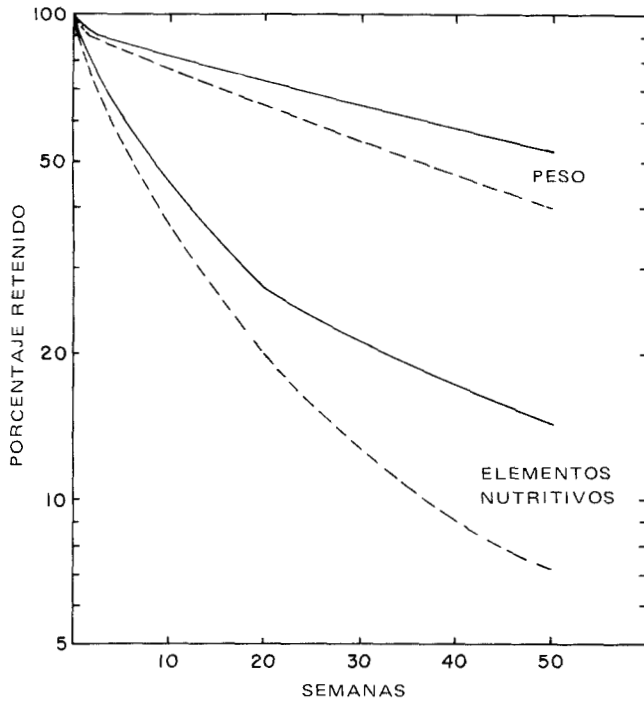


FIG. 14-6. Pérdidas de peso y de elementos nutritivos (según indicación de un trazador de cesio 134) de hojarasca en bolsa, colocada en parcelas de control en el piso del bosque (líneas punteadas) y en parcelas tratadas con naftalina, a una concentración que mata los artrópodos, pero no afecta en forma apreciable las bacterias y los hongos (líneas continuas). Tanto la velocidad de descomposición como la liberación de mineral se vieron considerablemente retardadas por el tratamiento. (Según Crossley y Witkamp, 1964.)

fig. 14-6); por otra parte, los organismos pueden extraerse cómodamente de las bolsas. Por supuesto, la "bolsa de hojarasca" es otra variante de la técnica general del "cercado", tal como se expone en el capítulo 2. Y también como se indica en el capítulo 2, los microcosmos de laboratorio o de campo proporcionan medios de "llegar a" situaciones

complejas por vía de simplificación y ampliación experimental. Patten y Witkamp informan acerca de un interesante microcosmo terrestre de laboratorio compuesto de cinco elementos: hojarasca, tierra, microflora, ciempiés y lixiviado (esto es, material disuelto que se mueve a través del sistema). Se midieron flujos de un trazador radiactivo y se

Cuadro 14-3

EVALUACIONES DE LA RESPIRACIÓN ANUAL DE LA COMUNIDAD, DIVIDIDA EN COMPONENTES PRIMARIOS (PLANTAS) Y SECUNDARIOS (DESINTEGRADORES), EN DOS ECOSISTEMAS TERRESTRES CONTRASTANTES \*

	Kcal/m <sup>2</sup> /año	
	Bosques de baya	Pasto (pacido)
Respiración vegetal total	4 000	470
Porcentaje de ésta debido a las raíces	17 por 100	30 por 100
Respiración de las raíces	680	140
Descomposición	1 600	2 620
Respiración de suelo y hojarasca (raíces + descomposición)	2 280	2 760
Respiración de las raíces como porcentaje de esta última	30 por 100	5 por 100

\* Según Macfadyen, 1970.

extendió la conducta de transferencia mediante simulación análoga de computadora. Un hallazgo interesante fue el de que el tiempo de renovación en el seno de los compartimientos y en el sistema conjunto tendía a aumentar el número de los compartimientos de dos a cinco. En otros términos, el aumentar la complejidad en el subsistema de suelo y hojarasca aumentaba la retención de mineral.

Las referencias que se recomiendan en relación con la biología del suelo comprenden a Jackson y Raw, 1966 (una buena referencia introductora); Gray y Parkinson (dirs.), 1968 (para la microbiota); Doeksen y Van der Drift (dirs.), 1963 (para los animales del suelo), y Burges y Raw (dirs.), 1967 (buena referencia avanzada).

**CUEVAS.** Las grandes cuevas proporcionan medios naturales de temperatura constante (que poseen la temperatura de la región de la superficie en que se encuentran), como lo hacen algunos grandes manantiales descritos en la sección 9, capítulo 11. Excepto cerca de la boca (llamada a menudo la "zona crepuscular"), la cueva está poblada por heterótrofos, tanto acuáticos como terrestres, que dependen de materia orgánica arrastrada al interior por el agua o llevada por murciélagos u otros animales que se alimentan fuera, pero utilizan la cueva como lugar de descanso o como refugio. Debido a que el alimento es generalmente muy escaso, las densidades de población son allí sumamente bajas. Lo mismo que en las islas (véase MacArthur y Wilson, 1967), la diversidad de las especies parece depender del tamaño, la edad y la estabilidad de la cueva, todo lo cual afecta el equilibrio entre la velocidad de colonización y la de extinción. Así, pues, las cuevas son laboratorios naturales para el estudio de la evolución, porque los grados variables de conexión y aislamiento subterráneos dentro de una serie de cuevas proporcionan oportunidades cambiantes de especiación.

Las cadenas de alimentos de las cuevas se parecen a las de un pequeño río umbroso de bosque o del subsistema del suelo, ya que las tres primeras fuentes de alimento son, para los animales de cueva: 1) el detritus orgánico en partículas, 2) la materia orgánica disuelta absorbida en arcillas, y 3) las bacterias. Las bacterias de las cuevas parecen ser representantes de especies que no son cavernícolas. Se dan bacterias quimiosintéticas, pero no sabemos qué cantidad puedan añadir

a la energía disponible a partir de materiales importados. A diferencia de los microorganismos, los animales de cueva son a menudo muy distintos de sus parientes de la superficie y poseen muchas adaptaciones especiales (incluidas las pérdidas obvias de la vista y el pigmento). Los peces de cueva, por ejemplo, tienen una intensidad metabólica muy baja, crecen lentamente, cuentan con un tiempo largo de vida y ponen pocos huevos, pero muy grandes, en cambio, y yemosos: todo de adaptaciones apropiadas para vivir de comidas que son raras y distantes una de otra.

Véase un buen estudio del medio de la cueva y su biota en Barr, 1967, y Poulson y White, 1969.

## 5. EL SUBSISTEMA DE LA VEGETACION

El estudio cuantitativo de la estructura de la vegetación se llama *fitosociología*, cuyo objeto principal consiste en describir la vegetación, explicar o predecir su tipo y clasificarla en forma lógica. Esta fase de la ecología descriptiva se ha enfocado de varias maneras distintas. Uno de los métodos se basa en el principio de la sucesión y proviene de la obra de Warming, Cowles, Clements y otros. Se insiste en las relaciones cuantitativas de las pocas especies que se consideran ser dominantes, con fundamento en la teoría de que éstas controlan en gran parte la comunidad y, con ello, la presencia de grandes números de especies raras (véase cap. 6). Otro método, que ya se mencionó en el capítulo 6, implica el estudio de la vegetación a lo largo de un gradiente y el concepto del "continuo". Como ya se ha destacado en todo este texto, un método funcional, basado en la productividad y el ciclo mineral de los estratos y otros componentes está siendo actualmente objeto de una atención muy general. Véase Ovington (1962) y Olson (1964), que han publicado sendos estudios extensos de esta clase de método. Otro enfoque de la fitosociología que no ha sido mencionado todavía en este texto es el de la escuela europea a la que está asociado el nombre de Braun-Blanquet (véase la traducción inglesa de 1932, por Fuller y Conard, o la edición alemana revisada de la *Pflanzensoziologie* de Braun-Blanquet, publicada en 1951). Lo que sigue es un breve resumen de los conceptos básicos de esta escuela de ecólogos vegetales, basado en el estudio de Becking (1957).

El método de Braun-Blanquet es básicamente florístico. Se requiere en él un conocimiento completo de la flora, puesto que se consideran las relaciones numéricas de todas las especies de las plantas superiores, hasta los musgos más pequeños. El objeto consiste en un análisis objetivo en términos de la composición florística real existente en el momento del estudio; solamente después de descrita esta composición se procede a delimitar las comunidades y a considerar las relaciones de sucesión. En esencia, el método se basa en dos creencias, a saber: 1) que hay combinaciones distintas de especies que se repiten en la naturaleza, y 2) que a causa de la interacción compleja entre las plantas y el hábitat, la composición florística de la vegetación en cuanto a unidad es más significativa que una lista de las especies componentes. Los procedimientos del estudio siguen dos pasos. Primero viene el análisis sobre el terreno, que implica la selección de lugares de muestreo o "cuadros" y la enumeración de todas las plantas que se encuentran en ellos. La curva del área y las especies (véase Oosting, 1956; Vestal, 1949; Goodall, 1952) se usa en forma muy generalizada para averiguar el tamaño y el número propios de todos los lugares de muestreo, y éste se efectúa por lo regular por estratos (capa de musgo, capa de hierba, capa de arbustos, capa de árboles, etc.). La densidad, la cubierta (la proyección vertical de las partes aéreas), la frecuencia (porcentaje de lugares ocupados), la sociabilidad (grado de amontonamiento) y otros índices se tabulan para cada especie. El segundo paso implica la síntesis de los datos para decidir el grado de asociación de las poblaciones vegetales. Las curvas de frecuencia se emplean muy a menudo para averiguar la homogeneidad o heterogeneidad de una plantación particular de vegetación. Al formular unidades abstractas de comunidad o "asociaciones", se pone gran insistencia en los indicadores según el concepto de *constancia*, esto es, el porcentaje de parcelas que contienen las especies y, particularmente, según el concepto de *fidelidad*, que se define como el grado de restricción de una especie a una situación particular. Una especie de alta fidelidad es la que tiene una fuerte preferencia por una comunidad determinada o se limita a ella; hasta cierto punto, por lo menos, pueden aplicarse a este concepto métodos estadísticamente objetivos (Goodall, 1953). Como ya lo indicamos en el capítulo

5, los indicadores ecológicos de esta clase no suelen ser las especies abundantes y dominantes. Por regla general, pues, el énfasis se pone en las numerosas especies raras de la comunidad, más bien que en las pocas especies comunes.

**RAZÓN DE RAÍCES Y RENUENO.** Un aspecto importante y único de la estructura de los ecosistemas terrestres, aspecto que se encuentra a la base de las funciones de la productividad y del ciclo de minerales, es el de la distribución continua de tejido vegetal, desde la parte superior del estrato autotrófico al fondo del estrato heterotrófico. Por consiguiente, la proporción de la biomasa de los productores, de producción o de elementos nutritivos debajo y arriba del suelo reviste interés y se deja expresar cómodamente en términos de razones de raíces y renuevos. La razón raíz/renuevo de la biomasa parece aumentar en la sucesión. Por ejemplo, Monk (1966) cita razones raíz/renuevo de 0.10 a 0.20 en plantas anuales sucesionales tempranas, de 0.2 a 0.50 en las perennes, las hierbas y los árboles de crecimiento rápido, como los pinos, y de 0.5 a 1.0 o más en los árboles de clímax de crecimiento lento, como el roble y el nogal americano. Esto podrá constituir otra manifestación de la retención y la estabilidad aumentadas de minerales que tiene lugar en el desarrollo del ecosistema (véase cap. 9). Las razones raíz/renuevo se ven afectadas asimismo por la temperatura, según puede verse por los datos de plantas de cultivo que figuran en el cuadro 14-4. Cabe esperar que la vegetación septentrional tenga sistemas de raíces proporcionalmente mayores (aunque menos activos) que

Cuadro 14-4  
EL EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA RAZÓN  
RAÍZ/RENUENO EN PLANTAS CULTIVADAS EN  
CONDICIONES ÓPTIMAS DE MINERALES  
Y AGUA \*

Temperatura °C	Trigo	Guisantes	Lino
10	0.66	0.50	0.28
16	0.33	0.33	0.16
25	0.24	0.28	0.14

\* Según Van Doblen, 1962; sus cifras, dadas como razones renuevo/raíz, han sido convertidas en razones raíz/renuevo.

Cuadro 14-5

DISTRIBUCIÓN DE LA BIOMASA (B), LA PRODUCCIÓN NETA (P<sub>n</sub>) Y EL NITRÓGENO (N), EN BOSQUES

A) BOSQUE DE ROBLE Y PINO JOVEN (45 AÑOS).  
GRAMOS DE PESO SECO DE TEJIDO VEGETAL \*

	B	P <sub>n</sub>	Renovación (B/P <sub>n</sub> ) en años
Arriba del suelo	6 561	856	7.7
Debajo del suelo	3 631	333	10.0
Razón raíz/renuevo	0.55	0.39	—
Hojas	443	382	1.2
Total tejido ligneo	9 724	783	12.4
Razón hoja/madera	0.046	0.49	—

B) CONTENIDO DE NITRÓGENO EN G/M<sup>2</sup> DE SEN-  
DOS BOSQUES TEMPLADO Y TROPICAL †

	Bosque inglés de pino de 55 años	Bosque tropical de galería
Hojas	12.4	52.6
Madera arriba del suelo ‡	18.5	41.2
Raíces	18.4	28.2
Manto	40.9	3.9
Suelo	730.8	85.3
Porcentaje de N arriba del suelo	3.0	44.0
Porcentaje en la biomasa	6.0	57.8
Razón raíz/renuevo §	0.60	0.30
Razón hoja/madera	0.34	0.76
Renovación (N en la biomasa/flujo anual)	4.0	?

\* Según Whittaker y Woodwell, 1969.  
† Según Ovington, 1962.  
‡ No incluidas las hojas.  
§ Las hojas incluidas.  
|| Absorción y liberación anuales, 12 g/m<sup>2</sup>.

la vegetación meridional. Las razones raíz/renuevo para la biomasa, la producción primaria neta y el nitrógeno en bosques de árboles se muestran en el cuadro 14-5. El contraste entre los bosques templado y tropical, tal como se vio en la sección 6, capítulo 4 (página 112), se pone de manifiesto mediante la comparación del cuadro 14-5, B; como puede verse, hay una proporción mucho mayor de nitrógeno en la biomasa, y está arriba del suelo, en el bosque tropical. Compárese asimismo el cuadro 14-7, que indica que la mayor parte

de la respiración de la comunidad se da bajo tierra, durante la estación del crecimiento, en la tundra. Se exponen asimismo en el cuadro 14-5 las razones de hoja y tejido ligneo y los tiempos de renovación. Las hojas son comparables al fitoplancton de los sistemas acuáticos por cuanto representan las unidades fotosintéticas primarias. En los sistemas acuáticos, los intercambios de elementos nutritivos tienen lugar por vía del medio del agua, en tanto que en los sistemas terrestres, una gran parte de este intercambio tiene lugar a través de "tuberías directas" de tejidos vivos (especialmente en los bosques tropicales). En el cuadro 14-6 pueden verse datos complementarios sobre las relaciones entre biomasa y producción, incluidos índices de superficie de hoja (véase en la pág. 50), en una variedad de bosque japonés.

TRANSPIRACIÓN. Según se mencionó primero en el capítulo 2 (pág. 19), la transpiración, o evaporación del agua de las superficies de las plantas, es una característica exclusiva de los ecosistemas terrestres, en los que produce efectos importantes sobre el ciclo de los elementos nutritivos y la productividad. Una gran parte de la energía solar (de 50 a 90 por 100) disipada en la evaporación de agua de las comunidades de pradera y bosque podrá serlo en forma de transpiración. La pérdida de agua en la transpiración podrá constituir un factor limitativo que se traduzca en marchitamiento, especialmente en climas secos, en áreas de agricultura intensa, o allí donde los suelos tengan poca capacidad de retención del agua. Las plantas de los desiertos tienen adaptaciones especiales para reducir la proporción de pérdida de agua (según vimos en la pág. 134). Por otra parte, la evaporación refresca las hojas y es uno de los diversos procesos que facilitan el ciclo de los elementos nutritivos.

Otros procesos comprenden el transporte de iones a través de límites de raíces, la translocación dentro de la planta y la lixiviación de las hojas (véase Kozlowski, 1964, 1968); algunos de estos procesos requieren el gasto de energía metabólica, que ejercerá acaso un control limitativo sobre el transporte tanto del agua como de los minerales (véase Fried y Broeshart, 1967). Así, pues, la transpiración no es una simple función de la superficie física expuesta; en efecto, un bosque no pierde necesariamente más agua que una pradera. La transpiración como subsidio de energía en

Cuadro 14-6  
RELACIONES ENTRE BIOMASA Y PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA (EXPRESADAS AMBAS EN KG/M<sup>2</sup>/AÑO)  
DE ALGUNOS BOSQUES JAPONESES \*

Tipo de bosque	Biomasa (B)				Producción neta (P <sub>n</sub> )	B/P <sub>n</sub> renovación	Índice de superficie de hoja (cm <sup>2</sup> /cm <sup>2</sup> )
	Hojas	Total	Porcentaje de hojas sobre el total				
Nórdico de coníferas ( <i>Abies</i> y <i>Picea</i> )							
Planteles maduros (4) †	0.26	26.0	1.0	2.00	13.1	—	
Regeneraciones jóvenes (3)							
Siempre verde de hoja ancha (templado)	0.34	8.05	4.2	1.11	7.2	—	
Planteles maduros (2)	1.22	43.2	2.8	2.16	20.0	10.3	
Planteles jóvenes (2)	0.72	6.2	11.6	2.80	2.2	13.1	
Plantaciones de acacia (3)	0.71	9.33	7.6	2.94	3.2	—	
Bosque secundario de abedul (2)	0.32	8.77	3.6	1.08	8.1	5.2	
Plantaciones de haya y álamo (2)	0.17	2.2	7.7	0.86	2.4	3.0	
Plantel de bambú joven (1)	0.46	1.3	3.5	1.6	0.71	5.1	

\* Cuadro preparado por Dr. Kinji Hogetsu a partir de literatura japonesa hasta 1966. Véase también Kira y Shidei (1967).

† El número de los planteles promediados se indica entre paréntesis.

bosques húmedos se examinó ya en el capítulo 3. Si el aire es demasiado húmedo (si se acerca a 100 por 100 de humedad relativa), como en los bosques nubosos tropicales, los árboles desmedran, y una buena parte de la vegetación es epifítica, al parecer a causa de la falta de la "tracción de la transpiración" (véase H. T. Odum y Pigeon, 1970).

Pese a las múltiples complicaciones biológicas y físicas, la evapotranspiración total se relaciona burdamente con la intensidad de la productividad. Por ejemplo, Rosenzweig (1968) encontró que la evapotranspiración constituía un predictor altamente significativo de la producción primaria anual neta arriba del suelo en comunidades maduras, o terrestres de climas, de toda clase (desiertos, tundras, praderas y bosques); sin embargo, la relación no era segura en vegetación inestable o en desarrollo. Presenta la siguiente ecuación de regresión (incluido un 5 por 100 de intervalo de confianza por inclinación e interceptación):

$$\log_{10} P_n = (1.66 \pm 0.27) \log_{10} AE - (1.66 \pm 0.07)$$

en donde  $P_n$  es la producción neta arriba del suelo en gramos por metro cuadrado, y  $AE$  es la evapotranspiración anual real en milí-

metros. Sabiendo la latitud y las temperaturas y la precipitación mensuales medias (registro meteorológico básico) cabe calcular  $AE$  a partir de tablas meteorológicas (véase Thornthwaite y Mather, 1957), y luego predecir, mediante la ecuación indicada, lo que una comunidad natural bien ajustada y madura debería estar en condiciones de producir. Rosenzweig supone que la relación entre  $AE$  y  $P_n$  es debida al hecho de que  $AE$  mide la disponibilidad simultánea de agua y energía solar, que son los recursos limitadores de la velocidad más importantes en la fotosíntesis terrestre. El hecho de que  $AE$  y  $P_n$  estén pobremente relacionados en las comunidades en desarrollo es lógico, puesto que estas comunidades no han alcanzado todavía condiciones de equilibrio con su medio de energía y agua.

## 6. LOS PERMEANTES DEL MEDIO TERRESTRE

Corresponden al necton de los sistemas acuáticos los permeantes, según el término de V. E. Shelford para los animales muy móviles, como las aves, los mamíferos y los insectos voladores. Estos se mueven libremente entre estratos y subsistemas y entre etapas maduras y de desarrollo de vegetación que, por lo

regular, forman un mosaico en la mayoría de las situaciones. En muchos casos, los ciclos biológicos están organizados de tal modo, que una etapa se pasa en un estrato o en una comunidad, y otra etapa en otro estrato u otra comunidad totalmente distintos. Por consiguiente, los permeantes explotan a menudo lo mejor de varios mundos. Esto incluye al hombre, por supuesto, que tanto disfruta de una diversidad de hábitats como la necesita, pero que, según ya señalamos, muestra una lamentable tendencia a crear para sí mismo un hábitat monótono, a causa de un sistema erróneo de valores, que confiere un valor económico muy superior a los ecosistemas "productivos" frente a los "protectivos" (véase sec. 3, cap. 9).

La ecología de la población de los vertebrados e insectos se ha tratado ya más bien extensamente en los capítulos anteriores (de 6 a 9). Aquí sólo necesitamos examinar, pues, un par de ejemplos que ilustran de qué modo los permeantes "enlazan" o "acoplan", unos con otros, subsistemas y comunidades diversas.

Según se subrayó ya anteriormente, los grandes herbívoros mamíferos constituyen una característica del medio terrestre. Muchos de éstos son rumiantes, que poseen un notable "microecosistema" generador de elementos nutritivos, el rumen, en el que microorganismos anaerobios simbióticos descomponen y enriquecen un material vegetal que inicialmente posee un valor nutritivo escaso (véase pág. 543; también Hungate, 1966). En condiciones naturales, estos grandes herbívoros son altamente migratorios, pasando de una región a otra conforme a las estaciones o en respuesta a la disponibilidad de alimento, o a la presión de los depredadores. En la pradera y las sabanas africanas, los estudios recientes indican densidades medias de ungulados del orden de 30 a 50 Kg por Ha = 3 a 5 g, o de 6 a 10 Kcal, por m<sup>2</sup> (Talbot y Talbot, 1963, Wagner, 1968), con "planteles permanentes" de hasta 50 Kcal por m<sup>2</sup> en áreas particularmente favorables (Petrides, 1961). La producción secundaria calculada es del orden de 25 por 100 de biomasa, ó 1.5 a 2.5 Kcal por m<sup>2</sup>. Las altas densidades pueden darse sin pastoreo abusivo, a causa de la conducta migratoria, y porque la diversidad de las especies se traduce en un uso equilibrado de todas las especies y todas las etapas en la vegetación. Cuando estos animales se "cercan" (esto es, cuando su conducta "permeante" se

ve restringida), o cuando son reemplazados por ganado doméstico, se produce a menudo un grave pastoreo abusivo. A través de las épocas, el hombre ha sido *excesivamente lento* en percatarse de la necesidad de rotación de los pastos. El problema del caribú y el reno mencionado en la pág. 75, y tal vez el "problema del alce" de los parques nacionales de Estados Unidos de Norteamérica, son otros tantos ejemplos de nuestro fracaso en cuanto a reconocer los modos de conducta apropiados y la necesidad de reemplazarlos por procedimientos de administración compensadores humanos cuando dicha conducta se ve restringida o es "excluida por selección" en el proceso de domesticación (véase cap. 8, sec. 5).

Por supuesto, las aves migratorias son los permeantes más espectaculares. Los gorjeadores (Parulidae) norteamericanos, por ejemplo, enlazan literalmente, con sus migraciones estacionales, los bosques tropicales y los bosques septentrionales de coníferas. Pese a que se hayan estudiado intensamente, muchos aspectos de la navegación y la adaptación fisiológica de estas migraciones no se acaban de comprender por completo todavía. Se ha demostrado, al menos experimentalmente, que las aves migratorias son capaces de navegación celeste y de "compás de luz" (véase el estudio de Marler y Hamilton, 1966; también el cap. 16), pero trabajos recientes indican que los "relojes" biológicos y otros factores menos espectaculares, como el viento y otras condiciones meteorológicas, son acaso más importantes en la averiguación del tiempo y de la dirección reales de los vuelos migratorios en masa, que a menudo implican un número tan grande de pájaros, que se los puede seguir con el radar. Las aves que emigran a grandes distancias muestran una capacidad notable de almacenar grasa y de utilizarla como recurso único para la energía del vuelo. Recuérdese que 1 g de grasa da nueve calorías, en tanto que 1 g de hidrato de carbono sólo da cuatro calorías; así, pues, el empleo de grasa como combustible de "alto octanaje" adquiere un sentido "apropiado". Las pequeñas aves terrestres que atraviesan de un solo vuelo el Golfo de México almacenan, antes de emprender el viaje, una cantidad de grasa equivalente a tres veces su peso seco y a seis veces el valor de energía de todos los tejidos no grasosos. Además, la grasa es depositada en gran parte en células adiposas preexistentes, de las que luego se extrae en el uso,

de modo que, en realidad hay que adquirir muy poco tejido nuevo para luego catabolizarlo (Odum, Hicks y Rogers, 1964). Así, pues, la "obesidad" migratoria, adoptada, difiere de la obesidad humana no adaptada (que implica aumento de tejido) en que la grasa puede utilizarse rápidamente, con poco trastorno de los equilibrios fisiológicos de agua, proteína y otros.

Nadie parece haber considerado todavía si la migración de las aves terrestres desempeña o no algún papel en la circulación de elementos nutritivos, como se sabe que ocurre con el transporte de fósforo a la tierra por las aves marinas (véase pág. 100) o en el transporte de elementos nutritivos río arriba por el salmón. Una cosa es cierta, con todo, y es que las aves migratorias transportan precipitación radiactiva y DDT por todo el mundo. Esta es la razón de que las aves migratorias puedan constituir buenos elementos de control del nivel general de contaminación biosférica.

## 7. DISTRIBUCION DE LAS COMUNIDADES TERRESTRES PRINCIPALES; LOS BIOMAS

Los climas regionales actúan en reciprocidad con la biota regional y el substrato para producir amplias unidades de comunidad fácilmente identificables, llamadas *biomas* (figura 14-7). El bioma es la mayor unidad de comunidad terrestre que resulta conveniente identificar. En un determinado bioma, la *forma de vida* de la vegetación climática clímax (véase cap. 9, sección 2) es uniforme. Así, pues, la vegetación clímax del bioma de la pradera es hierba, aunque las especies de hierbas dominantes puedan variar en diversas partes del bioma. Toda vez que la forma de vida de la vegetación refleja por una parte los rasgos principales del clima y determina, por otra parte, el carácter estructural del hábitat para animales, ésta forma una base segura para la clasificación ecológica (véase Clements y Shelford, 1939). Inversamente, los datos climáticos podrán utilizarse acaso para delimitar las principales formaciones de vegetación (Holdridge, 1947).

El bioma incluye no solamente la vegetación climática clímax, que constituye la clave para el reconocimiento, sino también los climas edáficos y las etapas de desarrollo, los cuales están dominados en muchos casos por otras formas de vida (véase cap. 9). Así, por ejemplo, las comunidades de la pradera

son etapas de desarrollo temporales en el bioma del bosque deciduo, en donde el árbol de hoja ancha decidua es la forma de vida clímax. Muchos organismos requieren tanto la etapa de desarrollo como la etapa clímax en sucesión o los ecotonos entre ellos; por consiguiente, todas las comunidades de una región climática determinada, ya sean clímax o no, son partes naturales del bioma (véanse figs. 9-4 y 9-6).

Tal como es empleado por los ecólogos que estudian las plantas, el término de bioma es idéntico con "formación de plantas" principal, excepto en que es una unidad total de comunidad, y no solamente una unidad de vegetación. Se consideran tanto las plantas como los animales. En términos generales, puede decirse que el bioma ocupa una "zona biótica" principal cuando esta expresión es utilizada para significar una zona de comunidad y no una unidad floral o de fauna. El bioma es lo mismo que "zona principal de vida", tal como lo emplean los ecólogos europeos, pero no es la misma cosa que "zona de vida" tal como se emplea en Norteamérica. En Norteamérica, la "zona de vida" se refiere por regla general a una serie de zonas de temperatura, propuestas por C. Hart Merriam, en 1894, y de uso muy general por parte de los estudiantes de aves y mamíferos. Los criterios originales de temperatura han sido abandonados y las zonas de vida de Merriam se basan corrientemente en la distribución de los organismos. Por consiguiente, estas zonas se han convertido cada vez más en zonas de comunidad, y en muchos casos son lo mismo que las divisiones o las subdivisiones del bioma, excepto en cuanto a la terminología. Véase una comparación de los biomas y de las zonas de vida de Merriam en E. P. Odum (1945).

Los biomas del mundo se muestran en la figura 14-7 en forma semidiagramática. Los biomas y algunas subdivisiones se muestran con mayor detalle para América del Norte y África en las figuras 14-8 y 14-9. Describamos ahora brevemente los biomas principales del mundo. (Véase un breve atlas ilustrado con descripciones resumidas de la vegetación y las formaciones de suelo del mundo en Riley y Young, 1948.)

### Tundra

Hay dos biomas de tundra que cubren grandes extensiones, una en la región paleártica

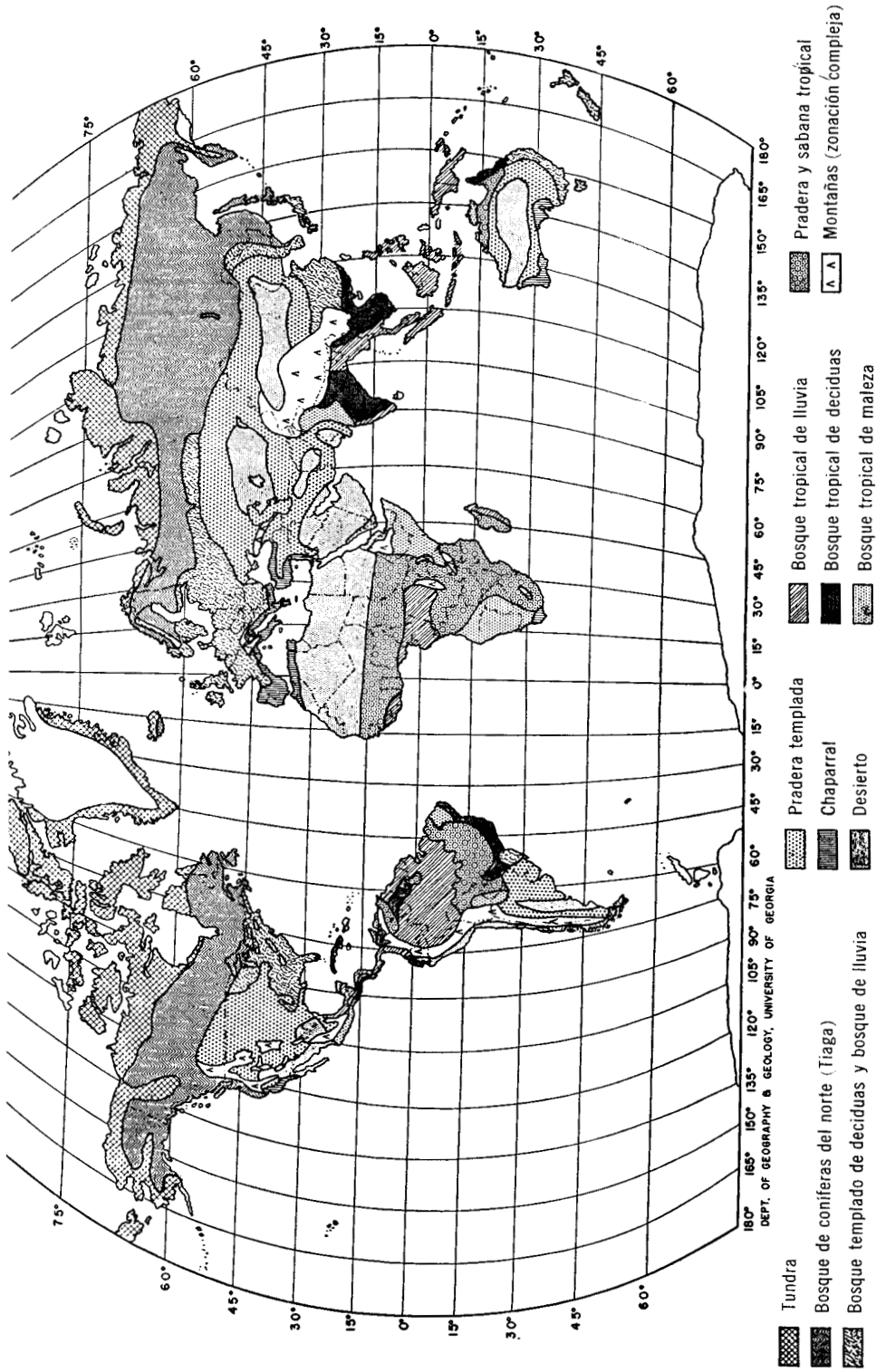


FIG. 14-7. Mapa esquemático de los biomas más importantes del mundo. Obsérvese que no sólo la tundra y el bosque de coníferas del norte poseen cierta continuidad en el mundo entero. En efecto, otros biomas del mismo tipo (pradera templada o bosque tropical de lluvia, por ejemplo) están aislados en distintas regiones biogeográficas (compárese la figura 12-5) y, por consiguiente, cabe esperar que tengan especies ecológicamente equivalentes, aunque a menudo sin parentesco taxonómico entre ellas. El patrón de los biomas principales es parecido, pero no idéntico con el de los grupos primarios del suelo tal como se reproducen en la figura 5-24. (Mapa preparado utilizando el mapa de la vegetación original de Finch y Trewartha [1949] como base.)



y otra en la región neártica. Muchas especies se producen en las dos, toda vez que ha habido una conexión terrestre entre ellas (o sea que tienen una distribución circumpolar). En ambos continentes, la divisoria entre tundra y bosque se sitúa más al norte en occidente, donde el clima resulta templado por vientos del oeste. Los factores limitativos principales son las bajas temperaturas y las breves estaciones de desarrollo (aproximadamente 60 días). El suelo permanece helado, excepto en

unos pocos centímetros de arriba durante el tiempo de caza y pesca. La capa de tierra más profunda permanentemente helada se designa como *permafrost*. La tundra es esencialmente una tierra de hierba ártica; la vegetación consiste en líquenes ("musgo" del reno), hierbas, artemisia y plantas leñosas enanas. La "tundra baja" se caracteriza por una capa espesa, esponjosa, de vegetación viviente y no corrompida (la reducción por las bacterias es muy lenta a causa de las bajas temperaturas),

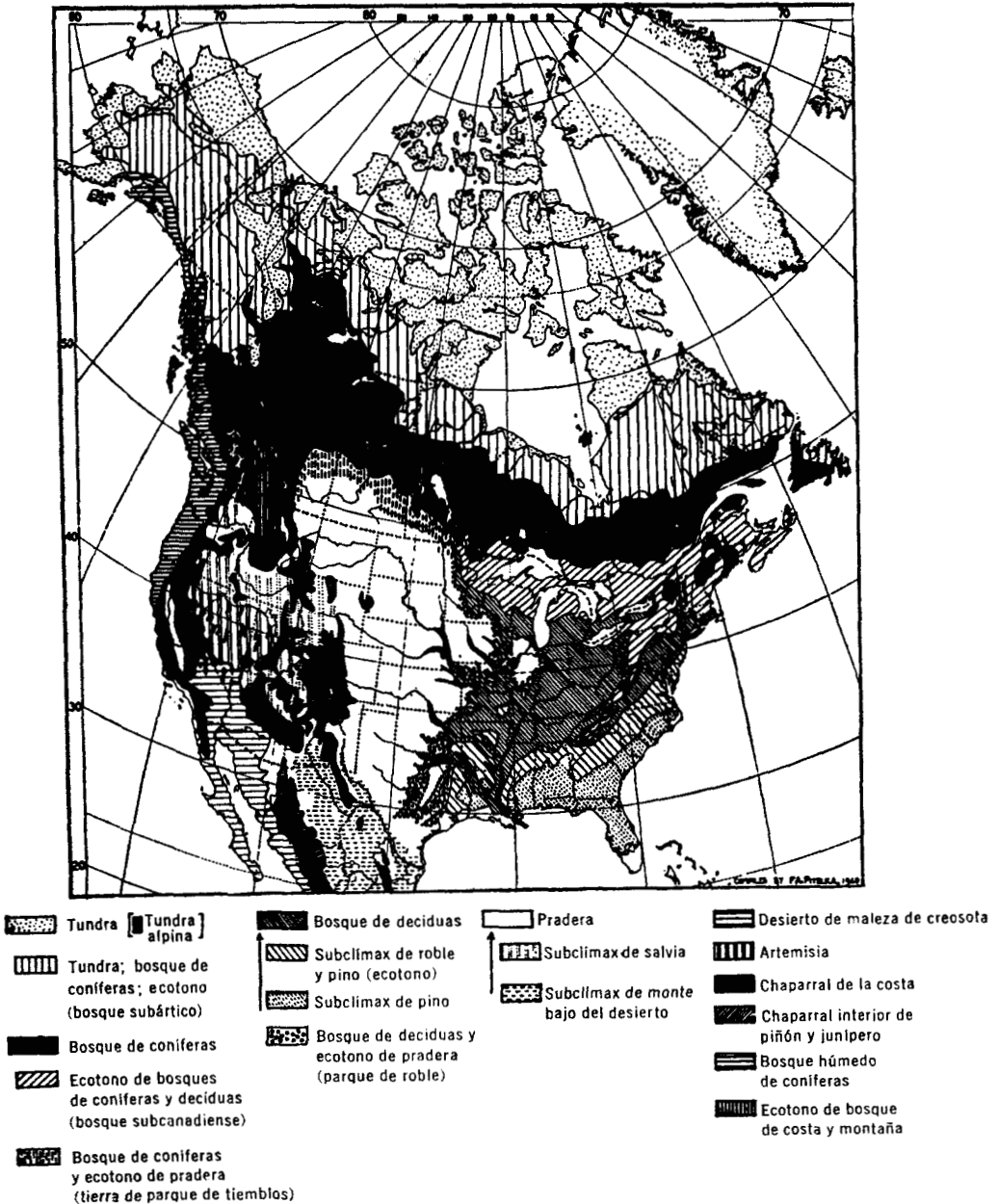


FIG. 14-8. Los biomas de la América del Norte, con ecotonos extensos y algunas subregiones (zonas). (Según Pitelka, 1941.)

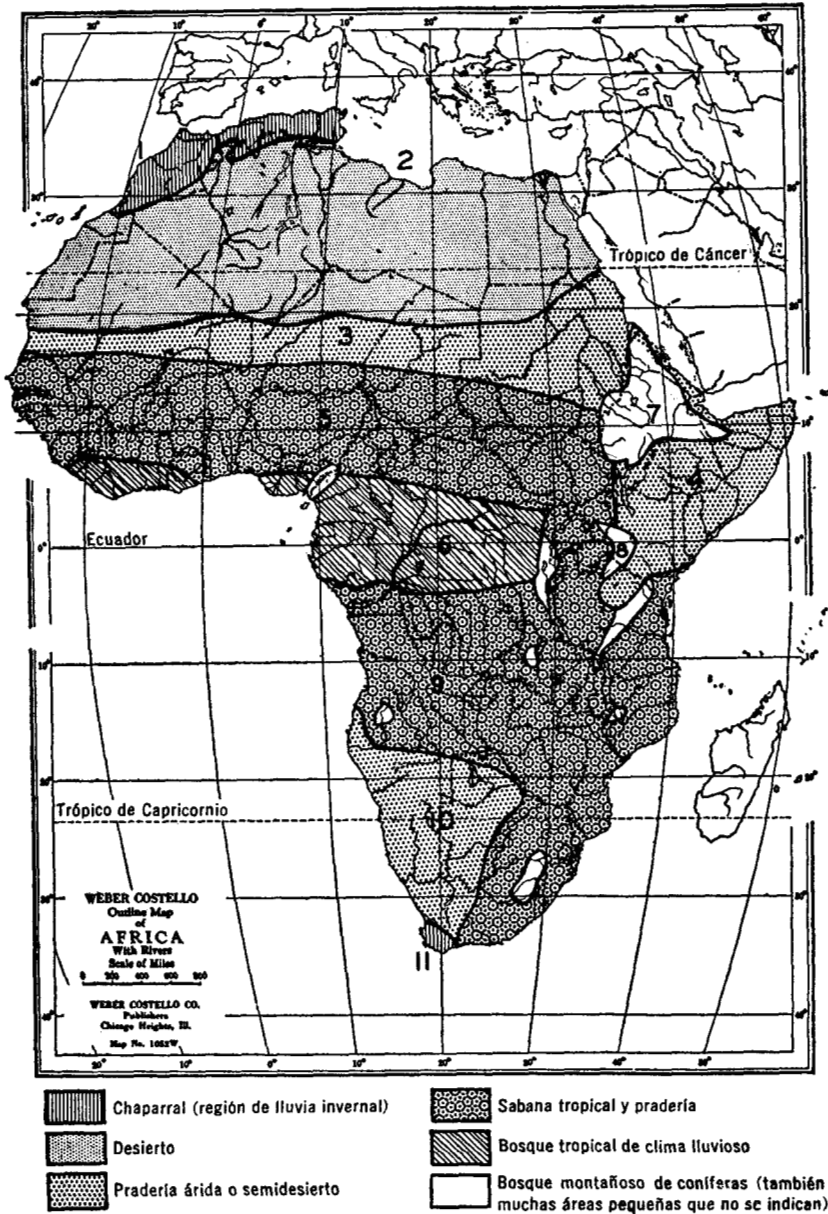


FIG. 14-9. Las regiones bióticas de África. Los seis biomas mayores se indican en la leyenda. Obsérvese que únicamente una parte relativamente pequeña del continente es "jungla" (esto es, bosque tropical de clima lluvioso). La sabana y la pradera tropicales, muy extensas, forman la célebre región de la "gran caza". Algunas de las áreas de fauna mayores se enumeran como sigue: 1, berbería; 2, Sahara; 3, áridos del Sudán; 4, áridos de Somalí; 5, sabana del norte; 6, tierra baja del Congo; 7, altiplano abisinio; 8, altiplano de Kenia; 9, sabana del sur; 10, áridos del sudoeste; 11, región de la "lluvia invernal" de El Cabo. Todas estas áreas de fauna forman parte de la región biogeográfica etiópica o africana (véase fig. 14-1), excepto la berbería, que es paleártica. (Mapa basado en un mapa-esbozo de Moreau, 1952.)

saturadas a menudo con agua y salpicada de estanques cuando no están helados. La "tundra alta", especialmente en donde se da un relieve considerable, puede estar desnuda, excepto en cuanto a un crecimiento escaso de líquenes y hierbas. Un rasgo característico

de la topografía es el de áreas poligonales levantadas, que se suponen ser debidas a cuñas de hielo subyacentes. Dos vistas de llano costal de la tundra se muestran en la figura 14-10. Aunque la estación de crecimiento corta, fotoperiodos estivales prolongados per-

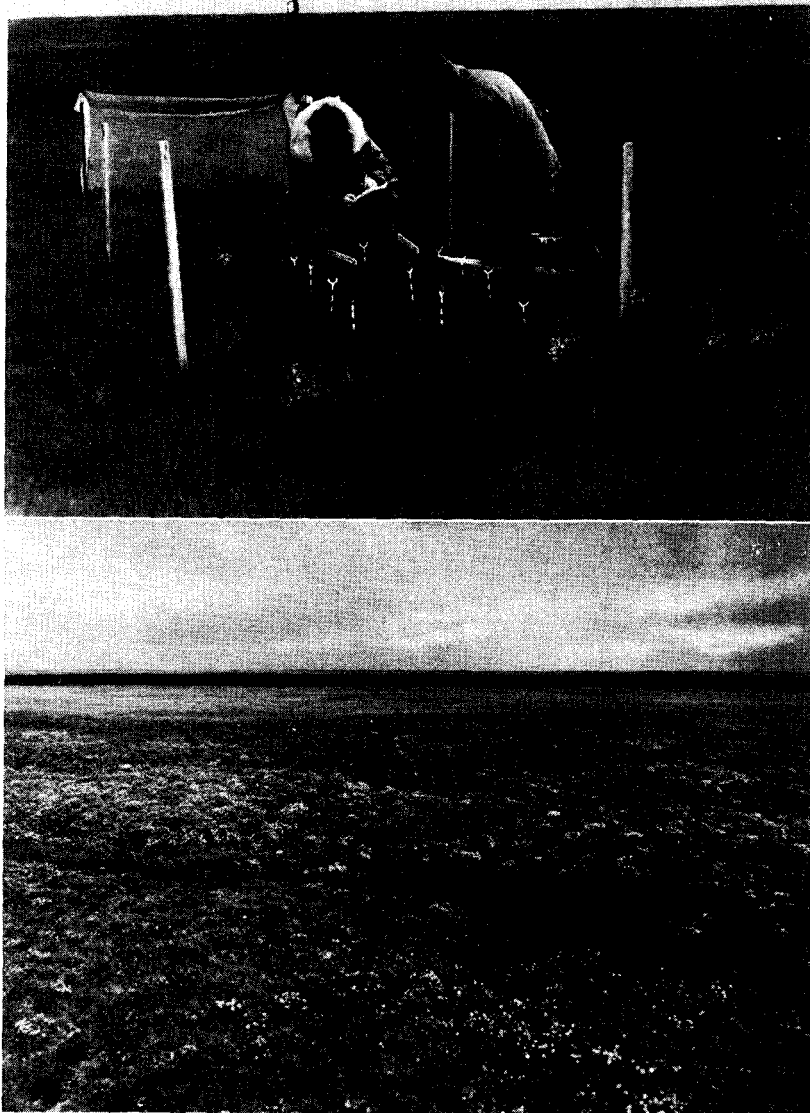


FIG. 14-10. Dos vistas de la tundra del llano costero ártico, cerca de Point Barrow, Alaska. La foto de arriba muestra un ancho terreno pantanoso al extremo de un sistema fluvial, unas dos millas hacia adentro de la costa. La hierba ártica *Dupontia fischeri*, y la artemisia *Carex aquatalis* son las plantas dominantes y están enraizadas en una capa turbosa de un suelo medio pantanoso. El área es típica de lo que puede considerarse razonablemente como "clímax" de los lugares de tundra baja cerca de la costa. Se muestran en la foto cuadrados de muestreo, establecidos para medir la producción durante las seis semanas de la estación de crecimiento. Al fondo se ve un cercado para mantener alejados a los lemmings que son abundantes en esta área durante el auge de su ciclo de población de tres a cuatro años. La foto de abajo muestra un lugar a unas 10 millas al interior de la tierra con un suelo poligonal elevado en primer término y un terreno pantanoso y un lago poco profundo al fondo. *Eriophorum vaginatum* (hierba de algodón) es la planta conspicua, con los penachos de frutos que recuerdan los del algodón. Las cuñas de hielo, subyacentes a los canales que se ven en primer término, contribuyen a la formación de los polígonos elevados. Este tipo de suelo es característico de la mayor parte del llano costero del Ártico, allí donde el relieve del suelo no es grande. (Fotografías de R. E. Shanks, E. E. Clebsch y John Koranda, agosto de 1956.)

miten una cantidad respetable de producción primaria en lugares favorables, como el del llano costal cerca de Point Barrow, Alaska, según puede verse en el cuadro 14-7. Al igual que en otros ecosistemas nórdicos, una gran porción de los elementos nutritivos y de la producción primaria se encuentra aquí bajo tierra (véase la sec. 5 de este capítulo).

A pesar de los rigores del medio (véase fig. 5-18), muchos animales de sangre caliente permanecen activos durante todo el año. Comprenden éstos el caribú (y su equivalente ecológico, el reno de Eurasia), el oso almizclero, la liebre ártica, el zorro ártico, el lemming, el lagópodo y otros. Las aves y los insectos migratorios, especialmente (o así le parece al visitante) los dípteros mordedores (mosquitos, moscas negras) son abundantes durante el breve verano.

Las cadenas alimenticias de la tundra se examinaron ya (véase cap. 3, sección 4). En el capítulo 7, se señaló que son características de las comunidades de tundra oscilaciones violentas, o "ciclos", en la densidad de población de algunos animales. Cuando los lemmings alcanzan el punto alto de abundancia, el efecto de su pastoreo es pronunciado sobre la vegetación; en la región de la figura 14-10, por ejemplo, las porciones de terrenos de las que se excluyó a los lemmings contenían 36 por 100 más de hierba, en agosto, que las que se habían utilizado durante la primavera y el verano. Durante los "auges" de lemmings,

las aves rapaces, como las lechuzas y ciertas aves rapaces de la familia Stercorariidae, son abundantes y crían, en tanto que pocos depredadores crían, siquiera, en los años de escasez de la presa (Pitelka, Tomich y Treichel, 1955). Véase un breve resumen de la tundra como ecosistema en Schultz (1969).

Areas parecidas a la tundra, llamadas tundra alpina o prado alpino, se encuentran en altas montañas de la zona templada. Aunque hay a menudo más nieve en la tundra alpina que en la ártica, no se da allí, con todo, permafrost, y el régimen de fotoperiodo es distinto, a causa de la latitud más meridional. La reacción ecotípica de las plantas a los distintos medios de luz ya se examinó en el capítulo 5 (pág. 120).

**Biomás de bosque de coníferas del norte**

Extendiéndose como un ancho cinturón a través de toda América del Norte y de Eurasia (figs. 14-7 y 14-8), se encuentran las regiones nórdicas de bosques siempre verdes. Las extensiones se encuentran en las montañas, inclusive en los trópicos. La forma de vida que sirve para la identificación es el árbol siempre verde de hoja en aguja, especialmente el abeto, el pino, y el pinabeto (figura 14-11). Se produce así durante todo el año una sombra densa que a menudo se traduce en un desarrollo deficiente de arbustos y de

Cuadro 14-7  
PRODUCCIÓN PRIMARIA DE UNA TUNDRAS DE LLANO COSTERO EN POINT BARROW, ALASKA \*

	Intensidad anual de producción	
	g/m <sup>2</sup>	Kcal/m <sup>2</sup> †
Producción bruta ( <i>P</i> )	344	1 550
Respiración vegetal ( <i>R</i> )—Renuevos	27	122
Raíces	135	608
Total	162	730
Producción neta ( <i>P<sub>n</sub></i> )—Renuevos	82	370
Raíces	100	450
Total	182	820
Razón raíz/renuevo <i>P<sup>g</sup></i>	2.1	
<i>P<sup>g</sup></i>	1.2	
<i>R<sup>n</sup></i>	5.0	

\* Según Johnson, 1969.

† Calculado sobre la base de 1 g = 4.5 Kcal (véase cuadro 3-1).

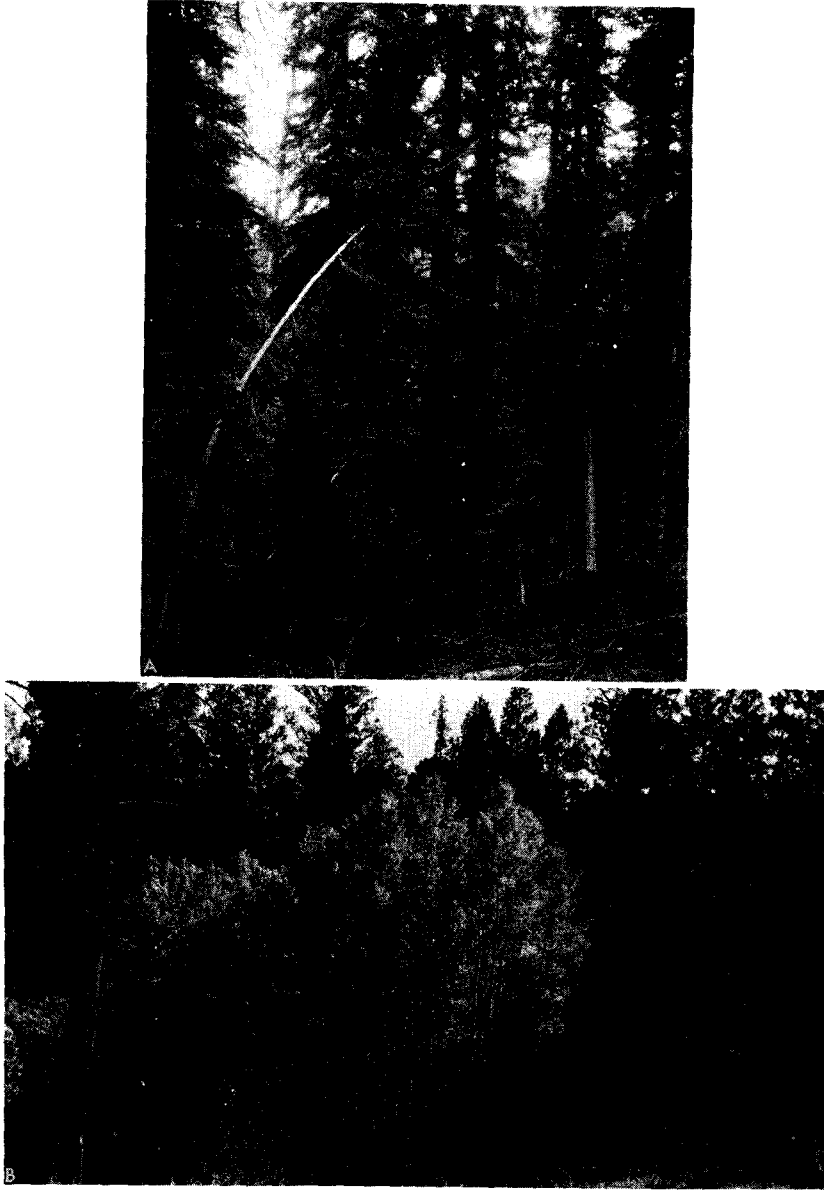


FIG. 14-11. Tres clases de bosques de coníferas. *A*, Un bosque de gran altura, de abeto de Engelmann y pino alpino, en Colorado. Obsérvese la gran cantidad de manto que se acumula a causa de las bajas temperaturas y los periodos estacionales prolongados de capa de nieve. *B*, Un bosque de abeto en Idaho, con una de sus principales etapas de desarrollo, el tiemblo, especie de hoja ancha cuya fronda se vuelve en otoño de un amarillo dorado (el plantel de color más claro a la izquierda y en el centro de la foto).

las capas de hierba. Sin embargo, el manto continuo de clorofila, presente durante todo el año, se traduce en una intensidad de producción anual relativamente alta, a pesar de la baja temperatura durante medio año (véase cap. 3 y cuadro 14-6). Los bosques de coníferas figuran entre las regiones productoras

de madera más importantes del mundo. Las agujas de las coníferas se descomponen muy lentamente, y el suelo desarrolla un perfil de podzol sumamente característico (véase figura 5-12). El suelo puede contener una población relativamente grande de organismos pequeños pero, en cambio, sólo unos pocos

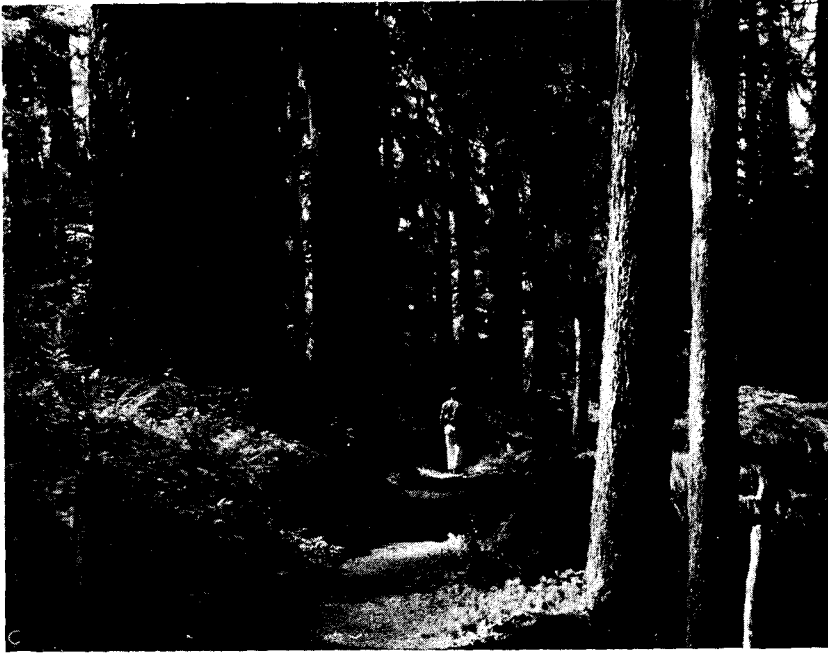


FIG. 14-11. C, Bello ejemplo del bosque húmedo de coníferas, llamado a menudo bosque de lluvia templado, del Olympic National Forest, Washington. Obsérvese el gran tamaño de los árboles, la exuberante cubierta de helechos y otras plantas herbáceas, y los musgos epifíticos que orlan las ramas de los árboles. (U. S. Forest Service Photos.)

organismos mayores, en comparación con los suelos de bosque decídúo o de pradera. Muchos de los vertebrados herbívoros mayores, como el alce, la liebre de pata nívea y el lagópodo dependen para su alimentación, cuando menos en parte, de las comunidades de desarrollo de hoja ancha (fig. 14-11, B). Las semillas de las coníferas proporcionan alimentación importante a muchos animales, como las ardillas, los verderones y los piquituertos.

Al igual que la tundra, la periodicidad estacional es pronunciada y la población propende a oscilar. Los ciclos de liebre de pata nívea y lince constituyen ejemplos clásicos (véase fig. 7-16). Los bosques de coníferas están también sujetos a ataques por parte de escarabajos de la corteza y de insectos destructores de las hojas (moscas aserradoras, gusanos de los brotes, etc.), especialmente allí donde las plantaciones sólo cuentan con una o dos especies dominantes; sin embargo, según se señaló en el capítulo 7 (pág. 212), estos ataques forman parte del ciclo continuo de desarrollo al que el bosque de coníferas está adaptado. Se hace una exposición del bioma del bosque de coníferas de América del Norte en Shelford y Olson (1935).

**Bioma húmedo templado (mesotermal) de bosque de coníferas**

Se encuentran bosques de un tipo particular a lo largo de la costa occidental de América del Norte, desde el centro de California hasta Alaska (véase fig. 14-11, C), donde las temperaturas son más altas, el margen estacional es relativamente pequeño y la humedad es muy elevada. Aunque dominados por la forma de vida de las coníferas, estos bosques son totalmente distintos, desde el punto de vista forestal y ecológico, del bosque de coníferas del norte. La precipitación pluvial oscila entre 75 y 375 centímetros; la niebla compensa la precipitación baja en las áreas del sur, de modo que la humedad es alta en todas partes y la proporción entre la precipitación y la evaporación es sumamente favorable. Oberlander (1956), por ejemplo, encontró que la niebla produce de dos a tres veces más agua que la precipitación anual, y que algunos árboles grandes susceptibles de interceptar la niebla de la costa a medida que avanza tierra adentro pueden conseguir hasta 125 centímetros de "lluvia", que gotea desde las ramas. Toda vez que el agua no suele



FIG. 14-12. Clímax climático, edáfico y de fuego en Estados Unidos occidentales. A, Un plantel virgen de bosque deciduo en el oeste de Carolina del Norte: un clímax climático. B, Un bosque pantanoso de árbol de goma (*Nyssa*), de clímax edáfico, bordeado por "musgo español", *Tillandsia*, epifítico, en el llano de inundación del Río Savannah.

constituir un grave factor limitativo, los bosques de la región de la costa occidental se designan a menudo como "bosques templados de lluvia".

El abeto occidental (*Tsuga heterophylla*), la tuya occidental (*Thuja plicata*), el abeto grande (*Abies grandis*) y el abeto Douglas (*Pseudotsuga*), este último en lugares más

secos, o bien subclímax en lugares húmedos, son los cuatro árboles dominantes mayores en el área de Puget Sound, en donde el bosque alcanza su mayor desarrollo. Hacia el sur se encuentran los magníficos bosques de madera roja (*Sequoia*), y hacia el norte domina el abeto sitca (*Picea sitchensis*). A diferencia de los bosques de coníferas más secos y más al



FIG. 14-12. C, Resto de un bosque virgen de pino de aguja larga, el clímax de fuego, en Millpond Plantation, cerca de Thomasville, Georgia. El uso de un fuego controlado frecuente ha mantenido el estado abierto, como de parque, y ha prevenido la invasión de árboles de madera dura, susceptibles al fuego. (A, U. S. Forest Service Photo; B, E. I. Du Pont de Nemours & Co.; C, foto de Roy Komarek, Tall Timbers Research Station.)

norte, la vegetación baja está bien desarrollada doquier que la luz se filtra, en tanto que los musgos y otras plantas menores, amantes de la humedad, son abundantes. Los musgos epifíticos son el "equivalente ecológico" de las bromeliáceas epifíticas de los bosques tropicales húmedos. El "plantel permanente" de productores es realmente impresionante en este bioma y, como puede imaginarse, la producción de madera por unidad de área es potencialmente muy grande si pueden mantenerse la reproducción y los ciclos nutritivos. Lo mismo que con todos los demás ecosistemas en donde unos porcentajes tan grandes de elementos nutritivos pueden fijarse en la biomasa, existe el peligro de que la sobreexplotación pueda reducir la productividad futura.

Véase un extenso estudio florístico y ecológico de los bosques occidentales de coníferas en general en la monografía de Krajina (1969); este autor enumera 11 zonas biogeoclimáticas en el gradiente de la tundra alpina a los cálidos bosques costeros húmedos, cada uno de los cuales soporta tipos distintos de bosque.

#### Biomás de bosques deciduos templados

Las comunidades de bosque decido (figura 14-12) ocupan áreas de precipitación pluvial abundante y regularmente distribuida (de 75 a 150 centímetros) y temperaturas moderadas, que exhiben un tipo estacional característico. El bosque decido templado cubría inicialmente la parte oriental de América del Norte, toda Europa y una parte de Japón, Australia y la punta de Sudamérica (figura 14-7). Así, pues, los biomas de bosque decido están más aislados uno de otro que las tundras y los bosques nórdicos de coníferas, y la composición de las especies reflejará, por supuesto, el grado de aislamiento. Toda vez que las hojas están lejos del árbol y de los arbustos durante una parte del año, el contraste entre el invierno y el verano es grande. Las capas de hierba y arbustos tienden a estar bien desarrolladas, lo mismo que la biota del suelo. Hay grandes cantidades de plantas que producen frutos pulposos y nueces, como bellotas y hayucos. Los animales del bosque original de Norteamérica comprendían el ve-



nado de Virginia, el oso, las ardillas gris y zorrera, la raposa gris, el gato montés y el pavo silvestre. El virio de ojo rojo, el tordo pardo, el paro de copete, el pájaro hornero y algunos picamaderos son pájaros pequeños característicos de las etapas de clímax. En forma interesante, las coníferas, especialmente algunas especies de pinos, son de desarrollo o subclímax en muchas áreas de bosque decido (véase fig. 9-4, pág. 289). Una vegetación característica de pradera o de "campo viejo" constituye las etapas tempranas de desarrollo, que han sido objeto de abundante estudio ecológico.

Las regiones de bosque decido representan, con todo, una de las regiones bióticas más importantes del mundo, porque la "civilización del hombre blanco" ha alcanzado en estas áreas su mayor desarrollo. Por consiguiente, este bioma está muy modificado por el hombre, una gran parte del mismo está reemplazado por comunidades cultivadas y por el límite de bosque.

El bioma de bosque decido de América del Norte comprende un número importante de subdivisiones que tienen tipos distintos de clímax de bosque. Algunos de éstos son los siguientes:

El bosque de haya y arce de la región central del norte;

El bosque de arce y tilo de Wisconsin y Minnesota;

El bosque de roble y nogal de las regiones occidental y meridional;

El bosque de roble y castaño de los montes Apalaches (ahora bosque de roble, principalmente, con castaño ahora eliminado por enfermedades de hongos) (véase pág. 246);

El bosque mesofítico mixto del altiplano de los Apalaches;

El bosque edáfico de pino del llano costero del sudeste.

Cada uno de éstos presenta características propias, pero muchos de los organismos, especialmente los animales mayores, se extienden a través de dos o más de las subdivisiones (esto es, son "especies de enlace"). Como ya se señaló (véanse págs. 145, 149 y 294), el llano costero sudoriental es peculiar, en cuanto únicamente una porción muy pequeña del área está, o estuvo, realmente ocupada por la vegetación climática de clímax, a causa de la falta de madurez de los suelos y de la acción del fuego. Aunque extensas áreas

están cubiertas por pinos de clímax (o disclímax) edáfico, la mayor parte del llano costero sudoriental constituye claramente una subdivisión del bioma del bosque decido más bien que un bioma principal separado. Existen ecotonos extensos entre el bosque decido y la región conífera del norte (esto es, la región del abeto, el pino blanco y la madera dura del norte), así como entre el bosque decido y la pradera (véase fig. 14-8).

Un excelente resumen de la vegetación de las comunidades de bosque decido ha sido compilado en un libro por E. Lucy Braun (1950).

### Biomos de bosques subtropicales siempre verdes de hoja ancha

Allí donde la humedad permanece alta, pero las diferencias de temperatura entre el invierno y el verano se hacen menos pronunciadas, el bosque decido templado cede el paso al clímax de bosques siempre verdes de hoja ancha. Esta comunidad está bien desarrollada en el clima marítimo cálido-templado del centro y el sur del Japón (véase cuadro 14-6) y puede verse en las "hamacas" de Florida y en los bosques de roble perenne a lo largo del Golfo y de las costas del Atlántico meridional (fig. 14-19). La "hamaca" es un área de suelos maduros que ha gozado de alguna protección, al menos con respecto a los fuegos, lo que ha permitido que se desarrollara una comunidad de clímax climático. Una gran parte de Florida, en común con el llano costero sudoriental en general, no soporta el clímax climático, sino que está cubierta de etapas de desarrollo y de clímaxes edáficos (especialmente pinos, bosques pantanosos y fangales), por las razones ya mencionadas. Así, por ejemplo, Davis (1943) calculó que de los 10 millones de acres de Florida del sur, aproximadamente 140 mil acres están ocupados por bosques de "hamaca".

Los vegetales dominantes del bosque siempre verde de hoja ancha van desde los robles norteños vivaces (*Quercus virginiana*), las magnolias, el laurel y los acebos a especies más tropicales como la higuera estranguladora (*Ficus aurea*), el tamarindo silvestre (*Lysiloma*) y el gumbo limbo (*Bursera*). Las palmeras, como la de sabal o de repollo (*Sabal palmetto*), son también dominantes a menudo. Las enredaderas y las epifitas son características. Este último grupo incluye muchos hele-

chos, las bromeliáceas (familia de la piña), y las orquídeas, que soportan una fauna característica de animales pequeños. Como suele ser el caso de las comunidades tropicales y subtropicales, el dominio en los grupos tróficos es "compartido" entre especies más distintas de lo que suele ocurrir en las comunidades del norte. Véase un análisis ecológico de los bosques de laurel y otros bosques siempre verdes de hoja ancha, en Kimura (1960) y Kusumoto (1961), así como el excelente trabajo de resumen, de Kira y Shidei (1967).

Un ejemplo excelente de bosque de hoja ancha de clímax que se conserva es el de Royal Palm Hammock, en Paradise Key, en el Everglades National Park. Es interesante observar que aunque hay muchas plantas de origen tropical en este bosque, ninguna especie de ave o mamífero terrestre es de origen tropical (hay en el área aves tropicales acuáticas), por lo visto porque Florida nunca ha estado conectada con comunidades tropicales extensas hacia el sur. Esto ilustra una vez más la importancia de la geografía en el modelado de la composición de las comunidades.

#### Biómas templados de pradera

Las praderas (fig. 14-13) cubren grandes superficies y son sumamente importantes desde el punto de vista del hombre. Las praderas proporcionan pastos naturales para los animales herbívoros, y las principales plantas alimenticias agrícolas se han desarrollado por selección artificial a partir de las hierbas. La transformación de las praderas en tierras herbosas de cultivo de grano, como en el *midwest* de Estados Unidos, implica relativamente poco cambio básico en la estructura y la función del ecosistema (se trata principalmente de "reconducir" la sucesión hacia atrás, a etapas anuales, según vimos en el cap. 9), lo que será acaso una de las razones del éxito del hombre en esta clase de agricultura. En cambio, la historia del empleo de praderas para pasto, por parte del hombre, no es tan buena. Sin duda, muchas civilizaciones tempranas se desarrollaron en regiones de pradería en conexión con animales herbívoros domesticados, pero ningún tipo de bioma ha sido probablemente explotado en mayor grado por el hombre. Aun hoy en día, mucha gente no comprende que los pastos naturales deben tratarse con el mismo cuidado que los cultivados, y que miles de hectáreas siguen convir-

tiéndose en desierto estéril por la explotación abusiva (véase el examen de la administración de los grandes terrenos de pasto, páginas 460-462, así como el concepto de la "tragedia de los comunes", pág. 271).

Las praderas se encuentran allí donde la precipitación de lluvias es demasiado baja para soportar la forma de vida de bosque, pero cuando ésta es más alta, en cambio, se traduce en las formas de vida del desierto. Por regla general, esto significa de 25 a 75 centímetros de precipitación, según la temperatura y la distribución estacional. Sin embargo, se dan también praderas en regiones de clima de bosque, donde algunos factores edáficos, como una capa freática alta o el fuego, favorecen la hierba en competencia con las plantas ligneas. Se está ahora generalmente de acuerdo en que los prados primitivos de Ohio, Indiana e Illinois fueron "clímaxes" de fuego" (véase cap. 4). Las praderas templadas se encuentran por lo regular en el interior de los continentes (véase fig. 14-7). Los suelos de pradera son sumamente característicos y contienen grandes cantidades de humus, como ya se indicó previamente (véase fig. 5-12).

En América del Norte, el bioma de pradera está dividido en zonas este y oeste, esto es, en praderas de hierba alta, de hierba mixta, de hierba corta y de hierba arracimada, determinadas por el gradiente de la precipitación pluvial, que es, asimismo, un gradiente de productividad primaria decreciente. Algunas de las especies perennes importantes clasificadas de acuerdo con la altura de las partes que sobresalen del suelo son como sigue:

*Hierbas altas* (de 1.5 a 2.5 m), el tallo azul grande (*Andropogon gerardi*), hierba de varilla (*Panicum virgatum*), hierba india (*Sorghastrum nutans*), y, en las tierras bajas, la hierba del fangal (*Spartina pectinata*).

*Hierbas de tipo medio* (de 60 a 120 cm), el pequeño tallo azul (*A. scoparius*), la hierba de aguja (*Stipa spartea*), la semilla caduca (*Sporobolus heterolepis*), la hierba occidental del trigo (*Agropyron smithii*), la hierba de junio (*Koeleria cristata*), la hierba india del arroz (*Oryzopsis*) y muchas otras.

*Hierbas cortas* (de 15 a 45 cm), la hierba búfalo (*Buchloe dactyloides*), la grama azul (*Bouteloua gracilis*), otras gramas (variedades de *Bouteloua*), la hierba azul importada (*Poa*) y la hierba trampa (*Bromus*, sp.).

Las raíces de todas las especies penetran profundamente (hasta 1.8 m) y el peso de las raíces de las plantas sanas llega a ser varias veces mayor que el de la parte superior de las mismas. Weaver y Zink (1946) encontraron que se requerían tres años (a partir de la siembra) para que el pequeño tallo azul y la grama desarrollaran un plantel permanente máximo de raíces; (la razón raíz/renuevo es mayor que en la mayoría de los bosques); después de esto ya no se producía aumento alguno, y el crecimiento anual igualaba la pérdida anual. El crecimiento de las raíces es importante. Algunas de las especies arriba mencionadas, por ejemplo, el tallo azul grande, la hierba búfalo, y la hierba del trigo, poseen rizomas subterráneos y son así formadoras de césped. Otras especies, como el pequeño tallo azul, la hierba de junio y la hierba de aguja, son hierbas arracimadas y crecen en montones. Estas dos formas biológicas pueden encontrarse en todas las zonas, pero es el caso que las hierbas arracimadas predominan en las regiones más secas, donde las praderas pasan gradualmente a desierto.

El origen geográfico de las especies reviste especial importancia ecológica en las praderas. Especies de los géneros nórdicos, como *Stipa*, *Agropyron* y *Poa*, reanudan el crecimiento tempranamente en la primavera, alcanzan su máximo desarrollo a fines de ésta o a principios del verano (una vez producidas las semillas), se hacen semidurmientes durante la época cálida, pero reemprenden el crecimiento en otoño y se mantienen verdes a pesar de las heladas. Las especies de estación cálida de los géneros meridionales, por otra parte, como *Andropogon*, *Buchloe* y *Bouteloua*, renuevan el crecimiento tarde en la primavera, pero crecen continuamente durante el verano, alcanzando su máximo plantel permanente a fines del verano o en otoño, sin ningún crecimiento ulterior durante este último periodo. Desde el punto de vista de la productividad anual del ecosistema conjunto durante un periodo de años, una mezcla de hierbas de las estaciones fresca y cálida es favorable, sobre todo por cuanto podrá ocurrir que la precipitación pluvial sea la más abundante durante la primavera o el otoño en algunos años, y a mediados del verano en otros. El reemplazo de mezclas adaptadas de esta clase por "monocultivos" habrá de crear forzosamente oscilaciones en materia de productividad (otro hecho ecológico sencillo que

ni siquiera los agricultores han comprendido bien).

Las hierbas mixtas (compuestas, leguminosas, etc.), sólo forman por lo regular una parte pequeña de la biomasa de los productores en las praderas de clímax, pero suelen estar permanentemente presentes. Algunas especies revisten un interés especial como indicadoras (esto es, poseen una alta "fidelidad", véase Hanson, 1950). Un pastoreo aumentado o la sequía, o ambas cosas a la vez, tienden a aumentar el porcentaje de hierbas mixtas que son, asimismo, abundantes en las etapas seriadas primitivas. La sucesión secundaria en el bioma de pradera y los cambios rítmicos en la vegetación durante los ciclos húmedo y seco se han descrito en capítulos anteriores (véanse págs. 290 y 297). El viajero que pasa en automóvil por el centro de Estados Unidos de Norteamérica debería tener presente que las hierbas mixtas anuales conspicuas a los lados de la carretera, como el amaranto ruso de cardo (*Salsola*) y los girasoles (*Helianthus*) deben su lozanía a la constante acción perturbadora del suelo por parte del hombre.

Las praderas norteamericanas de hierba alta han sido reemplazadas ahora por la agricultura de los granos o por pastos cultivados, o han sido invadidas por vegetación lígnea. La pradera inicial o virgen de hierba alta resulta difícil de encontrar, y allí donde se ha conservado para su estudio (como en el *Arboretum* de la Universidad de Wisconsin), se la debe quemar para preservar su carácter de pradera.

Una gran proporción de los mamíferos de pradera son tipos ya corredores o zapadores. La agregación en colonias o manadas es característica; este hábito de vida proporciona cierta medida de protección en el tipo abierto de hábitat. Los grandes animales de pastos importantes, nativos de las praderas en diversas regiones biogeográficas, ya se enumeraron en la página 265, y la importancia de la conducta migratoria en cuanto a prevenir el pastoreo abusivo ya se mencionó en la sección precedente de este capítulo. Los roedores de madriguera, como las ardillas del suelo, los perros de la pradera y los topos son importantes. Allí donde el hombre ha reducido la población de los depredadores roedores como los coyotes, las raposas pequeñas y los tejones, se produce a menudo una "epidemia de roedores"; y en forma análoga, los roedores au-

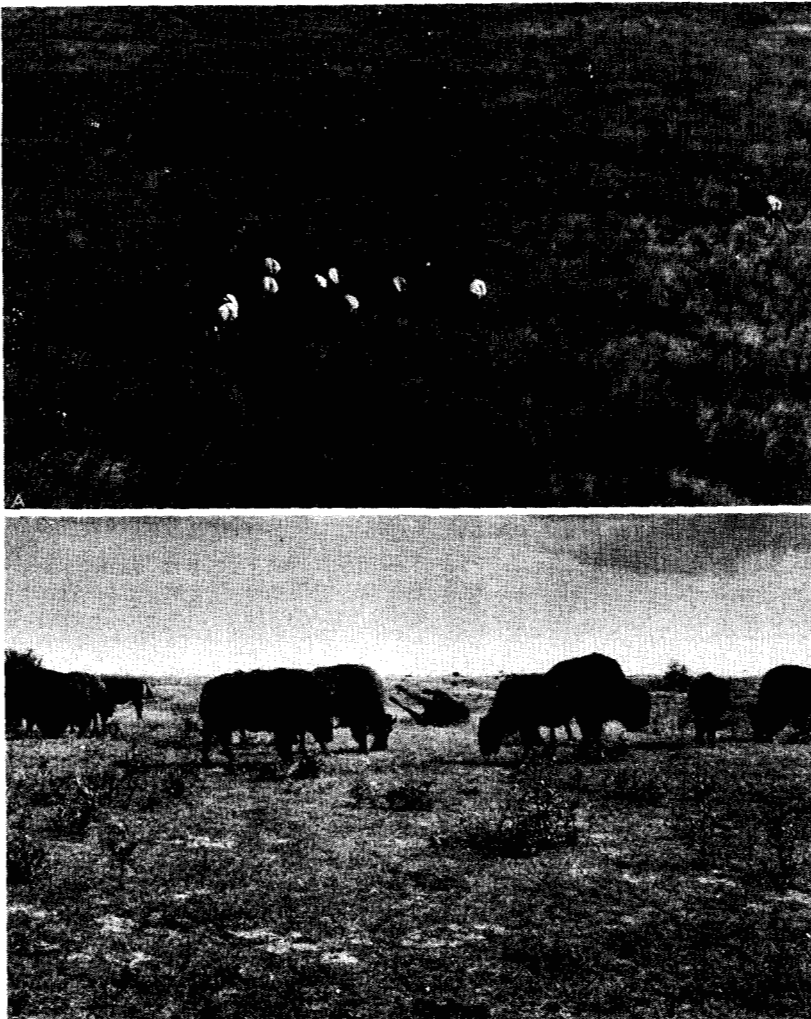


FIG. 14-13. Pradera templada natural en el centro de Norteamérica, con dos herbívoros mamíferos nativos y dos de los dominantes nativos de la hierba. A, Pradera de pastoreo ligero en el Refugio Nacional de Animales Silvestres de Red Rock Lakes, Montana, con una pequeña manada de antílopes americanos. B, Pradera de hierba corta, del Parque Nacional de Wainwright, Alberta, Canadá, con una manada de bisontes. El animal del centro se está revolcando: las viejas "revolcaduras del búfalo" pueden descubrirse a menudo en la pradera aún muchos años después de haber sido exterminado el animal.

mentan cuando la pradera está apacentada con exceso, ya sea por el ganado u otros animales ungulados. Las aves características de las praderas norteamericanas comprenden las chochas, la alondra de los prados, las aves de espolón largo, la alondra cornuda y los halcones comedores de roedores; se encuentran especies ecológicamente equivalentes en otras partes del mundo.

Los grandes mamíferos herbívoros, ya sean nativos o domesticados, son tan importantes como las condiciones básicas de clima y suelo

por lo que se refiere a influir sobre la composición florística de la comunidad, ya que algunas especies de hierbas y otras plantas son más sensibles al pastoreo que otras. Los administradores de grandes terrenos de pasto se sirven del término "reductoras" para las especies de gusto agradable sensibles al pastoreo, siendo su desaparición un indicador de presión de pastoreo. Bradshaw (1957) ha demostrado que, en las praderas de origen humano de Inglaterra, algunas de las cuales han sido objeto de pastoreo abusivo por espa-

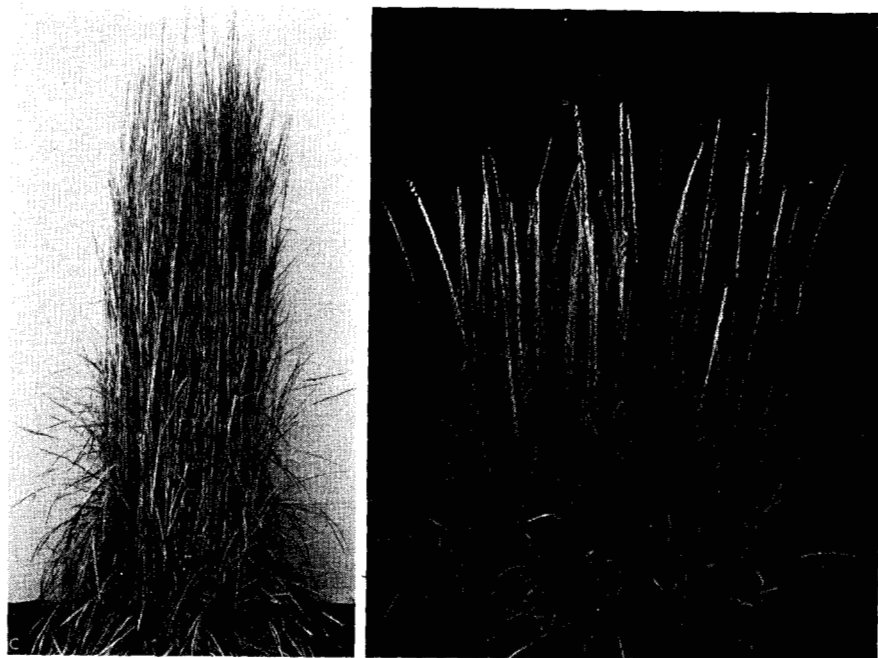


FIG. 14 13 C. Dos hierbas importantes de clímax de bioma de pradera en América del Norte. A la izquierda, El tallo azul pequeño (*Andropogon scoparius*), la hierba nativa más importante en las regiones húmedas de la pradera de hierba alta (véase fig. 14-8), en la parte oriental del bioma de pradera. A la derecha, Tipo de grama (*Bouteloua curtipendula*), una "grama" ampliamente distribuida en las áreas de hierbas corta y mediana mixtas, al oeste de las Montañas Rocosas. (U. S. Soil Conservation Service Photo.)

cio de siglos, algunas especies de hierba desarrollan ecotipos de baja productividad inherente, aun si se las transplanta a jardines experimentales substraídos al pastoreo. Bajo una grave presión de pastoreo, es para la planta cuestión de vida o muerte el crecer lentamente (aun cuando la humedad y otras condiciones favorecerían acaso un crecimiento rápido) y evitar así ser exterminada totalmente por el animal que paca. En estas áreas, la productividad inherente de las especies, lo mismo probablemente que la del ecosistema entero, se convierte en una característica de adaptación al mismo título exactamente que cualquier otro rasgo estructural. Y en forma análoga, los efectos de los fuegos de pradera y del hombre primitivo han de tenerse en cuenta al interpretar las condiciones actuales (véase Sauer, 1950; Malin, 1953). En relación con un estudio general del bioma de pradera en Norteamérica, véase capítulo 8, en Clements y Shelford (1939), Carpenter (1940), Weaver (1954), Weaver y Albertson (1956) y Malin (1956). El bioma de pradera ha sido seleccionado para el primer

estudio importante del IBP (*International Biological Program*), que comprenderá equipos de investigadores de varias disciplinas y un método de análisis de sistemas (véase Van Dyne, 1969; Coupland y col., 1969, y Wiegert y Evans, 1967).

#### Biomás tropicales de sabana

Las sabanas tropicales (praderas con algunos árboles o grupos de árboles dispersos) se encuentran en las regiones cálidas, de 100 a 150 centímetros de precipitación pluvial, pero con una estación seca prolongada, en la que los incendios constituyen una parte importante del medio. La mayor extensión de esta clase se encuentra en África, véase fig. 14-9, pero las sabanas o praderas tropicales de cierta extensión se encuentran también en América del Sur y en Australia. Toda vez que tanto los árboles como la hierba han de ser resistentes a la sequía y al fuego, el número de especies de la vegetación no es grande, en fuerte contraste con los bosques ecuatoriales adyacentes. Las hierbas pertene-

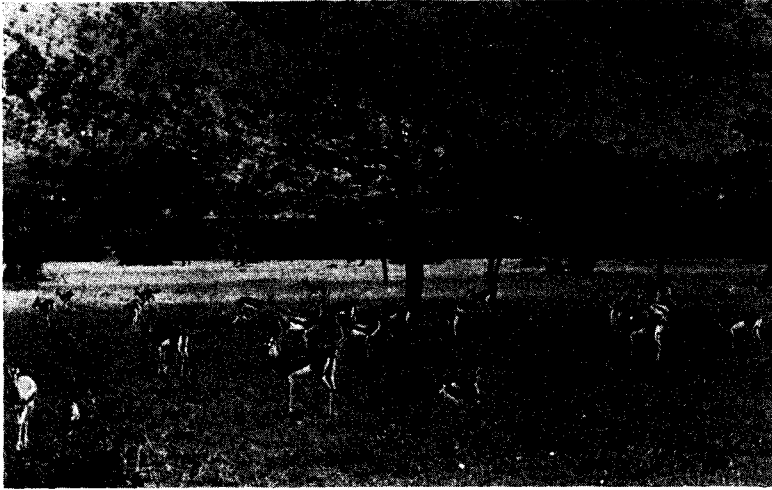


FIG. 14-14. Vista de la sabana tropical de Africa. Hierba, árboles dispersos, con formas pintorescas, fuego de estación seca y numerosas especies de grandes herbívoros mamíferos son características únicas de este tipo de bioma. (Fotografía de Donald I. Ker, Ker y Downey Safaris Ltd., Naibori, Africa del Este.)

cientes a géneros como *Panicum*, *Pennisetum*, *Andropogon* e *Imperata*, proporcionan el manto dominante, en tanto que los árboles dispersos son de especies totalmente distintas de los del bosque de clima lluvioso. En Africa, las acacias, los árboles baobab (*Adansonia*), las euforbias arborescentes y las palmeras, pintorescos todos ellos, amenizan el paisaje. A menudo, especies particulares, tanto de hierba como de árboles, pueden ser dominantes en grandes extensiones.

En cuanto a número y diversidad, la población de los mamíferos ungulados de la sabana africana no tiene paralelo en cualquier otro lugar del mundo (recuérdese la sec. 6 de este capítulo). El antílope (numerosas especies), el gnú, la cebra y la jirafa pastorean y son buscados por leones y otros animales feroces en regiones en donde la "caza mayor" no ha sido reemplazada por el hombre y su ganado. Los insectos son más abundantes durante la estación húmeda, cuando la mayoría de las aves anidan, en tanto que los reptiles pueden hacerse más activos durante la estación seca. Así, pues, las estaciones están reguladas por la lluvia más bien que por la temperatura, como ocurre en las praderas templadas.

Decisiones relativas al empleo de las sabanas africanas y de su diversidad de herbívoros ungulados deberán adoptarse a no tardar por las naciones nacientes de dicha área. Muchos ecólogos creen que sería factible aprovechar

el antílope, los hipopótamos y los gnus sobre una base de rendimiento anual, o tal vez domesticarlos a medias, en lugar de exterminarlos y reemplazarlos por ganado (Petrides, 1956; Darling, 1960; Dasman y Mossman, 1962; Talbot y col., 1965), no sólo a causa del uso diversificado que hacen de la producción primaria natural, sino también porque los animales salvajes son inmunes a muchos parásitos y enfermedades tropicales a los que el ganado es sumamente susceptible. Este es, una vez más, un buen lugar para recordar los principios examinados en el capítulo 3. Sin duda los rendimientos de una granja ganadera administrada intensamente rebasarán siempre los que puedan obtenerse del aprovechamiento de poblaciones salvajes, pero es lo cierto, con todo, que el rendimiento aumentado tiene sus gastos ocultos y requiere además subsidios de energía en forma de control de enfermedades, control de vegetación, trabajo humano y combustible. Así, pues, las decisiones deberían basarse en la comparación de los costos totales. No cabe duda que habría que dar a la administración de la fauna salvaje una oportunidad equitativa.

Una vista de la región de la sabana africana, incluyendo los tres componentes más conspicuos, esto es, la hierba, árboles dispersos y herbívoros mamíferos, la proporciona la figura 14-14. Los problemas ecológicos de las praderas tropicales se examinan en los

informes de la UNESCO mencionados arriba, y algunos rasgos interesantes de este bioma los describen Aubert de la Rue y colaboradores (1957).

### Biomás del desierto

Los desiertos (fig. 14-15) suelen darse en regiones con menos de 25 centímetros de precipitación pluvial, o algunas veces en regiones con mayor precipitación, pero distribuidas muy irregularmente. La escasez de lluvia puede ser debida: 1) a la presión subtropical elevada, como en el Sahara y en los desiertos de Australia; 2) a la posición geográfica en sombras de lluvia (véase figura 5-8), como en los desiertos de la parte occidental de Norteamérica, o 3) a grandes alturas, como en los desiertos del Tibet, de Bolivia o de Gobi. La mayoría de los desiertos reciben alguna lluvia durante el año y tienen cuando menos un manto tenue de vegetación, a menos que las condiciones edáficas del substrato acontezcan ser especialmente desfavorables.

Aparentemente, los únicos desiertos absolutos en donde puede considerarse que no hay lluvia, o es muy poca, son los del Sahara central y del norte de Chile.

Walter (1954) midió la producción neta de una serie de desiertos y de comunidades semiáridas que se encuentran a lo largo de un gradiente de lluvia en Africa. Como puede verse en la figura 14-16, la producción anual de materia seca fue una función lineal de la precipitación pluvial, por lo menos hasta 600 cm, lo que ilustra la fuerza con que la humedad actúa como un factor limitativo general ("dominante").

Obsérvese que una productividad primaria neta anual de los desiertos verdaderos es inferior a 2 000 Kg/hectárea, o menos de 0.5 g/m<sup>2</sup>/día.

Cuando los desiertos se irrigan y el agua ya no constituye un factor limitativo, el tipo del suelo se convierte en factor de consideración principal. Allí donde la textura y el contenido de elementos nutritivos del suelo son favorables, los desiertos irrigados pueden ser sumamente productivos, a causa de la gran cantidad de luz solar (véase cuadro 3-4). Sin embargo, el costo por Kg de alimento producido podrá resultar demasiado elevado debido al alto costo del desarrollo y el mantenimiento de los sistemas de irriga-

ción. Volúmenes muy grandes de agua han de fluir a través del sistema ya que, en otro caso, las sales pueden acumularse en el suelo (como resultado de la velocidad rápida de evaporación) y convertirse en factores limitativos.

Así, a medida que el ecosistema irrigado "avanza en edad", unas demandas aumentadas de agua inducirán acaso una "espiral inflacionista", que requiera la construcción de más acueductos, costos más elevados de producción y una mayor explotación de los recursos de agua subterráneos o de montaña. Los desiertos del viejo mundo están llenos de ruinas de antiguos sistemas de irrigación. En muchos casos no sabemos por qué fallaron y por qué el "Jardín del Edén" se convirtió literalmente de nuevo en desierto. Por lo menos, estas ruinas deberían advertirnos que el desierto irrigado no seguirá floreciendo indefinidamente sin la debida consideración de las leyes básicas del ecosistema.

Hay tres formas de vida de las plantas que están adaptadas al desierto: 1) las plantas anuales, que evitan la sequía creciendo únicamente cuando hay una humedad adecuada (véanse págs. 128, 404), 2) las suculentas, como los cactus, que almacenan agua, y 3) los arbustos de desierto, que tienen numerosas ramas que arrancan de un tronco corto basal y llevan hojas pequeñas gruesas que pueden desprenderse durante los periodos secos prolongados. El arbusto del desierto presenta un aspecto muy parecido a través del mundo entero, aunque algunas especies puedan pertenecer a diversos órdenes (otro ejemplo llamativo que se refiere a la equivalencia ecológica).

Tal como ya se explicó (véase pág. 135), la adaptación a las condiciones áridas implica la capacidad de evitar marchitarse y de permanecer latente durante largos periodos, más bien que un aumento pronunciado en la eficacia de la transpiración (esto es, la proporción de la materia seca producida con respecto al agua transpirada en las plantas del desierto es algo mayor, aunque no pronunciadamente mayor, que en el caso de muchas otras plantas que no son del desierto).

Desde el punto de vista ecológico, es conveniente distinguir dos tipos de desiertos sobre la base de la temperatura, o sea, los desiertos cálidos y los desiertos fríos. Toda la vegetación del desierto posee una distribución "espaciada" altamente característica, en la que

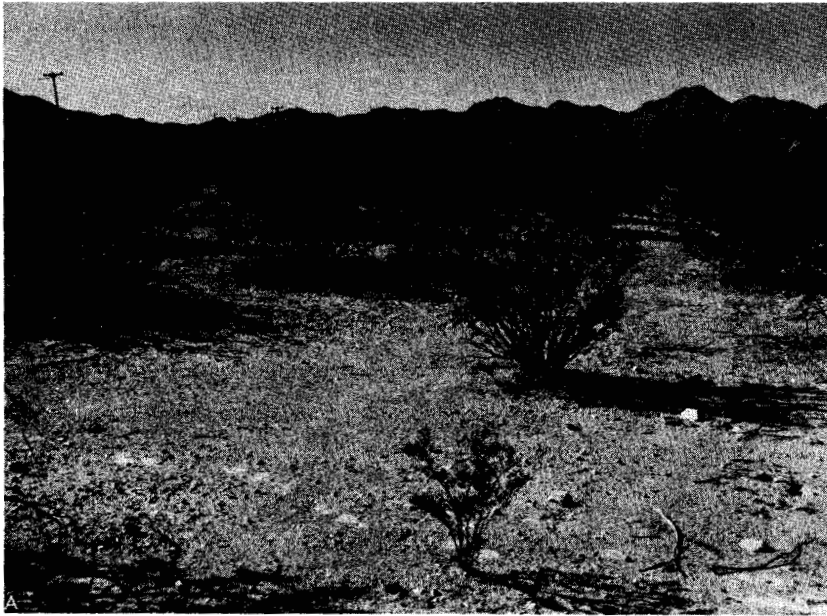


FIG. 14-15. Tres tipos de desiertos del oeste de Norteamérica. A, Desierto "cálido" de poca altura, en Arizona del sur, dominado por arbusto de creosota (*Larrea*). Obsérvese la forma característica de crecimiento del arbusto del desierto (numerosas ramas a partir del nivel del suelo) y el espaciado más bien regular. B, Un desierto de Arizona a una altura un poco mayor, con varias clases de cactus y una mayor variedad de arbustos y pequeños árboles del desierto. Este es uno de los lugares escogidos para el estudio, por equipos de disciplinas diversas, del IBP.

las plantas individuales están esparcidas tenuamente, con grandes extensiones desnudas entre ellas (véase fig. 14-15). En algunos casos, por lo menos, se ha demostrado que

los antibióticos de la raíz juegan un papel en mantener espaciadas las plantas. En todo caso, el espaciado reduce la competición por un alimento raro; en otro caso, la intensa





FIG. 14-15. C. Un desierto "fresco", en Washington oriental, dominado por artemisia (*Artemisia*). La foto fue tomada durante la primavera en un momento de producción primaria culminante, en que las hierbas y la maleza anuales cubren los espacios alrededor de los arbustos. Se está practicando un experimento de trazador radiactivo destinado a comparar las absorciones de los arbustos y las hierbas anuales. (A. foto de R. R. Humphrey; B. foto de R. H. Chew; C. foto de Hanford Atomic Products Operation.)

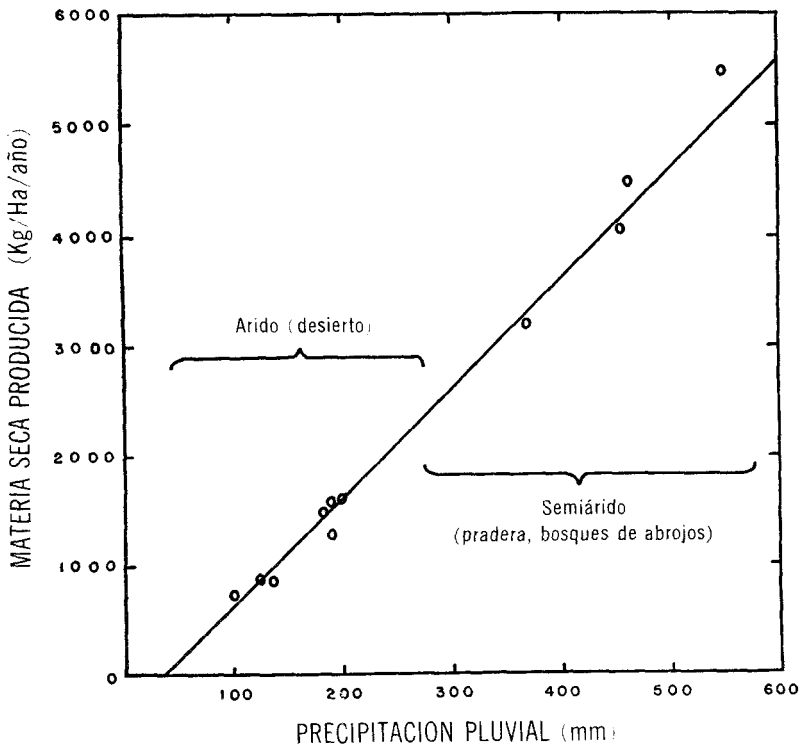


FIG. 14-16. Producción anual de materia seca (en Kg/Ha/año) en una serie de zonas áridas y semiáridas de vegetación, situadas a lo largo de un gradiente de precipitación pluvial en Africa occidental. (Según Walter, 1954.)

competición por el agua podría traducirse en la muerte o el desmedro de todas las plantas.\*

En Norteamérica, el arbusto de creosota (*Larrea*) es un dominante muy extendido en el desierto cálido del sudoeste, fig. 14-15, A, y la artemisia (*Artemisia*) es la planta principal en grandes extensiones de los desiertos fríos de más al norte del Great Basin (figura 14-15, C). Pero la azálea (*Franseria*) está igualmente muy extendida en las áreas del sur, en tanto que en altitudes mayores, en donde la humedad es un poco más grande, el cacto gigante (Sahuaro) y el palo verde son componentes conspicuos (fig. 14-15, B). Hacia el este, una cantidad considerable de hierba está mezclada con arbustos del desierto; para formar un tipo de pradera de desierto; por desgracia, la hierba ha sufrido mucho del pastoreo excesivo, de la protección del fuego o de ambas cosas a la vez. En los desiertos fríos, especialmente en los suelos alcalinos de las regiones de drenaje interno, las hierbas de pasto de la familia Chenopodiaceae, como *Atriplex*, *Grayia*, *Eurotia* y *Sarcobatus*, ocupan zonas extensas. De hecho, las "quenopodiáceas" están ampliamente distribuidas en regiones áridas de otras partes del mundo. Las comunidades de artemisia y de *Atriplex canescens* ya se describieron en el cap. 6. La forma de vida suculenta, incluidos los cactus, las yucas y los ágaves arborescentes, alcanza su mayor desarrollo en los desiertos mexicanos (y en la región neotrópica), extendiéndose algunas especies de este tipo hasta los desiertos de arbustos de Arizona y California. Sin embargo, esta forma de vida es poco importante en los desiertos fríos. En todos los desiertos, la maleza y las hierbas anuales pueden constituir un verdadero espectáculo durante los breves periodos húmedos. El extenso "suelo desnudo" en los desiertos no está necesariamente despojado por completo de plantas. En efecto, musgos, algas y líquenes pueden estar presentes, y en las arenas

\* Es sorprendente que la humanidad no aprenda la lección del desierto, en donde la relación entre el volumen de la población y los recursos está estrictamente trazada. Sin duda, una cultura humana que permite que su densidad rebase los recursos hasta el punto del desmedro intelectual o físico, o de ambos a la vez, de todos los individuos, demuestra pobre adaptación. "El control de la natalidad" en el desierto es una cosa perfectamente natural, que permite el desarrollo máximo de los individuos.

y otros suelos finamente divididos pueden formar una costra estabilizante; también las algas verdeazul (asociadas a menudo a los líquenes) revisten importancia como nitrificantes (Shields y col., 1957).

Los animales del desierto, lo mismo que las plantas, están adaptados en formas diversas a la falta de agua. Los reptiles y algunos insectos están "preadaptados", a causa de los integumentos impermeables y de las excreciones secas (ácido úrico y guanina). Los insectos del desierto están a "prueba de cera" con sustancias que permanecen impermeables a altas temperaturas (Edney, 1957). Aunque la evaporación de las superficies de respiración no puede eliminarse, se reduce al mínimo, con todo, en los insectos, mediante el sistema de espiráculo invaginado internamente. Hay que subrayar que la producción de agua metabólica (de la desintegración de los hidratos de carbono), que a menudo es la única agua disponible, no constituye en sí misma una adaptación; es la conservación de esta agua lo que constituye un rasgo adaptativo y, como en el caso de los escarabajos tenebriónidos (grupo característico del desierto), la capacidad de aumentar la producción del agua metabólica en condiciones de poca humedad (Edney, 1957). Por otra parte, los mamíferos no están muy bien adaptados en cuanto a grupo (porque excretan urea, lo que implica la pérdida de mucha agua); sin embargo, algunas especies han desarrollado unas adaptaciones secundarias notables. Estas comprenden a roedores de la familia Heteromyidae, especialmente la rata canguro (*Dipodomys*) y la rata zarigüeya (*Perognathus*) de los desiertos del Nuevo Mundo y el gerbo (*Dipus*, familia Dipodidae) de los del Viejo Mundo. Estos animales pueden vivir indefinidamente de semillas secas y no requieren agua para beber. Permanecen en madrigueras durante el día y conservan el agua excretando una orina muy concentrada y no sirviéndose del agua para la regulación de la temperatura. Los Schmidt-Nielsens (1949) encontraron que la humedad relativa en la madriguera era de 30 a 50 por 100, en comparación con 0 a 15 por 100 en el desierto arriba del suelo durante el día. La humedad relativa en el desierto durante la noche, cuando los animales están sobre la superficie, era aproximadamente la misma que en las madrigueras durante el día. Así, pues, la adaptación de estos roedores a los desiertos es tanto behavioral como fisiológica. Otros

roedores del desierto, las ratas de la madera (*Neotoma*), por ejemplo, no pueden vivir solamente de alimento seco, pero sobreviven, con todo, en partes del desierto, comiendo cactus u otras plantas suculentas que almacenan agua. En este resumen del metabolismo de los mamíferos del desierto, Schmidt-Nielsen (1952) señala que estos mamíferos son de dos tipos, o sea, los parecidos a la rata canguro o jerboa, que no se sirven de agua para la regulación de la temperatura, y los del tipo del camello que sí lo hacen. Estos últimos han de beber, aunque pueden resistir durante largos periodos sin agua, porque los tejidos del cuerpo pueden tolerar un aumento de la temperatura y un grado de deshidratación que serían fatales para la mayoría de los animales (los camellos no almacenan el agua en la joroba, ¡como popularmente se supone!). Las aves del desierto parecen pertenecer a esta última categoría (Bartholomew y Dawson, 1953), y necesitan probablemente, cuando menos, una bebida ocasional de rocío o de otras fuentes; de ahí que las aves sean más abundantes allí donde se dispone de agua o de alimentos jugosos. Por supuesto, el hombre está muy deficientemente adaptado, desde el punto de vista fisiológico, a los desiertos.

La vegetación de los desiertos norteamericanos ha sido bien descrita por Shantz (1942), Billings (1951), Shreve (1951) y muchos otros. Al repasar la gran cantidad de literatura resumida en los informes de la UNESCO, nos impresiona el hecho de que casi toda la información acerca de los desiertos del mundo sea de carácter puramente descriptivo, al paso que se sabe menos del "funcionamiento" real de sus ecosistemas. Toda vez que los desintegradores microbianos se verán estrictamente limitados por la sequía, uno se pregunta si esto quedará acaso compensado por una población aparentemente grande de herbívoros roedores, los cuales, semejantes al zooplankton del mar, desempeñarían tal vez un papel importante en el ciclo de los elementos nutritivos. Al igual que en todos los ecosistemas adaptados a condiciones extremas, una cantidad relativamente grande de la producción neta pasa a órganos de almacenamiento o reproductores, proporcionando así una fuente de alimento para los consumidores.

Entre los estudios recientes sobre desiertos que destacan el enfoque funcional figuran los siguientes: Chew y Chew, 1965, y Whittaker, 1968.

## Biomás de chaparral

En las regiones templadas benignas con precipitación abundante de lluvia invernal, pero con veranos secos, la vegetación clímax consta de árboles y arbustos de hojas duras, gruesas, siempre verdes. Bajo este epígrafe incluimos tanto el chaparral propio o "chaparral de la costa", en el que predomina la forma de vida del arbusto como "el bosque de esclerófila ancha", que contiene árboles dispersos. Un "cuadro" del clima de la región de las lluvias invernales puede verse en la figura 5-9. Las comunidades de chaparral son extensas en California y México, a lo largo de las costas del Mar Mediterráneo y a lo largo de la costa meridional de Australia (fig. 14-17). Un gran número de especies de plantas pueden servir como dominantes, según la región y las condiciones locales. El fuego constituye un factor importante que tiende a perpetuar el dominio del arbusto a expensas de los árboles. Así, pues, el chaparral puede ser cuando menos en parte, un "disclímax de fuego" como lo es el bosque de pinos de hoja larga del sudeste de Estados Unidos.

En California, de cinco a seis millones de acres de pendientes y cañones están cubiertos de chaparral. Chamiso (*Adenostoma*) y manzanita (*Arctostaphylos*) son arbustos corrientes que a menudo forman espesuras tupidas y son también característicos algunos robles siempre verdes, lo mismo que otros arbustos y árboles. La estación lluviosa o de desarrollo se extiende generalmente de noviembre a mayo. El ciervo mulo y muchas aves habitan el chaparral durante este periodo, y luego se trasladan hacia el norte o a altitudes mayores durante el verano cálido y seco. Los vertebrados residentes suelen ser pequeños y de color opaco, para adaptarse al bosque enano; los pequeños conejos de arbusto (*Sylvilagus bachmani*), las ratas de bosque, las ardillas, los lagartos, los reyezuelos y los pinzones pardos son característicos. La densidad de población de los pájaros e insectos que crían es grande a medida que la estación toca a su fin, luego disminuye a medida que la vegetación se va desecando hacia fines del verano. Esta es la estación en que los fuegos pueden arrasarse las pendientes con una rapidez increíble. A continuación de un incendio, los arbustos de chaparral retoñan vigorosamente con las primeras lluvias y pueden alcanzar un tamaño máximo en 15 a 20 años. El papel

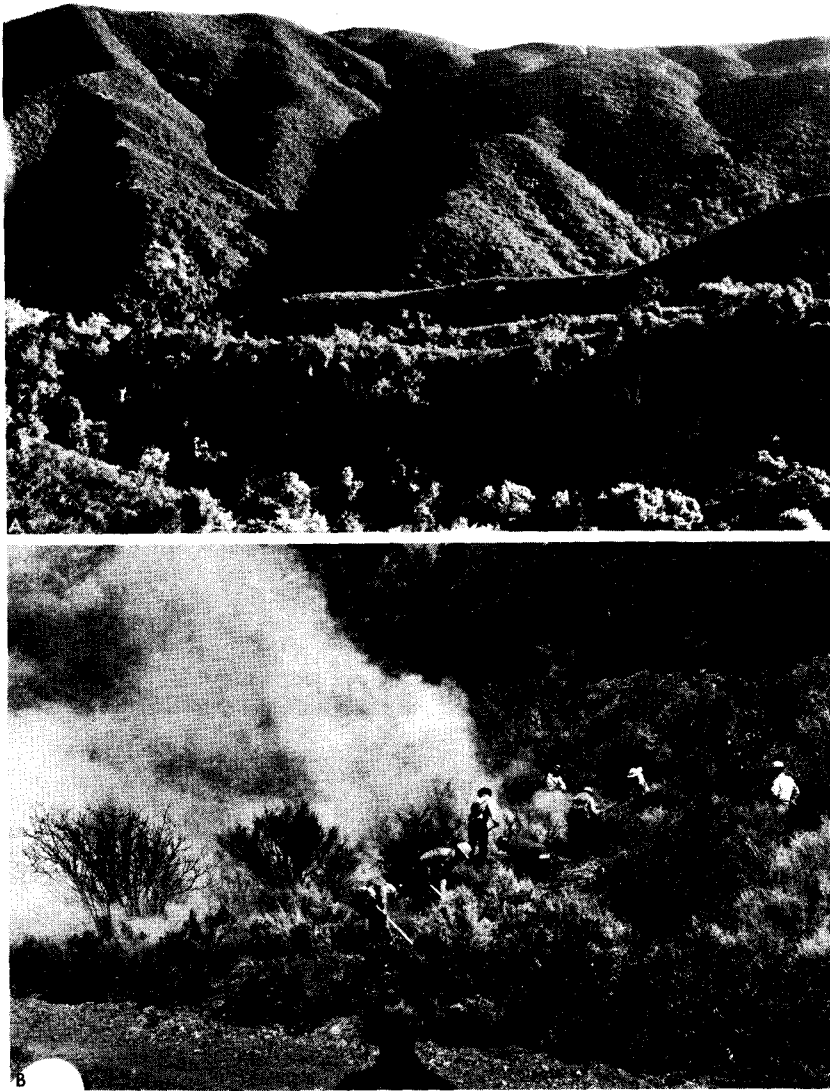


FIG. 14-17. *A*, Vista general de las colinas cubiertas de chaparral, de California. *B*, Acto de combatir un pequeño fuego, en esta vegetación de "tipo fuego". (U. S. Forest Service Photos.)

del fuego en el chaparral de California ha sido resumido por Sweeney (1956), quien indica que el fuego estimula la germinación de algunas semillas y es esencial a la persistencia de determinadas especies herbáceas en la flora. La estructura general de la vegetación ha sido bien descrita por Cooper (1922), en tanto que un breve examen, tanto de los vegetales como los animales del bioma de chaparral en California nos lo da Cogswell (1947). (Véase también la figura 7-5.)

Debido a que algunas pendientes de chaparral están relativamente libres de las heladas, se las utiliza para el cultivo de vergeles. Sin embargo, el gran valor del chaparral para el hombre consiste en su protección de la vertiente. En efecto, no sólo las pendientes rápidas débilmente consolidadas se erosionan con facilidad, sino que inundaciones desastrosas son dirigidas hacia las tierras bajas densamente pobladas si la comunidad de chaparral no permanece en condiciones sanas. Hellmers,

Bonner y Kelleher (1955) encontraron que el nitrógeno, lo mismo que la humedad, constituye un factor limitativo; estos autores sugirieron que la densidad de la vegetación del chaparral en las pendientes arriba de ciudades deberían aumentarse por medio de una fertilización con nitrógeno.

El chaparral de las áreas de lluvias de invierno, de la región mediterránea, se llama localmente "maquis", en tanto que la vegetación similar en Australia se denomina "arbusto *mellee*". En el chaparral australiano, los árboles y los arbustos del género *Eucalyptus* son dominantes. Nada tiene de particular que los "eucaliptos" australianos prosperen en la región de chaparral de California, en donde han sido extensamente introducidos y reemplazan en gran parte la vegetación silvestre nativa en las áreas urbanas.

#### Bioma de piñón y junípero

El bosque de piñón y junípero o de las "coníferas pigmeo" (ver figura 18 del capítulo 14), parece ocupar un área suficientemente grande en las regiones del Great Basin y del río Colorado, Utah, Arizona, Nuevo México, Nevada y California centrooccidental y contar con una biota suficientemente carac-

terística para ser considerado como un bioma. Alternativamente, este tipo de comunidad podría considerarse como una subdivisión del bioma del bosque de coníferas del norte. La humedad es el factor crítico, la precipitación pluvial de 25 a 50 centímetros irregularmente distribuida explica el desarrollo en forma de parque de los pequeños pinos de piñón (*Pinus edulis* y *P. monophylla*) y cedros (diversas especies del género *Juniperus*), tal como puede verse en la figura 14-18. Esta comunidad ocupa una franja ancha entre el desierto o la pradera y los bosques de coníferas más densos de altitudes superiores. Las "nueces" de piñón y las bayas de los cedros constituyen un alimento importante para los animales. El grajo, el paro y el paro del arbusto son aves residentes permanentes características, estando los dos primeros confinados en gran parte a este bioma. Véase información complementaria acerca de las coníferas pigmeo en Woodbury (1947) y Hardy (1945).

#### Biomas del bosque de lluvias tropicales

La variedad de vida alcanza tal vez su punto culminante en los bosques de lluvias tropicales, que ocupan áreas bajas cerca del ecuador. La precipitación pluvial excede de 200



FIG. 14-18. Bioma de piñón y junípero, o de coníferas pigmeo, en Arizona. Los pequeños pinos de piñón y cedros forman un plantel abierto, como de parque. (U. S. Forest Service Photo.)

a 225 centímetros por año y está distribuida a través de todo el año, por lo regular con una o más estaciones relativamente "secas" (12.5 o menos centímetros por mes o menos). Se encuentran bosques de lluvia en tres áreas principales: 1) en las cuencas del Amazonas y del Orinoco, en Suramérica (la masa continúa más grande), y el istmo centroamericano, 2) en las cuencas del Congo, del Níger y del Zambezi, del Africa central y occidental y Madagascar, y 3) en las regiones indomalayas de Borneo y Nueva Guinea. Estas difieren unas de otras en las especies que están presentes en ellas (puesto que ocupan regiones biogeográficas distintas), pero la estructura del bosque, en cambio, y la ecología son similares en las tres áreas. La variación de temperatura entre el invierno y el verano es menor que la que se da entre la noche y el día. Las periodicidades estacionales en la cría y en otras actividades de los vegetales y los animales se relacionan en gran parte con las variaciones de la precipitación pluvial, o está regulada por ritmos inherentes. Por ejemplo, algunos árboles de la familia Winteraceae muestran aparentemente un crecimiento continuo, en tanto que otras especies de la misma

familia muestran crecimiento discontinuo con formación de anillos (Studhalter, 1955). Las aves del bosque de lluvia podrán necesitar también periodos de "reposo", ya que la reproducción presenta a menudo una periodicidad que no se relaciona con la estación (Miller, 1955).

El bosque de lluvia está altamente estratificado. Los árboles forman por lo regular tres capas: 1) árboles emergentes muy grandes, dispersos, que sobresalen del nivel general de la capa, 2) la de la bóveda, que forma un tapiz continuo siempre verde, de 24 a 30 m de alto, y 3) una capa inferior, que sólo se hace densa allí donde se da en la bóveda una rotura de continuidad. Según puede verse en la figura 14-20, las capas emergente y de la bóveda confieren al bosque de lluvia, visto desde el aire, un aspecto "abollado". Si durante la estación seca la precipitación pluvial es de menos de cinco centímetros por mes, podrá ocurrir que los árboles emergentes pierdan, durante dicha estación, las hojas, resultado de ello lo que cabría designar como un *bosque de lluvia siempre verde a medias*. Los arbustos y las capas de hierbas, que a menudo contienen cantidades de helechos y

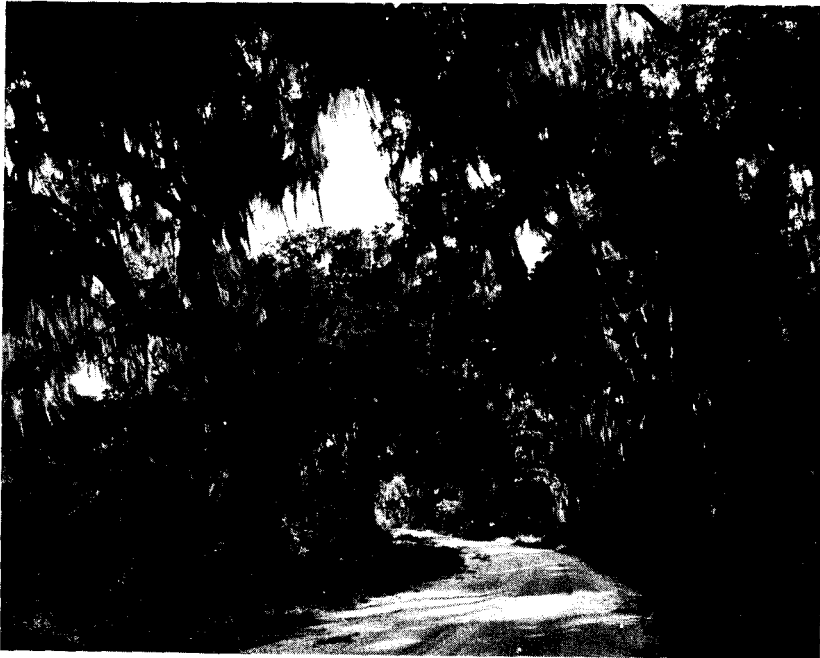


FIG. 14-19. Bosque de roble perenne (*Quercus virginiana*), con *Tillandsia* (musgo español) epifítica, en Louisiana, ejemplo de un bosque subtropical siempre verde de hoja ancha. (Foto de Standard Oil Co.).

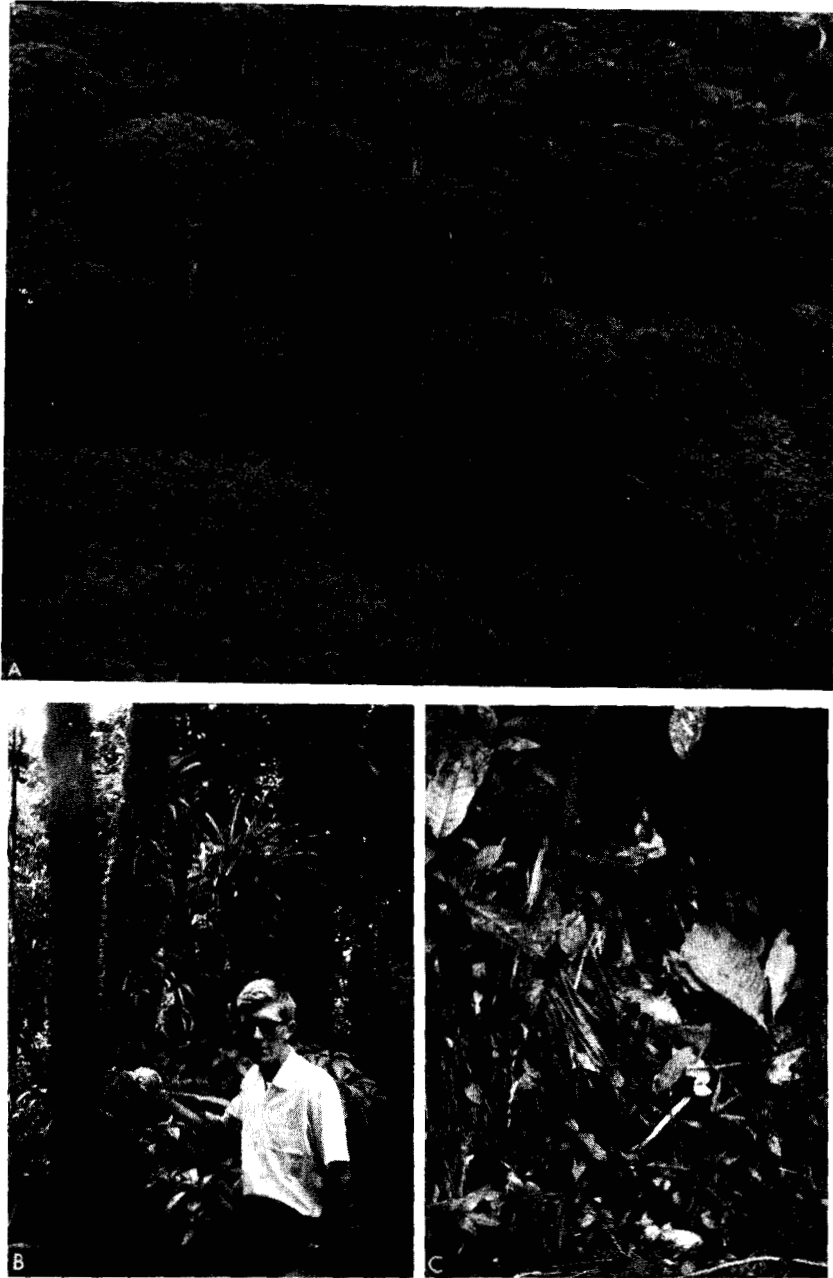


FIG. 14-20. El bosque de lluvia tropical. *A*, Vista desde arriba de un bosque de lluvia de tierra baja en Panamá. Los grandes árboles emergentes (de troncos blancos), que pierden la hoja en la estación seca, sobresalen de la bóveda general de árboles de madera dura y palmeras siempre verdes de hoja ancha. *B*, Interior de un bosque de lluvia de montaña, en Puerto Rico, que muestra la abundancia de epífitos que caracteriza el bosque de lluvia en las montañas de los trópicos húmedos. *C*, Vista de cerca de la base de un árbol "con contrafuerte", en el mismo bosque de montaña de Puerto Rico, en la que se aprecia la masa de pequeñas raíces, arriba del suelo, que penetran en el manto (más bien que en el suelo, como en el caso de los bosques templados). (*A*, foto de George Child, Instituto de Ecología, Universidad de Georgia; *B* y *C*, fotos de E. P. Odum.)

palmas, propenden a ser menos masivos, a causa de la sombra densa, pero reaccionan rápidamente a toda apertura en las capas superiores. Los árboles grandes tienen raíces poco profundas y presentan a menudo bases hinchadas o "contrafuertes volantes". Existe una gran abundancia de plantas trepadoras, especialmente lianas leñosas y epifitas, que a menudo ocultan el contorno de los árboles. Las "higueras estranguladoras" y otras enredaderas arbóreas son especialmente dignas de notarse. La diferencia llamativa en la distribución de la forma de vida en el bosque de lluvia, comparada con los bosques templados, se ilustra en la figura 14-2. El número de especies de plantas es muy grande; a menudo habrá más especies de árboles en unas pocas hectáreas que en la flora entera de Europa.

Según vimos en el capítulo 3, parece probable que la productividad del bosque intacto de lluvia sea muy alta mientras se da una circulación rápida de elementos nutritivos escasos. La teoría del movimiento cíclico y el contraste con el bosque templado ya se documentaron en las páginas 112-113 y 257. El bosque de lluvia tropical es tal vez el único tipo principal de vegetación en el que el fuego no es un factor; en efecto, el bosque de lluvia podría definirse como el "bosque que nunca arde", en su estado natural o intacto. Es el hombre, por supuesto, el que, en su empeño por convertir el bosque de lluvia en terrenos de cultivo, "abate y quema", según vimos en la página 112. Una proporción mucho mayor de animales viven en las capas superiores de la vegetación de lo que ocurre en los bosques templados, en donde la mayoría de la vida tiene lugar al nivel del suelo. Por ejemplo, 31 de 59 especies de mamíferos de la Guayana Británica son arborícolas y cinco son anfibias, de modo que sólo quedan 23 que son principalmente habitantes del suelo (Haviland, 1927). Además de los mamíferos arborícolas, abundan los camaleones, las iguanas, las salamandras, las serpientes arborícolas, las ranas y las aves. Las hormigas y los ortópteros, lo mismo que las mariposas y las falenas, son importantes desde el punto de vista ecológico. La simbiosis entre animales y epifitas está muy generalizada. Lo mismo que en el caso de la flora, la fauna del bosque de clima lluvioso es increíblemente rica en especies. Por ejemplo, en una superficie de seis millas cuadradas en Barro Colorado, una

porción bien estudiada de bosque de clima lluvioso de la zona del Canal de Panamá, hay 20 000 especies de insectos, frente únicamente a unos pocos centenares en toda Francia. Numerosos tipos arcaicos, tanto de animales como de vegetales, sobreviven en los numerosos nichos del medio que no cambia. Muchos científicos opinan que la rapidez del cambio y de la formación evolutiva de especies es particularmente alta en el bosque de clima lluvioso, el cual, por consiguiente, ha sido una fuente de muchas especies que luego han invadido comunidades más al norte.

La fruta y los termitas constituyen un alimento básico para animales en el bosque tropical. Una razón por la que las aves son a menudo abundantes es que muchas de ellas, tales como los pericos, tucanes, calaos, cotingas, quetzales y aves del paraíso, comedores de fruta, son herbívoros. Toda vez que los "desvanes" de la selva virgen están repletos, muchos nidos de aves y capullos de insectos son de tipo colgante, lo que les permite escapar de las hormigas soldado y de otros depredadores. Aunque hay algunas aves y algunos insectos de colores especialmente llamativos, que ocupan situaciones más abiertas, la vasta región de los animales del bosque de clima lluvioso es inconspicua, y muchos de ellos son nocturnos.

En las áreas montañosas de los trópicos, hay una variante del bosque de lluvia de la tierra baja, esto es, el *bosque de lluvia de montaña*, que posee algunas características particulares. En efecto, el bosque se va haciendo progresivamente menos alto a medida que aumenta la altura, y las epifitas ocupan una proporción cada vez mayor de la biomasa autotrófica, culminando todo ello en los *bosques de nubes* enanos. Las razones posibles de este cambio de estructura con la altura se examinaron en la página 416. Una clasificación funcional de los bosques de lluvia puede basarse en el *déficit de saturación*, porque éste condiciona la transpiración, la que condiciona a su vez la biomasa de las raíces y la altura de los árboles. Arriba de 1 800 a 3 000 metros de altura, la vegetación del bosque no es muy diferente, en los trópicos, de la del bosque templado de coníferas.

Otra variante del bosque de lluvia se encuentra a lo largo de las márgenes y los llanos de inundación de los ríos y se designa como el *bosque de galería* o, algunas veces, el *bosque ribereño*. Golley y col. (1969) y



McGinnis y col. (1969), han terminado recientemente unos estudios extensos de la estructura de la biomasa y de los presupuestos mineral e hidrológico de tres clases de bosques de lluvia panameños: el tipo de la tierra baja (véase fig. 14-20), el tipo de montaña y el tipo de galería (también los bosques de mangle, véase fig. 12-14).

Cuando se elimina el bosque de lluvia, un bosque secundario se desarrolla a menudo y comprende árboles de madera blanda, como *Musanga* (Africa), *Cecropia* (América) y *Macoranga* (Malasia). El bosque secundario tiene un aspecto lujuriente, pero es muy distinto del bosque virgen, tanto ecológicamente como desde el punto de vista de la flora. El "clímax" vuelve por lo regular muy lentamente. Como ya lo indicamos, la falla de la regeneración podrá referirse a pérdidas de elementos nutritivos. Existe la necesidad urgente de preservar extensiones de bosque no sólo para que sirvan de laboratorios para el estudio de la ecología y la evolución, sino también para proporcionar una base para la mejora de los funestos antecedentes del hombre en materia de uso de la tierra en las regiones de bosque de lluvia.

Véase información complementaria sobre el bosque de lluvia en Richards (1952) y Bunning (1956). Véase una ecología descriptiva bellamente ilustrada de las plantas y los animales del bosque de lluvia y otros biomas tropicales en el libro de Aubert de la Rue, Bourlière y Harroy (1957). La referencia básica de la ecología funcional del bosque de lluvia es la monografía compilada por H. T. Odum (1970).

#### Biomasa de bosque deciduo y de arbusto tropical

Allí donde las condiciones de humedad son intermedias entre el desierto y la sabana por una parte, y el bosque de clima lluvioso por la otra, pueden encontrarse bosques deciduos o bosques de arbusto o de maleza tropicales. Tal como puede verse en la figura 14-7, éstos cubren superficies muy extensas. El factor climático clave está en la distribución imperfecta de un total relativamente bueno de precipitación pluvial. Los bosques de maleza, que se designan a menudo como "el matorral" en Africa o Australia, y la "Caatinga" en Brasil, contienen árboles pequeños de madera dura, a menudo grotesca-

mente retorcidos y espinosos; las hojas son pequeñas y se pierden durante las estaciones secas. Allí donde la precipitación es mayor o más regular se encuentra un bosque deciduo bien desarrollado, tal como los bosques muy extensos del monzón de Asia tropical. Las estaciones húmedas y secas de duración aproximadamente igual alternan, de manera que el aspecto estacional de "invierno" y "verano" es igualmente tan llamativo como el del bosque deciduo de la zona templada.

#### Zonación en las montañas

La distribución de las comunidades bióticas en las regiones montañosas es complicada, como cabría esperar en vista de la diversidad de las condiciones físicas. Las comunidades principales se presentan por regla general como bandas regulares, a menudo con ecotonos muy angostos (o ninguno, en el sentido de una comunidad de transición con características propias suyas; véase capítulo 6). Los mapas de pequeña escala, como los que se ven en las figuras de 14-7 a 14-9, no son apropiados para poner de manifiesto esta característica. En una montaña podrán estar presentes de cuatro a cinco biomas principales, con muchas subdivisiones en zonas (figura 14-21). Por consiguiente, existe un contacto más íntimo entre los biomas y un mayor intercambio de biota entre los diferentes biomas de lo que suele ser el caso en las regiones no montañosas.

Por otra parte, comunidades semejantes están más aisladas en las montañas, dado que las cadenas montañosas pocas veces son continuas. En términos generales, muchas especies características de un bioma en su fase extensa no montañosa son también características de extensiones "semejantes a fajas" en las montañas. Como resultado de aislamiento y diferencias topográficas, muchas especies son únicas respecto a las comunidades de montaña. (Véase la cita de Bliss de 1956, para comparación de las tundras alpina y ártica.)

#### Importancia del enfoque histórico

Debemos subrayar que la clasificación en biomas, mencionada e ilustrada en las páginas anteriores, se basa en las circunstancias *potenciales* que resultan de fuerzas naturales que operan actualmente en diversas partes del mundo. Dicha clasificación es útil como punto

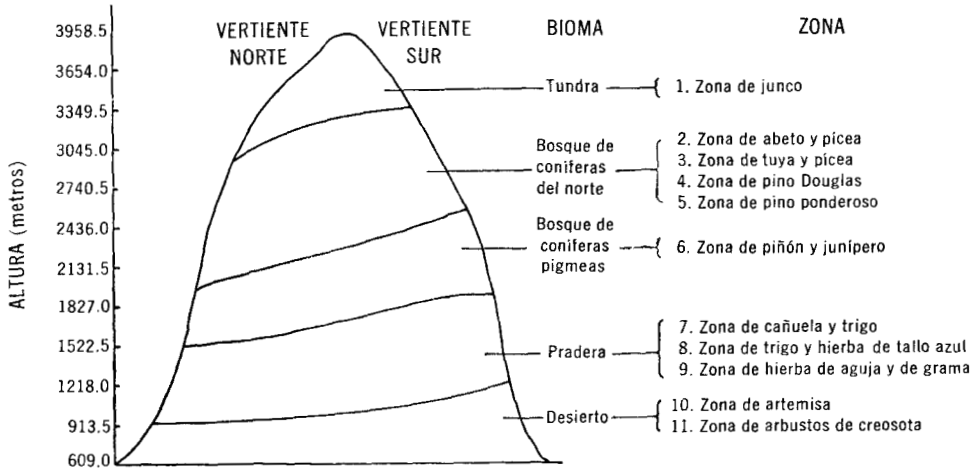


FIG. 14-21. Zonación en las montañas occidentales de Norteamérica. El diagrama no se refiere a montaña específica alguna, sino que muestra las condiciones generales que cabría esperar en las Rocosas centrales (la región llamada "entre montañas") de Utah. La zonación al norte, sur, este y oeste de esta región podrá variar un poco. Así, por ejemplo, las zonas de arbusto de creosota y de piñón y junípero están ausentes hacia el norte y el este. Hacia el este se encuentra una zona de montaña de roble y de caoba, y hacia el oeste se encuentran varias zonas en el bioma de Chaparral, entre la pradera y el bosque nórdico de coníferas. B, Zonación en las montañas Blue Ridge orientales de Carolina del Norte. La oscura zona de abeto a lo largo de la sierra contrasta con el bosque decídúo de abajo. (A, diagrama modificado de Woodbury, 1945; datos de la zona, de Daubenmire, 1948; B. U. S. Forest Service Photo.)

de partida para valorar la influencia del hombre en el medio. Sólo por el conocimiento de las potencialidades naturales y los factores limitantes, podremos decidir su mejor empleo.

Los nuevos ecosistemas nacientes creados por el hombre, como la agricultura de la pradera, los desiertos regados, los embalsamientos de agua y la agricultura tropical, sólo persistirán

por largos periodos de tiempo si se logran equilibrios de materiales y energía entre los componentes bióticos y físicos. Por consiguiente, es importante conservar muestras de comunidades naturales en cada bioma, para poder compararlos con las áreas modificadas. Por otra parte, según ya se destacó en el capítulo 9, sección 3, cierta proporción del bioma ha de permanecer al estado de "área natural", con objeto de proteger las áreas cultivadas y urbanas sumamente modificadas. Es igualmente importante también estudiar cuidadosamente la historia pasada de un área. Malin (1953) señala que deben evitarse las "incursiones casuales o al azar en material histórico para encontrar datos que convengan a un marco preconcebido de referencia o sirvan algún propósito particular". En efecto, en ecología, la investigación histórica ha de llevarse a cabo con una mente abierta y sin objetivo precon-

cebido, si es que queremos comprender las comunidades bióticas tal como las encontramos actualmente. Lo que al examen superficial se presenta a menudo como vegetación intacta o "virgen" podrá haber sido profundamente modificado, en realidad, por la actividad anterior del hombre o de sus animales domésticos.

Por ejemplo, aquello que parece ser una "selva" virgen en Panamá podrá ser acaso, en realidad, un bosque secundario que recubre las que en un tiempo fueron áreas de población densa intensamente cultivadas. Y como quiera que el hombre vuelve a "reivindicar" estas selvas, cabe preguntarse si se aprendió acaso algo a partir de los abusos pasados, o cuántas veces las civilizaciones pueden ascender y hundirse, antes de que el medio ya no siga siendo susceptible de recuperación.

## PARTE 3

### Aplicaciones y tecnología

Desde la publicación de la segunda edición de este texto, en 1959, se ha producido un cambio impresionante en la importancia conferida a la ecología aplicada, desde el nivel de la población al nivel del ecosistema (o de la autoecología a la sinecología, para servirnos de la terminología anterior; véase pág. 6). Si bien el ecosistema y el punto de vista holístico se destacaron ya inclusive en la primera edición (1953), es el caso que la mayoría de las aplicaciones de principios ecológicos anteriores a 1960 correspondían, con todo, a la administración o el control de recursos o especies específicas, como el agua, el suelo, la madera, los animales de caza, los cultivos, las plagas de insectos, etc. Ahora, además de éstos, la aplicación se centra alrededor del ecosistema, esto es, de la totalidad de los ciclos de aire y agua, productividad, cadenas de alimentos, contaminación global, análisis de sistemas y el control y la administración tanto del hombre también como de la naturaleza. En cierto modo, la práctica ha alcanzado rápidamente la teoría. Las razones básicas de este cambio de importancia se examinaron, en su conexión ecológica, en el capítulo 9, sección 3. Por primera vez en su breve historia, el hombre se enfrenta a limitaciones más bien fundamentales que locales. La predicción de Thomas R. Malthus (la primera edición de su famoso *Essay on Population* se publicó el año 1798) de que la población aumenta más rápidamente que las reservas de alimentos adquiere una forma nueva y más sombría, cuando observamos que la "población" (esto es, la población más la polución) aumenta más rápidamente de la cantidad en que la totalidad de los recursos, y no sólo los alimentos, pueden ser producidos y puestos nuevamente a circular. Como consecuencia, tanto el público en general como el especialista, quien anteriormente sólo conocía y se ocupaba de una parte muy pequeña del sistema am-

biental, se han convertido en estudiantes apasionados de los principios básicos del ecosistema tal como se exponen en grandes líneas en las partes 1 y 2.

La percepción general de que el "depósito de reservas" y el "espacio vital" de nuestro medio se relaciona entre sí, son mutuamente restrictivos y no son en modo alguno ilimitados en cuanto a capacidad, ha constituido el equivalente de una "revolución histórica de la actitud" (E. P. Odum, 1969 y 1970), lo que representa un signo prometedor de que el hombre esté acaso dispuesto a "aplicar" los principios del control ecológico en gran escala. Mumford lo ha formulado de modo excelente al decir: "La calidad en el control de la cantidad es la gran lección de la evolución biológica" y también, "Errores ideológicos nos han impelido a fomentar la expansión cuantitativa del conocimiento, el poder y la productividad, sin inventar sistema de control apropiado alguno" (Mumford, 1967). De aquí en adelante, pues, el objeto de la ecología aplicada es ante todo desarrollar el control negativo de retroalimentación necesario, según ya vimos en nuestra introducción a la cibernética, en el capítulo 2, págs. 35-36).

Entre el torrente de retórica que señaló el final de los años sesenta, hay cinco artículos que quisiéramos que fuera posible que todo el mundo leyera. Tres de ellos han sido ya mencionados, a saber, *The Historical Roots of Our Ecological Crisis*, de Lynn White (véase pág. 37); *The Tragedy of the Commons*, de Garrett Hardin (véase pág. 271), y *The Population Bomb*, de Paul Ehrlich (véase página 60). Los otros dos están escritos por economistas reflexivos: *The Economics of the Coming Spaceship Earth*, de K. E. Boulding (1966), y *Growth versus the Quality of Life*, de J. Alan Wagar (1970). En lo que estos artículos y otros similares concuerdan es en que *la tecnología no puede resolver por sí*

*sola el dilema de la población y la contaminación, sino que han de concurrir también para ello coacciones morales, económicas y legales surgidas de la percepción plena y cabal por parte del público de que el hombre y el medio constituyen un solo todo.* Por consiguiente, la ecología aplicada del futuro se basará en parte en las ciencias naturales y en parte en las ciencias sociales. En otros términos: las dos subculturas, la comunidad "científica" y la comunidad "humanística", de C. P. Snow (1959), que por demasiado tiempo han permanecido separadas (especialmente en las academias, en donde propenden en demasía a criticarse recíprocamente tanto por los males de la universidad como por los de la sociedad), han de integrarse ahora. Podríamos establecer aquí una analogía con pares de ecuaciones diferenciales, según vimos en los capítulos 7 y 10, con las que no podemos empezar nada, esto es, aplicarlas o utilizarlas, a menos de integrarlas previamente. En consecuencia, el éxito o el fracaso de la aplicación de los principios de ecología para beneficio del hombre dependerá acaso, al menos en el próximo decenio, no tanto de la tecnología y de la ciencia ambiental como tales, sino de la economía, del derecho, de la planificación y de otras áreas del campo de las humanidades que *hasta el presente han tenido poco efecto ecológico.* Por ejemplo, la incorporación de principios y conceptos al derecho ambiental es más urgente, en este momento precisamente, que la investigación en materia de oceanografía, en la medida en que se trata de la conservación del mar. O bien, la planificación urbana siguiendo normas ecológicas, como lo expone el libro bellamente ilustrado, *Design with Nature* (1969), de McHarg, es mucho más urgente que la aplicación de principios de ecología de la población a la administración de la caza.

Puesto que aplicaciones específicas se citan con frecuencia de acuerdo con los principios ecológicos expuestos en la parte 1 y los medios examinados en la parte 2, un amplio resumen de ecología aplicada se presentará en la parte 3 juntamente con algunas muestras de la clase de tecnología avanzada que se necesitará en un próximo futuro. Los aspectos positivo (esto es, los "recursos") y negativo (esto es, la "contaminación") se considerarán primero, seguidos de una serie de capítulos que resumen los adelantos recientes en tecnología básica. Estos capítulos, juntamente con

el capítulo 10 ("Ecología de sistemas") introduce algunos de los *medios* con los cuales pueden estudiarse y controlarse ecosistemas enteros, de modo que puedan establecerse entrenamientos de retroalimentación negativa. Según ya se destacó, la *motivación* para esta última, queda fuera de la tecnología y de la ciencia, y ha de ir surgiendo a partir de la conducta, la educación y la política sociales. Esta es la razón de que el último capítulo de este libro lleve por título "Hacia una economía humana aplicada". En mi opinión, al menos, la "ecología humana" es todo aquello de que trata más o menos este libro. Lo que es nuevo en cuanto al concepto, y no está ni siquiera desarrollado en teoría, es el medio de aplicar principios de ecología a la administración de la población humana como parte del ecosistema que se contiene a sí mismo: la biosfera.

Tal vez resulte apropiado terminar esta introducción con unas palabras acerca de la preparación, puesto que la demanda de ecólogos aplicados será obviamente muy grande a partir de ahora. La atención aumentada del público por la ecología invita a las instituciones de enseñanza a introducir departamentos y cursos de estudios especiales (o sea a adherir, en cierto modo, a la corriente popular). Al nivel de la escuela superior, esto podrá constituir un error, a menos que estos programas especiales estén bien planeados, porque es el caso que la mayoría de las universidades están ya "superdepartamentalizadas", o sea que tienen demasiados departamentos, los que a menudo enseñan en contradicción de unos con otros (siendo éste uno de los motivos de la actual insatisfacción de los estudiantes con respecto a las escuelas superiores). Así, pues, crear simplemente otro departamento u otro programa de carrera podría ocasionar a la larga más mal que bien. En efecto, la característica única y la gran fuerza de la ecología reside en el hecho de que es una ciencia de síntesis, capaz, según vimos, de integrar las ciencias y las humanidades. Esta es la razón de que la capacitación debería ser interdisciplinaria, sin perjuicio de que el ecólogo se prepare en una especialidad importante. *Por consiguiente, cursos especiales de ecología y de ecología aplicada se necesitan a todos los niveles, desde la escuela de grado a la escuela graduada, en tanto que la capacitación del estudiante profesional debería llevarse a cabo en un sistema abierto, y en ningún caso cerrado.* El mejor consejo que podamos dar al

estudiante interesado es el siguiente: 1) Obtener una buena instrucción básica en artes y ciencias, destacando los temas cuantitativos. 2) Seleccionar una especialidad principal sobre la base de sus intereses y sus dotes, así como en conexión con los problemas relativos al hombre en el medio; esta especialidad podrá ser biología, química o ciencia política, o una de las materias de carácter más profesional, como silvicultura, ciencia de la educación, ingeniería o derecho. 3) Alistarse el estudiante en un programa de grado interdisciplinario que le permita obtener un título en la especialidad de su elección y le confiera al propio tiempo la flexibilidad necesaria para inscribirse en cursos y seminarios de ecología en otros sujetos que le ayudarán a aplicar sus conocimientos y talentos especiales a la

*administración al nivel del sistema ecológico.* Si la institución de enseñanza del estudiante no cuenta con un mecanismo formal de grado interdisciplinario, entonces aquél deberá organizárselo él mismo, buscando profesores diversos en distintos departamentos, para formar un comité asesor que le ayude a planear y a suprimir formalismos administrativos, en su caso, para satisfacer a sus necesidades, fallas y talentos. 4) Seleccionar para la tesis un sujeto de orientación ecológica que no sólo apasione al estudiante por lo que tiene de contribución al bienestar humano, sino que le proporcione además preparación complementaria en materia de síntesis. Recuerde el estudiante que lo que el mundo necesita son más especialistas y mejores, con conocimientos relativos al conjunto ecológico.

## Capítulo 15

# Recursos

### 1. CONSERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES EN GENERAL

La conservación en el sentido más amplio es probablemente la aplicación más importante de la ecología. Por desgracia, el término "conservación" sugiere la idea de "atesoramiento", como si se tratara simplemente de racionar unas provisiones limitadas de tal modo que quedara algo para el futuro. Al público en general, el "conservador" se le presenta con demasiada frecuencia como la persona antisocial que es contraria a toda clase de "progreso". Pero aquello contra lo cual está el conservador verdadero es *el progreso no planeado que vulnera las leyes tanto ecológicas como humanas*. El verdadero objeto de la conservación es, por consiguiente, doble, a saber: 1) asegurar la preservación de un medio ambiente de calidad que cultive tanto las necesidades estéticas y de recreo como las de productos, y 2) asegurar un rendimiento continuo de plantas, animales y materiales útiles, estableciendo un ciclo equilibrado de cosecha y renovación. Así, pues, una señal de "prohibido pescar" en un estanque podrá no cons-

tituir acaso una conservación tan buena como un plan de administración que permita la extracción de varios centenares de Kg de pescado por área año tras año. Por otra parte, si el estanque proporciona el suministro de agua a una ciudad, entonces algunas restricciones impuestas a la pesca podrán constituir acaso un procedimiento deseable de conservación. Los inconvenientes de la política ampliamente invocada del uso múltiple y las ventajas de un plan de "compartimiento" para conseguir el equilibrio deseado entre la producción y la protección se examinaron ya en detalle en el capítulo 9, sección 3.

Los recursos naturales se dividen en dos: renovables y no renovables. Los depósitos de carbón mineral, hierro y petróleo no son renovables, como lo son los bosques o los peces; las fuentes de nitrógeno, hierro y energía son renovables, igual que los recursos vivos. El hombre nunca carecería de materiales vitales, con tal que quisiera adaptar el volumen de su población y de su demanda de recursos al nivel, o por debajo del nivel, que permite a los ciclos biogeoquímicos funcionar de modo que tanto los materiales como los organismos

"vuelvan a reunirse" tan rápidamente como se "dispersan" (véase cap. 4, sec. 1).

Aunque el "atesoramiento" no constituya tal vez a largo plazo un objetivo de buena conservación, hay casos, con todo, en los cuales una restricción total del uso sí constituye una buena medida de conservación. El poner de lado áreas naturales para el estudio y el goce estético constituye un ejemplo de ello. Con el aumento de la población humana, se hace cada vez más importante reunir muestras adecuadas de las comunidades naturales principales, para conservarlas inalteradas en vista del estudio y el goce de las mismas por el hombre. Toda vez que el hombre establece su civilización y sus cadenas alimenticias modificando los ecosistemas naturales (y no creando sistemas totalmente nuevos), importa que tengamos muestras de comunidades no alteradas, para el estudio; únicamente con estos "controles" pueden juzgarse adecuadamente los efectos de las modificaciones producidas por el hombre, evitándose prácticas nocivas. A ningún científico de laboratorio se le ocurrirá emprender un experimento sin un control adecuado y, sin embargo, el ecólogo práctico se ve a menudo llamado a apreciar los efectos de los experimentos del hombre sin disponer de control alguno.

Según ya se indicó, el paso de la "conservación de interés especial" a la "conservación del ecosistema total" contribuye a afirmar el hecho, en la mente del público en general, de que el hombre es parte de un medio ambiente complejo que debe estudiarse, tratarse y modificarse como un todo, y no sobre la base de "proyectos" aislados. Para destacar una vez más este punto, no sabríamos hacer nada mejor que citar un pasaje de las obras del finado Aldo Leopold. Este fue el elemento más destacado de América entre los iniciadores de la ecología aplicada. Se trata del pasaje siguiente, escrito hace 30 años (Leopold, 1941), en el que se expresa muy bien la necesidad de una filosofía y una comprensión sólidas del principio del ecosistema.

"El hombre mecanizado ha rehecho el paisaje, y está remodelando ahora las aguas. El ciudadano prudente, que nunca confiaría su reloj o su automóvil a un aficionado chapucero, somete libremente sus lagos a drenajes, rellenos, dragados, contaminaciones, estabilizaciones, control de mosquitos, control de algas, control de comezón del nadador, y además, la introducción en ellos de cualquier pez capaz de nadar. Y lo mismo ocurre con los ríos.

Los forzamos entre terraplenes y diques, y luego los dejamos correr con dragados, canalizaciones y cieno procedente de un cultivo inapropiado.

"La buena disposición del público en cuanto a aceptar y pagar por estas intromisiones contradictorias en el orden natural proviene, creo yo, de cuando menos tres falacias del pensamiento. Primero, cada una de estas intervenciones se considera como un proyecto separado, porque es llevado a cabo por una oficina o una profesión separadas, y como ejecutado pericialmente, porque los que las proponen son gente preparada y especializada en sus respectivos campos limitados. El público no sabe que las oficinas y las profesiones pueden anularse en ocasiones una a otra, y que la pericia puede anular la comprensión. En segundo lugar, se supone que cualquier mecanismo construido es superior al mecanismo natural. Sin duda, el acero y el hormigón han creado mucho bienestar; por consiguiente, cualquier cosa construida por ellos parece deber ser buena. En tercer lugar, sólo percibimos el comportamiento orgánico en aquellos organismos que hemos creado nosotros mismos. Sabemos que los gobiernos y los motores son organismos, y que modificar alguno de ellos puede afectar el conjunto. Pero no sabemos, en cambio, que esto es así también por lo que se refiere a los suelos y al agua.

"Así, pues, la gente, demasiado prudente para permitir un remiendo precipitado de nuestra constitución política, acepta, sin embargo, sin chistar la enmienda más radical de nuestra constitución biótica."

A Leopold no le hubiera sorprendido lo que ahora se ha convenido en llamar *reveses ecológicos* o *bumerangs ecológicos*. Podemos definir el revés ecológico como una consecuencia perjudicial imprevista de una modificación del medio, que anula la ganancia perseguida o inclusive, como sucede con tanta frecuencia, crea más problemas que los que resuelve. La razón de que las consecuencias perjudiciales sean "imprevistas" proviene tanto de ideas erróneas del público cuanto, como tan bien se expresa en la cita precedente, de estudios y cálculos previos inapropiados del efecto de la tecnología sobre el medio y sobre la gente, cuyas vidas se desbaratan de modo tan perentorio. Farvar y Milton (1969) y Cahn (1968) describen cierto número de graves reveses ecológicos al nivel internacional, y éstos y otros casos se documentarán en un libro a punto de salir (está en prensa), de Milton. La construcción de enormes diques en países tropicales subdesarrollados constituye tal vez un buen ejemplo. Uno de estos diques es el del Río Zambezi, en Africa.

Construido ante todo con el propósito de producir energía hidroeléctrica, produce al propio tiempo toda una serie de problemas "imprevistos". La pesca no ha compensado la pérdida de tierras de pasto y de cultivo, como lo habían "predicho" los promotores del proyecto (pero no, en cambio, los ecólogos de lago, que tienen mayores conocimientos, pero no fueron consultados; véase pág. 344). La amplia orilla del lago aumentó el hábitat de las moscas tsetsé, con un brote grave de enfermedad en el ganado (y también en el hombre, en el caso de los diques del Nilo). El desplazamiento de gente y cultivos ha creado erosión del suelo y también solevantamientos sociales, al ser trasladada aquélla a tierras menos buenas o a ciudades que no estaban preparadas para acogerla. Por otra parte, la "corriente regulada", río abajo del dique, resultó ser más perjudicial que la inundación normal, que anteriormente enriquecía año tras año, sin costo alguno, las tierras del fondo (véase el concepto del "ecosistema de nivel de agua fluctuante", cap. 9, pág. 297). A medida que la fertilidad de estas tierras disminuye, hay que importar fertilizantes caros, que la gente no puede ahora pagarse. Transcurrirán muchos años antes de que se lleguen a conocer los efectos totales. Otras clases de reveses, producto de los pesticidas y de la agricultura industrializada en general se comentarán en la sección 3 del capítulo 16.

Al paso que algunos de los reveses ecológicos más sobresalientes son fomentados en los países subdesarrollados por los tecnócratas de los países desarrollados, aumenta también la preocupación, en éstos, por lo que está aconteciendo en ellos. En Estados Unidos, por ejemplo, es absolutamente necesario que los ciudadanos encuentren la manera de romper el círculo vicioso de la "política del favoritismo provincial", que fomenta una serie al parecer interminable de dragados, canalizaciones de ríos y diques, que van mucho más allá de cualquiera necesidad real. Ocurre con demasiada frecuencia que medios que están en buen estado y se utilizan con provecho por el hombre, se "reorganicen", con graves costos a cargo del contribuyente, por razones extemporáneas; por ejemplo, el control de inundaciones allí donde no se necesita, o la construcción de canales interiores para barcos de carga, allí donde los transportes por ferrocarril o por camión existentes están en

quiebra por falta de negocios. Ya es hora de que inclusive las naciones opulentas se den cuenta de que no pueden seguir permitiéndose gastar el dinero de los contribuyentes reestructurando un medio que está ya en buen estado, cuando este dinero se necesita urgentemente para reconstruir ciudades y sociedades humanas que se encuentran en un estado angustioso. Todo esto no significa que el hombre debiera cesar de modificar la naturaleza, sino solamente que un estudio y una planificación cuidadosos han de preceder a las modificaciones proyectadas, para asegurarse que resultará de ellas un beneficio neto para aquél, y no simplemente un beneficio económico pasajero para un interés creado.

2. LOS RECURSOS MINERALES

Hasta no hace mucho, poca atención se prestaba a la conservación de los recursos minerales, porque se suponía que los había suficientes para varios siglos y que nada podía hacerse para protegerlos. *Está ahora claro, en cambio, que ambos supuestos son profundamente erróneos.* Cloud (1968, 1969 y 1970) ha practicado un inventario de las reservas y ha examinado las perspectivas. Introduce (en su trabajo de 1969) dos conceptos que resultan útiles para apreciar la situación. El primero es el *cociente demográfico*, que designaremos como "Q":

$$Q = \frac{\text{recursos totales disponibles}}{\text{densidad de población} \times \text{consumo per capita}}$$

A medida que este cociente baja, lo hace también la calidad de la vida moderna; y ahora baja a una velocidad espantosa, porque los recursos disponibles no pueden hacer más que bajar (o acabarán por hacerlo) a medida que aumenta el consumo. Aun si los recursos disponibles pudieran mantenerse constantes por nueva circulación y otros medios, aun así la situación empeoraría si la población, y especialmente el consumo per capita, aumenta a una velocidad rápida. Así, por ejemplo, en Estados Unidos, el crecimiento económico y tecnológico basado en la explotación de los recursos naturales aumenta a razón del 10 por 100 anualmente (el tiempo de duplica-



ción es de unos 7 años) y el crecimiento urbano aumenta a razón del 6 por 100 anual, mientras que el aumento de la población es solamente de un 1 por 100 más o menos. Si el mundo subdesarrollado, con sus enormes poblaciones, aumentara su empleo per capita de minerales (y de los combustibles fósiles necesarios para extraerlos y utilizarlos) a un nivel aproximado siquiera del de Estados Unidos, graves carestías se producirían mañana mismo. En los países desarrollados, las demandas per capita de un metal relativamente escaso como el cobre habrán triplicado, se calcula, para el año 2 000 (!). El aluminio es citado por Cloud como ejemplo de la situación general, porque no se trata, en sentido relativo, de un metal escaso. Antes de 1945, Estados Unidos producía la mayor parte de la mena (la bauxita) que utilizaban, pero, para 1960, dicho país importaba tres veces más mineral del que extraía de sus propios yacimientos. Resulta obvio, pues, que no podemos permitirnos por más tiempo los botes de cerveza y de refrescos de aluminio utilizables "una sola vez" (ni, por lo demás, otros usos que excluyen la nueva circulación), sino que necesitamos substituirlos o reintegrarlos al ciclo, o hacer ambas cosas a la vez. Por

regla general, los países industrializados ya no se bastan a sí mismos ni en minerales ni en combustibles fósiles; dependen cada vez más de la explotación de estos recursos naturales de la parte subdesarrollada del globo, en donde, por supuesto, la reserva no es ilimitada, ni puede aumentarse y, por consiguiente disminuirá a medida que estos países empiecen a servirse de sus propios recursos.

El otro concepto introducido por Cloud es el modelo gráfico de las *curvas de vaciamiento*, que pueden verse en la figura 15-1. Con la práctica corriente del "extráigase, utilícese y tírese", se prevén unos grandes auge y quiebra, como lo muestra la curva A. El cálculo del tiempo es incierto, porque faltan datos, pero la "quiebra" podría iniciarse en este siglo, con todo, porque es el caso que ciertos metales clave, como zinc, estaño, plomo (que se necesita para el automóvil eléctrico), cobre y otros metales, podrían agotarse en 20 años por lo que se refiere a los recursos de explotación cómoda. Y en forma análoga, los combustibles como el uranio-235 y el gas natural podrían asimismo haber desaparecido para entonces. Si se iniciara ahora un programa de conservación de minerales, que implicara restricciones, substituciones (el empleo menor,

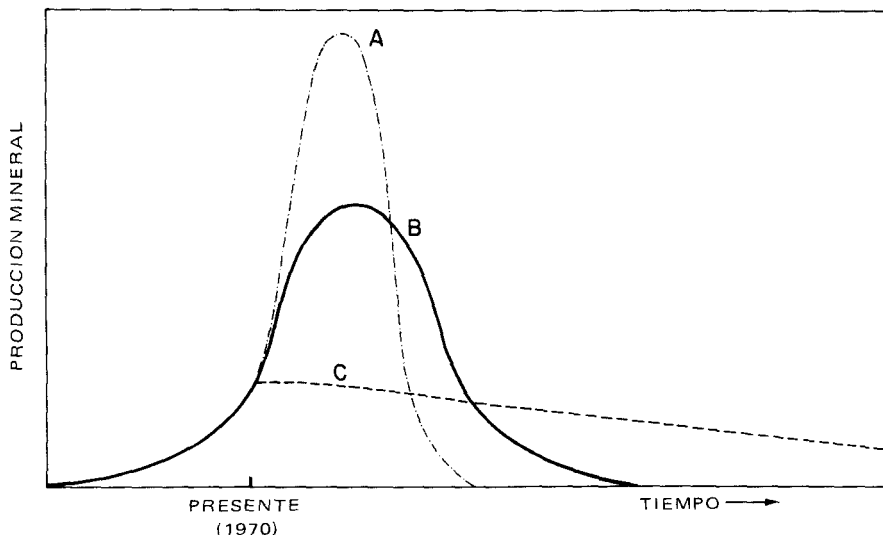


FIG. 15-1. Esquemas alternos de agotamiento de recursos minerales. A, Esquema de extracción rápida y del agotamiento de minerales (o de otras materias primas no renovables) que se producirá siguiendo la práctica actual de "aprovechamiento, empleo y desecho" irrestricta. Algunos metales básicos se habrán "agotado" antes del año 2 000, si este tipo de explotación se prosigue. B, El tiempo de agotamiento puede prolongarse mediante recirculación parcial y un uso de menor derroche. C, Una recirculación eficiente, combinada con conservación y substituciones estrictas, puede extender las curvas de agotamiento indefinidamente. (Diagrama adaptado de Cloud, 1969.)

siempre que fuera posible, de minerales escasos) y una nueva puesta en circulación parcial, la curva de agotamiento podría aplanarse, tal como se muestra en la curva B. Al paso que una nueva circulación eficaz combinada con una conservación y una reducción estrictas en el empleo per capita (un "frenaje" por parte de los países desarrollados) podría prolongar la curva de agotamiento por mucho tiempo, como puede verse en la curva C. Debe observarse que aun con una nueva circulación perfecta el agotamiento se produciría de todos modos. Así, por ejemplo, si estuviéramos en condiciones de recuperar y poner nuevamente en circulación 60 millones de toneladas anuales, aun así se necesitaría aproximadamente medio millón de toneladas al año para reemplazar la pérdida inevitable debida a fricción, oxidación, etc.

Los inventarios y las perspectivas relativas a los combustibles minerales tienen una base sólida y, por regla general, se está de acuerdo al respecto. Como se verá en el próximo capítulo, la contaminación, más bien que el suministro, constituirá el factor limitativo por lo que se refiere a la energía industrial. Según acabamos de indicar, el gas natural y el uranio habrán desaparecido a no tardar mucho, pero el carbón y el petróleo durarán más. Entre tanto, reactores "regeneradores" y, posiblemente, el desarrollo de energía atómica de fusión deberían llenar la laguna en materia de energía. Así, pues, los recursos bióticos y minerales son más críticos, al menos por el instante, que la energía misma, y debería poderse esperar, en consecuencia, que estas limitaciones impedirán efectivamente al hombre tratar de aumentar el empleo de energía al punto de quemar, literalmente, el mundo.

Se recomienda al respecto la lectura del pequeño pero documentado libro *Resources and Man*, publicado en 1969 como informe resumido de la Academia Nacional de Ciencias (presidente Preston Cloud). El informe recomienda precaución en cuanto a confiar en las perspectivas optimistas de algunos tecnólogos con respecto a: 1) el mar como depósito de abastecimiento inagotable; 2) la extracción de metal de minerales pobres, con el auxilio de grandes cantidades de energía atómica barata. Según lo hicimos observar ya en el capítulo 12 (véase pág. 357), la mayor parte de la riqueza mineral (y de los alimentos explotables) está situada cerca de la costa y no proporciona más, por mucho que for-

mos la imaginación, que un complemento de los abastecimientos continentales. El empleo de grandes cantidades de energía atómica para beneficiar minerales de bajo contenido convertiría el mundo en una gigantesca mina de depuración y crearía un material peligroso y costoso de desecho, así como problemas de contaminación, de los que esperamos que no tengamos jamás que haber de evaluar (!). El informe de la Academia Nacional termina con 26 recomendaciones, que se dejan reducir a un postulado doble, a saber: *Tanto el control de la población humana como una mejor administración de los recursos que incluya su recirculación se necesitan AHORA*. Otras buenas referencias relativas a los recursos naturales comprenden los libros publicados por Jarrett (1966) y Ciriacy-Wantrup y Parsons (1967), y no digamos ya el libro clásico anterior publicado por Thomas (1956). La vanguardia de lo que había de llegar a ser una importante publicación de libros sobre la aplicación del análisis de sistemas (véase cap. 10) a la administración de recursos la constituyen los libros de Watt (1968), Van Dyne (dir.) (1969), Patton (dir.) (1971, vol. 2) y H. T. Odum (1971).

### 3. AGRICULTURA Y SILVICULTURA

Principios que implicaban factores limitativos (cap. 5) y la productividad (cap. 3) han proporcionado en el pasado las principales aplicaciones ecológicas a la agricultura y la silvicultura, pero, por las razones que ya hemos expuesto, *el especialista en agricultura y silvicultura ha de considerar ahora que "sus" cultivos y sus bosques tienen otros productos además de los alimentos y las fibras, en términos del ecosistema total del hombre*. La ecología de los cultivos se trató relativamente a fondo en el capítulo 3, sección 3. Por lo que toca a la zona templada, los factores limitativos principales han sido superados como consecuencia de progresos técnicos en materia de fertilizantes, de regadío, de control de plagas y de la arquitectura del cultivo mediante selección genética (cap. 8, sec. 5). En cambio, según se destacó *con fuerza* en el capítulo 4, sección 6, y también en el cap. 14, página 445, *la tecnología agraria de la zona templada no puede aplicarse a los trópicos; en efecto, la práctica de la agricultura tropical es inepta, y se necesitan con urgencia*

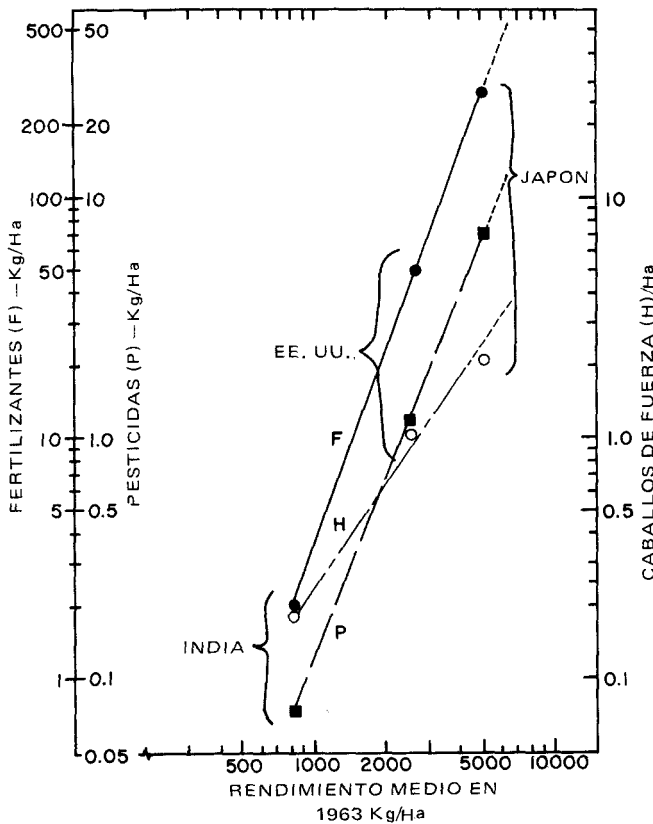


FIG. 15-2. Relaciones entre el rendimiento de los cultivos de alimentos (en kilogramos de peso seco por hectárea) y los requisitos de fertilizantes (F), pesticidas (P) y caballos de fuerza (H) utilizados en el cultivo y la recolección de las cosechas. Las relaciones se basan en los datos de tres países (Estados Unidos, India y Japón). Obsérvese que doblar el rendimiento de alimentos requiere un empleo 10 veces mayor de fertilizantes, pesticidas y energía animal o mecánica. (Gráfica preparada con fundamento en datos de *The World Food Problem*, A Report of the President's Science Advisory Committee, Panel on World Food Supply, la Casa Blanca, 1967; volumen III, pp. 141, 143 y 180.)

ideas totalmente nuevas, a su propósito, basadas en principios ecológicos (véase también cap. 7, pág. 258).

Según se puso de relieve en el capítulo 3 (véase especialmente pág. 48), el aumento de la producción agrícola, esto es, la llamada "revolución verde", ha resultado principalmente de la industrialización de la agricultura, lo que implica grandes subsidios de energía de combustible, un control químico complicado y variedades de plantas altamente domesticadas. Los modelos de sistemas que comparan las agriculturas industrial y no industrial se examinaron en el cap. 10 (véase fig. 10-7, C y D). El buscar un rendimiento máximo sin tener en cuenta otras consecuencias está produciendo reveses muy graves, tanto ambientales como sociales (véase la sec. 1 de este capítulo). Los primeros se dejan ilustrar por el modelo de la figura 15-2, que muestra que duplicar el rendimiento del cultivo requiere un aumento de diez veces en fertilizantes, pesticidas y caballos de fuerza. Así, pues, la agricultura industrializada (con subsidio de energía de combustible) tal como se practica en el Japón, por ejemplo, produce un

rendimiento cuatro veces mayor por unidad de superficie del que da la agricultura basada en la energía del hombre y sus animales domésticos (como en el caso de la India), pero requiere 100 veces más recursos y energía. No resulta difícil comprender, así, por qué *la industria agraria es una de las causas principales de contaminación del aire y el agua*. El ingeniero agrícola del futuro ha de ocuparse manifiestamente más de la calidad del medio rural en términos de su capacidad de proporcionar agua y aire puros, lo mismo que alimento, a las ciudades (sin hablar del recreo y de otras exigencias de "calidad").

*La revolución verde muestra al propio tiempo unas semillas muy venenosas de revolución social*, especialmente en los países subdesarrollados, que ya actualmente están sobrepoblados. Un revés social así, como lo ha observado recientemente la prensa popular,\* es especialmente probable cuando el paso de pequeñas granjas a grandes haciendas industrializadas tiene lugar con demasiada rapidez

\* Véase *Time*, 13 de julio de 1970, pág. 24, y *Foreign Affairs*, julio de 1970, pág. 758.

y sin ajuste compensador alguno en los sistemas social y político. A medida que la labor de la tierra se va industrializando, los pequeños campesinos y los trabajadores agrícolas se van viendo expulsados del campo e impelidos hacia la ciudad, donde no hay para ellos ni trabajo ni alojamiento. La brecha entre los ricos y los pobres se ensancha. Los países desarrollados tampoco son inmunes a este mal, puesto que también los ghettos de sus grandes ciudades se llenan de gente que anteriormente gozaba al menos de una existencia humana digna trabajando en el campo o en pequeños negocios en poblaciones agrícolas. El rasgo doloroso de todo esto es que, mientras la consolidación de pequeñas granjas en grandes granjas mecanizadas aumenta los alimentos disponibles y aumenta la riqueza de los pocos individuos que administran las grandes haciendas y elaboran los alimentos, un número mayor de personas se ve relegado a barracas de zinc en las ciudades, donde no están en condiciones de comprarlos. Estas son las semillas de la desesperación, la drogadicción, la violencia y la quiebra social total, puesto que, según vimos cuidadosamente en el capítulo 8, sección 9, el hombre no difiere de las ratas o de los monos por lo que hace referencia a su necesidad de un medio que permita una conducta social estabilizada. Las organizaciones internacionales y las grandes fundaciones filantrópicas que se han preocupado por llenar el estómago de la gente sin complementar estos esfuerzos con un programa de urgencia con miras al control de la población y al reajuste social experimentan dudas acerca de lo acertado o no de su acción. Retrospectivamente, al menos, mejorar la calidad de la pequeña granja y la reducción del crecimiento de la población deberían *preceder* a cualquier cambio masivo hacia la agricultura industrializada. Es obvio que una revisión de la política exterior básica de las naciones ricas hacia las pobres resulta indicada.

A diferencia de la agricultura, una porción importante del rendimiento en materia de silvicultura ha provenido hasta el presente del aprovechamiento del esfuerzo acumulado del pasado. A medida que este depósito natural va siendo "explotado", en cierto modo, la industria forestal necesita adaptarse a la dependencia con respecto al crecimiento anual. En Estados Unidos, la cosecha excede con mucho todavía, en los estados occidentales, del crecimiento anual, pero en el sudeste, en cambio,

donde todos los viejos bosques han sido talados, el crecimiento corresponde más de cerca al producto.

El dilema de la silvicultura lo ilustra la figura 15-3, que compara el bosque artificial (cultivo de árboles o monocultivo) y el bosque de desarrollo natural. Una escuela de ingenieros forestales sostiene que los bosques debieran administrarse como "cultivos de fibra", de modo análogo a como ahora cultivamos granos u otros productos alimenticios. La idea subyacente es aquí que aumentará la "demanda" de rendimientos de productos forestales a medida que aumenten tanto el consumo per capita de fibras como la densidad de la población humana, y que la única manera de satisfacer dicha demanda está en "cultivar" árboles u otras plantas de fibra. Según se ha señalado ya en cierto número de ocasiones, el perseguir un grado máximo de *cantidad de rendimiento* significa: 1) proporcionar subsidio de energía (o sea, industrializar la silvicultura); 2) monocultivo, con cosecha de especies particulares bajo un régimen de rotación breve (puesto que un bosque joven crece más rápidamente que uno viejo); 3) selección artificial de variedades de alta producción de fibra, que dependen de altos grados de fertilización y de aplicación de pesticidas (los cuales aumentan a su vez la contaminación global y el peligro de brotes de enfermedades), y 4) una reducción probable en calidad. Muchos silvicultores sostienen que un bosque no debe tratarse como un "cultivo", porque tiene otros usos importantes, como el de recreo, hábitat de animales silvestres, vertientes de aire y agua, etc., que se satisfacen mejor con plantaciones de especies y edades múltiples, recolectadas sobre una base continua, aunque de rendimiento bajo (o sea, con el "bosque de uso múltiple", según el concepto actualmente corriente en los Bosques Nacionales de Estados Unidos).

El aspecto importante, que necesita ser comprendido ampliamente, es que el cultivo de los árboles, como un extremo, y el bosque de uso múltiple y de desarrollo natural, como otro, son ecosistemas totalmente distintos en términos de costo de mantenimiento y de su efecto sobre las demás necesidades ambientales del hombre. Al igual que con otros recursos, la recirculación del papel y de otros productos forestales, acompañados de una conservación estricta, podrían reducir las demandas per capita del producto anual, sin



FIG. 15-3. El dilema de la silvicultura: ¿hasta qué punto se puede llevar el monocultivo? Los dos grabados comparan una plantación de pino (A) y un bosque de pino de desarrollo natural (B). Los dos planteles se encuentran en lugares de "campo viejo" (esto es, en una tierra que anteriormente fue de cultivo), al sur de Estados Unidos. (U. S. Forest Service Photos.)

reducir necesariamente el uso individual. Semejante estrategia razonable (que es la que más tarde o más temprano habrá que seguir) haría que resultara innecesario cubrir el campo con plantaciones de árboles, con el peligro grave de crear una situación de auge y quiebra, con fuertes reveses, del tipo examinado anteriormente en este capítulo. Sería conveniente reducir el cultivo de árboles a tierras llanas, fértiles, y a suelos buenos para la agricultura en general. Sin duda, el bosque diverso y naturalmente adaptado constituye la cubierta mejor y más segura de las tierras empinadas y de los muchos miles de otras hectáreas donde las condiciones del suelo y el agua no resisten el cultivo intenso de un tipo artificial por mucho tiempo.

#### 4. APROVECHAMIENTO DEL MEDIO SILVESTRE

Si bien la noción de "medio silvestre" parece ser extensa y abarcar toda la vida no

cultivada y no domesticada, se emplea en realidad en gran parte con referencia a la caza y a los vertebrados de piel, así como a las plantas y a animales menores que se relacionan directamente con las especies de la caza. Inclusive los peces, que a menudo son "silvestres", están excluidos de la categoría del medio silvestre y se los trata bajo otros epígrafes. La tendencia de los años setenta y después será de volver al concepto más amplio del medio silvestre, ya que un número cada vez mayor de personas se están interesando en especies que no son de caza (como los pájaros canoros, por ejemplo) y toda vez que la preservación del recreo al aire libre depende más y más, en general, de la preservación de la totalidad del ecosistema del medio silvestre.

El aprovechamiento del medio silvestre constituye un campo de la ecología aplicada que ocupa un alto lugar en el interés del público. En años recientes se ha convertido en una profesión bien establecida en Norteamérica, que atrae a mucha gente joven a quienes

gusta la vida al aire libre. Muchos "técnicos del medio silvestre" se preparan en las escuelas que tienen concesiones de tierras, algunas de las cuales han establecido unidades especiales de investigación y enseñanza, en cooperación con los gobiernos estatal y federal. Lo mismo que en otras áreas de ecología aplicada, semejante "secretación" académica de la corriente principal de las ciencias y las humanidades se ha traducido en una capacitación excesivamente angosta produciendo en ocasiones, según la expresión de Leopold, una pericia que anula la comprensión (véase página 450). No obstante, el estudio intenso de las especies de caza individuales ha contribuido considerablemente a la ecología de la población, según lo demuestra el gran número de ejemplos relativos a especies de caza citados en el capítulo 7.

El aprovechamiento del medio silvestre se ocupa no sólo de la producción de caza en tierra, que no es apta para alguna otra cosa, sino

también de "cultivos" de caza, que pueden producirse también en tierra más productiva, utilizada en primer lugar para la agricultura o la silvicultura. A medida que la tierra va siendo cultivada o urbanizada más intensamente, el medio silvestre se convierte ampliamente en una función de "bordes" (véase cap. 6, sec. 6, con el examen del concepto del "efecto de borde"). Por ejemplo, Hawkins (1940) compara el campo de Wisconsin, tal como se debió aparecer a los primeros colonizadores en 1838, con su aspecto un siglo después, bajo el efecto de un cultivo intenso. Los grandes bloques de bosque y pradera fueron divididos en numerosos pedazos más chicos, entremezclados con tierras de cultivo, caminos y emplazamientos de casas. Las aves de caza originales de la tierra alta, el guaco de collarín y moño y la chocha norteamericana, han sido reemplazadas totalmente por el faisán de cuello anular y la codorniz húngara, especies introducidas que se habían adaptado a las áreas



FIG. 15-3. *Continuación.*

de cultivo intenso de Europa. Así, pues, a medida que el paisaje se hace más "domesticado", así lo hacen también las especies silvestres. En estas condiciones, el hábitat, el espacio vital, las enfermedades y la depredación reemplazan, en calidad de factores limitativos principales, el alimento. Los principios relativos a las relaciones entre depredador y presa y al concepto del rendimiento óptimo ya se examinaron con cierta extensión en el capítulo 7.

Esto nos conduce al aspecto de que los esfuerzos enderezados a fomentar y aumentar las poblaciones silvestres se han conducido, por regla general, siguiendo cuatro direcciones principales, a saber: 1) la conservación de la reserva de reproducción, por medio de leyes de caza que restringen su práctica, y otras medidas análogas; 2) la repoblación artificial; 3) la mejora del hábitat, y 4) el cultivo de la caza. Cuando ésta empieza a hacerse escasa, la gente piensa y actúa, por lo regular, siguiendo el orden que acabamos de indicar, lo que en ocasiones resulta contraproducente, porque es el caso que la tercera medida es a menudo más importante que las dos primeras. En efecto, si el hábitat es inapropiado, la protección y la repoblación resultan inútiles. A medida que va en aumento la densidad de la población humana, la administración de la caza y la pesca se enfrenta al mismo dilema que la silvicultura, esto es, la necesidad de establecer hasta qué punto puede satisfacerse la demanda de caza y pesca en condiciones de administración de área natural, y hasta qué punto será necesario "cultivar" una y otra. La medida suprema implica, en materia de cultivo del elemento silvestre, la propagación artificial de animales, la repoblación y el aprovechamiento restringido a unos pocos días o semanas de licencia, pagando el cazador o el pescador unos derechos elevados por el privilegio de cazar o pescar lo que equivale a una población domesticada o feral (véase pág. 270). Lo mismo que todas las demás empresas agrarias, el cultivo de la caza tiene sus problemas imprevistos, como la depredación, las enfermedades, problemas de alimentación, de selección artificial, etc. y requiere subsidio de energía en forma de alimento, trabajo, gastos y demás, complementarios.

Podemos cerrar perfectamente este breve resumen con un comentario sobre la introducción de elementos exóticos, esto es, de

especies que no son oriundas de la región. Puesto que las especies introducidas en un nuevo medio o fallan a menudo por completo o prosperan a tal punto que se convierten en plagas (los conejos en Australia, por ejemplo), todas las introducciones se han de considerar en su caso con la mayor prudencia. Por regla general, si existe una especie nativa de la región que sea apropiada, es preferible concentrarse en la administración de ésta, en lugar de tratar de introducir otra que la sustituya. En cambio, si el medio ha sido alterado por el hombre a tal punto que las formas nativas sean incapaces de sobrevivir en las nuevas condiciones (como en el caso del medio de Wisconsin descrito hace un momento), entonces la introducción de una nueva especie adaptada a éstas podrá ser indicada. Por supuesto, las introducciones deberán ir precedidas de un estudio apropiado y ser controladas, probablemente, por reglamentaciones estatales.

Véanse más detalles relativos a la administración del elemento silvestre en la obra clásica de Leopold (1933), en el libro de texto de Dasmann (1964) y en el manual técnico de la Wildlife Society editado por Giles (1969).

## 5. ADMINISTRACION DEL AGUA

Las relaciones entre la producción primaria y el rendimiento de alimento y otros productos bióticos de los ecosistemas acuáticos se examinaron en el capítulo 3 (véanse especialmente los cuadros 3-7 y 3-11) y también en los capítulos 11 (secs. 6 y 7), 12 (sec. 5) y 13 (sec. 3). El tardío intento del hombre en el sentido de hacerse un "depredador prudente" y las dificultades de aplicar un modelo de rendimiento óptimo teórico al aprovechamiento de poblaciones silvestres de peces y mariscos se examinaron en el capítulo 7, sección 18. A medida que las poblaciones van siendo explotadas hasta el límite y se ven reducidas por la pesca abusiva, la atención se vuelve, de modo natural, al cultivo de los peces, o piscicultura, especialmente porque este cultivo puede constituir un medio muy eficaz de producir alimentos proteínicos.

La ciencia de la pesquería se ha ocupado ante todo, en Estados Unidos, de la administración de las poblaciones naturales que se pescan comercialmente y, especialmente, de las especies que proporcionan deporte, puesto que la pesca deportiva es el número uno de

los deportes recreativos en términos del número de personas que participan activamente en ella. Ahora bien, toda vez que los peces que proporcionan el mejor deporte son carnívoros, hay que producirlos al final de una larga cadena de alimentos, lo que limita considerablemente el rendimiento por unidad de superficie que puede obtenerse (compárense las cifras de "existencia de carnívoros" y "existencia de herbívoros" en el cuadro 3-11). Según puede verse en las figuras 3-11 y 3-12, se requieren al menos cuatro eslabones de la cadena de alimentos, a saber, fitoplancton, pequeños crustáceos y consumidores de insectos, pequeños carnívoros o detritívoros (llamados a menudo pescado de forraje) y grandes carnívoros o peces rapaces. La administración de peces rapaces de agua fresca en algunos hábitats, como los pequeños ríos de truchas, implica la repoblación anual de peces criados en vivero, que el pescador no tarda en extraer; en cambio, en los estanques y los lagos se realizan esfuerzos reales para mantener una población equilibrada que proporcione al hombre un rendimiento sostenido, con aportación regular de fertilizantes inorgánicos, pero sin aportación alguna de alimento o de peces (esto es, un sistema de reproducción autónoma). Los estanques de peces rapaces están dispuestos en forma que el ecosistema resulte simplificado, esto es, en forma que los componentes queden restringidos a los que intervienen directamente en una cadena lineal de alimentos que conduzca a los productos deseados. Esto puede lograrse regulando el volumen y la profundidad de la masa de agua, la intensidad de la fertilización, la composición de las especies y la razón del tamaño de la población de peces (véase Bennett, 1962). Es particularmente importante la relación de los peces de forraje (F) con respecto a los peces carnívoros superiores (C). Según Swingle (1950), la relación F/C debería ser, en términos de biomasa, de aproximadamente cuatro (con un margen de tres a seis). Las poblaciones de peces rapaces de los estanques y lagos tienen más probabilidades de "perder el equilibrio" como consecuencia de un aumento de la relación F/C (que se traduce en sobrepoblación y gran reducción del tamaño medio de los peces), que como resultado de pesca abusiva con anzuelo y caña, la que, a diferencia de las redes, sólo se queda con los peces grandes. La mejor manera de obtener altos rendimientos tanto de peces rapaces como de peces

de alimento es la que consiste en desaguar periódicamente, o en bajar la masa de agua en forma que se mantenga el sistema en una fase joven, de crecimiento rápido, tal como se describió en el capítulo 9, sección 3. La práctica de la "barbechera" del estanque es un arte antiguo practicado por espacio de siglos en Asia y Europa (véase Neess, 1946; Hickling, 1964) y constituye una aplicación comprobada de los conceptos ecológicos del "ecosistema de nivel de agua fluctuante" y de "estabilidad de pulsación" (véase página 297).

Según ya se destacó, la productividad de los lagos es inversamente proporcional a su profundidad (véase cuadro 11-1), de modo que los lagos grandes y profundos no se comparan, en cuanto a producción de pescado por unidad de superficie, con los lagos más pequeños y poco profundos (Rawson, 1952). Los grandes embalsamientos (lagos artificiales) proporcionan una buena pesca durante los primeros pocos años después de la construcción (cuando se explota la energía acumulada en la vertiente), pero, por regla general, se empobrecen como lagos de pesca, según ya se indicó (véase pág. 290). Se ha insistido demasiado en grandes y costosos depósitos de ríos principales, siendo así que una serie de embalsamientos pequeños cumpliría los mismos fines más eficazmente y a menor costo. El cuadro 15-1 compara dos proyectos de depósito presentados por dos entidades distintas para la misma región. El proyecto de depósitos múltiples no sólo costaría una tercera parte de lo que cuesta el dique grande para la misma cantidad de superficie de agua y de suministro de agua o potencial de control de inundación, sino que además, con excepción de la producción de energía hidroeléctrica, la pesca deportiva y muchos otros usos más resultarían mejor servidos por depósitos pequeños. Es probable que por lo que se refiere a la producción de energía dependeremos en gran parte, en el futuro, del combustible fósil y de la energía atómica, quedando así reducida la necesidad de nuevos diques hidroeléctricos.

La administración del agua tal como se practica ahora en el Japón implica un ecosistema totalmente distinto de aquel del cultivo de peces rapaces, basándose el primero en una cadena de alimentos breve apoyada por aportaciones fuertes de fertilizantes, alimento, de población criada en vivero y de energía de trabajo. Una de las oportunidades



Cuadro 15-1

COMPARACIÓN DE UN PROYECTO DE GRAN EMBALSAMIENTO DE UN RÍO PRINCIPAL  
 CON UN PROYECTO ALTERNO DE EMBALSAMIENTO MÁS PEQUEÑOS  
 DE LAS FUENTES PROPUESTO PARA UNA MISMA VERTIENTE †

	<i>Proyecto de embalsamiento de río principal</i>	<i>Proyecto de embalsamientos múltiples de fuentes</i>
Número de depósitos	1	34
Area de desagüe, kilómetros cuadrados	490	475
Embalsamiento de inundación, metros, áreas	3 900	4 430
Superficie del agua para recreo, hectáreas	780	840
Balsa de inundación, hectáreas	1 460	2 000
Fondos inundados, hectáreas	740	640
Fondos protegidos, hectáreas	1 350	3 230
Costo total	6 000 000	1 983 000

† Datos de Peterson (1952); los costos de 1970 resultarían considerablemente inflados.

más prometedoras de la piscicultura en un país rico es la que consiste en aprovechar el líquido proveniente del tratamiento de los desperdicios. En efecto, el agua calentada de las centrales eléctricas y ciertos tipos de desechos orgánicos domésticos o industriales parcialmente tratados, que pasan por una serie de estanques, pueden proporcionar subsidios de energía para especies adaptadas de peces, moluscos, crustáceos y otros organismos susceptibles de procurar alimento u otros productos útiles al hombre o a animales. Esto forma parte de la idea del "parque de aprovechamiento de desechos" que examinamos en el próximo capítulo (véase también la fig. 15-5). Una administración organizada del agua de esta clase podría contribuir a transformar la contaminación en un recurso.

La cosecha anual total de pescado marino ha subido de 18 millones de toneladas métricas (peso vivo) en 1938 a 55 millones de toneladas en 1967 (véanse las Estadísticas de Pesquerías de la FAO, 1967). Aproximadamente las cuatro quintas partes de esta cantidad provienen de tres áreas, a saber: del Atlántico septentrional, del Pacífico occidental y septentrional y del Pacífico frente a las costas de sudamérica. La explotación reciente de las anchoas peruanas, que constituye tal vez la pesquería natural más produc-

tiva del mundo (véase pág. 78), explica una gran parte del aumento del rendimiento en estos últimos años. Únicamente unas especies relativamente pocas forman el grueso de éste (véase pág. 378). Aunque parezca extraño, solamente la mitad de dicho rendimiento se utiliza como alimentación para el hombre, en tanto que la otra mitad es utilizada como alimento para las aves de corral y el ganado. El alargar la cadena de los alimentos en esta forma no tiene mucho sentido ecológico y sólo resulta económicamente provechoso mientras el pescado constituya un regalo "gratuito" de la naturaleza, obtenido sin el gasto de fertilizantes, de control de enfermedades y de depredadores, o de mano de obra. Así, pues, si bien el rendimiento del mar en materia de alimento es bajo por unidad de área en comparación con la cría terrestre de animales, aquél representa, con todo, el uso eficiente de un recurso natural que se sostiene a sí mismo. Es controvertida la cuestión acerca de hasta qué punto el rendimiento de alimento producido naturalmente por el mar pueda aumentarse. Algunos especialistas de las pesquerías creen que dicho rendimiento ha alcanzado ya su punto culminante, en tanto que otros opinan que podría aumentarse todavía, aunque no más de tres o cuatro veces (véase Holt, 1969, Rickes, 1969). La maricultura

(o sea la administración del agua en aguas marinas o de estuario) sólo ha producido hasta el presente un importante complemento de alimento en unas pocas regiones como el Japón, Indonesia y Australia (véase Bardach, 1969).

Tanto las posibilidades como las limitaciones de los estuarios para el cultivo de camarones, ostras y peces ya se examinaron en el capítulo 13, sección 3. El alimento del mar constituirá un complemento cada vez más importante de proteínas de la producción terrestre de alimentos, pero en su mayor parte, con todo, los mares no se prestan a un cultivo intenso, por las razones ecológicas que ya se expusieron (véanse págs. 55 y 358).

## 6. ADMINISTRACION DE LOS GRANDES PASTOS

Tal como ya se indicó en el examen del bioma de la pradera (cap. 14, pág. 429) el hombre parece poseer un don desgraciado para abusar de los recursos de la pradera. Una serie de civilizaciones unidas a menos en las regiones de pradera del mundo antiguo, subsisten como testimonio mudo de este hecho. Cuando un individuo forma un pasto artificial mediante un trabajo esforzado y gasto monetario considerable, no pensará más en destruirlo, por medio de un mal uso, de lo que pensaría en prender fuego a su propia casa. Y sin embargo, es tal como lo ha dicho tan acertadamente Leopold (véase sección 1 de este capítulo), o sea, que el hombre tiene dificultad en comprender la causa y el efecto orgánicos en aquello que no ha construido él mismo.

Para averiguar la capacidad de pastoreo de un terreno son importantes dos consideraciones: 1) la productividad primaria, y 2) el porcentaje de la productividad neta que se puede extraer anualmente dejando la plantación con hierba suficiente para que quede asegurada la productividad futura, y especialmente para resistir la presión de periodos regulares de condiciones meteorológicas desfavorables (sequías, etc.). Puesto que la producción primaria es una función más o menos lineal de la precipitación pluvial (véase figura 14-16), y sabiendo que menos de la mitad de la producción anual debería ser consumida por el ganado, deberíamos estar en condiciones de calcular cuántos Kg de carne

podrían producirse (sirviéndonos de las eficiencias de transferencia ecológica; véase página 83) por una cantidad dada de precipitación y ajustar el número de animales en consecuencia. Sin embargo, la cosa no resulta tan sencilla, porque la distribución de la lluvia según las estaciones, la calidad del forraje (especialmente la relación proteína/hidrato de carbono), el gusto agradable o no del mismo, la estación de crecimiento, etc., complican el cuadro. Unos estudios que se sirven de las técnicas de fístula del esófago y de microdigestión (véase Cook, 1964; Van Dyne y Meyer, 1964) revelan que la vaca es selectiva en lo que come. Por estas razones, los administradores de los grandes pastos han encontrado que los indicadores de comunidad o ecosistema (véase cap. 5, sec. 6) proporcionan los medios más prácticos de averiguar si un pasto es utilizado o no apropiadamente (Humphrey, 1949). Unas plantas particularmente útiles se designan como "reductoras", y su desaparición (véase pág. 431) proporciona "tempranas señales de advertencia" de pastoreo excesivo. Si estas señales no se atienden, invaden el pasto "hierbas" (anuales) de gusto desagradable y arbustos del desierto (artemisia, mezquite, etc.). Si el pastoreo excesivo se prosigue, se origina esencialmente un desierto creado por el hombre. Una vez establecida, la vegetación desértica podrá resultar difícil de erradicar. Con el pastoreo excesivo aumentan los roedores y los saltamontes. Los esfuerzos con miras a la rehabilitación por medio del solo combate de los roedores y los insectos constituyen un buen ejemplo de lo que Leopold llamaría "administración de proyecto aislado", que ignora la causa principal del problema.

El papel del fuego en la administración del pasto se examinó en el capítulo 5 (pág. 150), aunque la acción recíproca total del fuego y el pastoreo dista mucho de haber sido comprendida. La posibilidad de aumentar la diversidad de los herbívoros y las posibilidades de administración de la caza en las praderas de Africa se vieron ya en el capítulo 14 (página 433).

Los estudios del pastoreo a largo plazo proporcionan el enfoque experimental más importante de la administración del pasto. Desafortunadamente, la mayoría de los estudios de las estaciones experimentales no se prosiguen lo bastante para abarcar ciclos meteorológicos naturales. El cuadro 15-2 resume

un estudio relativamente prolongado que compara las intensidades de pastoreo. Estos datos muestran que si bien la acumulación de herbívoros produce una ganancia económica (más carne) durante un breve tiempo, es el caso, con todo, que la calidad tanto de la vaca como del pasto disminuyen. Por consiguiente: 1) la acumulación máxima de herbívoros (de la población de la vaca) no constituye en modo alguno el procedimiento óptimo para la consecución de una buena calidad de la vaca y del pasto, y 2) la ganancia de breve plazo proveniente de la población excesiva se obtiene a expensas de un daño de largo plazo del medio.

En realidad, es obvio, el empleo de intensidad ligera, en el que se consume por pastoreo aproximadamente un tercio de la producción neta, es el empleo óptimo, puesto que la calidad tanto del animal como del pasto resulta mejorada, y la probabilidad de grave daño durante los periodos de sequía resulta considerablemente reducida.

La compresión del suelo por efecto del pisoteo de los animales que pacen podrá ser, asimismo, importante. Cuando demasiados animales están confinados por mucho tiempo en un mismo lugar, el suelo puede hacerse duro, reduciéndose la productividad, inclusive si luego se alejan los animales. Fundamentalmente, la porción del ecosistema regeneradora de consumidores se encuentra obstaculizada por la ventilación deficiente del suelo, y esto inhibe a su vez el mecanismo de producción. El arar o abrir la tierra con escoplos subterráneos ha resultado útil en pequeños pastos, pero semejante procedimiento resultaría demasiado caro en el caso de grandes extensiones de tierras de pastoreo. Tal como lo hemos subrayado ya en diversas ocasiones, hay que tener en cuenta el ecosistema en conjunto, y no solamente los productores. La relación entre la conducta migratoria natural de los ungulados salvajes y la aplicación del concepto de la rotación del pasto se expuso en el capítulo 14, sección 6.

Cuadro 15-2

## MODELO DE INTENSIDAD DE PASTOREO \*

	<i>Intensidad de pastoreo</i>		
	<i>Ligera</i> (1 vaca/ 8.40 Ha)	<i>Moderada</i> (1 vaca/ 6 Ha)	<i>Fuerte</i> (1 vaca/ 3.6 Ha)
Plantel permanente medio de vacas al final de la temporada de cría (libras/acre)	321	405	648
Peso medio de las vacas individuales al final de la temporada de cría (lbs)	1 003	942	912
Peso medio, en el momento del destete, de los becerros producidos (lbs)	382	363	354
Utilización del forraje; porcentaje de la vegetación arriba del suelo pacida durante la temporada de cría	37 por 100	46 por 100	63 por 100
Estado del pasto al final del estudio de nueve años †	Mejorado	Sin cambio	Deteriorado

\* Datos basados en un estudio de nueve años en Cottonwood, South Dakota, publicado por Johnson y col., (1951).

† Basado en la abundancia relativa de plantas "reductoras", esto es, de especies sabrosas que tienden a decrecer al aumentar la presión del pastoreo.

Toda vez que las praderas han subsistido por largos periodos de tiempo durante los cuales han estado sujetas a un empleo variado por parte de los animales y del hombre, el aspecto histórico de los pastos reviste gran importancia. Las condiciones desfavorables podrán no ser siempre producto de una práctica reciente de pastoreo. En efecto, han de tenerse en cuenta la historia del fuego y otras condiciones (Malin, 1953, Sauer, 1950). Véanse estudios de otros aspectos de la administración del pasto en los libros de Stoddart y Smith (1955), Humphrey (1962), el simposio editado por Crisp (1964), así como los estudios de Costello (1957), Dyksterhuis (1958), Williams (1966) y Lewis (1969).

El modelo de intensidad de pastoreo del cuadro 15-2 tiene más aplicaciones si en lugar de "vaca" ponemos "hombre" y, en lugar de "pasto", ponemos "medio". El modelo ilustraría así: 1) que el tipo de población máximo (de la población humana) no es óptimo para la conservación de la calidad del individuo y del medio, y 2) que el pequeño beneficio temporal de la sobrepoblación se obtiene a expensas de un daño de efectos prolongados sobre el medio. En verdad, los "pastos verdes" de los salmos bíblicos son simbólicos de la responsabilidad moral del hombre con respecto a su medio.

## 7. DESALINIZACION Y MODIFICACION METEOROLOGICA

La producción artificial en gran escala de agua a partir del mar y la regulación artificial de la producción de agua por el cielo representan dos proyectos de modificación de recursos cuyas posibilidades, tanto para bien como para mal, son turbadoras. En efecto, cabe prever mucho bien, para la humanidad, como resultado de semejante alteración de recursos, pero pueden anticiparse también las posibilidades muy reales de terribles reveses ecológicos. Habida cuenta de las graves consecuencias de modificaciones ambientales mucho menos importantes, señaladas ya en este y otros capítulos, el ecólogo propende a sugerir que el hombre no está preparado todavía para remendar el ciclo hidrológico global (según se muestra en grandes líneas en la figura 4-8, B), porque: 1) no tiene todavía la capacidad para controlar cambios a escala global, y 2) no posee los conocimientos detallados de la acción recíproca del ciclo biogeo-

químico y la corriente de energía necesarios para efectuar predicciones exactas.

Presenta poco peligro, en realidad, la desalinización en pequeña escala del agua de mar para su empleo como agua potable en áreas urbanas costeras densamente pobladas, pese a que se dispone a menudo de alternativas más sencillas y más baratas, como por ejemplo, la recirculación de agua de desechos mediante un tratamiento terciario completo (véase capítulo 16). La desalinización en gran escala para uso industrial y agrícola es algo distinto, a su vez. Para empezar, otro grave problema de contaminación es creado por el gran gasto de energía requerido y por la acumulación de sal. Todos los análisis de costos y beneficios que hemos visto (por ejemplo Clawson, Landsberg y Alexander, 1969) indican que el costo del agua de mar desalinizada, aun mediante el empleo de la llamada energía atómica barata, es de un orden de magnitud mayor que el valor del agua en agricultura. La desalinización para fines agrícolas no sería de ayuda alguna para el Medio Oriente, por ejemplo, al menos mientras no se resolvieran primero el problema de la explosión demográfica y otros problemas sociales. Y el empleo de agua desalinizada para el uso industrial es cuestionable asimismo, mientras el agua recirculada está en condiciones de reducir la demanda de suministro bruta.

Asimismo, todos los informes conjuntos preparados por grupos interdisciplinarios de científicos y técnicos especializados (véanse por ejemplo, el informe de la Ecological Society, 1966, y Cooper y Jolly, 1969), así como por numerosos autores competentes (Waggoner, 1966; Sargent, 1967; MacDonald, 1968), insisten en una *prudencia extrema* en la realización de experimentos con miras a la modificación de las condiciones meteorológicas que tengan por objeto *cualquier clase de ganancia práctica por el momento*; en efecto, se necesitan primero numerosos análisis y experimentos de investigación. En muchos casos se han obtenido resultados contrarios de los que se esperaban. Por ejemplo, mientras el sembrar en las nubes ha aumentado en ocasiones la precipitación pluvial, Schwartzlose e Isaacs informan (1969) que la lluvia estival más bien disminuyó que aumentó en una serie de experimentos. Al parecer, el sembrado ocasionó un exceso de llovizna que impidió la formación, en la tarde,

de la energía necesaria para desencadenar los aguaceros que constituirían, normalmente, la fuente principal de la lluvia estival. Puesto que según se observó en los capítulos 2 (página 34) y 4 (pág. 107) el hombre ha modificado ya inadvertidamente el clima tanto a escala local como a escala global, los experimentos controlados de modificación de las condiciones meteorológicas se dejan tal vez justificar mejor como medio para obtener los conocimientos que permitan evitar los efectos perjudiciales de las modificaciones meteorológicas que ya están en curso.

Puesto que la mayoría de la gente vive ahora en ciudades, es importante observar que las ciudades no sólo contaminan el aire, sino que modifican también el clima. Según Lowry (1967), las ciudades son "trampas de calor" debido a la absorción de la radiación solar por superficies verticales y la producción de calor por las máquinas. En una región de latitud media, las temperaturas son, en las ciudades, de 0.5 a 1.5°C más altas y la humedad un 6 por 100 más baja que en el campo a su alrededor. Debido a la contaminación por partículas, la nubosidad es 10 por 100 mayor, la niebla es de 30 a 100 por 100 más frecuente (un valor más alto en invierno), la precipitación 10 por 100 más alta, la luz solar 15 por 100 menor y la radiación de 5 a 30 por 100 menor en la ciudad.

## 8. APROVECHAMIENTO DEL SUELO

Cuando la población de un área es pequeña, el mal aprovechamiento de la tierra afectará únicamente a la gente que es responsable de la misma. Pero a medida que la población aumenta, todo el mundo padece si la tierra no es aprovechada debidamente, porque a fin de cuentas cada uno de nosotros paga por la rehabilitación, o bien, según suele ser ahora con excesiva frecuencia el caso, todo el mundo experimenta una pérdida permanente de recursos. Por ejemplo, si las praderas en regiones de poca lluvia se aran para plantar trigo (mal aprovechamiento de la tierra), tarde o temprano se formarán una cuenca donde se originen torbellinos de polvo o un desierto temporal. La rehabilitación es cara, y todos nosotros, en cuanto contribuyentes, habremos de pagar por ella. En cambio, si se mantiene el manto de hierba y se lo somete a un pastoreo moderado (buen aprovechamiento del suelo), no se desarrollará probablemente cuenca de for-

mación de torbellinos de polvo alguna. Y en forma análoga, si la falta de restricciones locales de zonación permite que casas y fábricas se construyan en llanos de inundación (aprovechamiento deficiente del suelo), entonces los daños que sufrirán estas inversiones son inevitables (o sólo pueden evitarse mediante costosas construcciones de control de inundaciones). Si por otra parte los llanos de inundación se utilizan para recreo, silvicultura o agricultura (buen aprovechamiento del suelo), se añade dinero, en vez de substraerlo, al importe de los impuestos. Así, pues, el buen aprovechamiento de la tierra es algo que nos concierne a todos, y la *aplicación de los principios de ecología a la planificación del aprovechamiento de la tierra es en la actualidad indudablemente la aplicación más importante de la ciencia ambiental.*

Hasta el presente, la buena planificación del aprovechamiento de la tierra sólo se ha producido después de haber perjudicado el hombre gravemente el medio. Es, tal como lo ha dicho Leopold, que: el hombre no parece estar en condiciones de comprender un sistema que no ha creado él mismo y, por consiguiente, ha de destruirlo parcialmente, al parecer, y reconstruirlo, antes de que comprenda las limitaciones del uso. En Estados Unidos, por ejemplo, la primera planificación eficaz de aprovechamiento de la tierra siguió a una era de destrucción generalizada del suelo, a consecuencia de sistemas mal concebidos de monocultivo y de la explotación de una tierra que era inapropiada para los cultivos en hilera. De la miseria humana creada por la erosión del suelo y las cuencas de polvo surgió el movimiento de conservación del suelo que constituye actualmente un ejemplo sobresaliente de programa de conservación, porque implica la cooperación de gente del lugar, de su universidad y de los gobiernos de su Estado y Federal. Se han establecido a lo largo de las fronteras distritos de conservación del suelo, y los programas de planificación de la tierra y de instrucción pertinente se llevan a cabo por gente del lugar con la ayuda técnica de las universidades, a las que se han asignado tierras propias, y una oficina del gobierno federal, o sea el Servicio de Conservación del Suelo, de Estados Unidos, creado por acuerdo del Congreso. El éxito del movimiento de conservación como tal y el prestigio de que goza entre el público se deben en no poco grado, a la importancia que aquél

otorga al conjunto, esto es, al cultivo conjunto y a la vertiente en su conjunto. Para la ejecución del programa se preparan mapas de empleo del suelo, como puede verse en forma muy simplificada en la figura 15-4. La clasificación para el uso se basa en características ecológicas naturales, como son el suelo, el declive y las comunidades bióticas naturales, y los ocho tipos de tierra de la figura 15-4 son destinados cuidadosamente a usos susceptibles de ser mantenidos sin pérdida alguna de productividad. Así, por ejemplo, los tipos de suelo I y II pueden cultivarse de modo continuo con sólo simples precauciones, como la rotación de cultivos y el cultivo por franjas, en tanto que los tipos III y IV (declives más rápidos) requieren mayores restricciones si se cultivan, como acaso el barbechar periódico, cultivos perennes o pastos en rotación. Los tipos de V al VII incluido no se prestan para el cultivo y deberían utilizarse para pasto permanente, plantación de árboles, o bien conservarse en su estado natural (para silvicultura y elementos silvestres de desarrollo espontáneo, por ejemplo). El tipo VIII (pendientes rápidas, suelo delgado) sólo es productivo en su estado natural, como hábitat para animales de caza, animales de piel o productos forestales, o se valoriza para el recreo, la belleza del paisaje o la protección de la vertiente u otros usos; estos últimos son a menudo más importantes que cualquier "cultivo" que la tierra pueda sustentar. En la mayoría de los

casos, los pantanos y los lodazales deberían probablemente clasificarse ahora como tierras del tipo VIII, porque su valor como depósitos de agua y hábitats de especies silvestres rebasa su valor como tierra posible de cultivo, puesto que, gracias a ellos, se obtienen mayores rendimientos en la tierra cultivada existente. Véase un resumen sobre la planificación del empleo de la tierra en Graham (1944).

Pese a sus éxitos pasados, la profesión de conservación del suelo ha propendido a "dormirse sobre sus laureles" y no sigue avanzando con la época. Por ejemplo, se dedican actualmente demasiados esfuerzos a crear más tierra de cultivo canalizando ríos, desecando pantanos y lodazales, etc., con un gran gasto público, al paso que no se hace nada para salvar excelentes tierras de cultivo existentes de la destrucción que las amenaza a causa de un desarrollo urbano mal proyectado. La capacitación de los profesionales del aprovechamiento del suelo en las universidades está lamentablemente atrasada y necesita un ensanchamiento y una mejora cualitativa considerables en términos de ciencia cuantitativa, ciencia social, ecología de la contaminación y ecología humana. En otros términos, el movimiento de conservación del suelo en particular y la ciencia del aprovechamiento del suelo en general necesitan ir más allá de su orientación actual, restringida, en forma más bien exclusiva, al cultivo, la ganadería o la silvicultura, y considerar también el complejo del medio urbano

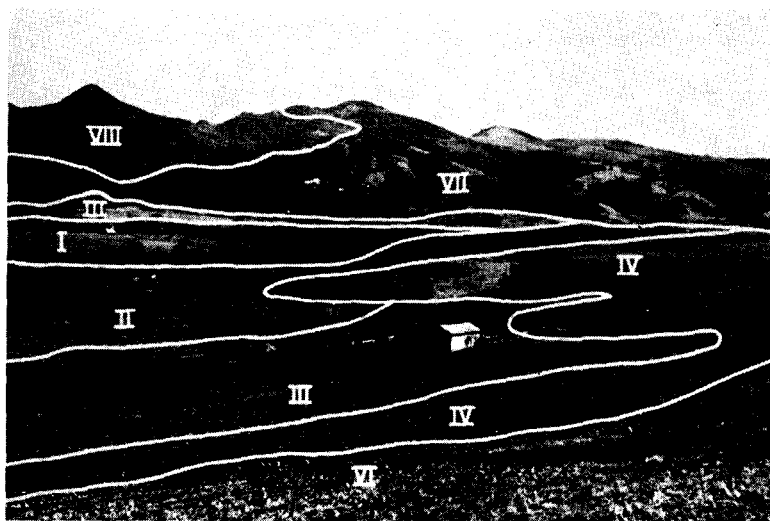


FIG. 15-4. Clasificación del aprovechamiento de tierras. Véase la explicación en el texto. (U. S. Soil Conservation Service Photo.)

y rural, donde se plantean actualmente los problemas más apremiantes (véase E. P. Odum, 1969d).

Según vimos, la preparación del aprovechamiento de la tierra en las áreas urbanas constituye actualmente la necesidad más urgente; en efecto es la calidad en deterioro de los medios urbano y suburbano, más bien que los campos de algodón en erosión, lo que amenaza el sistema social y económico entero. El dibujar y ejecutar planes de buen aprovechamiento del suelo es infinitamente más difícil en las áreas urbanas que en las granjas o las vertientes naturales, a causa de los problemas sociales humanos que dichos planes implican y, especialmente, a causa de la enorme diferencia de valor económico que atribuimos a los diversos usos. Las granjas suelen

evaluarse y comprarse o venderse como un todo (siendo considerados todos los tipos de tierra como parte integrante y valiosa), en contraste con la tierra urbana, donde la propiedad comercial es evaluada varias veces más alto que la tierra del campo, pese a que, a la larga, las dos sean igualmente importantes para mantener una ciudad de calidad. Por consiguiente, la planificación eficaz del empleo de la tierra (algo que, en realidad, no ha sido realizado todavía verdaderamente en parte alguna) requerirá una base legal, económica y política más firme de la que fue necesaria para llevar a cabo las reformas relativas a la conservación del suelo.

El cuadro 15-3 compara las consecuencias de los empleos planificado y no planificado del suelo en un área de 18 000 hectáreas cerca

Cuadro 15-3

COMPARACIÓN DEL DESARROLLO NO PLANIFICADO (INCONTROLADO) Y PLANIFICADO (APROVECHAMIENTO ÓPTIMO DEL SUELO) DE UN ÁREA ENTRE URBANA Y SUBURBANA DE CRECIMIENTO RÁPIDO \*

	Año 1970 población 20 000	Población proyectada para el año 2000: 110 000 habitantes	
		Desarrollo no planificado (incontrolado)	Plan de aprovechamiento óptimo
Área desarrollada	13 000 acres	38 000 acres	30 000 acres
Residencial	7 500	26 000	21 300
Comercial	500	700	630
Industrial	70	300	70
Institucional	2 500	5 500	3 000
Caminos	2 500	5 500	5 000
Espacio libre ("área no desarrollada")	32 000	7 000	15 000
Parques de eliminación de desechos	0	0	1 000 ‡
Parques de recreo	500	2 000	5 000
Agricultura y silvicultura	11 500	0	2 000 §
Áreas naturales †	20 000	5 000	7 000
Total de acres	45 000	45 000	45 000
Porcentaje de espacio libre	71 por 100	16 por 100	33 por 100

\* Datos adaptados de un proyecto para el área urbana de Maryland, preparado por Wallace-Mc Harg Associates, 2121 Walnut Street, Philadelphia, con la adición de nuevos conceptos de planes de espacio libre por E. P. Odum.

† El desarrollo incontrolado previsto reduciría el espacio libre, para una población de 150 000 habitantes, a cero (!).

‡ Tierra adyacente a las plantas industriales o municipales de aguas negras o alrededor de las mismas, en la que pueden establecerse grandes estanques de tratamiento de desechos y otros servicios de reducción de la contaminación, para el tratamiento eficaz y a bajo costo de la totalidad de desechos del territorio.

§ Podría comprender no sólo huertas, sino además granjas y bosque de demostración, como laboratorios didácticos, para escuelas y universidades.

|| Incluidos todas las pendientes rápidas, los barrancos, llanos de inundación, pantanos y lagos existentes en 1963, juntamente con las muestras de áreas de bosque maduro y de tierras marginales de cultivo existentes, restauradas para el uso como área natural.

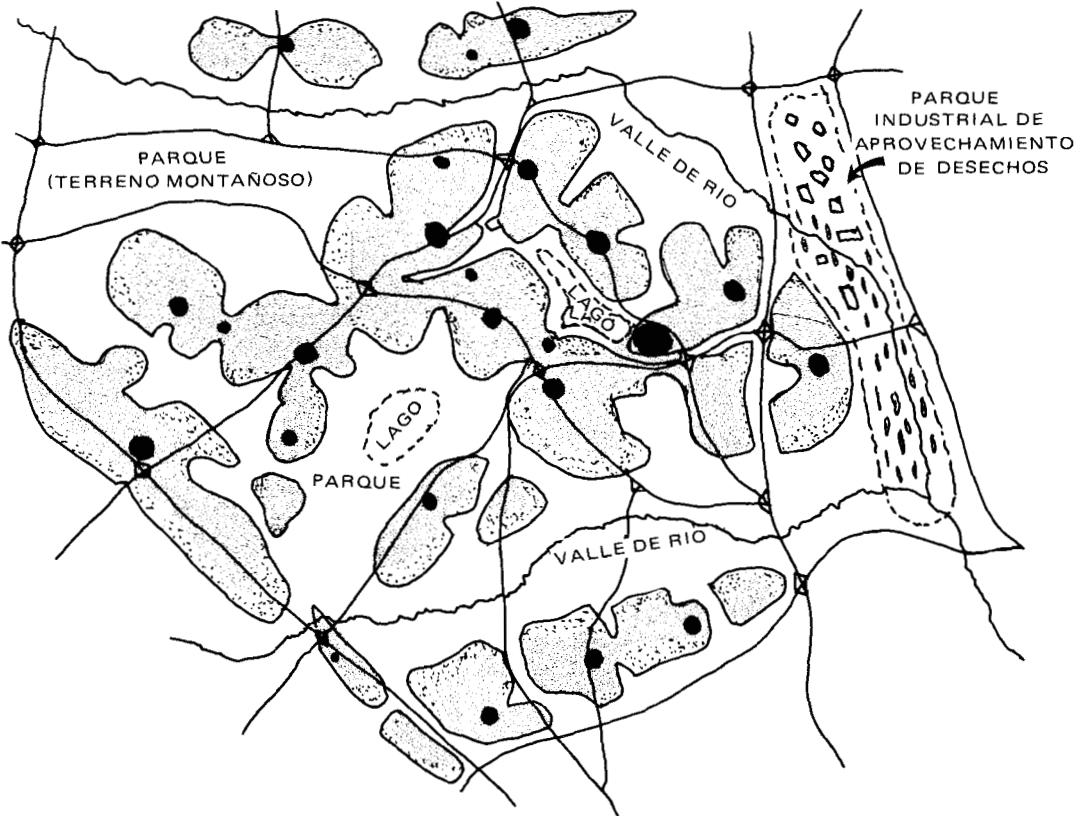


FIG. 15-5. Desarrollo urbano planeado para 100 000 personas en 45 000 acres, que preserva la calidad del medio y la belleza natural y proporciona amplio espacio para el recreo y el control de la contaminación. Una gran cantidad de "espacio libre" (las áreas no sombreadas del diagrama) se conserva: 1) mediante desarrollo arracimado de las casas residenciales (se indican dos densidades) alrededor de centros de ciudad y aldea (los círculos negros), separados unos de otros por anchas franjas verdes o parques, y 2) dejando despejados los valles de río, los lagos y las áreas pintorescas. Las plantas industriales están situadas en un parque muy grande de aprovechamiento de desechos (a la derecha, en el diagrama), con espacio para plantas de tratamiento de los desechos, estanques de oxidación, terraplenes y otros medios de rebajar, recuperar, contener o recibir desechos y agua. (Copiado de Wallace, McHarg, Roberts y Todd Associates, boletín "Plan for the Valleys", página 59, con adición del parque de aprovechamiento de desechos.)

de una gran ciudad del este que cuenta ahora aproximadamente 20 000 habitantes, pero tiene proyectado subir a 110 mil o tal vez 150 mil para el año 2000. Como puede verse en la columna tres, una planificación racional del desarrollo residencial y demás puede conservar un tercio del área como espacio libre, incluido el espacio apropiado para el tratamiento eficaz seminatural terciario de los desechos domésticos, en estanques y bien planeados terraplenes, situados en un gran parque, al aire libre, de eliminación de desechos (el concepto de parques de eliminación de desechos se examinará con mayor detalle en el siguiente

capítulo). Según puede verse en la figura 15-5, semejante desarrollo proyectado podría realizarse: 1) por desarrollo en racimo de casas residenciales alrededor de centros de aldea o ciudad, con cada unidad separada por anchas franjas verdes, y 2) manteniendo los valles de río, las pendientes rápidas, los lagos, pantanos y áreas de depósito de agua y las de eliminación de desechos sin casas, edificios u otros usos de alta densidad. Sin semejante planificación, podría ocurrir muy bien que para el año 2000 no quedara espacio libre alguno, en cuyo caso tendríamos la misma clase de calamidad urbana, contamina-



ción crónica y desorden social que observamos ahora en las viejas ciudades que no han sido objeto de planificación alguna. Así, pues, las ciudades planificadas son ahora tan necesarias como las granjas planificadas; sin embargo, el planificar para el mundo real de la economía los modelos del cuadro 15-3 y 15-5 requerirá algo más fuerte que los conceptos actuales de zonación y un nuevo tipo de planificador urbano que sea en parte ecólogo y en parte tecnócrata. Los beneficios pasajeros que pueden realizarse explotando tierra urbana son tan grandes, que resulta difícil que la gente pueda prever los reveses socioecológicos y los excesos que suelen acompañar el crecimiento anárquico (véase cap. 9, sec. 3). La sociedad ha de encontrar rápidamente la manera de aplicar principios de cibernética a la maquinaria urbana.

Podrá ocurrir perfectamente que el *Design with Nature* de McHarg (1969) resulte ser el libro más importante publicado en los años sesenta. Este libro, bellamente ilustrado, muestra de qué modo el medio natural puede proporcionar las directrices para el desarrollo urbano cualitativo. Por primera vez se presenta en un solo libro, de fácil lectura, un caso documentado de planificación total de aprovechamiento urbano de la tierra, sobre la base de que un desarrollo anárquico (para parafrasear a McHarg) que se extienda sin discriminación congestiona y contamina el medio y destruye irrevocablemente todo lo que es bello y memorable, por muy bien diseñados que estén acaso el hogar o la subdivisión individuales.

Volviendo ahora a la totalidad del paisaje rural y urbano, está claro que: 1) un área natural de espacio libre constituye una parte necesaria del medio ambiente total del hombre, y 2) la planificación del aprovechamiento del suelo podrá constituir acaso el medio más eficaz de prevenir la sobrepoblación de nuestra propia especie proporcionando alguna cosa por el estilo del control "territorial" (véanse págs. 231-233). Esto es aquello a que se enfrentan Estados Unidos en los próximos 50 años. En 1970, la densidad media de población de Estados Unidos (y en forma curiosa también del mundo) es de una persona por cuatro hectáreas del área de tierra libre de hielo. Aun con la reducción esperada de la natalidad, la población de Estados Unidos doblará en los próximos 30 a 50 años, dejándonos con sólo unas dos hectáreas para

cada hombre, mujer y niño. Aunque no hace falta más que aproximadamente un octavo de hectárea para producir las calorías suficientes para mantener una persona, es el caso, con todo, que el tipo de dieta de calidad que necesitamos —dieta que comprende una cantidad de carne, fruta y hortalizas de hoja— requiere unas 0.60 hectáreas por persona. Necesitamos además otras 0.40 hectáreas por persona para producir las fibras (papel, madera, algodón) y otras 0.20 hectáreas complementarias para caminos, aeropuertos, edificios y otros hábitats totalmente artificiales. Esto sólo dejaría otras 0.80 hectáreas por persona para todos los demás usos diversos que hacen del hombre algo más que una "máquina orgánica". Aquello de que no nos percatamos suficientemente a menudo es que una nación rica necesita más espacio y recursos *por persona* que la nación subdesarrollada, de modo que las densidades tanto óptima como de saturación se sitúan a un nivel mucho más bajo. Véase un examen complementario de este enfoque "per capita" para averiguar la densidad de población óptima para el hombre en E. P. Odum (1969c).

Podemos apoyar ahora vigorosamente la afirmación de que la llave para decidir la densidad óptima para el hombre debería ser un espacio vital apropiado, libre de contaminación, y no el alimento. En otros términos, el tamaño y la calidad del "ecos" o "casa ambiental" debieran constituir la condición limitativa, y no el número de calorías que podemos exprimir de la tierra sin consideración alguna. Esta tierra puede alimentar más "cuerpos calientes", sustentados como otros tantos animales domésticos en un lote contaminado de alimentación, de lo que puede mantener a seres humanos de calidad, que tienen derecho a un medio libre de contaminación, a una oportunidad razonable de libertad y a una diversidad de opciones para la consecución de la felicidad. Un objetivo razonable es el que consiste en asegurar que al menos una tercera parte de toda la tierra permanezca al estado de espacio libre protector. Esto significa que semejante porción de nuestro medio total debería estar en forma de parques nacionales, estatales o municipales, de refugios, de franjas verdes, de áreas silvestres, etc., o bien, si es de propiedad privada, debería estar protegida por servidumbres de vista, zonación u otros medios legales concretos. La dependencia de la ciudad con respecto al campo

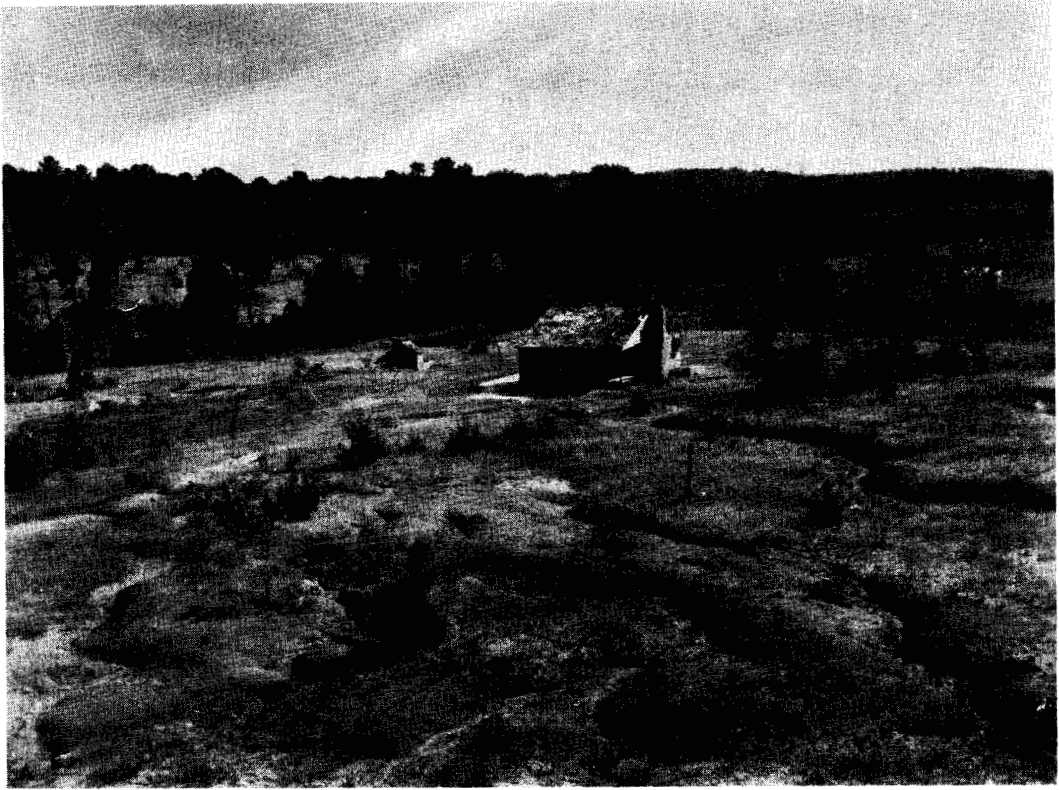


FIG. 15-6. Utilización del suelo: buena, mala y desacertada. *A*, Aprovechamiento agrícola deficiente del suelo, que se ha traducido en erosión masiva, hogares abandonados y pobreza. (Foto del U. S. Forest Service.) *B*, Buen aprovechamiento agrícola de la tierra: cultivo en franjas de grano y hierba, en tierra de tipo II (véase fig. 15-4). (USDA—Soil Conservation Service.)

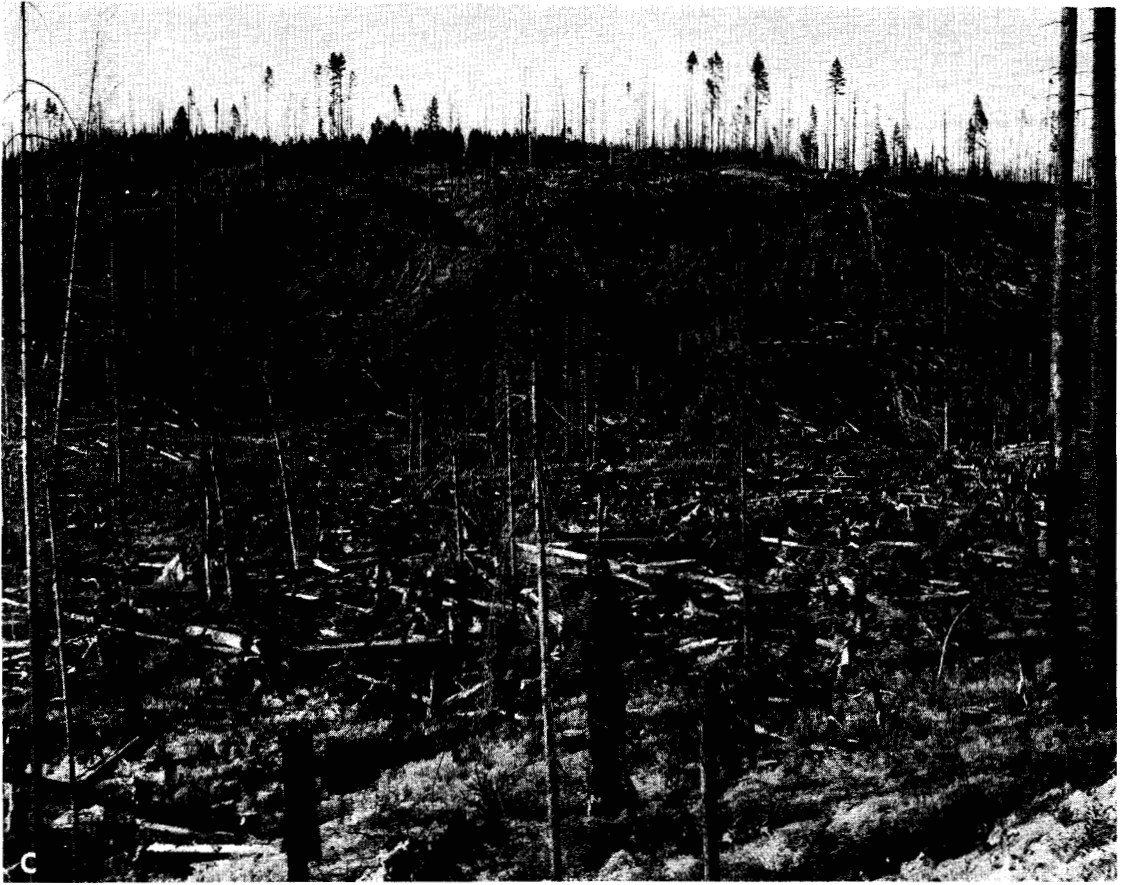


FIG. 15-6. *C*, Destrucción y despilfarro innecesarios en una operación de tala. (Foto de Soil Conservation Service.) *D*, Los árboles bajos, los arbustos, el suelo, la belleza natural y la capacidad de retención del agua se han preservado siguiendo una operación bien conducida de extracción de madera. (Foto de U. S. Forest Service.)

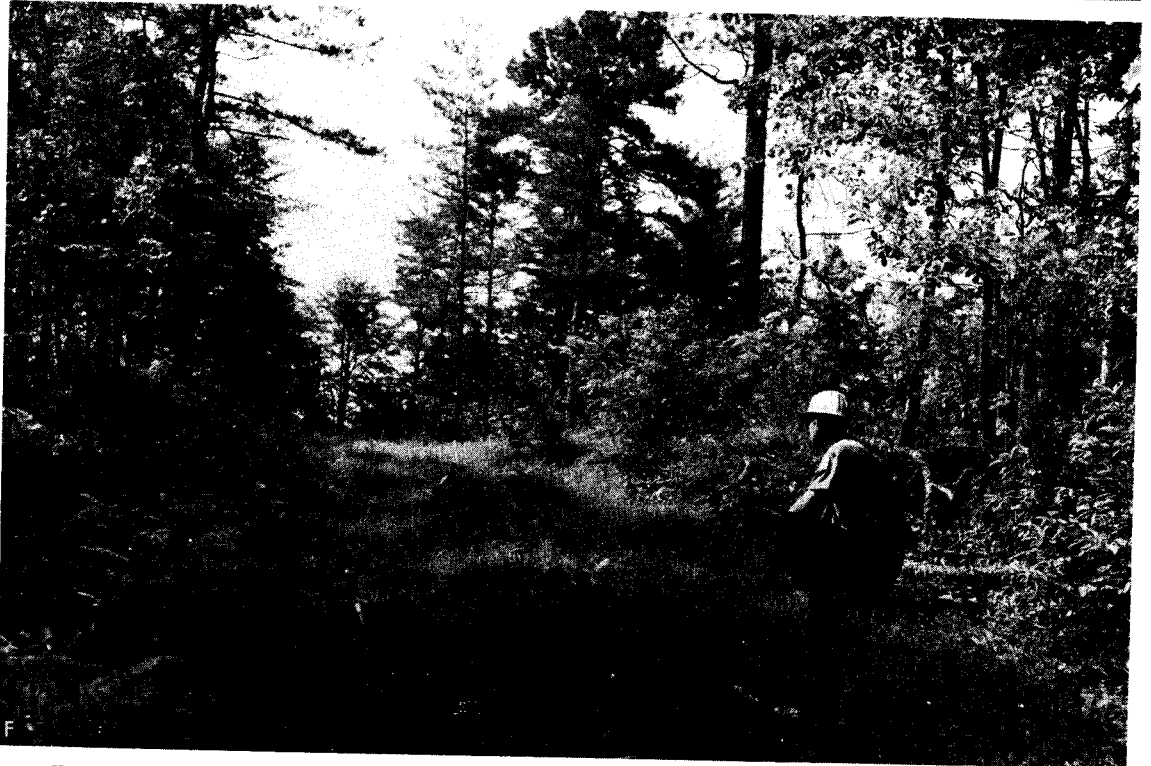
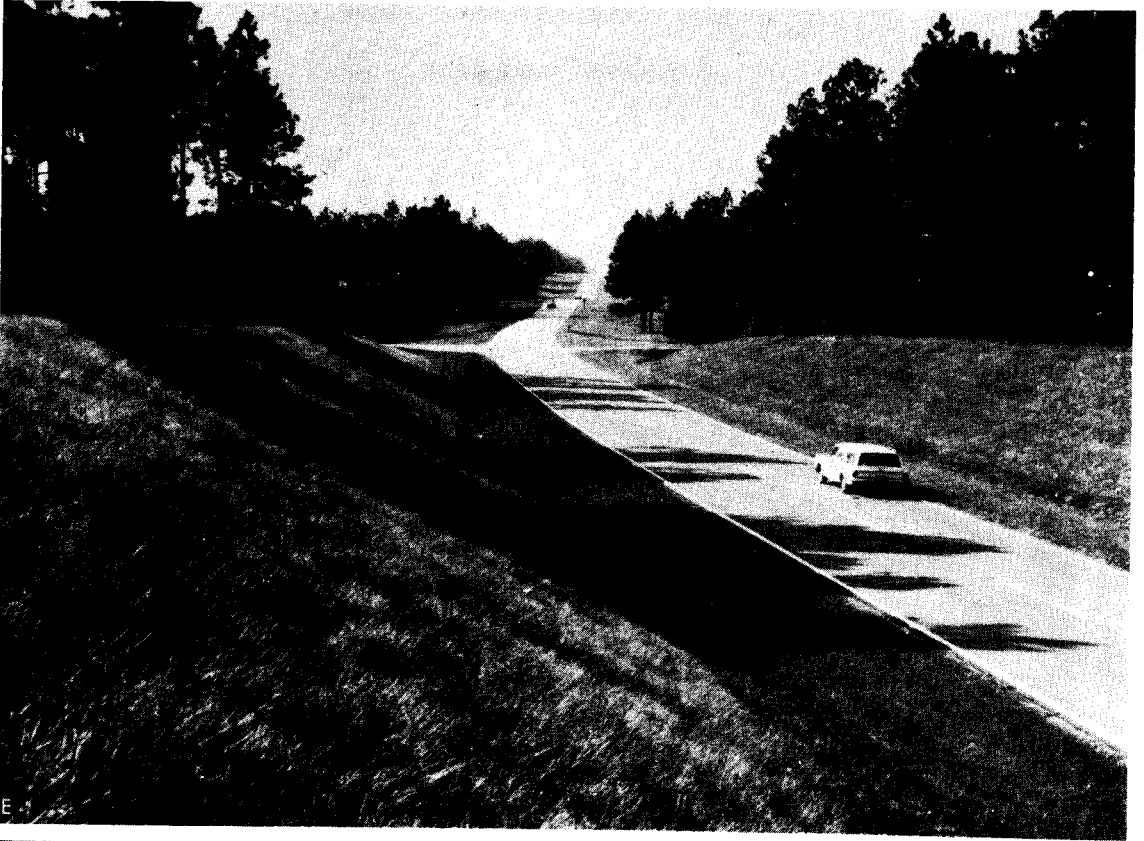


FIG. 15-6. *E*, Sembrado al borde de una carretera, bien concebido, como comunidad "semi-natural" de dos especies de hierba y una especie de trébol, que sólo requieren fertilización y cuidados moderados. (USDA—Soil Conservation Service.) *F*, Rehabilitación de caminos de extracción de madera y de arrastraderos para trozas, con una mezcla de hierba y trébol parecida a la de *E*; los arrastraderos no protegidos son los que explican a menudo en gran parte la erosión a continuación de la extracción de madera. (Foto de U. S. Forest Service.)

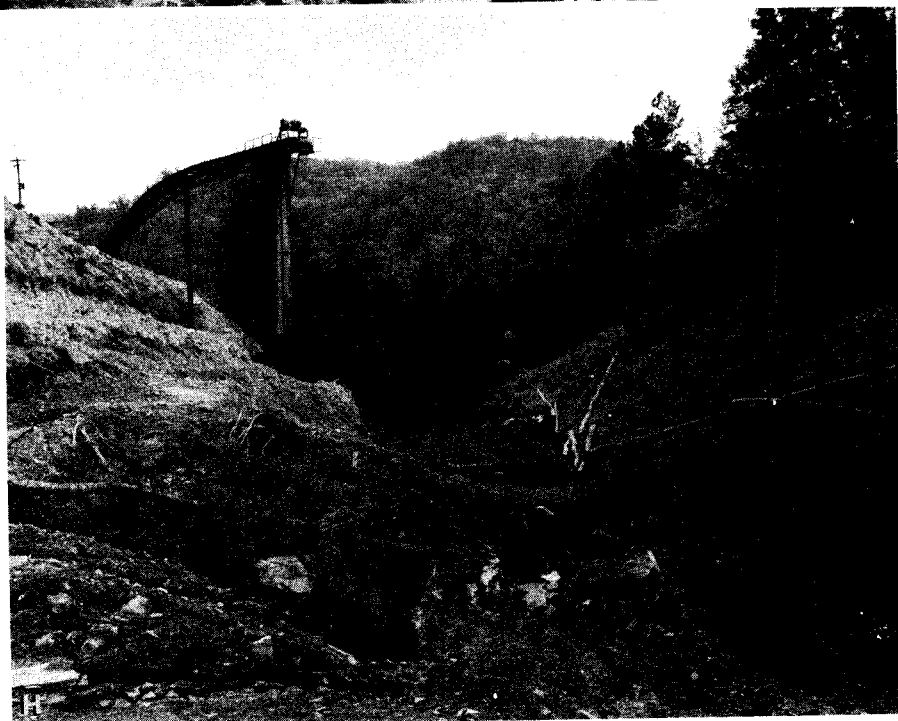


FIG. 15-6. G. Repoblación forestal de un área de antigua mina de franja, lo que constiuyó una empresa lenta y difícil en este caso, porque el suelo no se rehabilitó antes de plantar los árboles; muchos Estados exigen ahora a los mineros que rehabiliten y replanten inmediatamente después de la extracción. (Foto de U. S. Forest Service.) H. Desagüe ácido incontrolado de una mina de carbón: es éste un problema que se negligie corriente y generalmente en las regiones de minas de carbón. (Foto de U. S. Forest Service.)



FIG. 15-6. *I*, Canalización de un río destinada a avenar tierras húmedas y a conducir las aguas de temporales río abajo más rápidamente, pero con el peligro de bajar la capa freática, de reducir la caza y la pesca y de sedimentación e inundación río abajo. (Foto de la Georgia Game and Fish Commission.) *J*, Río natural con llano de inundación protegido por vegetación, que asegura una alta calidad del agua río abajo, sin costo alguno para el contribuyente de la región. (Foto de Georgia Game and Fish Commission.)

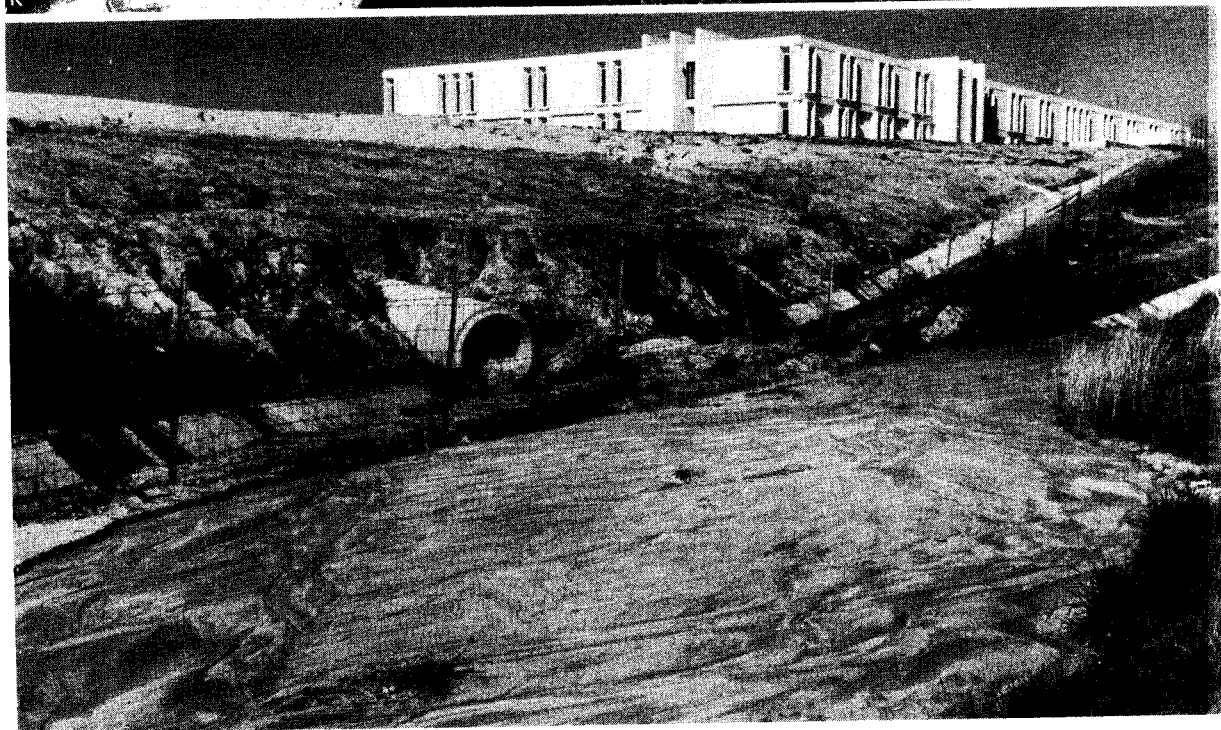
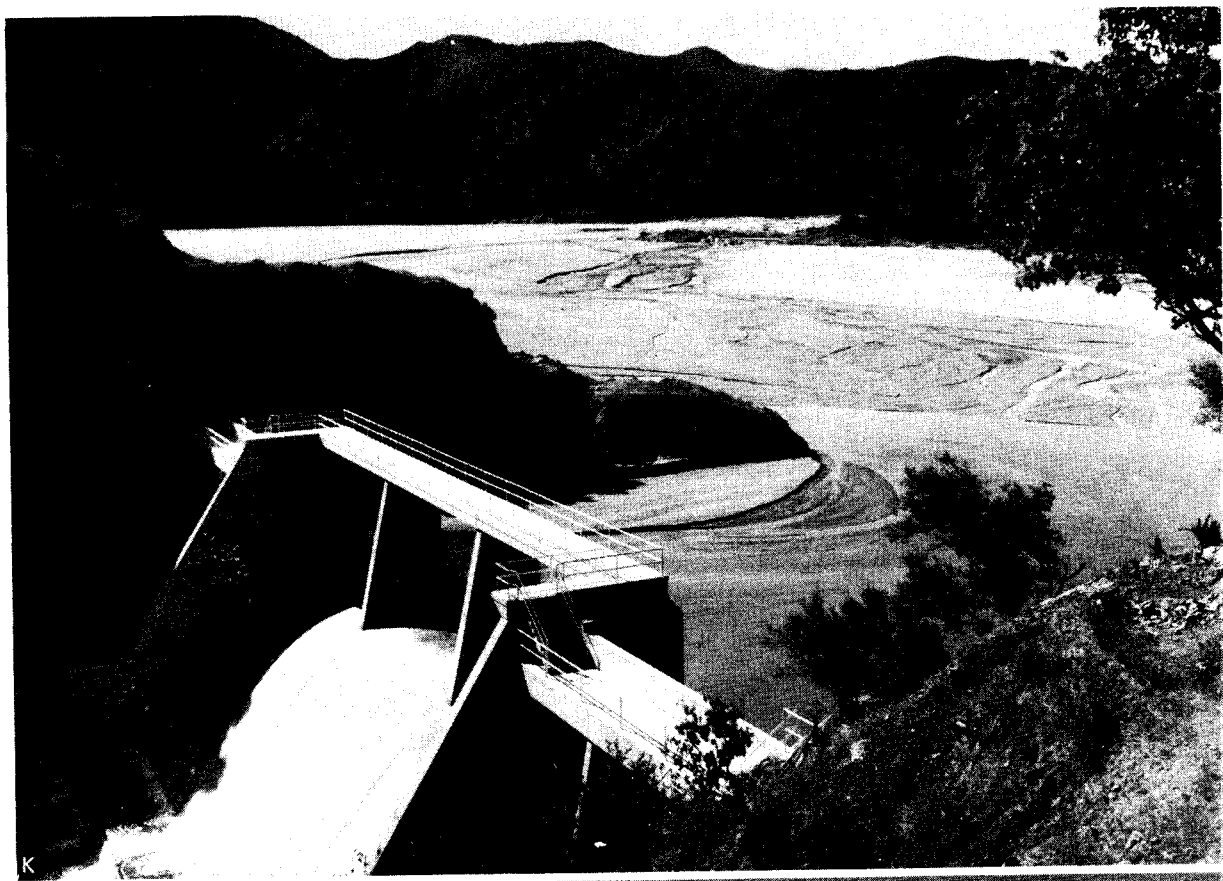


FIG. 15-6. K, Depósito de embalsamiento en una vertiente sin protección, que se llenó por completo de cieno en menos de seis años. (Foto de U. S. Forest Service.) L, Descuido imperdonable (o tal vez debiéramos decir criminal) de las condiciones del medio en la construcción de un complejo industrial. (USDA—Soil Conservation Service.)

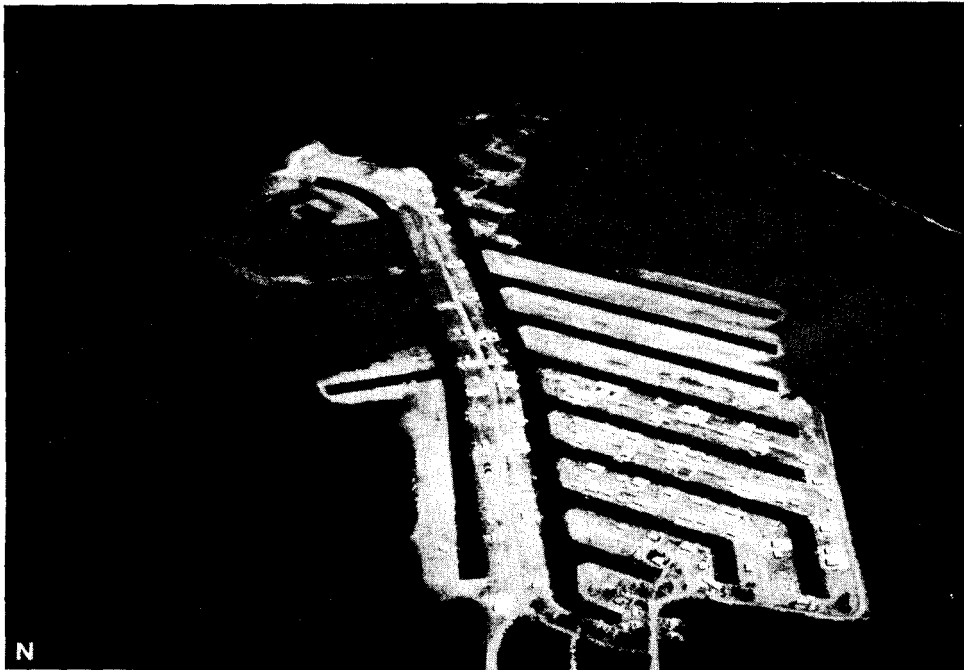
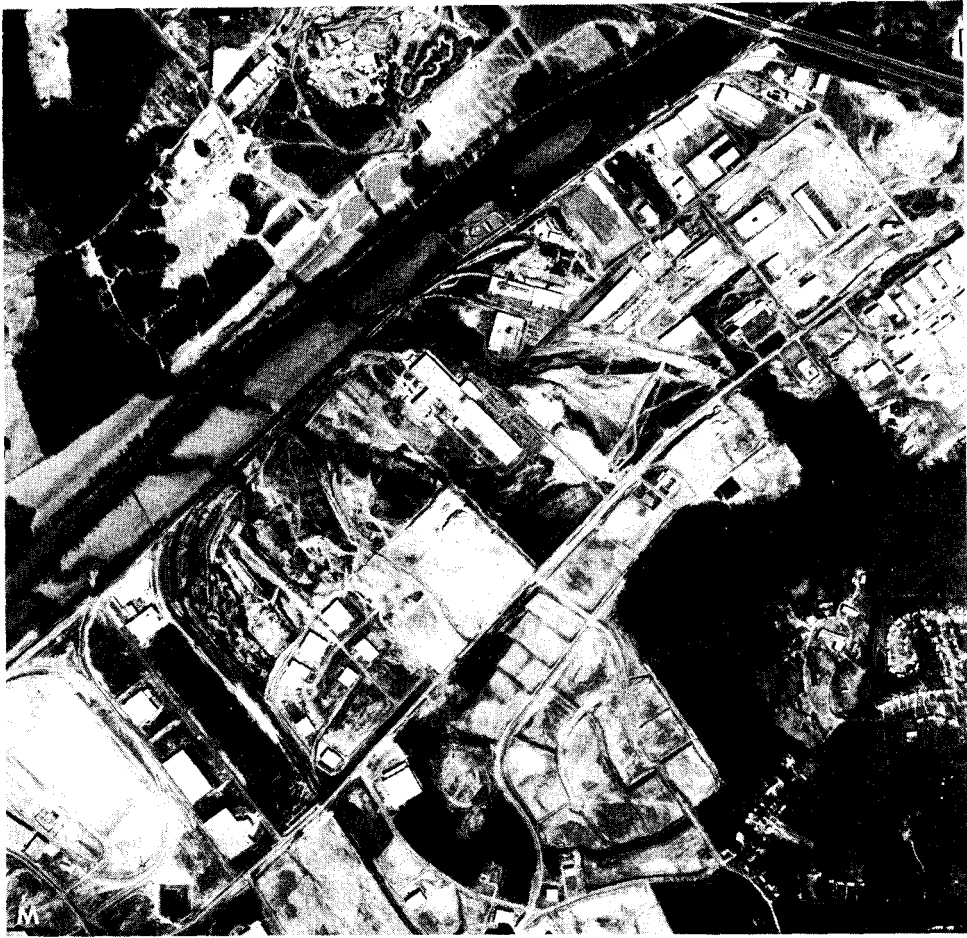


FIG. 15-6. *M*, Desarrollo urbano sin plan ni control, que se extiende sin consideración alguna por lo que hace a la protección del río, del llano de inundación, del control de la contaminación, de la franja verde, del recreo o de la belleza natural. (Véase un desarrollo urbano planificado, que conserva los valores naturales y culturales, en la figura 15-5.) (USDA—Soil Conservation Service.) *N*, Desarrollo inapropiado de viviendas en un estuario, que no sólo destruye viveros de alimento marino, sino que está expuesto a daño frecuente de los temporales (véase también la fig. 13-6). (U. S. Fish and Wildlife Service.)



para todos sus recursos vitales (alimentos, agua, aire, etc.) y la dependencia del campo con respecto a la ciudad para los recursos económicos han de apreciarse de modo tan general, que la actual confrontación política que existe entre las poblaciones rural y urbana resulte eliminada. En alguna forma, la ecología y la economía han de fundirse (como se señaló ya en la pág. 40, estas dos palabras derivan de la misma raíz). Por supuesto, ha de producirse una evolución hacia aquello

que Boulding (1966) ha llamado la "economía de la nave espacial" antes de que pueda realizarse con éxito una integración rural-urbana. Mientras tanto, los planificadores urbanos y rurales habrán de sacar el mayor provecho posible de sus respectivos proyectos separados.

Las figuras de 15-6, A a N comparan los aprovechamientos bueno y malo del suelo: estas fotografías no necesitan comentario, pues son lo bastante elocuentes en sí mismas.

## Capítulo 16

# Contaminación e higiene ambiental

LA CONTAMINACIÓN es un cambio perjudicial en las características físicas, químicas o biológicas de nuestro aire, nuestra tierra o nuestra agua, que puede afectar o afectará nocivamente la vida humana o la de especies beneficiosas, nuestros procesos industriales, nuestras condiciones de vida y nuestro acervo cultural, o que puede malgastar y deteriorar, o malgastará y deteriorará, nuestros recursos de materias primas. Los elementos de contaminación son los residuos de cosas que hacemos, utilizamos y arrojamos. La contaminación aumenta no sólo porque, a medida que la gente se multiplica, el espacio disponible para cada persona se hace más pequeño, sino también porque las demandas por persona crecen continuamente, de modo que aumenta con cada año lo que cada una de ellas desecha. A medida que la gente se va amontonando en la tierra, ya no hay "escapatoria" posible. El bote de la basura de una persona es el espacio vital de otra.\*

(A los elementos de contaminación de "desecho" debemos añadir los que son producto secundario del transporte, la industria y la agricultura: al extenderse estas actividades humanas lo hace también la contaminación.)

\* De la introducción a "Waste Management and Control", informe del Committee on Pollution, National Academy of Sciences, 1966.

Hemos insistido ya mucho en la afirmación de que la contaminación constituye actualmente el factor limitativo más importante para el hombre (véanse especialmente las páginas 37, 447 y 467). Los esfuerzos que habrán de dedicarse ahora a la reducción y la prevención de la contaminación proporcionarán tal vez la retroalimentación negativa que impedirá que el hombre saquee por completo los recursos de la tierra destruyéndose con ello a sí mismo. El problema sólo difiere, en el mundo estrictamente dividido del hombre, en cuanto al aspecto; en efecto, en los países subdesarrollados (el 70 por 100 de la población del mundo), la escasez de alimentos y recursos disponibles va acompañada de contaminación y enfermedad crónicas causadas por los desechos humanos y animales, en tanto que en los países ricos o desarrollados (30 por 100 de la población mundial), la contaminación química agroindustrial es actualmente más grave que la contaminación orgánica. Además, la contaminación global del aire y el agua, que proviene en su mayor parte de los países desarrollados, amenaza a todo el mundo (véase Singer, 1969). En todos los capítulos de la parte 1 de este texto se ha señalado la importancia de los princi-

pios ecológicos en relación tanto con las causas cuanto con los remedios de determinados problemas particulares de la contaminación. Puesto que para enfrentarse a la contaminación, tanto en la escala local como en la global, el modo de enfoque ecosistemático u holístico es necesario, vamos a tratar, en este capítulo, de presentar una visión de conjunto de la cuestión, seguida de un breve resumen de algunas de las áreas de problemas que están atrayendo la atención pública de modo muy general. Las reformas y soluciones en estas áreas particularmente críticas señalarían acaso el camino de la solución total.

Los mejores libros de texto sobre la población son indudablemente, con mucho, el informe de comisión preparado por la Academia Nacional de Ciencias o por el Comité Asesor del Presidente en Cuestiones Científicas, como, por ejemplo, el informe Tukey (1965), "Restoring the Quality of Our Environment", el informe Spillhaus (1966)

"Waste Management and Control", el informe Daddario (1966), "Environmental Pollution", y el informe de Miller (1967), "Applied Science and Technological Progress". Estos y otros informes que indudablemente se irán publicando pueden obtenerse, a un costo muy moderado, del Superintendente de Documentos de la Academia Nacional de Ciencias, de Washington, D. C. Un breve resumen en edición de bolsillo de las diversas clases de contaminación y su supresión la proporciona Bernarde (1970), al paso que introducciones al estudio de la contaminación del aire las proporcionan Hynes (1960), Hawkes (1963) y Warren (1971). Otras referencias se irán indicando en las secciones que siguen.

### 1. EL COSTO DE LA CONTAMINACION

El costo de la contaminación se mide en tres formas, todas las cuales no hacen más que agravar todavía la terrible carga, cada

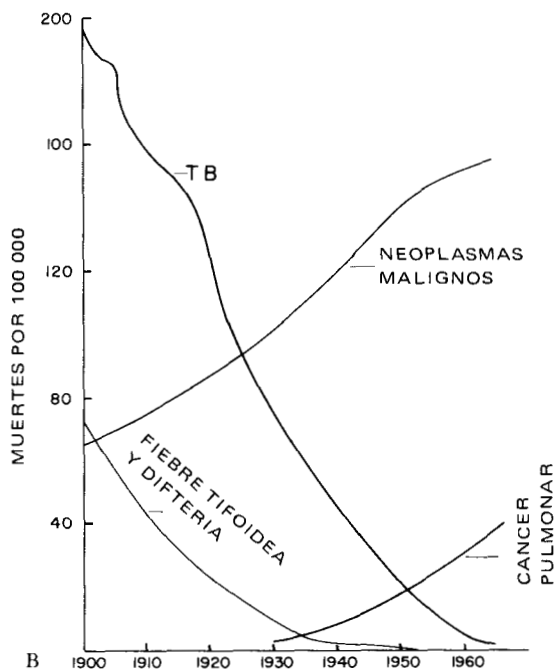
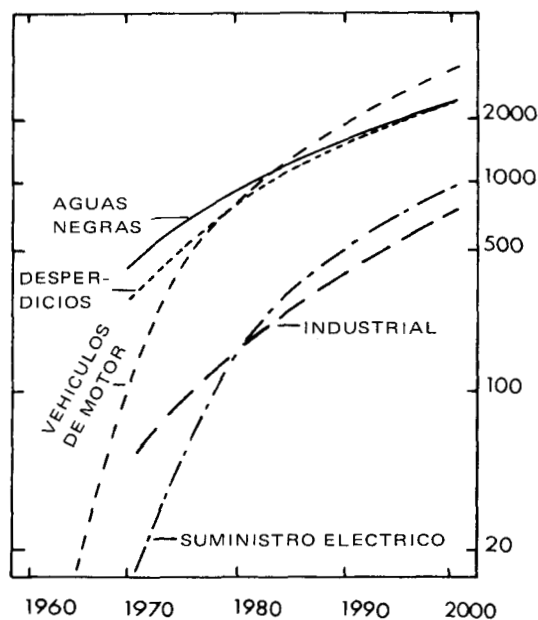


FIG. 16-1. El costo de la contaminación. A, Presupuesto de costos para el consumidor, en millones de dólares, del control de los contaminantes primarios en la Cuenca del Río Delaware. Obsérvese que las aguas negras y los desperdicios (desechos sólidos) absorbieron la parte principal de los impuestos de 1970, pero que el costo del control de la contaminación del desarrollo industrial, de los vehículos de motor y de la producción de energía aumentará de 10 a 100 veces para el año 2000, a menos que la expansión futura se planifique y controle. (Gráfica preparada con datos de "Waste Management and Control", National Academy of Sciences, véase Spillhaus, 1966.) B, El descenso impresionante de la mortalidad debida a enfermedades infecciosas (tuberculosis, fiebre tifoidea y difteria), acompañado del ascenso igualmente impresionante de dolencias malignas, que se supone relacionadas con la contaminación. (Datos de los Informes de U. S. Public Health de 1966.)

vez más intolerable, que pesa sobre la sociedad humana, a saber: 1) La pérdida de recursos a causa de una explotación innecesariamente antieconómica, ya que, según la expresión del informe de la Academia Nacional, la "contaminación es a menudo un recurso fuera de lugar". 2) El costo de la supresión y el control de la contaminación, un proyecto de muestra del cual se muestra en la figura 16-1, A; obsérvese que mientras la limpieza de las aguas negras y los desechos (desperdicios) es actualmente la más cara, el costo de la supresión de los desechos mucho más venenosos de los vehículos de motor y la producción de energía se calcula que se multiplicará por 100 en los próximos 30 años (suponiendo la continuación de la clase de desarrollo urbano que se examinó en la sección 8 del capítulo anterior). 3) El costo en salud humana. Es probable que el reconocimiento de este aspecto del costo de la contaminación contribuirá más a alarmar al individuo humano, egoísta y centrado en sí mismo, con respecto al peligro creciente, que cualquier otra clase de costos, los que se dejan esconder demasiado bien por manipulaciones a breve plazo de "costos y beneficios" al nivel local. La figura 16-1, B es un modelo impresionante de lo que está ocurriendo en el sector de la sanidad pública de Estados Unidos. En efecto, mientras la mortalidad humana por causa de enfermedades infecciosas muestra un descenso precipitoso, la mortalidad y las enfermedades debidas a afecciones respiratorias y cáncer, relacionadas con el medio, muestran un ascenso igualmente escarpado. En un estudio reciente del costo de la contaminación en salud humana, Lave y Seskin (1970) calculan que una reducción del 50 por 100 de la contaminación del aire en las solas áreas urbanas podría ahorrar dos mil millones de dólares anuales en el costo conjunto de atención médica y horas de trabajo perdidas por causa de enfermedad, y aun esto no incluye el "costo" de miseria humana y muerte o incapacidad causadas por los accidentes industriales y de automóvil. Estos autores documentan una relación estricta entre todas las enfermedades respiratorias y la contaminación del aire. A medida que las presiones sobre el cuerpo humano vayan aumentando, muchos científicos médicos temen un "revés" en materia de enfermedades infecciosas, no sólo a causa de la resistencia física reducida, sino también porque los virus (que

en opinión de la mayoría se relacionan con el cáncer) y otros organismos patógenos se deslizarán cada vez en mayor número a través de las plantas de tratamiento del agua y de elaboración de alimentos a medida que la calidad del agua y de los alimentos se vayan deteriorando a la entrada. El tratamiento del agua y el tratamiento de los desechos (que hasta aquí se han tratado como problemas separados) han de enlazarse en un sistema de "recirculación", según se examinará brevemente en la sección 3 (véase también página 95). Las consecuencias behaviorales del hacinamiento y la quiebra de la estructura social que acompaña todo descenso en la calidad del medio ya se han señalado (véase pág. 278). En otro informe de la Academia Nacional, Maurice Visscher (1967) declara que la salud mental constituye probablemente en la actualidad la causa principal de enfermedad e incapacidad humana.

## 2. LAS CLASES DE CONTAMINACION

Clasificar la contaminación puede resultar tan difícil como clasificar los lagos u otros fenómenos naturales (véase capítulo 11, página 344). Por supuesto, las clasificaciones según el medio (aire, agua, suelo, etc.) y según el elemento contaminante (plomo, bióxido de carbono, desechos sólidos, etc.) son métodos de empleo muy generalizado. Cabe escribir y se escribirán, sin duda, voluminosos libros acerca de cada uno de estos componentes. Sin embargo, desde el punto de vista de la totalidad de la supresión de la contaminación (esto es, desde el punto de vista del ecosistema), importa que reconozcamos primero dos tipos básicos de contaminación.

Tenemos primero los *contaminantes no degradables*, esto es, los materiales y venenos, como los botes de aluminio, las sales mercuriales, las substancias químicas fenólicas de cadena larga y el DDT que o no se degradan o lo hacen sólo muy lentamente en el medio natural; en otros términos, substancias para las que no existe proceso de tratamiento natural alguno desarrollado que sea susceptible de compensar la intensidad de suministro del hombre al ecosistema. Estos contaminantes no degradables no sólo se acumulan, sino que además resultan a menudo "magnificados biológicamente" a medida que circulan por los ciclos biogeoquímicos y a lo largo de las cadenas de alimentos (véase en la pági-

na 81 la explicación del concepto de "magnificación biológica"). Además, se combinan con frecuencia con otras sustancias del medio para producir toxinas complementarias. Para esta clase de contaminantes, la única "supresión" posible es la eliminación o la extracción, costosas, del sistema ambiental en que se apoya la vida. Si bien esto es posible en un pequeño navío espacial transitorio (véase cap. 20), la eliminación de estos contaminantes de la biosfera sería virtualmente imposible (¿cómo podríamos eliminar el plomo del aire que respiramos a menos de obligar a 200 mil millones de individuos a llevar máscaras antiguas?). La solución obvia y razonable (pero es más fácil definir que llevar a la práctica) está en prohibir el derrame de tales materiales en el medio general (o, al menos, en controlar la intensidad de la entrada, con objeto de evitar la acumulación tóxica) o en dejar por completo de producirlos (esto es, en encontrarles substitutivos más degradables).

En segundo lugar hay los *contaminantes biodegradables*, como las aguas negras domésticas, que se dejan descomponer rápidamente por medio de procesos naturales o en sistemas de ingeniería (como la planta municipal de tratamiento de aguas negras), que refuerza la gran capacidad de la naturaleza para descomponer y poner nuevamente en circulación. En otros términos, esta categoría incluye aquellas sustancias para las que existen mecanismos naturales de tratamiento de desechos. El calor, o la contaminación térmica, puede considerarse como perteneciente a esta categoría, puesto que es dispersable por medios naturales, al menos dentro de los límites impuestos por el equilibrio calórico total de la biosfera (véase cap. 3, sec. 1).

Surgen problemas, con el tipo de contaminación degradable, cuando la aportación al medio excede de la capacidad de descomposición o dispersión. Los problemas corrientes de los desechos de aguas negras resultan las más de las veces del hecho de que las ciudades han crecido más rápidamente que sus servicios de tratamiento. A diferencia de los materiales tóxicos no degradables, la contaminación por materiales degradables se deja resolver técnicamente mediante una combinación de tratamiento mecánico y biológico en parques seminaturales de eliminación de desechos (este concepto se ampliará en la sección 4). Una vez más, también aquí hay límites a la cantidad total de materia orgánica

que puede descomponerse en un área determinada, así como un límite general de la cantidad de CO<sub>2</sub> liberada hacia el aire (véanse págs. 34 y 107). Si queremos evitar rebasar los límites de la biosfera, hemos de reservar algo por el estilo de 1.5 a dos hectáreas de espacio de tierra y agua dulce biológicamente productivo por persona (más los mares), según se sugirió en la sección 8 del capítulo precedente.

El contraste entre los efectos de las dos clases básicas de contaminación sobre la energía de los sistemas se muestra en el modelo gráfico de la figura 16-2. Los contaminantes degradables que pueden proporcionar energía (materia orgánica) o elementos nutritivos (fosfatos, carbonatos, etc.) aumentarán la productividad del ecosistema proporcionando un subsidio (véanse págs. 47 y 321) cuando la intensidad de entrada es moderada (gráfica superior, fig. 16-2). A altas velocidades de entrada se alcanza un margen crítico que se caracteriza a menudo por fuertes oscilaciones (los "auge y quiebra" de las floraciones algales, por ejemplo). Una entrada complementaria arriba de dicho nivel se convierte en presión, y el sistema resulta esencialmente envenenado por "demasiado de una cosa buena". La rapidez con que una situación no controlada puede cambiar de buena a mala contribuye a la dificultad de apreciar la contaminación y actuar sobre ella (lo que equivale a decir que la curva de intensidad, en forma de joroba, propende a tener un ápice muy agudo). Hasta qué punto este modelo sea aplicable (si substituímos "contaminación" por "población"), esto lo veremos en el capítulo 21. Como puede verse en la gráfica inferior de la figura 16-2, los materiales tóxicos presionan desde el principio; reducen cada vez más la productividad a medida que la cantidad aumenta, pero, también aquí podrá ocurrir que, a niveles bajos o crónicos, el efecto resulte difícil de descubrir.

### 3. LAS FASES DEL TRATAMIENTO DE DESECHOS

Se acostumbra a considerar el tratamiento de desechos degradables en tres etapas: 1) *tratamiento primario*, un cernido y una sedimentación mecánicos de sólidos (que son quemados o enterrados); 2) *tratamiento secundario*, reducción biológica de materia orgánica, y 3) *tratamiento terciario o avanzado*, esto

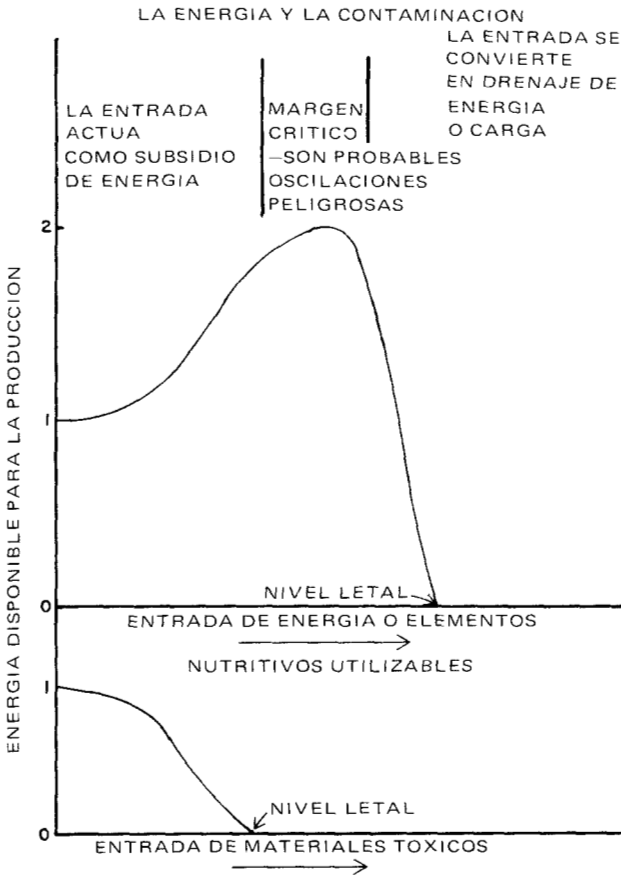


FIG. 16-2. Modelo esquemático de los efectos de los dos tipos de contaminación: orgánica degradable (gráfica superior), y tóxica no degradable (gráfica inferior). Véase la explicación en el texto.

es, la eliminación química de fosfatos, nitratos, elementos orgánicos y otros materiales. Este tratamiento completo en tres pasos de los desechos líquidos se muestra en la figura 16-3. Según ya se señaló, el tratamiento secundario es llevado a cabo por un sistema biológico de ingeniería en que los microorganismos descomponen materia orgánica del mismo modo en que esto tiene lugar de modo natural en los suelos y sedimentos. El dispositivo más corriente es el sistema de lodo activado, que requiere bombas eléctricas u otra energía para airear y circular el material. Otro sistema es el del "filtro de goteo", en que el líquido objeto del tratamiento primario corre, por gravedad, por sobre de piedras o rastros de superficies de plástico, que crean una superficie aireada parecida a los rabones en un río natural. La función de los invertebrados detritívoros en estos sistemas microbianos de descomposición se examinó en la pág. 32. Un estudio de una planta de tratamiento secundario constituye un ejercicio excelente (y muy importante) para una clase

de ecología. Véase una guía para la ecología de un tratamiento secundario en Hawkes, (1963).

En fecha reciente se han combinado los tratamientos primario y secundario en plantas compactas "conjuntas" que resultan particularmente indicadas en los casos de desarrollo suburbano y en pequeñas ciudades. Conviene recordar que el concentrar el tratamiento en un espacio menor requiere una aportación de energía, en términos de corriente, aumentada, así como también una atención más delicada en términos del personal que debe hacer funcionar y reparar la maquinaria, ya que toda interrupción significa una inyección instantánea de aguas negras brutas en el medio. Por supuesto, esto ilustra una vez más el principio de que la complejidad y la eficacia aumentadas en la utilización del espacio requiere un aumento en el gasto de energía para la "eliminación de trastornos" (véase pág. 39).

En términos de costos de construcción y funcionamiento, los sistemas más baratos son los de *estanques de oxidación o de estabili-*

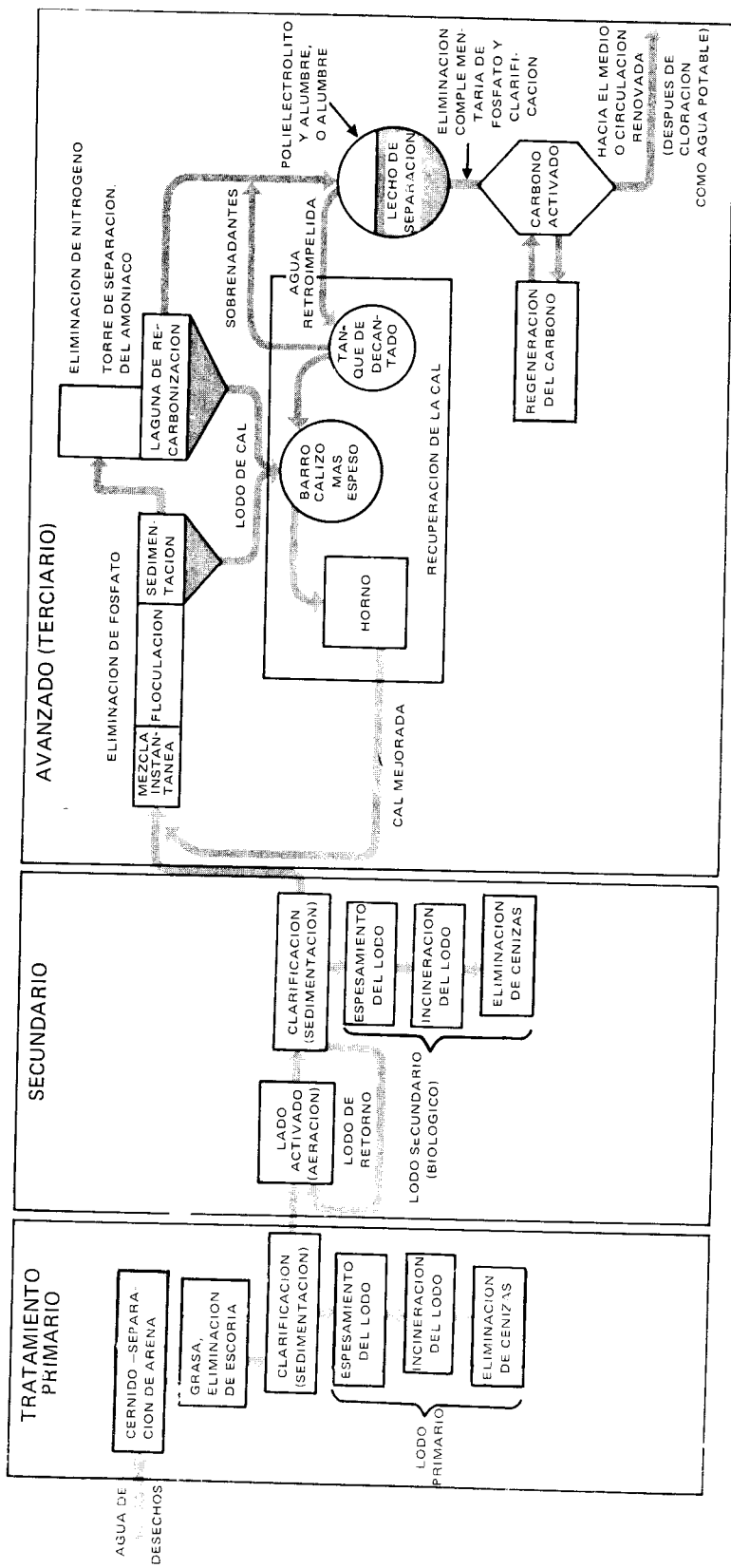


Fig. 16-3. Las tres etapas para el tratamiento de aguas negras y otros desechos orgánicos similares, en 1970. Muchas ciudades metropolitanas y otras más pequeñas han de completar inclusive los servicios del tratamiento primario, aunque la mayoría tienen en proyecto completar el tratamiento secundario en los próximos años futuros. El tratamiento terciario habrá de añadirse lo más rápidamente posible, o las ciudades se asfixiarán en sus propios desechos, o arruinarán la calidad de su campiña o ambas cosas a la vez.

*zación de desechos*, esto es, de masas poco profundas de agua (de 1.20 a 1.50 m de profundidad), construidas de modo que quede expuesta al aire la mayor extensión posible de superficie. Los desechos se bombean al fondo del estanque, y las algas que crecen vigorosamente en la zona iluminada superior proporcionan la aeración. Esos estanques funcionan como sistemas aerobios y anaerobios, en la misma forma que las lagunas naturalmente fértiles (véase fig. 12-13). El empleo de un dispositivo seminatural de esta clase requiere una gran cantidad de espacio, esto es, aproximadamente una hectárea para el tratamiento de las aguas negras domésticas de 250 personas, y una atención razonable. Por supuesto, la adición de dispositivos para la aeración mecánica podrá aumentar la capacidad de tratamiento por hectárea. Los estanques de estabilización de desechos se utilizan ahora de modo muy generalizado para el tratamiento de las aguas negras de los suburbios en desarrollo, especialmente en climas relativamente cálidos, y son eficaces asimismo en el tratamiento de los desechos industriales de los molinos de papel o de tejidos, de las plantas de preparación de alimentos, de las refinerías de petróleo, etc. No cabe duda que estos estanques se utilizarán en mayor cantidad en el futuro para el tratamiento de los desechos de los comederos de animales, de las granjas avícolas y de los establos de ganado. Tales desechos animales se dejan ahora en gran parte sin tratar y producen una grave contaminación de los ríos (recuérdese que hay en este mundo cinco veces más animales domésticos "equivalentes" que personas; véase pág. 59). Conviene recalcar, con todo, que el estanque de estabilización de desechos es un sistema de "conversión" y no un sistema completo de tratamiento; en efecto, una materia orgánica insalubre es convertida en material algal y en elementos nutritivos higiénicos, que se exportan al medio natural, donde debe

haber una capacidad de espacio y cadenas de alimentos apropiados para tratarlos. La recolección de las algas para forraje animal o utilizar el elemento líquido que sale de los estanques para la piscicultura, el regadío y otros fines útiles, todos estos constituyen posibilidades manifiestas que conviene estudiar más a fondo.

Sin duda, el líquido que sale de un tratamiento secundario aun relativamente completo sigue siendo altamente contaminante en términos de eutroficación (véase pág. 117) y no se presta al uso humano directo. Al paso que la tecnología del tratamiento secundario está relativamente avanzada, el tratamiento terciario, en cambio, se encuentra todavía en gran parte en la etapa de instalación experimental. Muchas ciudades están librando todavía una batalla perdida para asegurarse un tratamiento secundario apropiado, cuando en realidad deberían avanzar hacia la recirculación completa del tratamiento terciario. Miles de pequeñas ciudades y de áreas suburbanas no cuentan con servicio de tratamiento alguno, o tienen solamente un tratamiento primario bruto. Tal como se indica más arriba, la agricultura industrializada apenas trata alguno de sus desechos, que van en aumento (véase un estudio de la contaminación agrícola en Brady, 1967). Se espera que la naturaleza efectúe el tratamiento terciario, lo que puede hacer muy eficazmente, sin duda, a condición de que se le deje espacio suficiente para ello; pero la dificultad empieza cuando las áreas de "tratamiento natural" se convierten en espacio vital humano, ocupado por expansiones complementarias urbanas, agrícolas e industriales que producen desechos a su vez. En tal caso, el hombre ha de volverse hacia el tratamiento terciario artificial, que es varias veces más costoso que el tratamiento secundario convencional. Un cálculo relativo de los costos de las diversas etapas de tratamiento lo dan Stephens y Weinberger (1968) como sigue:

Tratamiento primario .....	0.09 a 0.15 \$ por 1 000 litros
Tratamiento secundario .....	0.25 a 0.35 \$ por 1 000 litros
Tratamiento terciario para eliminar los elementos nutritivos .....	0.50 a 0.75 \$ por 1 000 litros
Tratamiento terciario para producir agua potable .....	0.90 a 1.50 \$ por 1 000 litros

Las cifras más bajas se refieren al costo para grandes plantas que tratan unos 500 millones de litros al día. El costo de capital de una planta de éstas es, para el tratamiento terciario completo, del orden de 300 millones de pesos, frente a 250 millones para el tratamiento secundario y 125 millones para el primario. El producir agua potable por el tratamiento terciario (recirculación completa) es más barato que la desalinización (de la que se calcula que actualmente cuesta al menos tres pesos por 1 000 litros), y es posible que, a no tardar, resulte más barato que el traer el agua entubada desde grandes distancias. También la calidad del agua recirculada sería mejor que la que beben actualmente millones de moradores de las ciudades.

En áreas de menor densidad de población existe un interés creciente por servirse para el tratamiento terciario de ecosistemas tanto terrestres como acuáticos. Esto es lógico, porque la superficie de los medios terrestres es muchas veces mayor que la de los medios de agua dulce. Los experimentos en los que se irrigan áreas de tierra con agua de desechos de tratamiento secundario por medio de un sistema de rociadores indican que en Estados Unidos Orientales pueden añadirse hasta cinco centímetros de agua por semana, sin detrimento de la calidad del agua subterránea, a la precipitación pluvial normal (véase Parizek y col., 1967; Kardos, 1967; Sopper, 1968; Bouwer, 1968). Esto es, los fosfatos, nitratos y otros elementos nutritivos añadidos a esta velocidad se colaron a la capa de vegetación del suelo. El desarrollo de los cultivos, de los pastos y del bosque joven se vieron asimismo reforzados por esta "irrigación rociada" de elementos nutritivos de desechos. Por supuesto, un "filtro" de tierra de esta clase tiene una capacidad mayor a largo plazo si se efectúa un esquilmo de elementos nutritivos, mediante recolección o pastoreo. Sin embargo, la experiencia pasada con toda clase de regadío advierte que se producirá, con altas velocidades de suministro, una acumulación gradual de elementos nutritivos o sales. Los experimentos realizados corrientemente habrán de continuarse probablemente por muchos más años todavía, antes de que pueda averiguarse la capacidad verdadera de tratamiento terciario de diversas clases de vertientes terrestres. Mientras tanto, será prudente actuar de acuerdo con el principio de que el suministro óptimo será inferior al suministro

máximo que parece tolerarse en un experimento de tres a cinco años (véase un examen del principio de optimación en la pág. 84).

#### 4. LA ESTRATEGIA DEL APROVECHAMIENTO Y EL CONTROL DE DESECHOS

Al tratar con los materiales de desecho, el hombre tiene tres opciones básicas, a saber: 1) verterlos, sin tratar, en el medio apropiado más cercano, como el aire, un río, un lago, la tierra, un pozo o el mar; 2) depositarlos y tratarlos en un parque de aprovechamiento de desechos ambiental delimitado, donde unos ecosistemas seminaturales de ingeniería, como estanques de oxidación, bosques de irrigación por rociado y rellenos de tierra realizan la mayor parte del trabajo de descomposición y recirculación, y 3) tratarlos en sistemas artificiales químico-mecánicos de regeneración.

La primera opción se basa en la idea de que "la solución de la contaminación está en la disolución"; ha sido y sigue siendo la práctica principal de eliminación de desechos empleada casi en todas partes. Así, por ejemplo, las industrias y las ciudades han propendido a concentrarse a lo largo de las corrientes de agua, que proporcionan cloacas gratuitas. Por supuesto, esta solución ya no puede seguir practicándose por más tiempo y ha de descartarse lo más rápidamente posible, cueste lo que cueste.

La segunda opción proporciona el método más económico de evitar la contaminación ambiental general por el volumen relativamente diluido pero grande de desechos que actualmente a tal punto reducen la calidad del espacio vital del hombre y ponen su salud en peligro. El poner de lado grandes áreas para el tratamiento seminatural de los desechos preservaría al propio tiempo un valioso espacio libre que no sólo protege la calidad ambiental en general, sino que proporciona además otros usos (producción de alimentos y de fibras, intercambio de gases atmosféricos, recreo, etc.) Un parque de aprovechamiento de desechos se incluyó en el área urbana planificada ilustrada por los modelos del cuadro 15-2 y la figura 15-5. Dos ejemplos de la disposición del parque de desechos se muestran en la figura 16-4: el diagrama superior muestra de qué modo los desechos de refinerías de petróleo son tratados por medio de una serie de estanques, y el de la parte inferior muestra un proyecto hipotético para el trata-



miento de la contaminación térmica y radiactiva de una nueva planta de energía atómica. En ambos casos, el agua que sale del área delimitada de tratamiento y entra en el medio público general no está "contaminada" en modo alguno. En muchos casos, los estanques de tratamiento de desechos se "auto-diseñarán", según la expresión de H. T. Odum (1967 y 1970), para hacer frente a la entrada y requerirán así un grado mínimo de ingeniería y atención por parte del hombre. Un terraplén sanitario grande, bien concebido y funcionando eficazmente para la eliminación de desechos sólidos debería constituir otro elemento del concepto del parque de eliminación de desechos.

Para ejercer la opción lógica de dejar que la naturaleza efectúe una gran cantidad de trabajo, han de ponerse de lado grandes superficies de tierra y agua, lo que, según se ha indicado ya, proporciona al propio tiempo una de las mejores garantías contra la clase de desarrollo excesivo examinado en el capítulo precedente (sec. 8). Así, pues, las nuevas industrias y las plantas municipales de tratamiento ya no deberían seguir instalándose en las márgenes de ríos o en medio de áreas congestionadas, donde vive la gente, sino que deberían "confinarse" o "situarse" en el medio de áreas naturales lo bastante grandes para el tratamiento de los desechos degradables y el depósito de los desechos venenosos (como los desechos radiactivos, ácidos, etc.), que nunca deberían hallar el camino hacia el medio general. En el pasado, los planificadores urbanos consideraban que de 12 a 25 hectáreas constituían un espacio apropiado para un "parque industrial". Para un aprovechamiento de desechos conjunto, podrán necesitarse acaso de 250 a 2 500 hectáreas para un complejo industrial grande (véase la leyenda de la figura 16-4, y también página 514). El agua recirculada y la recuperación de productos valiosos debería pagar con creces el costo de la tierra. El separar la industria y los aeropuertos del espacio residencial paga asimismo dividendos en términos de supresión de ruido, según se describió en la sección 7 de este capítulo. Los mayores obstáculos para "operar con la naturaleza" en esta forma son de carácter legal, económico y político (véase sec. 6). Si la industria privada y las municipalidades no proyectan por anticipado, o no pueden hacerlo (a causa de una legislación inapropiada), el hombre se

verá obligado cada vez más a orientarse hacia la tercera opción, más costosa y técnicamente difícil, del tratamiento artificial.

Por supuesto, el tratamiento y la recirculación abióticos son necesarios para algunos tipos de desechos, especialmente en áreas industriales densamente pobladas. El tratamiento mecánico es tal vez la sola opción para algunos componentes de la contaminación del aire, que han de suprimirse o reducirse en su origen mismo. Si esto no es técnicamente posible, habrá que buscar una fuente de energía o un procedimiento industrial sustitutivo, puesto que, según lo indicamos ya, no puede tolerarse por más tiempo el costo de la contaminación del aire. En efecto, si nos vemos acorralados y necesitamos volvernos hacia el costoso tratamiento artificial tanto de los desechos biodegradables como de los venenos, ¿quién pagará los gastos? Según se verá en el capítulo 20, se ha desarrollado para los navíos espaciales un sistema muy complicado de regeneración del aire y el agua, pero el costo per capita da vértigo.

Terminaremos esta sección con una nota positiva. La historia del Lago Washington, una gran extensión de agua rodeada por la ciudad de Seattle y sus suburbios, proporciona una buena demostración de en qué forma las áreas urbanas sitiadas pueden invertir la tendencia insidiosa de la mengua de la calidad del agua, atacando el problema en su conjunto mediante la asociación de los gobiernos de la ciudad, del condado y del distrito. La sucesión de deterioro de la calidad del agua, protesta pública, acción política, emisión de bonos, desviación de las aguas negras y recuperación de la calidad del agua la describe Edmondson (1968) en detalle y se la cita en la prensa popular como modelo para otros centros (véase, por ejemplo, un artículo de Earl Clark, en *Harper's Magazine*, del mes de junio de 1967). En la figura 16-5 se representan las gráficas de cuatro índices de la calidad del agua del Lago Washington en el periodo comprendido entre 1933 y 1969. Dos de los índices representan sendas características importantes del agua, y los otros dos se refieren a la diversidad y composición del elemento de las diatomeas del fitoplancton (esto es, son índices de comunidad). Las líneas verticales numeradas significan acontecimientos importantes en la historia del lago, tal como se enumeran en la leyenda de la figura. En los años cincuenta, 11 municipa-

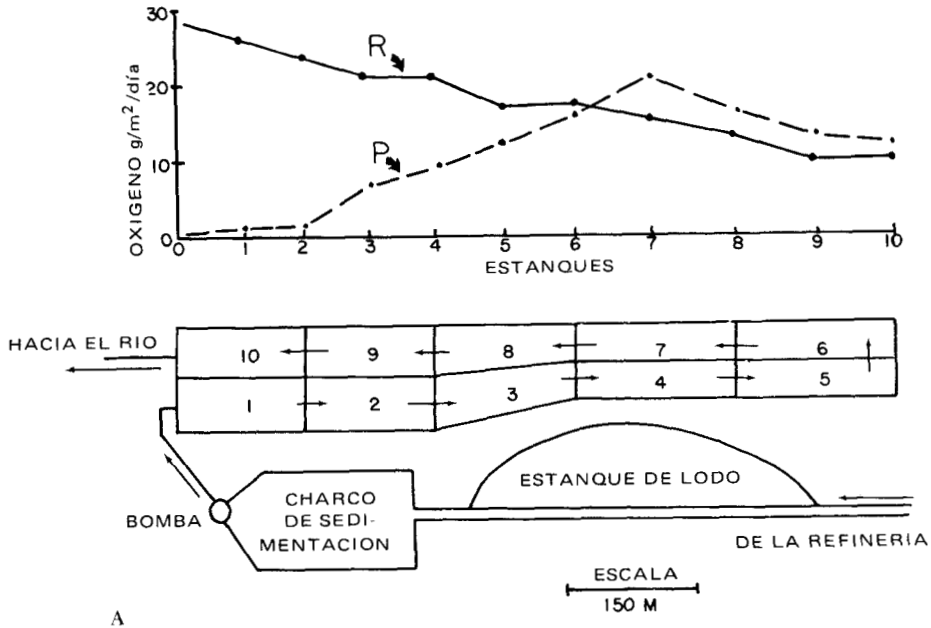


FIG. 16-4. Dos ejemplos de parques de aprovechamiento de desechos que combinan los tratamientos seminatural secundario y terciario de los desechos con la protección de la vertiente, del recreo, de la silvicultura, la piscicultura y la agricultura como operaciones secundarias. A. El tratamiento de desechos de una refinería de petróleo de Oklahoma se efectúa a bajo costo haciendo circular los líquidos de salida de la refinería lentamente a través de una serie acoplada de charcos y estanques (diagrama inferior). Como puede verse en la gráfica superior, la vigilancia de la producción de oxígeno (P) y su utilización (R) en cada estanque demuestra que las comunidades de estanque natural "auto-designadas" degradan la materia orgánica y establecen un buen equilibrio entre P y R en el momento en que el agua llega al décimo estanque y es reconducida a las vías acuáticas públicas. (Copiado de Copeland y Dorris, 1964.)

lidades distintas vertieron en el lago cantidades en aumento de aguas negras tratadas secundariamente, lo que se tradujo en una eutrofización progresiva de los cultivos (esto es, en un enriquecimiento en materia de elementos nutritivos, véase pág. 15). Floraciones algales molestas y agotamiento de oxígeno en el hipolimnio (véase pág. 63) proporcionaron advertencias del deterioro y atrajeron la amplia atención del público que preparó el terreno para la acción política. En 1958, se constituyó la federación del "Metro" y se sometió a votación pública una emisión de bonos de renta de 120 millones de dólares. Primero la emisión fracasó, porque la ciudad votó que "sí" y los suburbios votaron que "no" (lo que ilustra un crónico problema político americano que proviene del hecho de que los suburbios no se dan cuenta de que forman parte del sistema urbano conjunto), pero, en una segunda vuelta, la emisión de bonos del "Metro" fue aprobada. En 1963, una tercera

parte aproximadamente de las aguas negras fue desviada del lago y, para 1968, casi la totalidad de ellas lo había sido. Como puede verse en la figura 16-5, la recuperación del lago ha sido espectacular, invirtiéndose los cuatro índices. Edmondson cree (en una comunicación personal) que en unos pocos años más el lago volverá a su estado, al menos, del año 1930. Pese a que haya todavía en él grandes cantidades de fosfatos y otros elementos nutritivos, éstos propenden a enterrarse en los sedimentos y se substraen, en esta forma, al ciclo biogeoquímico anual. Un aspecto importante de esta historia de supresión de contaminación fue el hecho de que unos limnólogos de la Universidad de Washington habían estado llevando a cabo estudios acerca del lago, de modo que las tendencias y las causas pudieron documentarse en este caso con seguridad; es posible que, sin esta información, la acción política se habría visto diferida, tal vez hasta que hubiera sido demasiado

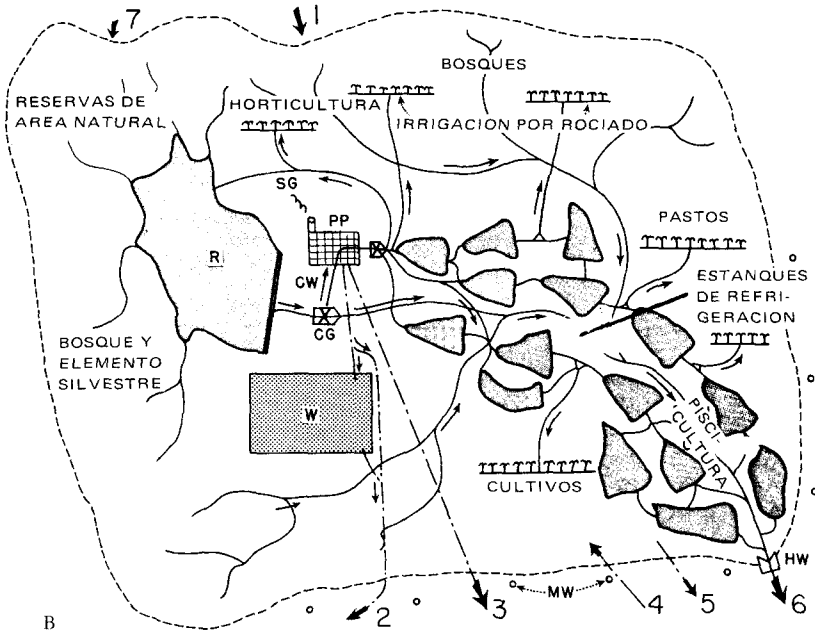


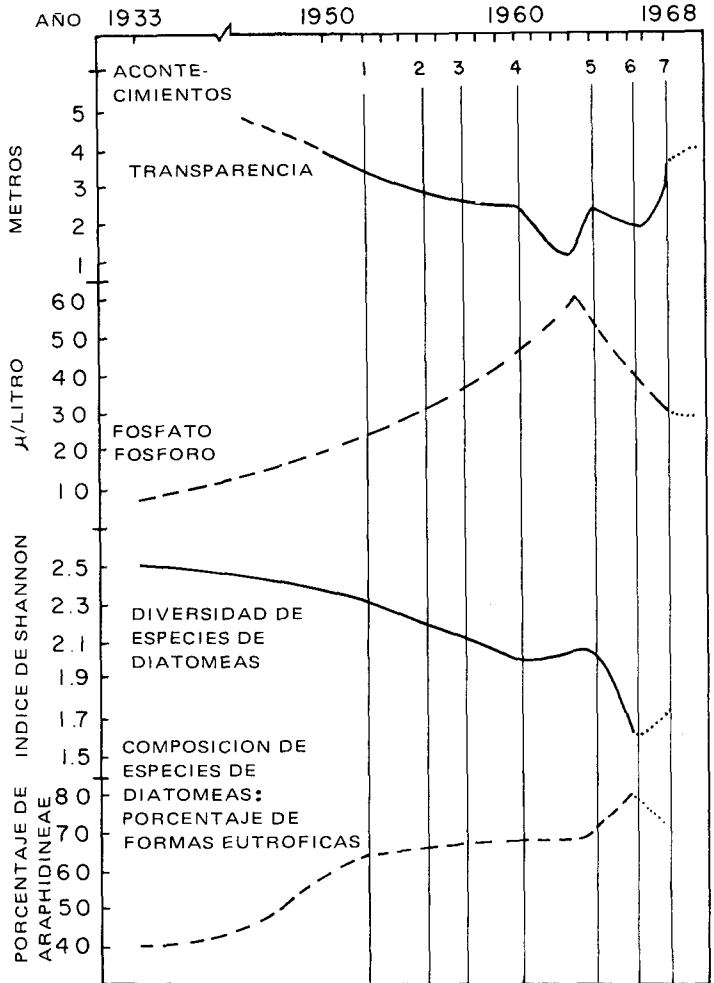
FIG. 16-4. B, Diseño esquemático de un parque de aprovechamiento de desechos de la planta atómica (PP) del futuro, situada en la cuenca de una vertiente natural (delimitada por la línea punteada). El calor de desecho (esto es, la contaminación térmica) en el agua de refrigeración del reactor (CW), que sale de un gran depósito de almacenamiento, es disipado totalmente por refrigeración de evaporación de la red de estanques de poca profundidad y de sistemas de irrigación por rociado. Los estanques calientes podrán utilizarse para la piscicultura, la pesca deportiva u otros objetivos recreativos. La irrigación de partes de la vertiente terrestre aumenta el rendimiento de productos forestales o agrícolas útiles, al paso que hace recircular simultáneamente el agua a través del "filtro vivo" de la tierra, reconduciéndola a los ríos, estanques y a la capa freática. Los desechos nucleares de bajo nivel y los desechos sólidos contenidos en un área de relleno de tierra (W) cuidadosamente administrada y los desechos nucleares de alto nivel en los elementos de combustible utilizados son exportados hacia un lugar especial de enterramiento fuera del parque de aprovechamiento. La corriente del río, el agua subterránea y los gases amontonados son vigilados continuamente por vertederos hidrológicos (HW), pozos de control (MW) y sistemas de control de los gases amontonados (SG), con objeto de asegurar que ninguna contaminación de aire o agua salga del área controlada. Las entradas y salidas principales de este sistema ambiental comprenden (véanse las flechas marginales numeradas): 1) entrada de luz solar y precipitación pluvial; 2) exportación de los desechos nucleares al lugar de enterramiento; 3) corriente de alta tensión a las ciudades, etc.; 4) entrada de combustible nuclear y otros; 5) salida de alimento, fibras, aire puro, etc.; 6) corriente río abajo de agua pura para la agricultura, la industria y las ciudades; 7) uso público y profesional para recreo, enseñanza e investigación ecológica. El tamaño de un parque completo de aprovechamiento de desechos de esta clase dependerá del clima y la topografía regionales, así como de la cantidad de energía eléctrica u otra derivada hacia la refrigeración del reactor; sin embargo, una extensión del orden de 4 000 hectáreas para una central de 2 500 megavatios será la mínima que se necesitaría para asegurar un control de contaminación del 100 por 100, habida cuenta de los accidentes y las averías mecánicas posibles, según se explica en el cap. 17, pág. 514. Con todo, semejante capacidad de tratamiento de desechos podría soportar también cierta cantidad de industria ligera dentro del parque. La industria pesada, en cambio, deberá situarse dentro de su propio parque de aprovechamiento de desechos.

tarde (obsérvese, en efecto, el rápido aumento de la velocidad de deterioro entre 1960 y 1963, indicando que es posible que el lago se salvara justamente en el último momento).

Finalmente, debemos señalar que la supresión de la contaminación del Lago de Wash-

ington no proporcionó solución permanente alguna; en efecto, el lago se salvó desviando simplemente los líquidos hacia una masa mayor de agua, esto es, hacia el Puget Sound (!). El paso siguiente es el tratamiento terciario, que requerirá otro ciclo de educación pública,

FIG. 16-5. Inversión de eutroficación cultural en el Lago Washington, Seattle: un relato de deterioración de la calidad del agua, de acción política y de recuperación parcial. Los acontecimientos numerados son como sigue: 1) Once plantas distintas de tratamiento de aguas negras descargaban aguas negras tratadas en el lago. 2) Primera floración observable de algas nocivas (*Oscillatoria*). 3) Primer descubrimiento de agotamiento de oxígeno en el agua del fondo (hipolimnio durante el verano). 4) Se aprueba la legislación relativa al proyecto de aguas negras del gobierno del Metro (1960). 5) Primer paso en la desviación de las aguas negras (1963). 6) Segundo paso en la desviación de las aguas negras (1965). 7) La totalidad de las aguas negras es desviada (1967). Las tendencias de cuatro índices de la calidad del agua (dos índices físicos y dos biológicos) se exponen. Véanse explicaciones más detalladas en el texto. (Gráfica basada en Edmondson, 1968 y Stockner y Benson, 1967.)



de acción política concertada y de emisión de bonos. Sin embargo, tal vez no sea necesario, en este caso, esperar hasta que se deteriore el mar (!). Según lo ha señalado Hasler (1969), historias de casos como la del Lago de Washington muestran que la eutroficación cultural puede invertirse (véase también página 282).

**5. LA VIGILANCIA DE LA CONTAMINACION**

Por supuesto, la supresión eficaz de la contaminación depende no sólo del tratamiento y el control, sino también de la vigilancia apropiada del medio general, de modo que sepamos con seguridad cuándo se necesitan medidas de control y si las que existen funcionan o no. La vigilancia adopta dos formas básicas, a saber: 1) medición directa de la

concentración de los contaminantes o de sustancia clave, como el oxígeno, que se agotan por contaminación, y 2) el uso de índices biológicos, que van de los bioensayos con microorganismos y las mediciones de B.O.D. (Biochemical Oxygen Demand) (véase página 14) hasta la clase de indicadores de la comunidad total examinados en el capítulo 5, sección 6 y capítulo 6, sección 4.

A título de ejemplo de la primera clase de vigilancia, la contaminación del aire arriba de las grandes ciudades de California es vigilada actualmente por detectores montados en un aeroplano, que miden diariamente la concentración y la representan por medio de gráficas, de  $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{CO}$  y otros contaminantes, en un amplia área regional. Los índices de contaminación del aire se han convertido en parte de los informes meteorológicos en muchas ciudades. Se señaló ya la necesidad

de una vigilancia del bióxido de carbono a escala mundial. Los índices biológicos se utilizan de modo muy generalizado en la vigilancia de la contaminación del agua. Además de los índices de diversidad (véase fig. 6-5) y los indicadores generales de especies, como los que se ven en la figura 16-6, hay numerosos índices de función de la comunidad que serán acaso muy útiles, como por ejemplo, la relación P/R (véase fig. 16-4, A), la razón de la clorofila y la biomasa bacteriana (véase pág. 168), el tamaño medio de los organismos (la contaminación es más favorable a los organismos pequeños que a los grandes); véase Oglesby (1967) y Menhinick, (1964), la cantidad de hemoglobina en la biomasa animal como índice de bajo oxígeno, la cantidad de pigmento algal azulverde como índice de la contaminación del hidrato de carbono, así como muchos otros índices que han de estudiarse detenidamente. Con mucha frecuencia, la comunidad contendrá más "información" acerca de los efectos totales de la contaminación de los que puedan deducirse de la medición de factores individuales. El reto que se le pone a la investigación ecológica es el de encontrar rápidamente la forma de "leer" esta información (!).

Véase un estudio de método químico en el informe de la American Chemical Society de 1969, "*Cleaning Our Environment; the Chemical Basis for Action*", y un estudio del método biológico en el libro, "*The Practice of Water Pollution Biology*", del Departamento del Interior (editado por Machenthun, 1969).

## 6. DERECHO AMBIENTAL \*

El eslabón más débil en la estrategia de supresión de la contaminación es, lo mismo que en la planificación del empleo de la tierra, la protección legal inapropiada de la calidad del medio y del consumidor. Según se esbozó en el capítulo 9, uno de los principios principales relativos al desarrollo de los sistemas ecológicos tiene que ver con la distribución de la energía en el sistema. Cuando el sistema ecológico es joven, la corriente mayor de energía se dirige hacia la *produc-*

*ción*, esto es, al crecimiento y la construcción de una estructura compleja; pero, a medida que la densidad de población se aproxima al nivel de saturación, el sistema ecológico madura, en el sentido de que una proporción mayor de la energía disponible es desplazada hacia la *conservación* de la estructura compleja que se ha creado. Existe un paralelo, por supuesto, en el desarrollo de la sociedad humana, paralelo que se justifica, porque el hombre y el medio constituyen un sistema ecológico. Hay más que mera coincidencia en el hecho de que empezamos la década de los setenta con una preocupación creciente por los derechos humanos y la calidad ambiental, juntamente con una inquietud en aumento, entre la gente joven y los que mantienen nuestra sociedad compleja y altamente técnica. El ecólogo contempla todas estas tendencias como parte de una expresión, perfectamente natural y perfectamente previsible, de la necesidad básica de desarrollar nuevas estrategias adaptadas al sistema maduro.

Hasta el presente, los premios económicos mayores y la más firme protección legal se han otorgado a los que producen, construyen, contaminan y explotan los recursos de la naturaleza; esto, podemos sostener, es perfectamente apropiado en las etapas precursoras de la civilización, puesto que el hombre ha de empezar en cierto modo por someter y modificar el medio, con objeto de poder vivir en él. Pero es obvio, ahora, que premios y protección al menos iguales han de concederse a la gente, las profesiones y las industrias que mantienen la calidad de la existencia humana; en efecto, la supervivencia en el futuro depende de que se encuentre o no un equilibrio entre el hombre y la naturaleza, en un mundo de recursos limitados. Esto no significa que el hombre deba volver a la naturaleza, pero significa que necesitará volver a alguna de las cosas buenas, sensatas y anticuadas como la de las botellas a devolver, el ir a pie y la preocupación humana por su vecino. Algunas cosas, por ejemplo la de las botellas desechables, que en un tiempo creímos que constituían "progreso", se han revelado, por el contrario, como injuria tanto para el hombre como para la naturaleza. Mientras esta transición se produce, la base del desarrollo económico se desplaza de la explotación a la recirculación, del desechar al volver a usar, y de la cantidad a la calidad. Los procedimientos y la educación legal han de adaptarse en con-

\* Esta sección es una modificación del prefacio escrito por E. P. Odum para el libro que tiene por título *Environment Law Review—1970* editado por Floyd Sherrod y publicado por Clark Boardman y Co., Nueva York.

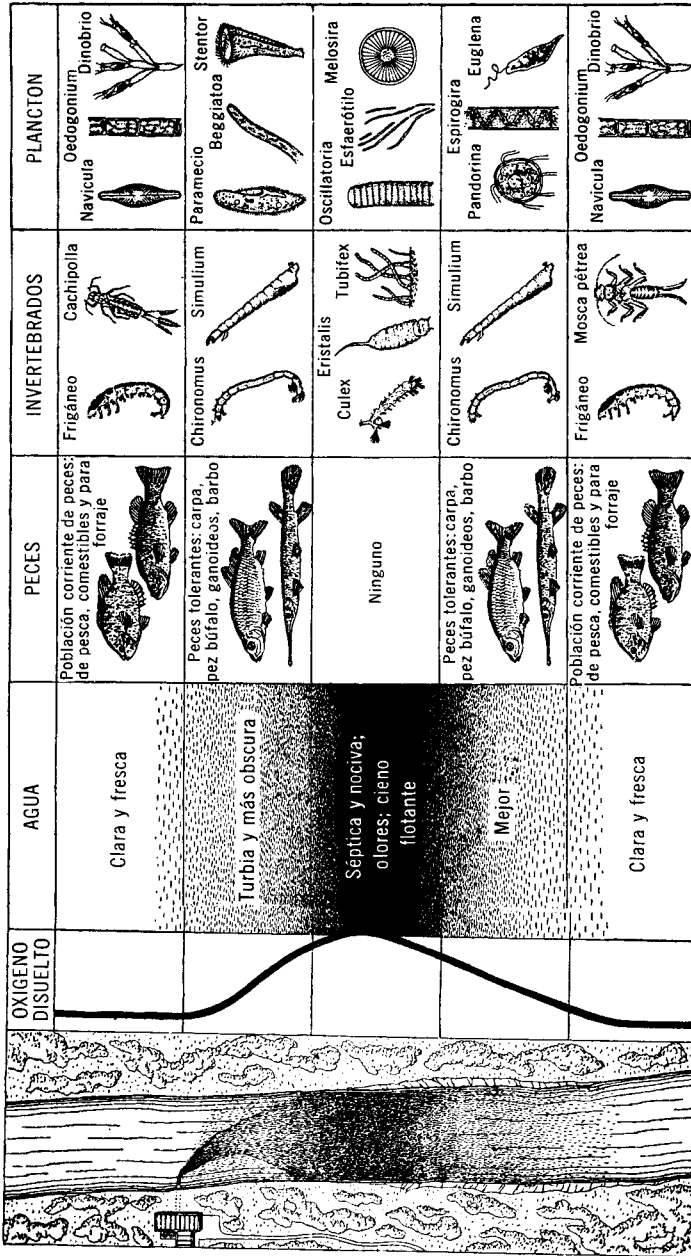


FIG. 16-6. Contaminación de un río con aguas negras no tratadas y recuperación subsiguiente, tal como se refleja en los cambios de la comunidad biótica. A medida que el oxígeno disuelto en el agua disminuye (curva de la izquierda), los peces desaparecen, y sólo se encuentran en la zona de máxima descomposición orgánica los organismos capaces de obtener oxígeno de la superficie (como en el caso de las larvas del mosquito Culex) o los que son tolerantes a una baja concentración de oxígeno. Una vez que las bacterias han reducido todo el material descargado, el río vuelve a su estado normal. (Según Eliassen, Scientific American, vol. 186, núm. 3, marzo de 1952.)

secuencia, puesto que la ley, respaldada por una fuerte opinión pública, es la principal "retroalimentación negativa" que establece los controles necesarios. El derecho tradicional "centrado en el cliente particular" ha de ensancharse ahora para incluir un énfasis mayor en el derecho público y ambiental. Las facultades universitarias de derecho, que han propendido a ser ultraconservadoras y a mantenerse aisladas con respecto a otras escuelas y departamentos académicos, necesitan salirse de sus torres de marfil y establecer mejores enlaces de comunicación con las ciencias ambientales y sociales, y necesitan además estimular a sus estudiantes a buscar una mejor capacitación en estas y otras importantes materias. Un inventario del derecho ambiental, tal como se lo comprende y practica ahora (véase por ejemplo, Sherrod, 1970, y Baldwin y Page, dirs., 1970), revela la necesidad urgente de desarrollar unos procedimientos más extensos, que contrarresten la fragmentación excesiva y ayuden a resolver las contradicciones que actualmente hacen que sea tan difícil ocuparse de la contaminación (y de muchos otros problemas) sobre una base legal. No sólo es el derecho ambiental inapropiado a los niveles local y nacional, sino que ni siquiera existe al nivel internacional, pese a la necesidad manifiesta de haber de proteger la atmósfera y los mares. No hay área más importante que la del derecho ambiental, esto es, un campo que presenta un reto ilimitado a la juventud motivada de hoy en día.

En un libro interesante llamado *Governing Nature*, Murphy (1967) señala que las restricciones y las reglamentaciones gubernamentales solas son inapropiadas para evitar la contaminación, pues deben haber asimismo incentivos económicos y legales. Examina costos de efluentes, internalización del costo del desarrollo de productos para incluir el tratamiento de los desechos y la recirculación, exención de impuestos para industrias que proyectan introducir la eliminación de desechos y otras formas de proporcionar premios a la conducta de grupo en interés del público (véase también Hardin, 1968, y Crowe, 1969).

## 7. ALGUNAS AREAS DE PROBLEMAS

### Contaminación del aire

La magnitud de la contaminación del aire en un país industrializado como en Estados

Unidos está indicada por los datos del cuadro 16-1. Estos datos (1966) sólo muestran la *importancia relativa* de los contaminantes y de las fuentes, porque es el caso que la *cantidad absoluta* aumenta con el año. Aunque los aspectos a escala del país y globales sean bastante graves (véase Singer, 1969), son las concentraciones locales, con todo, que se forman sobre ciudades como Tokio, Los Angeles y Nueva York durante las inversiones de temperatura (esto es, el aire atrapado bajo una capa caliente superior que impide el ascenso vertical de los contaminantes) las que producen la mayor preocupación inmediata. Como ya se sugirió (pág. 476), la contaminación del aire proporciona la señal de retroalimentación negativa que bien podría ser la que salve la sociedad industrializada de extinción, porque: 1) proporciona una señal clara de peligro, indicadora de que el hombre ha de "frenar" en alguna forma el empleo concentrado de la energía industrial; 2) todo el mundo contribuye a ella (ya sea conduciendo un auto, sirviéndose de la electricidad, compran-

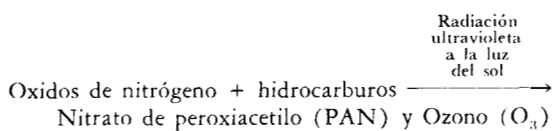
Cuadro 16-1  
LA MAGNITUD RELATIVA DE LA CONTAMINACIÓN  
DEL AIRE EN ESTADOS UNIDOS \*

	Millones de toneladas métricas/año	
<i>Por contaminante</i>		
Monóxido de carbono	65	(52 por 100)
Oxidos de sulfato	23	(18 por 100)
Hidrocarburos	15	(12 por 100)
Materia en partículas	12	(10 por 100)
Oxidos de nitrógeno	8	(6 por 100)
Otros gases y vapores	2	(2 por 100)
<i>Por el origen</i>		
Transporte	74.8	(59.9 por 100)
Industria	23.4	(18.7 por 100)
Producción de electricidad	15.7	(12.5 por 100)
Calefacción espacial	7.8	(6.3 por 100)
Eliminación de desperdicios	3.3	(2.6 por 100)
Total	125.0	

\* Datos del informe de la Academia Nacional de Ciencias, "Waste Management and Control" (1966). Están proyectados aumentos por al menos 20 años. La situación empeorará antes de mejorar (¿sí mejora?).

do un producto, etc.) y la padece, de modo que no se la puede achacar a víctima propiciatoria cómoda alguna, y 3) una solución ha de surgir de una consideración holística, ya que los intentos enderezados a reducir una fuente cualquiera o un contaminante cualquiera como problema separado son no sólo ineficaces, sino que sólo podrían desviar acaso la contaminación hacia alguna de las demás categorías.

La contaminación del aire proporciona asimismo un excelente ejemplo de sinergismo (véase pág. 101), por cuanto algunas combinaciones de contaminantes reaccionan en el medio para producir contaminación complementaria, lo que agrava considerablemente el problema conjunto. Por ejemplo, dos elementos del escape del automóvil se combinan en presencia de luz solar para producir nuevas substancias más tóxicas todavía, conocidas como "smog fotoquímico", como sigue:



Las dos substancias secundarias no sólo causan en el hombre lagrimeo y dificultad respiratoria, sino que son además sumamente venenosas para las plantas; en efecto, el ozono aumenta la respiración de las hojas y mata la planta agotando su alimento, mientras que el PAN bloquea la "reacción de Hill" en la fotosíntesis, con lo que mata la planta al impedir la producción de alimento (véase Taylor y col., 1961, y Dugger y col., 1966). Las variedades tiernas de las plantas cultivadas por el hombre se convierten en víctimas tempranas, de modo que determinados tipos de agricultura y horticultura ya no siguen siendo posibles a proximidad de las grandes ciudades. Otros contaminantes fotoquímicos que se clasifican bajo la denominación general de hidrocarburos aromáticos polinucleares (PAH) son carcinógenos conocidos.

Otro sinergismo peligroso es el que tiene lugar cuando  $\text{SO}_2$ , que normalmente sería arrastrado y se oxidaría en la atmósfera, adsorbe contaminación en partículas (polvo, moscas, ceniza, etc.), entra en contacto con tejido húmedo (como la parte interior de nuestros pulmones) o con gotitas de humedad y se convierte en ácido sulfúrico (!). Esta contaminación "ácida" constituye no sólo un

peligro para la salud, sino que corroe el metal y la piedra caliza, causando daños por millones de dólares a estructuras de fabricación humana. Hay además otra clase de sinergismo entre el fumar cigarrillos y la contaminación del aire. En efecto, la contaminación del aire puede someter en una ciudad el no fumador al mismo nivel de envenenamiento de la sangre por bióxido de carbono que experimenta el fumador que fuma una cajetilla de cigarrillos al día (véase Goldsmith y Landaw, 1968). Según Lave y Seskin (1970), el habitante de la ciudad que fuma corre diez veces más peligro de contraer cáncer del pulmón que el hombre rural que no fuma.

Véase información complementaria sobre la contaminación del aire en el informe AAAS (Dixon, presidente) y Stern (1968).

### Insecticidas

Para obtener una visión de conjunto de la cuestión altamente controvertida del control de plagas, podrá resultar indicado pensar en términos de lo que Carroll Williams (1967) llama las "tres generaciones de pesticidas", esto es: 1) las sales botánicas e inorgánicas (arsenicales, etc.), 2) la generación del DDT (organocloruros, organofosfatos y otros venenos de "ancho espectro", y 3) las hormonas (substancias bioquímicas de "espectro angosto") y los controles biológicos (parásitos, etc., que apuntan a señalar el control con precisión, sin envenenar el ecosistema entero.

La primera generación de pesticidas era apropiada para mantener al abuelo bien alimentado cuando las granjas eran pequeñas y diversificadas, el trabajo del campo abundaba y las prácticas de los cultivos eran favorables para bloquear formaciones masivas de plagas. El DDT y los demás insecticidas poderosos de ancho espectro no sólo introdujeron una era de agricultura industrializada, sino que se suponía que iban a "resolver" todos los problemas relativos a las plagas para siempre. Según no es ahora sino demasiado evidente, este optimismo es la causa, en parte, del grave revés que resultó de la saturación casi absurda del medio con los venenos de ancho espectro persistentes (o sea que sólo se degradan muy lentamente), hasta el punto de que ahora nos vemos obligados a suspender el empleo de muchos de ellos. Advertencias, a las que no se hizo caso, de un revés entomológico (esto es, brotes de plagas realmente



inducidas por el rociado) fueron formuladas en los años cincuenta (véase Soloman, 1953, y Ripper, 1956), y el envenenamiento de cadenas enteras de alimentos llamó ruidosamente la atención del público en 1962 con el famoso libro, *Silent Spring*, de Rachel Carson. La obra minuciosamente detallada de Grezenda y col., (1964), demostró de qué manera vertientes enteras se contaminan por el uso incontrolado de pesticidas agrícolas. Finalmente, el efecto insidioso del DDT y de otros hidrocarburos clorados sobre el metabolismo del sistema nervioso y la hormona sexual de los vertebrados (incluido el hombre) se está justamente documentando ahora (véase pág. 81). En visión retrospectiva resulta, pues, que los organocloruros no han proporcionado más que un respiro pasajero, una especie de acción de suspenso, en la guerra continua del hombre con los insectos y otros competidores, y han de ser reemplazados ahora gradualmente por otros procedimientos ecológicamente más sanos. Entretanto, estas substancias han ocasionado uno de los más graves problemas de contaminación del mundo. Sigue una paráfrasis de la apreciación del problema por Wurster (1969):

Los insecticidas de hidrocarburo clorado, que figuran ahora entre los productos químicos sintéticos más extensamente distribuidos del mundo, están contaminando una parte substancial de la biosfera. Son dispersados por todo el medio por corrientes de aire y agua. Sus movimientos y distribución extensa por el mundo entero se explican por sus características de solubilidad y estabilidad química y, especialmente, por su tendencia a adsorber en materia orgánica, a ser transportados en gotitas de aire y a concentrarse en las transferencias de alimentos de vegetales a herbívoros y carnívoros. Su ancha toxicidad indica una gran capacidad de efectos sobre muchas clases de organismos. Los hidrocarburos clorados están degradando gravemente las comunidades bióticas en muchas partes del mundo. Se ha mostrado que destruyen las etapas larvales de valiosos organismos de alimento acuáticos y rebajan la fotosíntesis del fitoplancton marino (lo que podría tener graves efectos sobre el equilibrio gaseoso de la atmósfera). Si bien no se han demostrado efectos directos sobre el equilibrio hormonal en el hombre, los niveles de concentración en el tejido humano son ahora, con todo, suficientemente altos para que tales efectos, y también cáncer

y mutaciones *perniciosas*, pudieran producirse en el futuro (puesto que se ha demostrado que tienen lugar en animales de laboratorio), especialmente si nada se hace para controlar y vigilar el uso ulterior de estos productos químicos potencialmente peligrosos.

Según se indicó en la página 221, existe una diferencia fundamental entre el empleo controlado de venenos no específicos en cultivos donde las causas y los efectos se conocen, y la dispersión de estos mismos venenos en bosques y otras áreas seminaturales, en las que los efectos totales se desconocen y la probabilidad de reveses es muy grande. La contaminación por pesticidas se ha visto muy agravada por el rociado aéreo innecesario de regiones enteras. Otros problemas "imprevistos" surgen porque se prueban nuevos insecticidas (en ocasiones muy superficialmente) al nivel de organización del organismo y se utilizan luego al nivel del ecosistema, sin más prueba alguna. Así, aun si un producto químico mata insectos en jaulas pero no mata, en cambio, una rata de laboratorio, esto no significa que se lo puede utilizar sin peligro al natural. Una vez más, tenemos aquí un caso en el que se producen trastornos porque el especialista agrícola y comercial ignora la diferencia entre una población y un ecosistema (!). Constituyen ejemplos de estudios en los que el ecosistema es el "conejillo de Indias", o el terreno experimental de prueba, los estudios de Barrett (1968) y Malone (1968).

Brown (1961) presenta un estudio objetivo de cuatro casos de programas de control de masa de insectos. En uno de los extremos describe el control muy eficaz del gusano del manzano basado en información científica detallada y en el empleo juicioso de productos químicos. En el otro extremo cita la campaña para erradicar la hormiga del fuego importada (*Solenopsis*) como ejemplo de: 1) demasiado poco estudio antes de emprender el rociado en masa, y 2) una misión mal dirigida del gobierno federal, motivada sobre todo por políticos y llevada a cabo contra el parecer de los científicos más enterados, hasta el punto de "matar con exceso". Se han gastado varios millones de dólares en rociados aéreos en masa, con fundamento en la teoría de que el "bombardeo de saturación" podría erradicar al insecto de una vez para todas. Sin duda, se ha conseguido con esta matanza masiva algún control, pero la erradicación dis-

ta mucho de estar a la vista y, mientras tanto, los animales silvestres acuáticos y terrestres han sufrido gravemente. La tragedia de semejante situación es que se hubiera podido obtener un control mejor con un gasto mucho menor de fondos públicos y un daño general menor del medio, si se hubieran proporcionado al propietario individual del suelo, si así lo deseaba, los medios para controlar la hormiga del fuego en su propio terreno, o si se hubieran emprendido campañas locales, allí donde el problema se presentaba como agudo, a los niveles de condado o federal.

Puesto que el empleo en masa de venenos persistentes de ancho espectro ha sido descartado, es evidente que la estrategia del control de la plaga irá evolucionando cada vez más hacia aquello que los entomólogos economistas llaman *control integrado* (véase Smith y Reynolds, 1966; Smith y van den Bosch, 1967; Smith, 1967 y 1969; Kennedy, 1968, así como el Simposio de la FAO, sobre el "Control Integrado de la Plaga"). El concepto del control integrado implica el empleo coordinado de un conjunto combinado de armas, incluyendo prácticas culturales, anticuadas, sin duda, pero juiciosas; un empleo razonable de pesticidas químicos degradables o de "vida breve", y un empleo mayor y la simulación de los propios métodos de control de la naturaleza, esto es, del control biológico (véase un estudio de Kilgore y Doumts, dirs., 1967), así como el empleo de la tercera generación de pesticidas, tal como se ha esbozado al principio de esta sección. El arsenal para el control integrado comprende lo siguiente:

1. Depredadores, tal como el empleo muy eficaz de mariquitas y crisopos contra las plagas agrícolas, o de escarabajos para controlar la mala hierba (véase Huffaker, 1958).

2. Parásitos, como las avispas cálidas (*Heterospilus prosopidis*), que controlan cierto número de plagas principales.

3. Patógenos, como los virus y las infecciones bacterianas que son específicos de una determinada plaga.

4. Plantas de reclamo, esto es, el cultivo de plantas de poco valor para apartar a las plagas de las de valor mayor.

5. Rotación y diversificación de los cultivos.

6. Esterilización química o por radiación (véase cap. 17, pág. 504).

7. Estimulantes hormonales, como las hormonas juveniles que impiden a los insectos

completar su ciclo vital (véase Williams, 1969).

8. Feromonas, o sean ñagazas sexuales y otros productos bioquímicos que regulan el comportamiento de la peste (véase pág. 33).

9. Insecticidas químicos degradables: fosfatos orgánicos y otros.

10. Selección artificial, con miras más bien a la resistencia contra enfermedades y plagas que a un rendimiento a breve plazo como tal.

Cabe decir que la vigilancia y el estudio constantes y los profesionales capacitados forman parte, en verdad, de la "eliminación de los trastornos" en el ecosistema del agro. No existe solución alguna de "tiro único", ni la habrá.

#### Herbicidas \*

Al igual que los insecticidas modernos, los herbicidas empezaron a aplicarse en gran escala poco después de la Segunda Guerra Mundial. Al principio se utilizaron para limpiar las servidumbres de paso de las líneas de alto voltaje, en tanto que los usos subsiguientes han incluido la limpieza de servidumbres de paso de las vías férreas y las carreteras, el control de la mala hierba en agricultura y silvicultura y, desafortunadamente, su empleo como destructores de cultivos y agentes de defoliación de los bosques, en la guerra. Se han revelado como sumamente útiles cuando se los ha utilizado selectivamente en situaciones de administración de agricultura y silvicultura; en cambio, su utilidad se va haciendo más cuestionable en el rociado no selectivo, en manta, de grandes áreas, sobre todo cuando no resulta posible predecir los efectos sobre la estructura del ecosistema (observe el paralelo con el empleo indiscriminado de los pesticidas). Se ha calculado que al menos 20 millones de hectáreas de servidumbres de paso se han rociado en Estados Unidos de una a 30 veces o más (Eggler, 1968). Aunque una parte de este rociado sea necesario, la mayor parte es, en cambio, de un carácter tan general e indiscriminado, que no se deja justificar ni con consideraciones comerciales ni con razones económicas.

Por lo regular, los herbicidas se dividen en dos grupos, según su modo de acción.

\* Esta sección ha sido preparada por William E. Odum.

Los del primer grupo, que comprenden monurón y simazín, impiden la fotosíntesis y causan así la muerte de la planta por falta de energía. El segundo grupo lo tipifican el 2,4-D (ácido diclorofenoxiacético 2,4) y el 2,4,5-D (ácido triclorofenoxiacético 2,4,5). Los mecanismos de acción de este segundo grupo no se han puesto en claro por completo. Intervienen dos efectos asociados, pero no idénticos, esto es: las acciones de defoliación y herbicida sistemática. En forma rara, utilizados en concentraciones bajas, estos productos químicos pueden producir retención aumentada de los frutos y las hojas, y se utilizan para tal fin en agricultura. Pero a concentraciones mayores, en cambio, inician una cadena de reacciones que se traducen en un debilitamiento y, finalmente, en la rotura de la capa de abscisión en la base del pecíolo, en el lugar donde la lámina de la hoja está fijada al tallo. En sí misma, esta defoliación no suele matar la planta, y cabe esperar normalmente que se produzca su regeneración. En algunas plantas, sin embargo, se añade el efecto de una proliferación de células pronunciadamente aumentada en tejidos como el floema, que se traduce en obstrucción del transporte de elementos nutritivos y en la formación de lesiones dañinas. En estas plantas susceptibles se dan pocas probabilidades de recuperación eficaz. Las plantas herbáceas de hoja ancha son particularmente vulnerables al 2,4-D, en tanto que el 2,4,5-T y una mezcla de 2,4-D y 2,4,5-T atacan eficazmente las plantas leñosas.

Los efectos del 2,4-D y del 2,4,5-T sobre los ecosistemas no han sido bien explicados todavía. Son capaces, por supuesto, de modificar las comunidades vegetales y de afectar indirectamente los herbívoros y los carnívoros. Los conocimientos relativos a sus efectos sobre los sistemas acuáticos y los microbios del suelo son raros. La toxicidad directa parece ser baja contra los animales. Sin embargo, la producción de 2,4,5-T se ha caracterizado por la presencia, a menudo en el producto final, de 2,3,6,7-tetraclorodibenzeno-p-dioxina, designada comúnmente como "dioxina". Se ha mostrado que este producto era teratogénico, o deformante del feto, a concentraciones sumamente bajas. Además, ha intervenido en la aparición de graves cambios de la piel, del tipo acné, en trabajadores de fábrica que producen 2,4,5-T. Es por estas razones que el 2,4,5-T se considera como un producto peli-

groso, a menos que el producto final no contenga "dioxina". Por otra parte, la posibilidad de formación de "dioxina" a partir de 2,4,5-T o de productos intermedios de desintegración por vías térmicas (quema de madera) o metabólicas no ha sido suficientemente investigada todavía.

Dejando las cuestiones políticas de lado, el empleo de herbicidas (2,4-D y 2,4,5-T, "picloram" y ácido cacodílico) en Vietnam del Sur reviste interés ecológico particular, a causa de la gran extensión de campo rociado (al menos el 10 por 100 del país) y la fuerte dosis empleada (por regla general, de un orden de magnitud como el que se recomienda para su empleo en los Estados Unidos o mayor). El rociado aéreo, por lo regular desde aviones C-123 especialmente adaptados, se llevó a cabo de 1962 a principios de 1970, transportando cada avión un tanque de 4 000 litros y pudiendo rociar una ringla de 150 m de ancho por 9 kilómetros de largo o, en números redondos, 130 hectáreas, en dos minutos. El estudio por Fred Tschirley (1969) de las áreas rociadas reveló que las plantaciones de mangle eran destruidas por una sola aplicación. Los bosques semidecíduos resultaban poco perjudicados por una sola aplicación; en cambio, se producían cambios significativos con una invasión subsiguiente de bambú en los bosques que habían sufrido rociados reiterados. Dos de los productos utilizados corrientemente en Viet Nam están altamente prohibidos en Estados Unidos. El "Picloram" ha sido caracterizado por Galston (1970) como un herbicida análogo al DDT, a causa de su persistencia relativa en los suelos. Y el ácido cacodílico contiene más de 50 por 100 de arsénico, y su empleo repetido puede conducir a la acumulación de éste en los suelos.

Los insecticidas y los herbicidas juntos son "drogas" poderosas en los ecosistemas, ya que modifican la función de sistemas vitales, esto es, de consumidores y productores. Se sugiere ahora que estas substancias se pongan bajo el requisito de licencia con el control de profesionales especializados, exactamente tal como lo están las drogas destinadas a tratar el cuerpo humano.

#### La contaminación del ruido

Otra amenaza grave a la calidad del medio del hombre la constituye la contaminación del

ruido. Si definimos el ruido como "sonido molesto", entonces la contaminación por el ruido es la "descarga" de ruido molesto en la atmósfera, sin tener en cuenta los efectos nocivos que pueda producir. El término "ruido" se utiliza también en electrónica y en la ciencia de la comunicación para aludir a las perturbaciones que estorban esta comunicación. Este ruido aumenta con la complejidad y el contenido de información de sistemas de toda clase. Así, pues, el hombre se enfrenta a un problema creciente, con la "contaminación del ruido", a medida que la comunicación por radio se va intensificando. En el sentido más amplio, pues, la contaminación del sonido es otro "revés imprevisto" en el empleo concentrado de la energía.

Está claro ahora que el sonido de alta intensidad, como el que emiten muchas máquinas industriales y los aviones, es no sólo molesto para el hombre (y probablemente también para otros vertebrados), sino que, si se prosigue por períodos prolongados de tiempo, perjudica además el oído. Incluso un nivel relativamente bajo de ruido, como el de una multitud, de la calle o del aparato de radio, obstaculiza la conversación humana, produce tensión emocional y behavioral y amenaza la "tranquilidad doméstica" garantizada por nuestra Constitución. En consecuencia, el sonido ha de considerarse como un contaminante peligroso en potencia y como una grave amenaza a la salud del medio. Así, pues, la medición, la supresión, las reglamentaciones y las restricciones legales impuestas a la contaminación por el sonido han de examinarse juntamente con los esfuerzos con miras al control de los componentes "químicos" de la contaminación del aire.

La unidad de medición del sonido es el decibel (db). No se trata en ésta de una unidad absoluta de medición, sino de una unidad relativa, basada en el logaritmo de la razón entre la intensidad del sonido ( $I$ ) y un nivel de referencia ( $I_0$ ) establecido arbitrariamente como una presión de sonido de 0.0002 microatmósferas (dinas por  $\text{cm}^2$ , o una energía de aproximadamente  $10^{-16}$  vatios), que inicialmente se consideró ser la intensidad justamente audible para el hombre. Así, pues:

$$\text{bel} = \log_{10} \frac{I}{I_0}$$

$$\text{decibel} = 10 \log_{10} \frac{I}{I_0}$$

Por consiguiente, 10, 20 y 100 decibeles representan 10 veces, 100 veces y  $10^{10}$  veces el umbral de intensidad, respectivamente. Importa percatarse del carácter logarítmico de esta escala.

El área de la audición humana se extiende, en frecuencia, de aproximadamente 20 a 20 000 cps (ciclos por segundo) y, en intensidad, de 0 a más de 120 db (punto en que la intensidad produce molestia física), o sea un margen  $10^{12}$  veces mayor, o más todavía. La conversación ordinaria, que se sitúa, en frecuencia, en el margen de 250 a 10 000 cps, registra entre 30 y 60 db, en tanto que el ruido debajo de un avión de retropropulsión en el momento del despegue podrá subir a más de 160 db. El efecto sobre el hombre varía con la frecuencia o "tono" del sonido. Se considera que el "nivel de presión del sonido" es más alto en los sonidos de tono alto que en los de tono bajo. Por ejemplo, un avión de retropropulsión que produzca sonidos a 100 db de intensidad se considera, por la mayoría de la gente, como dos veces tan ruidoso y molesto como un avión de hélice que produzca un sonido del mismo nivel de decibels, porque su emisión de ruido contiene más energía de alta frecuencia.

La sonoridad tal como la percibe la gente se expresa en unidades llamadas *sones*. Esta es también una unidad relativa: 1 sone es igual a la sonoridad de una presión de sonido de 40 db a 1 000 cpm. Un sonido de cuarenta db a 5 000 cps parece dos veces más fuerte, y se le asigna, por consiguiente, el valor de dos sones. En esta escala, 50 sones y arriba de éstos es demasiado alto para la comodidad a cualquiera frecuencia, dentro de los límites del oído. Por regla general 85 db (de 10 a 50 sones según la frecuencia) puede considerarse como el nivel crítico para el daño del oído. Los niveles de ruido muy por debajo de este nivel de daño físico pueden producir efectos sutiles y constituir motivo de mayor preocupación todavía para la gente en general. En efecto, la gente empieza a quejarse cuando los niveles de ruidos molestos alcanzan, en áreas residenciales, de 35 a 40 db, y empiezan a amenazar con una acción colectiva cuando llegan a 50 db (!). Un problema principal, en el control del ruido, reside en la dificultad de evaluar el ruido complejo, que contiene energía en cierto número de bandas de octava, esto es, la clase de ruido que resulta más irritante. Finalmente, el rui-

do repentino, como un estampido sonoro, produce un "efecto de susto" que podrá ser acaso más molesto que el ruido continuo. Los estampidos sonoros pueden producir también daño físico a la propiedad (vidrios rotos, etc.).

La amenaza del ruido constituye otra de las razones que obligan al hombre a preservar un espacio vital (*Lebensraum*) mayor que el mínimo indispensable para sus necesidades fisiológicas y psicológicas cotidianas. Una zonificación y una planificación obligadas, que separen el ruido industrial, las autopistas, etc. del espacio destinado a viviendas, constituyen una necesidad obvia, juntamente con una atención aumentada a prestar a la tecnología de la reducción del ruido. Hasta 1970, solamente unas pocas ciudades y unos pocos Estados han promulgado leyes para controlar el ruido, y son menos todavía las que hacen algo para medirlo y reducirlo. Se nos dice que en el sur de California se están instalando medidores de decibel a lo largo de las autopistas y que los camiones y los autos son detenidos no sólo por exceso de velocidad, sino también por exceder del límite de ruido establecido de 82 decibeles (!). Y lo que es más importante todavía, se están decretando códigos de construcción que exigen que la de edificios y departamentos sean a prueba de sonido. En efecto, la gente no puede vivir en paz si los individuos están amontonados en las ciudades y sólo están separados unos de otros por paredes delgadas como el papel.

En las áreas metropolitanas es posible que las zonas de verdura y el espacio libre en general desempeñen un papel tan importante en el mejoramiento de lo relativo al ruido como en la purificación del aire. Rabinette (1969) señala que las plantas son absorbentes eficaces del ruido, especialmente del de alta frecuencia. Un seto vivo siempre verde podrá reducir el ruido de la recogida de la basura en unos 10 decibeles (esto es, en unas diez veces). Las plantaciones en los bordes a lo largo de las autopistas o de las calzadas serán más eficaces si las plantas son más bajas hacia el lado del ruido y más altas hacia el lado del que lo percibe, de modo que no sólo lo absorban, sino que lo desvíen además hacia arriba. Una franja de 15 metros de ancho con una tira interior de arbustos tupidos y una tira exterior de árboles podrá resultar muy eficaz (como una especie de borde de bos-

que, que es bueno también para los pequeños animales de caza).

Al igual que con la mayoría de los demás excesos de nuestra sociedad, resulta difícil trazar divisorias. El sonido es necesario para la existencia humana, y una buena parte del que produce la naturaleza (el canto de los pájaros y la música del hombre) es agradable y apropiado. También aquí, una vez más, como en todos los demás aspectos de la contaminación, el problema surge cuando hay demasiado de una "cosa buena", en sí misma. Así, pues, los dos obstáculos mayores para la solución son: 1) la inadvertencia del peligro, por parte del público, y su despreocupación al respecto, y 2) la presión económica para diferir, o no hacer nada, mientras el dinero sigue entrando. Para resolver realmente un problema como el del ruido del aeropuerto es necesario hacer, simultánea y continuamente, dos cosas, a saber: 1) reducir el ruido en su origen, en la medida en que esto sea técnicamente posible, y 2) establecer una zona alrededor del aeropuerto, de modo que nadie esté autorizado a construir una casa o una fábrica dentro de un radio de 15 Km de aquél (para su propia protección, bajo derechos iguales de protección del gobierno, y para evitar futuros pleitos administrativos que obstaculicen el desarrollo económico). Un gran "cinturón verde" de granjas y bosques alrededor de un aeropuerto moderno sería muy útil no sólo para absorber el ruido, sino también como elemento purificador de aire, productor de fibras y alimentos y lugar de esparcimiento. Un doble enfoque del problema en esta forma es lo que los ecólogos designan como la "lógica del ecosistema". Véanse estudios adicionales de la contaminación del ruido, sus efectos y su eliminación en Glorig (1958), Kryter (1960) y Rhodda (1967).

La supresión del ruido podría constituir una buena cruzada para la generación más joven, no sólo porque ellos contribuyen inadvertidamente al exceso (música rock amplificada, por ejemplo), sino, lo que es más importante todavía, porque es probable que un medio libre de ruido molesto constituya asimismo un medio de calidad en otros aspectos.

#### Otras áreas de problemas

Las contaminaciones radiactiva y térmica se examinan en el próximo capítulo, en tanto

que otros aspectos complementarios del descubrimiento y el control de desechos se verán en los capítulos 18, 19 y 20. Y la contami-

nación como fuerza motivadora de reformas sociales, económicas y legales vuelve a destacarse en el capítulo 21.

## Capítulo 17

# Ecología de la radiación

LA ECOLOGÍA de la radiación se ocupa de las sustancias radiactivas, de la irradiación y del medio. Hay dos fases relativamente distintas de la radioecología, que requieren enfoques distintos. Por una parte, nos ocupamos de los efectos de la radiación en los individuos, las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas. La otra fase importante de la ecología de la radiación se ocupa del destino de las sustancias radiactivas soltadas en el medio y de la manera en que las comunidades y las poblaciones ecológicas controlan la distribución de la radiactividad. Las pruebas de las armas atómicas han añadido radiactividad de producción humana, a escala global, a la que se halla ya normalmente presente en la naturaleza. Aunque las pruebas de armas atómicas se hayan reducido mucho desde 1962, la amenaza de una guerra nuclear subsiste. El progreso continuo de la energía nuclear, que debe acelerarse a medida que las reservas de combustibles fósiles disminuyen, significa que hay que contar con cantidades crecientes de desechos radiactivos, que habrá que vigilar y controlar, como lo hacemos con los demás contaminantes peligrosos (véase cap. 16). En un aspecto más positivo, los trazadores radiactivos proporcionan instrumentos valiosos a la investigación. De modo análogo a como el microscopio en todas sus formas amplía nuestra capacidad de estudio de la estructura, así amplían los trazadores, en todas sus formas, nuestra capacidad para el estudio de la función.

En la parte 1 se aludió a varios ejemplos ecológicos de la utilidad de los trazadores (véanse págs. 65, 101 y 108).

Los libros de consulta más útiles sobre radioecología son los volúmenes de simposios editados por Schultz y Klement (1963), Hungate (1966) y Nelson y Evans (1969); véase también Polikarpov, 1966.

### 1. RESUMEN DE CONCEPTOS Y TERMINOLOGIA NUCLEARES DE IMPORTANCIA ECOLOGICA

Con objeto de facilitar el examen y la presentación subsiguiente de datos, algunos de los conceptos y términos más importantes empleados en la ecología de la radiación se relacionan y examinan brevemente más adelante. Véase una más amplia información en los libros de Lapp y Andrews (1954), Glasstone (1958), Comer (1955), Overman y Clark (1960), y Chase y Rabinowitz (1967).

#### Clases de radiaciones ionizantes

Las radiaciones de energía muy alta, capaces de separar electrones de los átomos y fijarlos a otros átomos, produciendo así *pares de iones* positivos y negativos, se conocen como *radiaciones ionizantes*, en contraste con la radiación de la luz y la mayor parte de la radiación solar, que no poseen este efecto ionizante. Se cree que la ionización es la causa principal de lesión del protoplasma y que el daño es proporcional al número de pares de iones producidos en el material absorbente. Las radiaciones ionizantes son emitidas por materiales radiactivos en la tierra y se reciben también del espacio. Los isótopos de los elementos que emiten radiaciones ionizantes se llaman *radionúclidos* o *radioisótopos*.

De las tres radiaciones ionizantes de interés ecológico principal, dos son corpusculares (alfa y beta), y otra es electromagnética (esto es, la radiación gamma y los rayos X que le son afines). La radiación corpuscular consta de corrientes de partículas atómicas o subatómicas, que transfieren su energía a todo lo que golpean. Las *partículas alfa* son partes de átomos de helio y son muy grandes, en relación con la escala atómica. Sólo viajan en el espacio unos pocos centímetros y pueden ser detenidas por una hoja de papel o por la capa muerta de la piel del hombre, pero producen, al ser detenidas, una cantidad muy grande de ionización local. Las *partículas beta* son electrones de alta velocidad, esto es, partículas mucho más pequeñas que pueden desplazarse varios metros en el aire o hasta un par de centímetros en tejido y perder su energía en un trayecto mayor. Las *radiaciones ionizantes electromagnéticas*, por otra parte, son como la luz, sólo que de una longitud de onda mucho más corta (véase fig. 5-6). Se desplazan a través de grandes distancias y penetran fácilmente en la materia, liberando su energía en grandes trayectos (la ionización se dispersa). Por ejemplo, los *rayos gamma* penetran fácilmente en los materiales biológicos; un "rayo" dado podrá atravesar fácilmente un organismo sin producir efecto al-

guno, o producirá acaso ionización en un trayecto largo. Su efecto depende del número y la energía de los rayos y de la distancia del organismo del manantial, puesto que la intensidad disminuye exponencialmente con la distancia. Características importantes de los rayos alfa, beta y gamma se muestran, en diagrama, en la figura 17-1. Vemos así que la serie alfa, beta, gamma es una serie de penetración creciente, pero de concentración de ionización y de daño local decrecientes. De aquí que los biólogos clasifiquen a menudo las sustancias radiactivas que emiten partículas alfa o beta como "emisores internos", porque su efecto propende a ser mayor cuando se absorben, se ingieren o se depositan en alguna otra forma en el tejido vivo o cerca de él. Inversamente, las sustancias radiactivas que son principalmente emisoras de rayos gamma se clasifican como "emisores externos", puesto que son penetrantes y pueden producir su efecto sin necesidad de ser absorbidas.

Hay otros tipos de radiación que revisten para el ecólogo un interés al menos indirecto. Los *neutrones* son partículas grandes sin carga que, en sí mismas, no producen ionización, pero que, al igual que un elefante en una tienda de vajilla fina, producen estragos locales y echan átomos fuera de sus posiciones

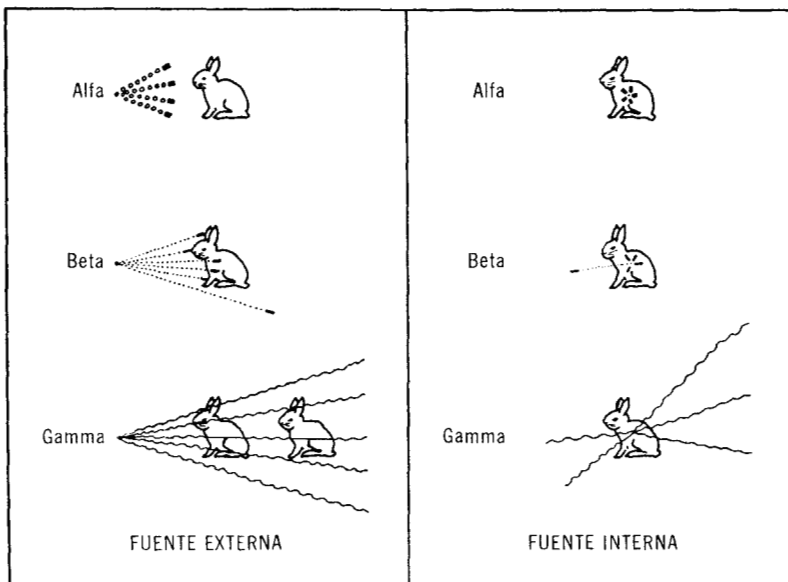


FIG. 17-1. Comparación esquemática de los tres tipos de radiaciones ionizantes de mayor interés ecológico, en la que se aprecian la penetración relativa y el efecto de ionización específica. El diagrama no pretende ser cuantitativo.

estables. Así, pues, los neutrones inducen radiactividad en los materiales o tejidos no radiactivos por los que pasan. Por una cantidad determinada de energía absorbida, los neutrones "rápidos" podrán causar diez veces más daño local y los neutrones "lentos" cinco veces más que los rayos gamma. Los neutrones están confinados a la proximidad de los reactores o de las explosiones atómicas, pero, según se indicó más arriba, son de importancia primordial en la producción de sustancias radiactivas que pueden ser y son distribuidas ampliamente en la naturaleza. Los rayos X son radiaciones electromagnéticas muy parecidas a los rayos gamma, pero se producen más bien en la capa exterior del electrón que en el núcleo del átomo y no son emitidos por sustancias radiactivas dispersas en el medio. Puesto que éstos y los rayos gamma producen efectos similares y puesto que los rayos X se obtienen mediante una máquina de estos rayos, podemos utilizarlos cómodamente en estudios experimentales de individuos, poblaciones e inclusive en ecosistemas pequeños. Los rayos cósmicos son radiaciones del espacio exterior que consisten en mezclas de componentes corpusculares y electromagnéticos. La intensidad de los rayos cósmicos es baja en la biosfera, pero, según se examinará en el capítulo 20, constituyen uno de los peligros principales en los viajes espaciales. Los rayos cósmicos y la radiación ionizante de las sustancias radiactivas naturales en el suelo y el agua producen lo que se conoce como la "radiación del fondo", a la que la biota presente está adaptada. De hecho, es posible que la biota dependa de esta radiación del fondo para mantener la fluidez genética. El fondo varía de tres a cuatro veces en diversas partes de la biosfera. En este capítulo nos ocupamos en primer lugar de la radiactividad que es añadida a la radiación del fondo.

#### Unidades de mediciones

Para estudiar los fenómenos de radiación se requieren dos clases de mediciones: 1) una medida de la cantidad de una sustancia radiactiva en términos del número de desintegraciones que tienen lugar, y 2) una medida de la dosis de radiación en términos de la energía absorbida, susceptible de causar ionización y daño.

La unidad básica de la cantidad de una sustancia radiactiva es el curie (Ci), que se define como la cantidad de material en la que  $3.7 \times 10^{10}$  átomos se desintegran por segundo ó  $2.2 \times 10^{12}$  desintegraciones por minuto (dpm). El peso real del material que forma el curie es muy distinto en un isótopo de larga vida y desintegración lenta, en comparación con uno de desintegración rápida. Aproximadamente 1 g de radio, por ejemplo, es 1 curie, en tanto que una cantidad mucho menor (aproximadamente  $10^{-7}$  g) de sodio radiactivo de nueva formación emitiría  $3.7 \times 10^{10}$  desintegraciones por segundo. Toda vez que un curie representa una gran cantidad de radiactividad desde el punto de vista biológico, se utilizan de modo muy general unidades menores, a saber: milicurie (mCi) =  $10^{-3}$  Ci; microcurie ( $\mu$ Ci) =  $10^{-6}$  Ci; nanocurie (nCi) (llamado anteriormente milimicrocurie,  $m_{\mu}C$ ) =  $10^{-9}$  Ci; picocurie (pCi) (llamado anteriormente micromicrocurie,  $\mu\mu C$ ) =  $10^{-12}$  Ci. El margen posible de actividad es tan enorme, que hay que andar con cuidado en relación con la posición del punto decimal. El curie indica cuántas partículas alfa o beta o cuántos rayos gamma están siendo emitidos por un manantial radiactivo, pero esta información nada nos dice acerca del efecto que la radiación podrá tener sobre los organismos que se encuentran en la línea de fuego.

El otro aspecto importante de la radiación, esto es, la dosis de radiación, se ha medido con diversas escalas. La unidad más indicada para todos los tipos de radiación es el rad, que se define como la dosis absorbida de 100 ergios de energía por gramo de tejido. El roentgen (R) es una unidad más antigua que, en sentido estricto, debiera utilizarse únicamente para los rayos gamma y X. En realidad, sin embargo, mientras tratamos con los efectos sobre organismos vivos, el rad y el roentgen son aproximadamente lo mismo. Una unidad mil veces menor, esto es, el miliroentgen (mR) o el milirrad (mrad), es apropiada para la clase de niveles de radiación que con frecuencia se encuentran en el medio. Es importante subrayar que el roentgen o rad es una unidad de dosis total. La intensidad de la dosis es la cantidad recibida por unidad de tiempo. Así, por ejemplo, si un organismo está recibiendo 10 mR por hora, la dosis total en un periodo de 24 horas sería de 240 mR ó 0.240 R. Según vereross,



el tiempo durante el cual una dosis es recibida constituye un elemento muy importante.

Los instrumentos para la medición de la radiación ionizante constan de dos partes básicas, a saber: 1) de un detector, y 2) de un medidor de intensidad o un contador electrónico (escalímetro). Los detectores gaseosos, como los tubos geiger, se utilizan a menudo para medir la radiación beta, en tanto que se utilizan de modo muy generalizado detectores sólidos o líquidos de centelleo (sustancias que convierten la radiación invisible en luz visible que es registrada por un sistema fotoeléctrico) para medir la radiación gamma y otras clases de radiación.

#### Radioisótopos (radionúclidos) de importancia ecológica

Hay diversas clases de átomos de cada sustancia elemental, cada una con una constitución ligeramente diferente, algunas radiactivas y otras no. Estas variedades de elementos se designan como isótopos. Así, pues, hay varios isótopos del elemento oxígeno, radioisótopos del elemento carbono, etc. Los isótopos que son radiactivos son los inestables, que se desintegran en otros isótopos, liberando radiaciones al mismo tiempo. Cada isótopo se identifica por un número, esto es, el de su peso atómico; cada isótopo radiactivo, o radionúclido, como se los llama de modo más general, posee también una velocidad característica de desintegración que es indicada por su media vida. Algunos radionúclidos de importancia ecológica se enumeran en el cuadro 17-1. Obsérvese, en el Grupo B del cuadro 17-1, que el calcio 45 es el isótopo radiactivo del calcio; tiene un peso atómico de 45 y pierde la mitad de su radiactividad cada 160 días. La vida media es constante para un núclido dado (esto es, la velocidad de la desintegración no está afectada por factores ambientales), y varía de unos pocos segundos a muchos años, según el radionúclido. En términos generales, los radionúclidos de vida sumamente corta presentan poco interés ecológico. Una variable que afecta el poder de penetración de la radiación es su energía, y la mayoría de los radionúclidos de interés ecológico poseen energías entre 0.1 y 5 Mev (millones de electron-voltios).

La energía relativa de cada isótopo se indica en el cuadro 17-1 (véanse las referencias estándar para las cifras exactas).

Cuanto mayor es la energía, tanto mayor es el peligro potencial para el material biológico al alcance del tipo particular de radiación. Por otra parte, los isótopos energéticos son más fáciles de descubrir en cantidades muy pequeñas y, por consiguiente, proporcionan mejores "trazadores". Por ejemplo, los emisores de energía gamma, como el cobalto-60, el cesio-134, el escandio-46 o al tantalio-182, proporcionan "marbetes" útiles para seguir el movimiento de animales escondidos a la vista bajo la corteza de un árbol o en el suelo.

Desde el punto de vista ecológico, los radionúclidos se dividen en diversos grupos relativamente bien definidos, como puede verse en el cuadro 17-1. Los radionúclidos que ocurren en estado natural, forman un grupo (A), en tanto que los isótopos de los elementos metabólicamente importantes forman otro grupo (B), y son especialmente importantes como trazadores. Un tercer grupo importante de radionúclidos (C), es el de aquellos producidos por la fisión del uranio, y algunos otros elementos; comprenden la mayoría de elementos que no son metabólicamente esenciales ( $I^{131}$  constituye una excepción). Sin embargo, este grupo es el más peligroso, porque los isótopos de fisión se producen en grandes cantidades, tanto en las explosiones como en las operaciones nucleares controladas que producen corriente eléctrica u otras formas de energía. Mientras la mayoría de estos núclidos no son elementos constitutivos esenciales del protoplasma, penetran fácilmente, con todo, en los ciclos biogeoquímicos, y muchos de ellos, especialmente los núclidos estroncio y cesio se concentran en la cadena de alimentos, según se hizo observar en la sección 4 del capítulo 4. Obsérvese que cierto número de isótopos del grupo C tienen un "isótopo derivado" (esto es, un isótopo que se forma durante la desintegración de otro isótopo), que podrá ser eventualmente más energético que el isótopo "progenitor".

Se prevé que algún día el hombre estará en condiciones de enjazar la energía de fusión de la bomba de hidrógeno como sustituto de la energía de fisión que constituye actualmente la base de los desarrollos de energía nuclear corrientes. Semejante desarrollo eliminaría los productos de fisión, pero subsistirían todavía, con todo, problemas relativos al tritio ( $^3\text{H}$ ) y a la radiactividad inducida por neutrones.

Cuadro 17-1. RADIONÚCLIDOS DE IMPORTANCIA ECOLÓGICA

Grupo A) Isótopos naturales que contribuyen a la radiación del fondo.

Núclidos	Media vida	Radiaciones emitidas	
Uranio-235 ( <sup>235</sup> U)	7 × 10 <sup>8</sup> años	Alpha <sup>3</sup>	Gamma <sup>0</sup>
Uranio-238 ( <sup>238</sup> U)	4.5 × 10 <sup>9</sup> años	Alpha <sup>3</sup>	
Radio-226 ( <sup>226</sup> Ra)	1 620 años	Alpha <sup>3</sup>	Gamma <sup>0</sup>
Torio-232 ( <sup>232</sup> Th)	1.4 × 10 <sup>10</sup> años	Alpha <sup>3</sup>	
Potasio-40 ( <sup>40</sup> K)	1.3 × 10 <sup>9</sup> años	Beta <sup>2</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Carbono-14 (véase grupo B)			

<sup>0</sup> Energía muy baja, menos de 0.2 Mev; <sup>1</sup> energía relativamente baja, 0.2-1 Mev; <sup>2</sup> energía alta, 1-3 Mev; <sup>3</sup> energía muy alta, más de 3 Mev.

GRUPO B) Núclidos de elementos que son constituyentes esenciales de organismos y, por consiguiente, importantes tanto como trazadores en estudios sobre metabolismo de la comunidad cuanto a causa de la radiación que producen.

Núclidos	Media vida	Radiaciones emitidas	
Calcio-45 ( <sup>45</sup> Ca)	160 días	Beta <sup>1</sup>	
Carbono-14 ( <sup>14</sup> C)	5 568 años	Beta <sup>0</sup>	
Cobalto-60 ( <sup>60</sup> Co)	5.27 años	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Cobre-64 ( <sup>64</sup> Cu)	12.8 horas	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Yodo-131 ( <sup>131</sup> I)	8 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>1</sup>
Hierro-59 ( <sup>59</sup> Fe)	45 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Hidrógeno-3 (tritio) ( <sup>3</sup> H)	12.4 años	Beta <sup>0</sup>	
Manganeso-54 ( <sup>54</sup> Mn)	300 días	Beta <sup>2</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Fósforo-32 ( <sup>32</sup> P)	14.5 días	Beta <sup>2</sup>	
Potasio-42 ( <sup>42</sup> K)	12.4 horas	Beta <sup>3</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Sodio-22 ( <sup>22</sup> Na)	2.6 años	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Sodio-24 ( <sup>24</sup> Na)	15.1 horas	Beta <sup>2</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Azufre-35 ( <sup>35</sup> S)	87.1 días	Beta <sup>0</sup>	
Cinc-65 ( <sup>65</sup> Zn)	250 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>2</sup>

También bario-140 (<sup>140</sup>Ba), bromuro-82 (<sup>82</sup>Br), cobalto-60 (<sup>60</sup>Co), molibdeno-99 (<sup>99</sup>Mo), etc.

GRUPO C) Núclidos importantes en los productos de fisión, que entran en el medio a través de la lluvia atómica o de la eliminación de elementos de desecho.

Núclidos	Media vida	Radiaciones emitidas	
El grupo del estroncio			
Estroncio-90 ( <sup>90</sup> Sr) e itrio-90 derivado ( <sup>90</sup> Y)	28 años	Beta <sup>1</sup>	
	2.5 días	Beta <sup>2</sup>	
Estroncio-89 ( <sup>89</sup> Sr)	53 días	Beta <sup>2</sup>	
El grupo del cesio			
Cesio-137 ( <sup>137</sup> Cs) y bario-137 derivado ( <sup>137</sup> Ba)	33 años	Beta <sup>2</sup>	Gamma
	2.6 minutos	Beta	Gamma <sup>1</sup>
Cesio-134 ( <sup>134</sup> Cs)	2.3 años	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>2</sup>
El grupo del cerio			
Cerio-144 ( <sup>144</sup> Ce) y praseodimio-144 derivado ( <sup>144</sup> Pr)	285 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>0</sup>
	17 minutos	Beta <sup>2</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Cerio-141 ( <sup>141</sup> Ce)	33 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>1</sup>
El grupo del rutenio			
Rutenio-106 ( <sup>106</sup> Ru) y rodio-106 derivado ( <sup>106</sup> Rh)	1 año	Beta <sup>0</sup>	
	30 segundos	Beta <sup>3</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Rutenio-103 ( <sup>103</sup> Ru)	40 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>1</sup>
Circonio-95 ( <sup>95</sup> Zr) y niobio-95 derivado ( <sup>95</sup> Nb)	65 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>1</sup>
	35 días	Beta <sup>0</sup>	Gamma <sup>1</sup>
Bario-140 ( <sup>140</sup> Ba) y lantano-140 derivado ( <sup>140</sup> La)	12.8 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>1</sup>
	40 horas	Beta <sup>2</sup>	Gamma <sup>2</sup>
Neodimio-147 ( <sup>147</sup> Nd) y prometio-147 derivado ( <sup>147</sup> Pm)	11.3 días	Beta <sup>1</sup>	Gamma <sup>1</sup>
	2.6 años	Beta <sup>1</sup>	Gamma
Itorio-91 ( <sup>91</sup> Yt)	61 días	Beta <sup>2</sup>	Gamma <sup>1</sup>
Plutonio-239 ( <sup>239</sup> Pu)	2.4 × 10 <sup>4</sup> años	Alpha <sup>3</sup>	Gamma <sup>1</sup>
Yodo-131 (véase grupo B)			
Uranio (véase grupo A)			

## 2. RADIOSENSIBILIDAD COMPARADA

Aun antes de que se iniciara la era atómica mediante la explosión de la primera bomba atómica, se había efectuado ya una labor suficiente con los rayos X para ver que los organismos diferían ampliamente en cuanto a su capacidad de tolerar dosis masivas de radiación. La sensibilidad comparada de tres grupos distintos de organismos a dosis individuales de radiación X o gamma puede apreciarse en la figura 17-2. Las grandes dosis individuales administradas a breves intervalos de tiempo (de minutos u horas) se designan como *dosis agudas*, en contraste con las *dosis crónicas* de radiación subletal que podrían experimentarse durante un ciclo vital entero. Los extremos de la izquierda de las barras indican niveles a los que pueden esperarse graves efectos sobre la reproducción (esterilización temporal o permanente, por ejemplo) en las especies más sensibles del grupo, al paso que los extremos de la derecha indican niveles a los que una gran proporción (50 por 100 ó más) de las especies más resistentes resultaría directamente eliminada. Las flechas de la izquierda indican el margen inferior de las dosis que producirían muerte o daño a etapas sensibles de la historia de la vida, como por ejemplo, el embrión. Así, por ejemplo, una dosis de 200 rads matará algunos embriones de insectos en la etapa de la segmentación. Cinco mil rads esterilizarán a alguna especie de insectos, pero se requerirán acaso hasta 100 000 rads para matar a todos los individuos adultos de las especies más resistentes. En términos generales, se considera a los mamíferos como los más sensibles y a los microorganismos como los más resistentes de todos los organismos. Las plantas de semilla y los vertebrados inferiores se situarían en algún punto entre los insectos y

los mamíferos. La mayoría de los estudios han revelado que las células de división rápida son las más sensibles (lo que explica por qué la sensibilidad disminuye con la edad). Así, pues, todo componente que experimenta un crecimiento rápido —ya sea parte de un organismo, un organismo entero o una población— es susceptible de verse afectado por niveles relativamente bajos de radiación, independientemente de sus relaciones taxonómicas.

Los efectos de dosis crónicas de nivel bajo son más difíciles de medir, puesto que podrán intervenir acaso efectos tanto genéticos como somáticos a largo plazo. En términos de reacción de crecimiento, Sparrow (1962) informa que una dosis crónica de 1 R por día proseguida durante 10 años (una dosis total de 25 000 R) produce aproximadamente la misma reducción de crecimiento en los pinos (que son relativamente radiosensibles) que una dosis aguda de 60 R. Todo aumento en el medio de la radiación ionizante arriba del fondo, o inclusive un fondo natural elevado, puede aumentar la intensidad de producción de mutaciones perniciosas (como lo pueden también muchos productos químicos alimenticios que el hombre se está imponiendo actualmente a sí mismo).

En las plantas superiores se ha demostrado que la sensibilidad a la radiación ionizante es directamente proporcional al tamaño del núcleo celular o, más específicamente, al volumen de los cromosomas, o contenido de DNA (Sparrow y Evans, 1961; Sparrow y Woodwell, 1962; Sparrow y colaboradores, 1963).

Como puede verse en la fig. 17-3, la sensibilidad a la radiación varía casi tres órdenes de magnitud con respecto al volumen de los cromosomas en un grupo de plantas de semilla. Las plantas de volúmenes grandes de cromosoma mueren con una dosis de menos de

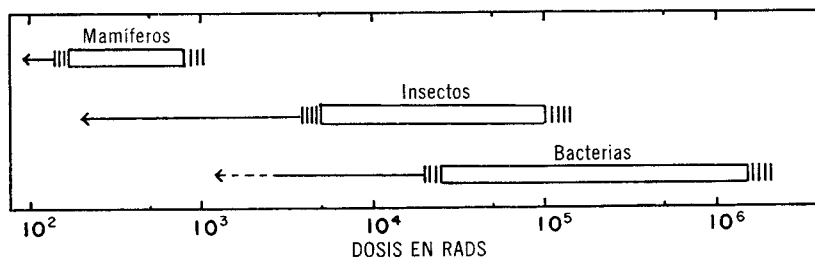


FIG. 17-2. Radiosensibilidad comparada de tres grupos de organismos a dosis agudas simples de radiación X o gamma. Véase la explicación en el texto.

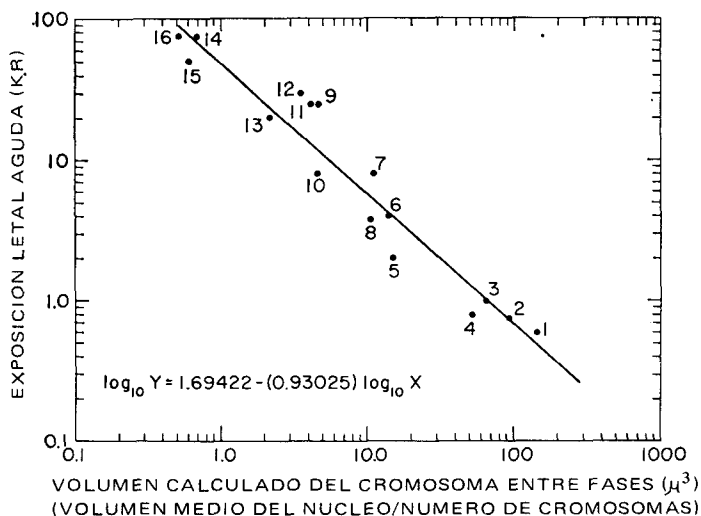


FIG. 17-3. Relación entre el volumen del cromosoma entre fases de plantas de semilla y la exposición letal aguda en kiloröntgens (1 000 R). Las especies de la gráfica son las siguientes: 1) *Trillium grandiflorum*, 2) *Podophyllum peltatum*, 3) *Hyacinthus* h.v. Inocencia, 4) *Lilium longiflorum*, 5) *Cblorophyllum elatum*, 6) *Zea mays*, 7) *Aphanostephus skirrobasis*, 8) *Crepis capillaris*, 9) *Sedum ternatum*, 10) *Lycopersicum esculentum*, 11) *Gladiolus* h.v. Amistad, 12) *Mentha spicata*, 13) *Sedum oryzifolium*, 14) *Sedum tricarpum*, 15) *Sedum alfredi* var. *nagasakianum*, 16) *Sedum rupifragum*. (Según Sparrow, Schairer y Sparrow, 1963.)

1 000 rads, en tanto que las plantas de pequeños o pocos cromosomas sobrevivirán acaso a los 50 000 rads o más. Estas relaciones sugieren que cuanto mayor sea el "blanco" cromosomático, tanto más probables son los "blancos" por las "balas" atómicas.

En las plantas superiores, no se ha encontrado relación sencilla y directa semejante alguna entre la sensibilidad y la estructura celular; los efectos sobre sistemas específicos de órganos son más críticos. Así, por ejemplo, los mamíferos son muy sensibles a dosis bajas, porque el tejido hematopoyético de la médula ósea, de división rápida, es especialmente vulnerable. Algunos autores han informado que la LD<sub>50</sub> (= dosis letal para el 50 por 100 de la población) de ciertos roedores silvestres es de aproximadamente el doble del de la rata o el ratón blancos (Gambino y Lindberg, 1964; Golley y col., 1965, Dunaway y col., 1969), pero es lo cierto, con todo, que las razones de esta diferencia en especies estrechamente relacionadas no se han explicado satisfactoriamente todavía.

La sensibilidad diferencial reviste un interés ecológico considerable. Si un sistema re-

cibiera un nivel de radiación superior a aquel bajo el cual ha evolucionado, se producirán adaptación y ajustes que incluirán acaso la eliminación de cepas o especies sensibles. Se dan ejemplos de reducción en la diversidad de las especies y en los cambios de la estructura de la comunidad, inducidos por radiación, en la sección 3. La presión debida a la radiación alterará acaso acciones recíprocas básicas entre poblaciones, como los equilibrios entre depredadores y presa, como lo muestran unos experimentos con ácaros publicados por Auerbach (1958), o inducirá una irrupción de plaga, de lo que se expone un ejemplo en la próxima sección.

En este lugar deberíamos tomar nota del orden de magnitud de las dosis de radiación naturales o de fondo a las que las especies están, por así decir, acostumbradas. La radiación de fondo proviene de tres fuentes principales, a saber: 1) los rayos cósmicos, 2) el potasio-40 in vivo (esto es, en los tejidos vivos), y 3) la radiación externa del radio y otros radionúclidos que se dan naturalmente en las rocas y la tierra. Las siguientes son dosis calculadas de cada una de estas tres fuen-

tes, en miriáds por año, recibidas en cinco lugares distintos (véase Polikarpov, 1966):

Roca sedimentaria al nivel del mar:  $35 + 17 + 23 = 75$

Roca granítica al nivel del mar:  $35 + 17 + 90 = 142$

Roca granítica, a 3 000 m de altura:  $100 + 17 + 90 = 207$

Superficie del mar:  $35 + 28 + 1 = 67$

100 metros por debajo de la superficie del mar:  $1 + 28 + 1 = 30$

Podrá no haber acaso umbral real alguno para los efectos de la radiación. Los genetistas están generalmente de acuerdo en que no existe umbral alguno para las mutaciones genéticas. En la actualidad, recurrimos al expediente de establecer "niveles mínimos permisibles", tanto para la dosis como para la cantidad de los diversos radionúclidos en el medio. Esto constituye un buen procedimiento, a condición de que nos demos cuenta que estos niveles permisibles no representan en realidad umbral conocido alguno. En efecto, durante el último decenio se ha observado que los "niveles permisibles" bajaban para el hombre. Existe la opinión muy generalizada de que, puesto que el hombre parece ser tan radiosensible como cualquier otro organismo, todo lo que necesitamos hacer es "vigilar" los niveles de radiación y mantenerlos bajos en el microambiente en que vive el hombre realmente. Loutit (1956) resumió dicho punto de vista como sigue: "Creemos que, si ponemos radiobiológicamente atención suficiente para cuidar de la humanidad, el resto de la naturaleza cuidará, con pocas excepciones, de sí mismo." Esto constituye una simplificación excesiva peligrosa. En efecto, la contaminación radiactiva del suelo, los mares y otros medios donde el hombre no vive realmente, producirán efectos, con todo, sobre el sistema capital de soporte de la vida del hombre. Y sobre todo, según lo exponemos en las secciones 4 y 5, cualquier sustancia radiactiva de larga vida media introducida en la biosfera encontrará su camino, tarde o temprano, hacia el cuerpo del hombre. Para atender radiobiológicamente al hombre necesitamos cuidar suficientemente del ecosistema.

La sensibilidad diferencial a la radiación en las especies posee una aplicación práctica importante en el control de los insectos. En efecto, tal como se hizo observar en la pá-

gina 493 del capítulo anterior, la esterilización por radiación es una de las armas del arsenal del hombre para el control "integrado" de las plagas. La mosca *Callitroga* macho, por ejemplo, puede ser esterilizada por una dosis aguda de aproximadamente 5 000 R, con poco efecto sobre la viabilidad y la conducta de las moscas. Los machos esterilizados restituidos a la población silvestre se aparearán normalmente, pero no engendrarán, por supuesto, descendencia alguna. Inundando la población natural con machos esterilizados, esta plaga, una de las principales de los animales domésticos, ha sido combatida en el sur de Estados Unidos (Baumhover y col., 1955; Knipling, 1960). Véase un resumen de las posibilidades de esta clase de control de la población en Bushland (1960), Knipling (1964, 1965, 1967), Cutcomp (1967) y Lawson (1967).

### 3. EFECTOS DE LA RADIACION AL NIVEL DEL ECOSISTEMA

Los efectos de la radiación gamma sobre comunidades y ecosistemas enteros han sido estudiados ahora en cierto número de situaciones. En efecto, manantiales de gamma, por regla general cobalto-60 o cesio-137, de 10 000 Ci o más, se han colocado en campos y bosque en el Laboratorio Nacional de Brookhaven, en Long Island (véase Woodwell, 1962 y 1965), en un bosque de lluvia tropical de Puerto Rico (véase H. T. Odum y Pigeon, 1970), y en un desierto en Nevada (véase French, 1964). Los efectos de reactores sin protección (que emiten tanto neutrones como radiación gamma) han sido estudiados en Georgia (véase Platt, 1965) y en el Laboratorio Nacional de Oak Ridge, Tennessee (véase Witherspoon, 1965 y 1967). Una fuente portátil de gamma se ha utilizado para estudiar efectos a breve plazo en una gran variedad de comunidades en el Laboratorio de Ecología de Savannah River, en Carolina del Sur (véase McCormick y Golley, 1966; Monk, 1966; McCormick, 1967). Una comunidad de lecho de lago sometida a radiación crónica de nivel bajo procedente de desechos atómicos ha estado sometida a estudio en el Laboratorio de Oak Ridge durante muchos años.

La figura 17-4 resume los efectos del manantial de gamma de Brookhaven, que fue colocado en un bosque de roble y pino (el

mismo cuyas productividad y biomasa se representan en la figura 3-3). El manantial se dejó sin escudo durante 20 horas cada día, permitiéndose a los investigadores efectuar observaciones y tomar muestras durante un periodo de cuatro horas diarias, mientras el manantial permanecía sumido en un pozo resguardado. Resultó un gradiente de radiación crónica, que iba de 1 000 rads, a 10 metros del manantial, a ningún aumento mensurable sobre el fondo, a 140 metros, según lo muestra la curva cóncava del diagrama superior, en la figura 17-4. Los juncos fueron las plantas más resistentes, en tanto que de-

terminados arbustos y hierbas de matorral lo fueron ligeramente menos. Los pinos fueron bastante más sensibles que el roble (los pinos tienen núcleos mayores y no retoñan cuando se matan las yemas terminales). Inhibición del crecimiento en las plantas y reducción del mismo en una diversidad de especies animales se observaron a niveles tan bajos como los de dos a cinco rads por día. Pese a que un bosque de roble persistiera a dosis más bien altas (de 10 a 40 rads diarios), los árboles sufrieron, con todo, y se hicieron en algunos sitios vulnerables a insectos. En el segundo año del experimento, por ejemplo, una invasión de

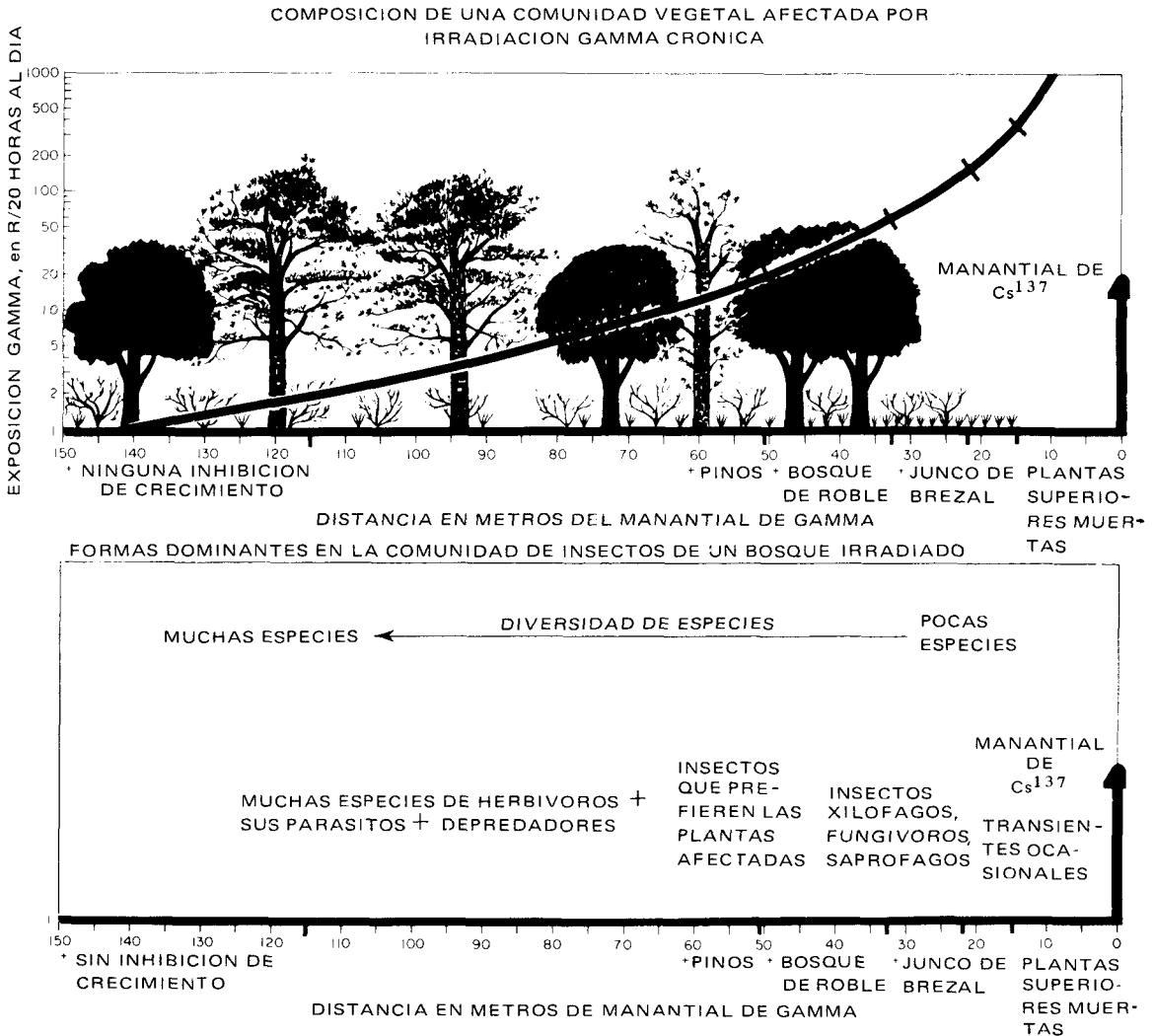


Fig. 17-4. La respuesta de un bosque de roble y pino a un gradiente de radiación gamma de un manantial fijo de alto nivel, no resguardado durante 20 horas cada día, por un periodo de dos años. Véanse explicaciones en el texto. (Con autorización de Brookhaven National Laboratory, Upton, Nueva York.)

áfidos de la hoja del roble se produjo en la zona que recibía unos diez rads diarios; en esta zona, los áfidos fueron más de 200 veces más abundantes que en el bosque normal no sometido a radiación. En resumen, cinco zonas se destacaron a lo largo del gradiente de radiación, a saber: 1) una zona central en la que no sobrevivió planta superior alguna; 2) una zona de juncos (*Carex*), 3) una zona de arbustos de arándanos y otra variedad de éstos, 4) un bosque de roble afectado, y 5) el bosque de roble y pino intacto, en el que la inhibición del crecimiento fue manifiesta, pero sin que muriera directamente, con todo, planta individual alguna. Resultados semejantes se han obtenido en otros estudios, en los que la vegetación de bosque ha sido expuesta a radiaciones ionizantes. Allí donde los bosques han sido expuestos a radiaciones intensas durante periodos breves, como en el lugar del reactor no resguardado de Georgia (véase Platt, 1965), hizo su aparición, después que los árboles de fronda más alta hubieron muerto aparentemente, una vegetación de campo viejo, de hierbas y maleza anuales; pero, en los años siguientes (sin más radiación complementaria), muchos de los árboles de madera dura se recuperaron, emitiendo hacia arriba densos desarrollos de raíces y renuevos de tronco (revelando así que solamente las partes arriba del suelo habían muerto) y produciendo una especie de bosquecillo que no tardó en eclipsar toda la vegetación de campo viejo.

Si bien podemos predecir, a partir de la información acerca del volumen cromosómico según se indicó en la sección precedente, la sensibilidad relativa de especies individuales de plantas superiores, hay otros factores, como la forma del crecimiento o las acciones recíprocas entre especies, que podrán modificar considerablemente la respuesta de las especies en las comunidades intactas. Las comunidades herbáceas y las etapas tempranas de sucesión son más resistentes, por regla general, que los bosques maduros, no sólo porque muchas especies de aquéllas tienen núcleos pequeños, sino también porque tienen mucha menos biomasa "no resguardada" arriba del suelo y porque las hierbas pequeñas pueden recuperarse más rápidamente germinando a partir de semillas o de partes subterráneas protegidas (véase figura 14-2). Así, pues, los atributos de la comunidad como la biomasa y la diversidad, desempeñan un papel en las

condiciones de vulnerabilidad, aparte, por completo, de los volúmenes de los cromosomas de las especies individuales.

Lo mismo que con todas las demás clases de presión, la reducción de la diversidad de las especies está asociada a la presión de la radiación. En otro experimento de Brookhaven (véase Woodwell, 1965), una vegetación de campo viejo fue sometida a una dosis de radiación de 1 000 rads diarios. La producción de materia seca de la comunidad irradiada fue en realidad superior a la de los controles no irradiados, pero la diversidad de las especies, en cambio, sufrió una reducción impresionante. En efecto, en lugar de la mezcla normal de muchas especies de hierbas y maleza, el área irradiada de campo viejo desarrolló un plantel casi puro de hierba rastrera (lo que probablemente no sorprenderá al propietario que combate la hierba rastrera en su propio césped); recuérdese el examen, en la sección 4 del capítulo 6, de las relaciones entre productibilidad, estabilidad y diversidad.

#### 4. EL DESTINO DE LOS RADIONUCLIDOS EN EL MEDIO

Cuando se liberan radionúclidos en el medio, con frecuencia se dispersan y diluyen, pero pueden también concentrarse en organismos vivos y durante transferencias de cadenas de alimentos, por una diversidad de medios que anteriormente agrupamos bajo el epígrafe general de "magnificación biológica" (véase pág. 81). Las sustancias radiactivas pueden acumularse también simplemente en el agua, el suelo, en sedimentos o en el aire, siempre que la entrada supere el grado natural de decadencia radiactiva. En otros términos, podría ocurrir que diéramos a la "naturaleza" una cantidad aparentemente inocua de radiactividad y que ella nos la devolviera bajo una concentración letal.

La proporción de un radionúclido en el organismo con respecto a la del medio se designa a menudo como *factor de concentración*. Un isótopo radiactivo se comporta químicamente del mismo modo, en esencia, que el isótopo no radiactivo del mismo elemento. Por consiguiente, la concentración observada en un organismo no es el resultado de la radiactividad, sino que demuestra, en forma mensurable, la diferencia entre la densidad del elemento en el medio y en el organismo. Algunos de los datos más tempranos

sobre las tendencias hacia la concentración en las cadenas de alimentos tanto acuáticas como terrestres las obtuvieron unos radioecólogos de la planta AEC de Hanford, sobre el Río Columbia en la parte occidental del Estado de Washington (véase Foster y Rostenbach, 1954; Hanson y Kornberg, 1956; Davis y Foster, 1958). En efecto, aquí se sueltan trazas de radionúclidos inducidos ( $^{32}\text{P}$ , etc.), y productos de fisión ( $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{131}\text{I}$ , etc.) en el río, en estanques-depósito de desecho y en el aire. La concentración de fósforo en el Río Columbia es muy baja, de sólo 0.00003 mg por gramo de agua (esto es, de 0.003 ppm), en tanto que la concentración en la yema de los huevos de los patos y las ocas, que obtienen su alimento del río, es de unos 6 mg por gramo. Así, pues, un gramo de yema de huevo contiene dos millones de veces más fósforo que un gramo de agua del río. Sin duda, no esperaríamos encontrar un factor de concentración de fósforo radiactivo tan alto, puesto que, mientras iba pasando a través de la cadena de alimentos hasta el huevo, había de producirse alguna desintegración (este nú-

clido tiene una vida media breve), reduciendo así la cantidad. En ocasiones se ha registrado un factor de concentración de hasta 1 500 000, pero el promedio ha sido más bajo (de unos 200 000) (Hanson y Kornberg, 1956). Algunos otros factores de concentración registrados fueron como sigue: 250 para el cesio-137 en los músculos y 500 para el estroncio-90 en los huesos de aves acuáticas, con respecto a la concentración de estos núclidos en el agua o los estanques de desechos en los que dichas aves se estuvieron alimentando. La concentración de yodo radiactivo en la tiroides de la liebre americana fue de 500 veces la de la vegetación del desierto, la que había concentrado a su vez el núclido liberado en el aire por los gases de chimenea de la planta atómica. Los factores de concentración de estroncio-90 en diversas partes de un tejido de alimentos acuático, en otro lugar de producción de energía atómica, se ilustran en la figura 17-5.

Si bien la radiactividad no afecta la absorción del isótopo por los sistemas vivos, produce efectos nocivos, por supuesto, una vez

SR-90 EN EL TEJIDO DE ALIMENTOS DE UN LAGO DE PERCA

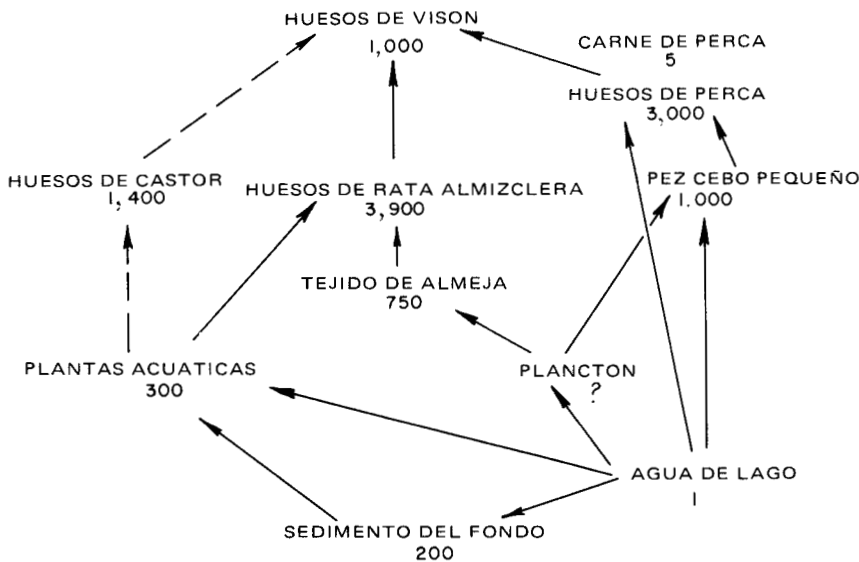


FIG. 17-5. Concentración de estroncio-90 en diversas partes del tejido de alimentos de un pequeño lago canadiense que recibe desechos atómicos de bajo nivel. Los factores medios de concentración se muestran en términos de: agua de lago = 1. (Según Ophel, 1963; con autorización de la Biology and Health Physics Division, Atomic Energy of Canada Limited, Chalk River, Ontario.)



absorbida, sobre los tejidos activos. Lo que importa es que hay que tener en cuenta la "concentración ecológica" al establecer "los niveles máximos permisibles" de descarga en el medio. Los isótopos que están concentrados naturalmente en determinados tejidos (como el yodo en la tiroides o el estroncio en los huesos) y los de vidas medias eficaces largas son, por supuesto, los que habrá que vigilar. Por otra parte, es probable que el factor de concentración sea mayor en medios de elementos nutritivos deficientes que en los que abundan en éstos, según veremos en la próxima sección. Por regla general, cabe esperar que las tendencias hacia la concentración sean mayores en los ecosistemas acuáticos que en los terrestres, puesto que las corrientes de elementos nutritivos en el medio "delgado" del agua son más rápidas que en el medio "espeso" del suelo. Véase información complementaria sobre los procesos de concentración radioecológica en Aberg y Hungate (dirs.) (1967) y Polikarpov (1966).

Las oportunidades del hombre de aprender más acerca de los procesos ambientales mediante el empleo de los trazadores radiactivos compensan hasta cierto punto las molestias que experimenta por el hecho de la contaminación del medio. El empleo de los trazadores radiactivos en el estudio ecológico ha sido expuesto por Odum y Golley (1963), y se encuentran además numerosos ejemplos en las Actas de los dos Simposios Internacionales (Schultz y Klements, 1963; Nelson y Evans, 1969). Por supuesto, los trazadores son sumamente útiles para elaborar diagramas de los ciclos biogeoquímicos y para medir velocidades de corriente en sistemas de situación estable; se dieron ejemplos de semejantes empleos en el capítulo 3. Son también importantes en estudios del metabolismo de las comunidades; el carbono-14, por ejemplo, se ha convertido en un instrumento básico para la medición de la productividad en ecosistemas acuáticos (véase pág. 65). Los trazadores son útiles asimismo en la confección de gráficas de los movimientos de organismos al nivel de la población, así como en el establecimiento de mapas de los tejidos de alimentos.

Dos ejemplos bastarán para ilustrar algunas de estas posibilidades.

En un estudio del efecto de la depredación sobre poblaciones de ratas del algodón en cercados de campo protegidos y expuestos

respectivamente a los depredadores, Schnell (1968) "marcó" cada animal con un alfiler radiactivo insertado debajo de la piel del lomo. La marca permitía al investigador no sólo localizar animales vivos que habían eludido el sistema de trampa, sino localizar también los animales muertos o los restos dejados por un depredador, restos que nunca habrían sido encontrados por medio de las observaciones convencionales. En esta forma, Schnell estuvo en condiciones no sólo de trazar curvas precisas de supervivencia (véase la explicación de esta forma de análisis gráfico en la pág. 192) para cada población, sino que podía además establecer la causa exacta de mortalidad en relación con la mayoría de los animales.

Algunos aspectos del empleo de trazadores radionúclidos para aislar cadenas de alimentos y establecer su gráfica en comunidades naturales intactas se muestran en la figura 17-6. En un estudio, se etiquetaron las dos especies de plantas dominantes en un campo abandonado desde hacía un año (fig. 17-6, A), y se siguió la transferencia del trazador a artrópodos durante un periodo de aproximadamente seis semanas. Como puede verse en la figura 17-6, B, los animales que se nutren de "savía", como los áfidos, fueron los primeros que se hicieron radiactivos, seguidos de los herbívoros de las hojas y luego de los depredadores. De este modo, la posición trófica de una determinada especie podía fijarse aproximadamente por la forma de la gráfica de absorción. Y lo que es más importante todavía, pudo elaborarse un mapa de la red del tejido de alimentos, tal como se aprecia en la figura 17-6, C. De las 100 y tantas especies de insectos presentes en la comunidad, solamente unas 15 tomaban una cantidad apreciable de trazador de la planta dominante, y la mayoría de ellas se alimentaba de una sola de las especies de ésta. El hecho de que uno de los codominantes fuera objeto de más pasto que el otro constituyó un hallazgo inesperado, y tal, además, que no se hubiera puesto de manifiesto sin el empleo del trazador. Véanse detalles de estos y otros estudios similares en E. P. Odum y Kuenzler, 1963; Wiegert, Odum y Schnell, 1967; de la Cruz y Wiegert, 1967; Wiegert y Odum, 1969; Ball, 1963; Crossley, 1963; Reichle y Crossley, 1965. Algunas de las limitaciones de los estudios con trazadores se examinan en Shure (1970).

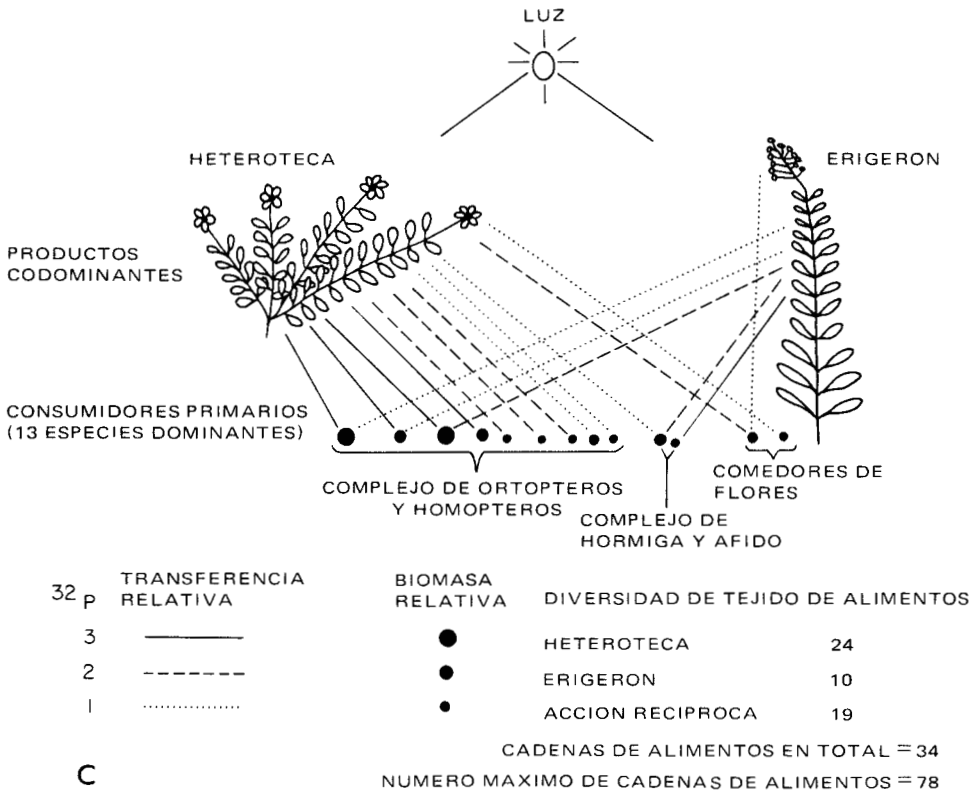
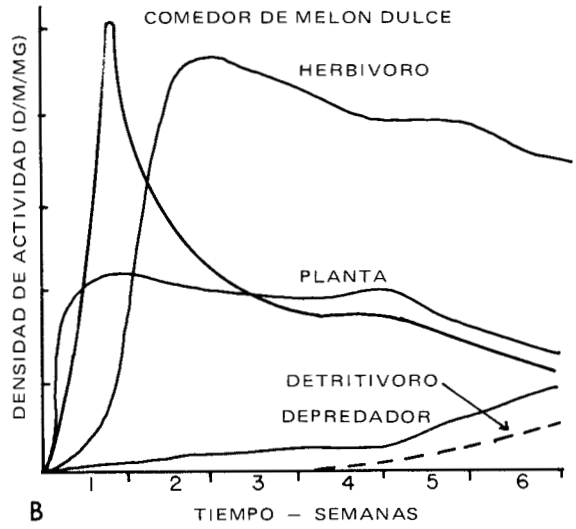


FIG. 17-6. Empleo de un trazador radionúclido para establecer gráficas de cadenas de alimentos en comunidades naturales intactas. A, Marcado de plantas individuales utilizando un pequeño pozo de tallo. B, Esquema de la absorción con el tiempo, a diferentes niveles tróficos. C, La red del tejido de alimentos, conteniendo dos especies dominantes de plantas y sus herbívoros. Para más detalles véase el texto. (Foto del Instituto de Ecología, Universidad de Georgia.)

## 5. PROBLEMA DE LA PRECIPITACION RADIATIVA

El polvo radiactivo que cae a la tierra después de las explosiones atómicas se designa como precipitación radiactiva. Estos materiales se mezclan y actúan en reciprocidad con materiales naturales en partículas de la atmósfera (precipitación radiactiva natural, véase fig. 4-3) y con la contaminación creciente, producto del hombre, en el aire. La clase de esta precipitación radiactiva depende del tipo de bomba. En primer lugar, convendrá distinguir, entre los dos tipos de armas nucleares, o sea, la bomba de fisión, en la que elementos pesados como el uranio y el plutonio se dividen, con liberación de energía de "productos de fisión" radiactivos, y la bomba de fusión o el arma termonuclear, en la que elementos ligeros (deuterio) se funden para formar un elemento más pesado, con liberación de energía y neutrones. Toda vez que para esta última se requiere una temperatura sumamente alta (millones de grados), se utiliza una reacción de fisión como "gatillo" para la reacción de fusión. En términos generales, el arma termonuclear engendra menos productos de fusión y más neutrones (que inducen radiactividad en el medio) que el arma de fisión por unidad de energía liberada. Según Glasstone (1957), aproximadamente el 10 por 100 de la energía de una bomba nuclear consiste en radiación nuclear, una parte de la cual se dispersa ampliamente en la biosfera. La cantidad de precipitación radiactiva producida depende no solamente del tipo y del tamaño de la bomba, sino también de la cantidad de material del medio que resulta entremezclado en ocasión de la explosión.

La precipitación de las armas difiere de los materiales atómicos de desecho en que los radionúclidos estén fusionados con hierro, sílice, polvo y con todo lo que acontece estar cerca, para formar partículas relativamente insolubles. Estas partículas, que bajo el microscopio se parecen a menudo a diminutas canicas de diversos colores, varían en tamaño desde varios centenares de micrones hasta dimensiones casi coloidales. Las partículas más pequeñas adhieren firmemente a las hojas de las plantas donde producirán acaso no sólo daño de radiación en el tejido de las hojas, sino que podrán ser ingeridas por animales herbívoros y ser disueltas por los jugos en el tubo digestivo. Así, pues, estas clase de precipita-

ción puede penetrar en la cadena de alimentos directamente al nivel trófico herbívoro, o de los consumidores primarios.

La precipitación de armas atómicas o de explosiones nucleares pequeñas, utilizadas para fines pacíficos (excavación de puertos, canales o minería de superficie), se deposita las más de las veces en una angosta franja lineal en la dirección del viento, pero algunas de las partículas más pequeñas se dispersarán acaso ampliamente y bajarán con la lluvia a grandes distancias. Pese a que la cantidad total de radiactividad disminuye con la distancia, no tardó en descubrir, con todo, que algunos núclidos biológicamente significativos, especialmente el estroncio-90, alcanzaban un grado máximo en poblaciones de animales silvestres, entre 90 y 150 Km del "lugar cero" de la explosión (véase Nishita y Larson, 1957). Esto se explica por el hecho de que  $^{90}\text{Sr}$  tiene dos precursores gaseosos ( $^{90}\text{Kr} \rightarrow ^{90}\text{Rb} \rightarrow ^{90}\text{Sr}$ ) y se forma, por consiguiente, relativamente tarde después de la detonación de la bomba, lo que se traduce en su inclusión en las partículas más pequeñas (menos de 40 micrones), que descienden a mayores distancias y penetran más fácilmente en las cadenas de alimentos. También el cesio-137 tiene precursores gaseosos y es, desafortunadamente, un componente significativo de la precipitación más soluble de "larga distancia".

Las grandes y potentes armas de "megatón" que se probaron libremente en los primeros tiempos de los años sesenta proyectaron material a la estratósfera, lo que se tradujo en una contaminación global, con una precipitación de extensión mundial que se proseguirá por muchos años. La cantidad de precipitación radiactiva recibida por un área es aproximadamente proporcional a la precipitación pluvial en ella. En Estados Unidos, por ejemplo, la deposición acumulada de estroncio-90 se calculó, para 1965, en unos 200 mCi por  $\text{Km}^2$  en las regiones húmedas (en las regiones orientales de bosque deciduos, por ejemplo), frente a 80 mCi en las regiones secas (desiertos, praderas, etc.) (véase Klement, 1965).

Los estudios consecutivos a las pruebas atómicas en los atolones del Pacífico revelaron que las clases de radionúclidos que penetran en las cadenas de alimentos marinas son más bien llamativamente distintos de los que penetran en cadenas terrestres (véase Seymour, 1959, Palumbo, 1961). Los elementos de la precipitación radiactiva que forman comple-

jos firmes con materia orgánica, como cobalto-60, hierro-59, zinc-65, y manganeso-54 (que son núclidos inducidos por bombardeo de neutrones todos ellos) y los que están presentes en forma de partículas o coloidal (<sup>144</sup>Ce, <sup>144</sup>Pr, <sup>95</sup>Zr y <sup>106</sup>Rh) transfieren en la cantidad mayor a organismos marinos. En contraste, son los productos solubles de fisión, como el estroncio-90 y el cesio-137 los que se encuentran en cantidades mayores en las plantas y los animales terrestres. Puesto que fueron los isótopos inducidos, que se combinan con el detritus, los que se encontraron en los animales marinos, pero no, en cambio, en las plantas marinas o en organismos terrestres, tal parece que el predominio de los organismos comedores de depósito y comedores de filtro en las cadenas de alimentos de los ecosistemas marinos sea el que explique esta diferencia. Este es otro caso en que los contaminantes eludirán acaso el nivel trófico primario y entrarán directamente en la porción animal de aquellas cadenas.

La cantidad de radionúclidos de precipitación que penetra en las cadenas de alimentos y es transferida, finalmente, al hombre depende no sólo de la cantidad recibida del aire (la que, según se indicó, es una función directa de la precipitación), sino también de la estructura del ecosistema y del carácter de sus ciclos biogeoquímicos. En términos generales, entrará una porción mayor de precipitación radiactiva en medios pobres en elementos nutritivos. En los medios ricos en elementos nutritivos, en cambio, las elevadas capacidades

de intercambio y almacenamiento a tal punto diluyen la precipitación, que tiene lugar una absorción relativamente pequeña por las plantas. Una vegetación en forma de estera sobre suelos delgados, como la que se encuentra en páramos, brezales, afloramientos graníticos, prados alpinos y tundras, actúa como trampa para la precipitación (también las epifitas en ecosistemas tropicales), reforzando la absorción por los animales (véase Russell, 1965), como lo hace un paso de alimentos activo de detritus. Dos ejemplos de estas tendencias los ilustran los datos de los cuadros 17-2 y 17-3. Las ovejas en pastos montañosos en Inglaterra acumulan 20 veces más estroncio-90 en sus huesos que las de los valles, a causa del poco contenido en calcio y de la vegetación en forma de estera que es característica de los pastos de montaña (cuadro 17-2). En el cuadro 17-3, por otra parte, vemos que la concentración de cesio-137 en ciervos (medida en pCi por Kg de peso vivo del animal) es mucho más alta en el llano costero arenoso de Lowlying, del sudeste de Estados Unidos, que en la región adyacente del Piedmont, donde los suelos están bien avenados y tienen un alto contenido de arcilla. La precipitación pluvial no difiere en estas dos regiones.

Los radionúclidos de precipitación (especialmente <sup>90</sup>Sr y <sup>137</sup>Cs) han sido y siguen siendo pasados al hombre a través de la cadena de alimentos, aunque las concentraciones no suelen ser tan altas en el tejido humano como en el de las ovejas y los venados. El hombre se halla en cierto modo protegido por

Cuadro 17-2  
COMPARACIÓN DE LA CANTIDAD DE <sup>90</sup>Sr (PRODUCTO DE LA PRECIPITACIÓN RADIATIVA)  
EN 1956, EN DISTINTOS NIVELES TRÓFICOS DE DOS ECOSISTEMAS  
CONTRASTANTES, EN LAS ISLAS BRITÁNICAS \*

	Pastizal de montaña Suelo ácido de turba, pH 4.3			Pastizal de valle Suelo de marga parda, pH 6.8		
	Cantidad de <sup>90</sup> Sr		Factor de concen- tración †	Cantidad de <sup>90</sup> Sr		Factor de concen- tración †
	μμc/g material seco	μμc/g calcio		μμc/g material seco	μμc/g calcio	
SUELO (promedio de los 10 cm superiores)	0.112	800	1	0.038	2.6	1
HIERBA	2.5	2 100	21	0.250	41	6.6
HUESO DE OVEJA	80	160	714	4.4	8.7	115

\* Datos de Bryant y col., 1957.

† Proporción entre la cantidad por gramo en el medio (suelo) y la cantidad por gramo de material biológico.

Cuadro 17-3

COMPARACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE CESIO-137 (CONSECUENCIA DE LA PRECIPITACIÓN RADIACTIVA) EN EL CIERVO DE COLA BLANCA EN LAS REGIONES DEL LLANO COSTERO Y DE PIEDMONT, DE GEORGIA Y CAROLINA DEL SUR \*

Región	Número de ciervos	<sup>137</sup> Cs en pCi/Kg de peso vivo	
		Error medio y estándar †	Margen
Llano costal inferior	25	18 039 ± 2 359	2 076-54 818
Piedmont	25	3 007 ± 968	250-19 821

\* Datos de Jenkins y Fendley (1968).

† La diferencia entre regiones es altamente significativa al nivel de 99 por 100.

su posición en la cadena de alimentos, así como por la elaboración y la cocción de los alimentos, que eliminan algo de la contaminación. Sin embargo, en 1965, en las regiones árticas y subárticas (en Alaska y el norte de Finlandia, por ejemplo), donde se consume carne de reno o de caribú, el cesio-137 en el hombre fue de 5 a 45 nCi/Kg de peso (= de 5 000 a 45 000 pCi/Kg), según Hanson y col. (1967), y Miettinen (1967); esto es absolutamente igual, en concentración, que en los venados del llano costero (compárese con el cuadro 17-3). El reno y el caribú mismos resultan altamente contaminados por comer la vegetación en forma de estera. Así, pues, las poblaciones humanas "expuestas", como los esquimales y los lapones, están sujetos a dosis de radiación interna considerablemente mayores que la del fondo, aunque nadie sabe hasta qué punto sea esto nocivo. En 1965, la cantidad media de estroncio-90 en los huesos de los niños de Estados Unidos se calculó en 4 a 8 pCi por gramo de calcio en los huesos (véase Comer, 1963); desde entonces, la mayoría de los estudios indican que este nivel no ha subido apreciablemente. Tampoco aquí, nadie puede decir si esta pequeña cantidad es o no nociva, pero es lo cierto, con todo, que, en cuanto una de las múltiples "presiones de contaminación", no está procurando beneficio alguno a nadie (!).

## 6. ELIMINACION DE LOS MATERIALES DE DESECHO

Aunque los problemas de la precipitación radiactiva son graves, la eliminación de los materiales de desecho de las aplicaciones pacíficas de la energía atómica constituye un problema potencialmente mucho mayor, suponiendo una vez más que no tengamos una

guerra atómica total. No se presta actualmente atención suficiente a los aspectos ecológicos de la eliminación de materiales de desecho, que constituyen el factor limitativo de la explotación a fondo de la energía atómica. Según lo han declarado Weinberg y Hammond (1970), la energía disponible en las fuentes nucleares parece ser "esencialmente inagotable", pero es el caso, con todo, que los efectos secundarios ambientales de una producción muy grande de esta energía imponen los límites reales. Esto constituye otra expresión del principio enunciado en el capítulo 16 a saber: que no es la energía misma la que es limitadora para el hombre, sino que lo son más bien las consecuencias de la contaminación que resultan de la explotación de las fuentes de energía.

Se ha acostumbrado a considerar tres categorías de desechos radiactivos:

1. *Desechos de alto nivel*: líquidos o sólidos que hay que encerrar, puesto que son demasiado peligrosos para descargarlos en cualquier parte de la biosfera. Aproximadamente 500 litros de estos desechos de alto nivel son producidos por cada tonelada de combustible nuclear consumida. En 1969, había almacenados 350 millones de litros en 200 tanques subterráneos, en cuatro lugares de la Comisión de Energía Atómica de Estados Unidos, necesiéndose  $6 \times 10^4$  metros cúbicos de nuevo espacio de almacenamiento anualmente, proporción que aumentará a medida que aumente la producción de energía nuclear. Las alternativas al almacenamiento en tanques, que se están examinando son: 1) la conversión de líquidos en sólidos inertes (cerámica) para su entierro en capas geológicas profundas, y 2) el almacenamiento de los líquidos y los sólidos en minas profundas de sal. La gran cantidad de calor en-

generada por los desechos de alto nivel complica el problema; en efecto, el calor puede "fundir" las paredes de las minas de sal o producir pequeños terremotos, si se lo inyecta en ciertos tipos de hendiduras geológicas.

2. *Los desechos de bajo nivel:* líquidos, sólidos y gases que poseen muy baja radiactividad por unidad de volumen, pero son demasiado voluminosos, con mucho, para poderlos encerrar por completo; por consiguiente, han de dispersarse en alguna forma en el medio y a una velocidad tal que la radiactividad de equilibrio liberada no aumente de modo apreciable el fondo o se concentre en las cadenas de alimentos.

3. *Desechos de nivel intermedio:* son los de una radiactividad suficientemente alta para requerir confinamiento local, pero lo bastante baja, con todo, para que sea posible separar los componentes de alto nivel o de larga vida y tratar la masa del resto como desechos de bajo nivel.

El ciclo del combustible de uranio en la generación de energía comprende las siguientes fases: 1) extracción y molienda, 2) refinación (conversión química), 3) enriquecimiento (aumento del porcentaje del contenido de uranio-235), 4) fabricación del elemento del combustible nuclear, 5) combustión del combustible nuclear en el reactor, 6) nuevo tratamiento del combustible consumido, y 7) entierro u otra disposición de los desechos. Pese a que la mayor parte de los desechos se produce en el reactor, los problemas más difíciles de la disposición de los mismos se plantean, con todo, durante el nuevo tratamiento (fase 6), cuando los productos de fisión (véase cuadro 17-1, C) se separan de los elementos del combustible consumido. Las

plantas de nuevo tratamiento y los lugares de entierro están situados en lugares distintos de la planta misma productora de energía nuclear, lo que significa que existe un peligro permanente de accidentes mientras los elementos del combustible consumido, o los desechos de alto nivel extraídos del mismo, son transportados. Algunos de los desechos de bajo nivel y de nivel intermedio han de eliminarse en el lugar mismo del reactor (especialmente cuando los elementos del combustible tienen fugas o se rompen) y durante la extracción y la preparación del combustible. Así, pues, la contaminación radiactiva del ambiente constituye una amenaza siempre presente durante el ciclo entero. Para reducir la amenaza a un grado mínimo, hay que apartar grandes áreas protectoras de tierra, especialmente para las fases 5, 6 y 7. Por ejemplo, los terrenos para el entierro nuclear han de ser muy grandes, puesto que se requiere media hectárea por cada 1 500 m<sup>3</sup> de desechos de alto nivel o por cada 3 000 m<sup>3</sup> de materiales de nivel intermedio. Estos lugares han de estar vigilados constantemente para evitar que el agua de la superficie, el agua subterránea y el aire sean contaminados (véase fig. 17-7). Los requisitos de tierra y agua para la planta de energía nuclear y el medio ambiente para el tratamiento de sus desechos se examinan más adelante.

Mientras se siga utilizando como fuente de combustible material fisionable (uranio, torio, plutonio, etc.), podrá muy bien ocurrir que grandes cantidades de productos de fisión de desecho (los mismos radionúclidos que figuran en la precipitación) constituyan, juntamente con las cantidades residuales de material fisionable, los factores limitativos de

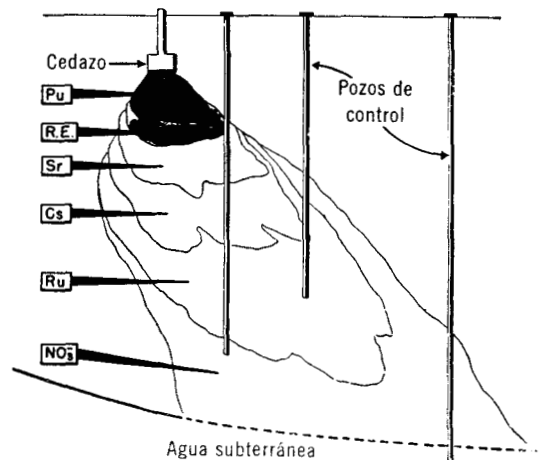


FIG. 17-7. Eliminación de desperdicios líquidos de alto nivel en el suelo, en la Hanford Atomic Products Operations Plant, en donde se aprecia el movimiento relativo de isótopos importantes a través del suelo del desierto. (Brown, Parker y Smith, 1956.)

la explotación de las fuentes de energía atómica, teóricamente "inagotables". Habría que almacenar grandes cantidades de "megacuries" de las especies de larga vida ( $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{129}\text{I}$ ,  $^{99}\text{Tc}$ ,  $^{238}\text{Pu}$ ,  $^{240}\text{Pu}$ ,  $^{241}\text{Am}$ ,  $^{243}\text{Am}$  y  $^{244}\text{Cm}$ ). Se espera que los reactores de uso actualmente corriente sean reemplazados dentro de los próximos 15 a 20 años por reactores "reproductores", en los que una combustión catalítica de uranio-238, torio-232 o, tal vez, litio-6 da un material de autorregeneración o fisionable (véase Weinberg y Hammond, 1970, con una apreciación de los reactores reproductores o regeneradores). Un ciclo de combustible de esta clase reduce considerablemente la necesidad de combustible, pero no resuelve, con todo, el problema de la eliminación de los desechos. Suponiendo que algún día sea posible utilizar energía de fusión (véase pág. 452), los productos de fusión resultarían sin duda eliminados, pero los radionúclidos inducidos aumentarían, en cambio, especialmente el tritio, capaz de contaminar el ciclo hidrológico global total. Frank Parker (1967), de Oak Ridge, calcula que la "liberación de tritio producido por una economía de energía se traduciría, si la energía nuclear fuera toda de fusión, en una dosis mundial inaceptable para el año 2000". Véanse más detalles acerca de los desechos radiactivos en Fox (1969).

Si los desechos radiactivos no fueran el factor limitativo en la explotación de la energía nuclear, entonces lo sería el calor de escape, o bien, lo que es más probable, sería una combinación de los dos la que impondría una restricción general de contaminación. Aquello que se ha dado en llamar la *contaminación térmica* se convertirá en un problema cada vez más grave, puesto que el calor de baja utilidad es un producto secundario de toda transferencia de energía de una forma a otra, tal como lo enuncia la segunda ley de la termodinámica (véase sec. 1, cap. 3). Hasta cierto punto, el paso del combustible fósil a la energía atómica reduce la contaminación del aire, pero aumenta, en cambio, la del agua, especialmente si se trata de la contaminación térmica. Así, por ejemplo, para generar un kilovatio-hora de electricidad, el calor de escape traspasado a la atmósfera y al agua de refrigeración es de 1 600 y 5 300 BTU (*British thermal unity*) respectivamente, para una planta de energía alimentada con combustible fósil, y de 500 y 7 600 BTU

respectivamente para una planta actual de energía atómica (véase cuadro 3-1 para la conversión de BTU en calorías). Así, pues, una planta de energía nuclear de tamaño medio que produce 3 000 megavatios de electricidad produce también calor de escape a la velocidad de más de  $20 \times 10^9$  BTU por hora.

La capacidad de refrigeración de la superficie del agua va de aproximadamente 1.5 a 7.5 BTU por hora, *por pie cuadrado* y por los grados Fahrenheit de diferencia entre el aire y el agua, según las temperaturas de ésta y de aquél. Por consiguiente, se requiere una gran cantidad de superficie de agua para dispersar el calor, o sea algo por el orden de media hectárea por megavatio en un lugar templado, o sean 1 800 hectáreas para una central de energía de 3 000 megavatios. En un informe de un contingente para una misión especial, de 1970,\* se recomendó que cada planta nuclear de 2 400 megavatios comprendiera 450 hectáreas para el funcionamiento de la misma y el almacenamiento de desechos radiactivos, y 2 800 hectáreas de superficie de agua para la refrigeración. En consecuencia, si adoptamos la opción 2 en la estrategia de la eliminación de desechos (tal como se describe en la pág. 483), deberemos pensar en términos de un área mínima de cuatro mil hectáreas por cada planta de energía de tamaño moderado, de acuerdo con el concepto del parque de eliminación de desechos (véase fig. 16-4); esto implica el aprovechamiento del calor secundario para la piscicultura u otros fines útiles.

El empleo de dispositivos de refrigeración a base de energía, como, por ejemplo, las torres de refrigeración, puede reducir el espacio necesitado, por supuesto, pero a un costo considerable, con todo, puesto que esto equivaldría a adoptar la cara opción 3 en la estrategia general de la eliminación de desechos. Al igual que con los demás desperdicios, resulta siempre tentador confiar en el mar para fines de refrigeración, pero, según lo advierte otro informe reciente relativo a una misión especial,† ya no es posible seguir considerando el mar como vaciadero para to-

\* Informe sobre "Nuclear Power in the South", del Southern Interstate Nuclear Board, 800 Peachtree Street, Atlanta, Georgia, 30308.

† Véase "Ocean Dumping. A National Policy." Informe al Presidente, preparado por el Council on Environmental Quality, 1970.

dos los desechos del hombre. Al paso que todo el mundo predice que la contaminación térmica constituirá un problema local cada vez más apremiante, no existe acuerdo alguno, en cambio, en cuanto a su efecto sobre el equilibrio calórico total. Véase un estudio de este aspecto en Commoner (1969).

Los efectos nocivos locales de la contaminación térmica sobre los sistemas acuáticos pueden enumerarse como sigue: 1) Un aumento de temperatura en el agua aumenta a menudo la susceptibilidad de los organismos a los materiales tóxicos (que estarán indudablemente presentes en el agua de desechos). 2) Podrán rebasarse acaso los periodos "estenotérmicos" del ciclo vital (véase página 119). 3) Las temperaturas elevadas suelen favorecer el reemplazo de las poblaciones normales de algas por las verdeazules, menos útiles (véase pág. 337). 4) A medida que sube la temperatura del agua, los animales necesitan más oxígeno, en tanto que el agua caliente lo retiene menos (véase pág. 139).

Se encontrará información adicional sobre los efectos biológicos de la contaminación térmica en Clark (1969) y en las encuestas sobre "contaminación térmica" del subcomité del Senado para la contaminación del aire y del agua.

## 7. INVESTIGACION RADIOECOLOGICA FUTURA

En este breve examen hemos tratado de mostrar que los problemas de la radiactividad

en el medio y las consecuencias térmicas del empleo de la energía nuclear aumentarán los efectos limitativos de la contaminación, sumamente graves ya, sobre el desarrollo futuro del hombre industrial. Del lado positivo, en cambio, hemos tratado de señalar algunas de las posibilidades apasionantes de estudio que brindan los isótopos. Hasta el presente, el campo interdisciplinario de la ecología de la radiación se ha ocupado ante todo de la descripción y la tecnología, pero ha de pasar ahora a una posición en la que se disponga a efectuar contribuciones más importantes a la teoría de los ecosistemas. Los procedimientos de radiación ofrecen medios poderosos para resolver los problemas dobles de los ecosistemas, esto es, el de relacionar la corriente de sentido único de la energía con la circulación de los materiales, y el de descubrir de qué modo los factores físicos y biológicos actúan unos sobre otros para controlar el funcionamiento del ecosistema. No es sino comprendiendo estas cuestiones muy a fondo que el hombre podrá actuar como su propio detector de error y corregir los trastornos causados por su tecnología, que cada vez en mayor grado perturba los sistemas que sirven de base a la vida en la biosfera (E. P. Odum, 1965). En un futuro no demasiado distante, es posible que el radioecólogo sea uno de los que deban ayudar a decidir cuáles materiales de desecho de la era atómica deban confinarse y cuáles dispersarse. Si el ecólogo no sabe lo que pueda ocurrir en el medio biológico, ¿quién lo sabrá?

## Capítulo 18

# La sensibilidad a distancia como instrumento para el estudio y la administración de ecosistemas

Por *Philip L. Johnson*

Escuela de Recursos Forestales e  
Instituto de Ecología. Universidad de Georgia \*

LA SENSIBILIDAD a distancia consiste en la adquisición de información acerca de la bios-

\* Dirección actual: National Science Foundation, Washington, D. C.

fera por métodos que excluyen el contacto, generalmente desde aviones o satélites, en cualquier porción del espectro electromagnético. Constituye una de las áreas de rápido progreso técnico mencionadas al principio de



este libro (véase pág. 4), que hace posible tratar más eficazmente ecosistemas muy grandes. La perspectiva estimulante es que la sensibilidad remota formará el puente lógico entre el estudio ecológico intenso de pequeñas áreas y la aplicación de los principios así descubiertos a grandes unidades políticas, como ciudades, condados o Estados, o a unidades naturales enteras, como las vertientes, los bosques tropicales de lluvia o las cuencas de los mares.

La fotografía desde el suelo o desde plataformas aéreas es una forma práctica y convencional de sensibilidad remota que se ha utilizado extensamente a partir de los años treinta por silvicultores (Avery, 1966), geólogos y geógrafos (Avery y Richter, 1965), para tomar inventarios de plantaciones de árboles, establecer gráficas de estructuras geológicas y documentar tipos de aprovechamiento de la tierra. Casi todos los mapas topográficos se hacen ahora con fotografía estereoscópica. La introducción reciente de un profilómetro de láser (Remple y Parker, 1965), que mide diferencias muy pequeñas de elevación por la relación entre el tiempo y la distancia de una pulsación altamente concentrada, promete reemplazar el costoso estudio desde el suelo por el control vertical de dichos mapas. La misma técnica se utiliza para medir distancias hasta la luna que hasta los objetos más cercanos.

En silvicultura, la altura de los árboles, el diámetro de los troncos y, por consiguiente, el volumen de madera puede calcularse por medio de fotografías aéreas pancromáticas, con un error no mayor del 20 por 100. Puesto que la relación del dbh (*diameter breast high* = diámetro a la altura del pecho) de los troncos de los árboles al diámetro de la copa es congruente (por ejemplo, una pulgada: un pie en las coníferas occidentales, y una pulgada: 3/4 de pie en las maderas duras orientales), el dbh total o área de los troncos altos puede calcularse midiendo los diámetros de las copas tal como los revelan las fotos.

Los progresos técnicos, estimulados por las investigaciones militar y espacial, han creado una diversidad de nuevos sensores aerotransportados (Holter y Wolfe, 1960), que captan energía de diversas porciones del espectro y, por consiguiente, han aumentado considerablemente la capacidad de obtención de información por medio de vuelos aéreos. Unos

sistemas electrónicos apropiados analizan y exponen los datos en forma de imagen o los graban sobre cinta para introducción en una computadora (Peterson y col., 1968). Algunos de estos sistemas son complicados desde el punto de vista electrónico y requieren operadores especialmente preparados. Hay que destacar que el significado y la validez de los datos de sensibilidad remota, especialmente los que se han adquirido de porciones no visuales del espectro, requieren que el investigador esté familiarizado con el ecosistema registrado. Las mediciones y las observaciones correspondientes obtenidas del suelo en ocasión de exploraciones aéreas se designan como "verdades básicas" y son indispensables para el éxito de la investigación de sensibilidad a distancia más remota. Una vez que se ha fijado el valor de indicación de los datos obtenidos a distancia, las mediciones terrestres ya no seguirán acaso siendo necesarias. Para ello se requiere, pues, un enfoque multidisciplinario que comprenda la labor de ingenieros y ecólogos. Al tratar de interpretar datos de sensibilidad a distancia formados por diversas energías espectrales, se plantean nuevas cuestiones acerca de organismos y sus ambientes. Por ejemplo, conocemos el color de un roble, pero nada sabemos de sus propiedades espectrales más allá de las longitudes de onda visuales. Falta realizar todavía una gran cantidad de investigación fundamental para aprovechar la plena posibilidad de la técnica de la sensibilidad a distancia (Parker y Wolff, 1965). Dos simposios nacionales sobre la sensibilidad a distancia en ecología (BioScience, vol. 17, 1967, y Johnson, dir., 1969) han centrado la atención en las posibilidades ecológicas y los problemas de esta tecnología.

#### BASES FISICAS PARA LA SENSIBILIDAD A DISTANCIA

Para utilizar la información proporcionada por los sistemas sensores aerotransportados es indispensable que se entiendan bien las relaciones fundamentales entre la energía y la materia que se encuentran a la base de las imágenes. El espectro electromagnético se presentó en detalle en el capítulo 5, sección 5. Las acciones recíprocas entre energía y materia y los sensores apropiados para cada banda espectral se exponen en la figura 5-6, página 131 (véase información complementaria en Fritz, 1967; Krinov, 1947, Steiner y Gu-

termann, 1966). Hay tres tipos básicos de sistemas disponibles para la sensibilidad remota desde plataformas o satélites espaciales:

1. La fotografía en el espectro visible o casi visible, de 380 a 1 000  $m\mu$  (3 800-10 000 Å),
2. sondeadores óptico-mecánicos desde las ondas ultravioletas hasta las infrarrojas incluidas, de 300  $m\mu$  a 40  $\mu$ , y
3. la microonda para bandas seleccionadas, de 1 mm hasta 1 metro.

Los tres suelen tratarse para presentar desarrollos bidimensionales o de imagen. El radar, a diferencia de la energía de longitud de onda similar que emana de la tierra, es un sistema activo en las frecuencias de microonda, en las que la energía apropiada es producida en el avión y dirigida hacia la tierra. La vuelta del radar o la señal reflejada es captada por una antena especial para dicha longitud de onda. La intensidad de la energía devuelta es ante todo una función del aspecto del terreno con relación a la dirección del rayo y en segundo lugar, de las propiedades dieléctricas del material reflectante (Moore y Simonett, 1967). Una de las ventajas de la imagen del radar es su independencia con respecto a las condiciones meteorológicas y diurnas.

Todos los objetos emiten radiación. Un cuerpo negro perfecto irradia una energía proporcional a la cuarta potencia de su temperatura absoluta en grados Kelvin. La energía solar que nos llega alcanza una cima a aproximadamente 480  $m\mu$  (longitudes de onda del verde) y es negligible arriba de 3  $\mu$ , en tanto que la radiación emitida de salida llega a un pico cerca de 10  $\mu$  y es negligible por debajo de 3  $\mu$ . (Véase cap. 3, sec. 2 y fig. 5-6, pág. 131, con más comparación entre las radiaciones solar y termal.) En ocasiones resulta posible captar detalladamente poblaciones enteras de animales grandes desde aviones equipados con sondas térmicas. Se han realizado grandes progresos en estos últimos cinco años en materia del desarrollo de fotoconductores térmicamente sensibles que permiten ahora la discriminación de diferencias de temperatura de hasta 0.01°C. Para una alta sensibilidad, los detectores de esta clase, como el sulfuro de plomo, el germanio suavizado con oro, o el antimonio de indio,

han de refrigerarse con nitrógeno o helio líquidos. Mediante el empleo de un espejo giratorio, un pequeño campo de visión, transversal a la línea de vuelo, es centrado en un detector, y una señal es dibujada en tonos grises, correspondientes a temperaturas distintas de la superficie explorada. Semejante escala gris puede calibrarse más bien conforme a temperaturas reales que relativas. Así, por ejemplo, pueden producirse mapas de contornos de temperatura correspondientes a la corriente calórica de la superficie del área estudiada en un momento determinado, coloreándolos apropiadamente.

Con frecuencia, la información de diversas bandas espectrales rebasa la suma de cada banda considerada separadamente. Esto ha conducido al desarrollo de la sensibilidad de "espectro múltiple", con la que varias o muchas energías espectrales se registran simultáneamente. Los datos obtenidos se medirán por medio del telémetro o se registrarán como película o cinta magnética. Semejante información es una función ya sea de la imagen del medio, de superficies de plantas o animales, o de una acción recíproca compleja entre ambas. Las implicaciones biológicas de las señales registradas han de analizarse e interpretarse, y se da con frecuencia poca experiencia anterior para guiar al intérprete. Como ocurre tan a menudo, la pericia se adelanta a la inteligencia, de modo que se produce un "retraso de realización" hasta tanto que la verdad básica y las nuevas imágenes puedan acoplarse de modo eficaz. Solamente entonces nos percataremos de cuán útil es realmente la sensibilidad de espectro múltiple.

En resumen, la información posible es una función de las acciones recíprocas entre materia y energía peculiares a la muestra. La absorción, la emisión, la difusión y la reflexión de energía por cualquier clase particular de materia son selectivas con respecto a la longitud de onda y son específicas de dicha clase de material, en conexión con su estructura atómica y molecular (Colwell y col., 1963). En consecuencia, cada clase de biomasa o de substrato físico emite un espectro de frecuencia e intensidad características. Sin embargo, la señal efectivamente registrada es también producto, desafortunadamente: 1) de la atenuación por la atmósfera interpuesta, y 2) de la fidelidad del sistema electromecánico utilizado.

### Relaciones entre energía y vegetales

La mayor parte de la superficie terrestre de nuestro planeta está cubierta por alguna clase de vegetación. En primer lugar, son los rasgos de las superficies de las hojas de la vegetación los que captan los sensores remotos. ¿Qué ocurre con la energía solar que cae en las hojas? En las longitudes de onda visibles y cercanas al infrarrojo, la reflexión o la emisión de la cutícula y la epidermis de la hoja son relativamente pequeñas y no muy selectivas. En los extremos rojos y azules del espectro visibles, en cambio, el 80 por 100 o más de la energía incidente en una hoja es absorbido por la clorofila, en tanto que tal vez 40 por 100 de las longitudes de onda verdes resulta reflejado. La energía de cerca del infrarrojo, es poco afectada por los cloroplastos, pero lo es mucho, en cambio, por el cambio del índice de refracción entre el aire de los vacíos intercelulares y la celulosa hidratada de las paredes celulares. La energía que penetra en la hoja hasta el mesófilo y es reflejada por éste presenta mayor intensidad en la vecindad del infrarrojo que en las longitudes visibles (Colwell y col., 1963). Las fotografías infrarrojas, como las que se muestran en la portada, son a menudo superiores a las fotos en colores convencionales en cuanto a revelar cambios de sucesión y estacionales que se traducen en cambios sutiles en el pigmento de las plantas y la estructura de la hoja. La energía absorbida en una determinada longitud de onda y emitida en otra (por ej.: la fluorescencia) podrá ser importante para los detectores tanto de ultravioleta como de infrarrojo; sin embargo, los cuanta perdidos por las plantas como fluorescencia son probablemente inferiores a un pequeño porcentaje de la energía lumínica disponible. Un cambio en el vigor de la planta se traducirá a menudo en pérdida de turgencia en el tejido foliar. Tal parece que determinados cambios en la reflexión del rojo al infrarrojo de la energía vecina del infrarrojo pueden producirse mucho antes de que cualquier cambio sea detectado por las longitudes de onda visibles. Sin embargo, el mecanismo de esta disminución de reflejabilidad de los rojos o de cerca de los infrarrojos, ya se deba a pérdida de turgencia, a enfermedad del micelio o a cambio en la geometría de la célula, no se ha comprobado experimentalmente todavía. Un excelente estudio de las bases físicas y fisiológicas de las

propiedades espectrales de las plantas fue publicado por Gates y col. (1965) y por Knippling (1966). El conocimiento detallado de estas relaciones explica el éxito de algunos experimentos recientes, con película aérea de color e infrarroja, para descubrir enfermedades en cultivos tales como las naranjas, las patatas, el trigo y plántulas de coníferas (Meyer y French, 1966); los efectos de herbicidas; presión interna del agua, y efectos de la radiación ionizante sobre la vegetación (Johnson, 1965). Los estudios corrientes sugieren la posibilidad de predecir los rendimientos y las pérdidas de cosechas, la estructura del pigmento de los ecosistemas y aun, tal vez, la diversidad de las especies de la vegetación arriba de la maleza (Odum, 1969). Si se puede demostrar que las concentraciones de clorofila en la columna autotrófica se relacionan con la productividad (véase pág. 66), debería ser posible averiguar estas concentraciones por sensibilidad remota.

### Relaciones entre energía y animales

Tanto los vegetales como los animales están fijados a su medio por un intercambio de energía en sus superficies. Puesto que los animales, especialmente los homeotermos, regulan en parte sus temperaturas superficiales por medio de movimiento y de actividad metabólica, la temperatura de la piel, el pelaje o las plumas exteriores constituye un indicador importante de su respuesta a los factores ambientales. Midiendo las temperaturas de la superficie resulta posible comprender el equilibrio de energía de diversos organismos (Gates, 1969).

Para fines del censo animal, un explorador térmico de un campo de visión instantáneo de tres miliradianes (de un metro de diámetro a 300 metros de altura) puede descubrir una diferencia de aproximadamente 1°C (McCullough y col., 1969). Esto constituye un compromiso entre sensibilidad a la temperatura y resolución. Para aumentar la sensibilidad, se requiere un campo de visión más amplio y por consiguiente, los animales individuales no se distinguirían probablemente de las temperaturas del fondo del hábitat. La mejor longitud de onda para el censo térmico parece ser la de 8 a 14 $\mu$ . Con esta longitud de onda se han efectuado con éxito recuentos de poblaciones de ciervos de cola blanca y de algunos herbívoros mamíferos grandes.

Debido a que la sensibilidad y la resolución de los exploradores térmicos se acercan al límite teórico, existen pocas perspectivas de poder descubrir animales individuales del tamaño de un zorro o un perro, o más pequeños, o la separación de especies entre animales mayores. Puesto que el éxito se ve favorecido por una diferencia grande de temperatura entre el animal y el fondo, un manto de nieve constituye una condición ideal. Los vuelos diurnos fueron mejores para los ciervos (McCullough y col., 1969) y, aunque los vuelos de día fueron preferidos para la interpretación de los tipos térmicos de la vegetación de la tierra alta, las imágenes nocturnas fueron más logradas, en cambio, en cuanto a distinguir tipos de vegetación de tierra baja o de pantano en Michigan (Weaver y col., 1969).

Por supuesto, el descubrimiento remoto de animales individuales puede facilitarse considerablemente fijando al animal una fuente de energía que emita una señal fácil de detectar. Este procedimiento de fijar transmisores a los animales se conoce como *biotelemetría*. Los "transmisores" son pequeños aparatos de radio que emiten frecuencias de onda larga, pero los manantiales radiactivos (alta frecuencia, longitud corta de onda) resultarán acaso útiles también. La biotelemetría permite a los investigadores fijar con precisión la ubicación y seguir el ritmo de los latidos de animales individuales seleccionados que han sido capturados y vueltos a soltar con un transmisor fijado o implantado en la cavidad del cuerpo (Folk, 1967). Los tipos de los movimientos individuales del alce, el caribú o el ciervo, por ejemplo, proporcionan datos sobre el comportamiento animal, como los de la extensión del territorio doméstico, los tiempos de alimentación y preferencia de ramoneo, así como los relativos a la respuesta al acoso de la caza por perros o por el hombre (Marchinton, 1969). Por medio de la telemetría de funciones fisiológicas, como el latido del corazón, cabe evaluar los efectos de la presión ambiental sobre los ritmos circadianos de un organismo. En un proyecto cooperativo internacional, se colocarán renos o caribús u osos polares, provistos de instrumentos de radio, por medio de satélites en órbita, y sus posiciones se transmitirán periódicamente por telémetro a laboratorios de latitudes templadas. Las corrientes marinas pueden seguirse en forma similar con boyas provistas de instrumentos.

Se han fijado transmisores de radio de sólo 2.5 g de peso a pequeñas aves migratorias, y sus vuelos se siguieron por medio de receptores en camiones o en aviones ligeros. En uno de estos estudios, los transmisores fueron colocados en tordos, que crían en los Estados septentrionales de los lagos y en Canadá, durante su parada temporal de la migración de primavera en el centro de Illinois. Se siguió luego la pista de los pájaros durante sus vuelos nocturnos, que los llevaron al norte de Wisconsin. Los vuelos nocturnos empezaban una o dos horas después de la puesta del sol (después que los pájaros hubieron descansado en una percha), y algunos continuaron hasta el amanecer. Las alturas de los vuelos se situaron entre 600 y 1 800 metros y la velocidad en el aire era de entre 35 y 52 Km por hora (véase Cochran, Montgomery y Graber, 1967). El empleo de pequeños transmisores para vigilar las temperaturas de animales de madriguera se señaló en el capítulo 8, sección 8.

Pueden utilizarse asimismo el radar y estaciones terrestres para percibir el movimiento de los animales. Con el auxilio del radar se han efectuado algunos estudios intrigantes sobre el comportamiento de algunos insectos (Konrad, 1968, Glover y col., 1966) y sobre la migración de las aves (Lack, 1959, 1963). A su vez, las aves migratorias y en ocasiones algunos insectos han producido señales anómalas, cuyo origen era anteriormente incierto, en monitores de aeroplanos. La sensibilidad aun de los radares de estaciones meteorológicas corrientes actualmente en uso es tal, que la migración nocturna en masa de las aves puede no sólo vigilarse, sino que pueden averiguarse el número, la altura y la dirección del vuelo de los pájaros individuales (véase Konrad, Hicks y Dobson, 1968). Además, el conocimiento y trazado de los vuelos en masa de aves (como también de murciélagos que abandonan las cuevas donde se alojan) es importante para evitar colisiones peligrosas con aviones. Aunque era bien sabido que la mayoría de las aves emigran de noche, el carácter y la extensión de estas migraciones se conocían poco, con todo, hasta que se aprendió a interpretar las señales de las "aves" a partir de gotitas de agua y otros reflectores no bióticos. Las concentraciones muy grandes de aves migratorias van acompañadas a menudo de cambios en las condiciones meteorológicas.

## EL PROCEDIMIENTO DE LA EXTRACCION DE INFORMACION

La información de las fotografías y otras imágenes puede apreciarse cualitativa y cuantitativamente. El procedimiento para inferir relaciones a partir del examen visual se designa como *interpretación de fotos*, en tanto que el que consiste en tomar mediciones fotográficas se llama *fotogrammetría*.

### Interpretación

El analista de la imagen está sujeto a determinadas limitaciones. En primer lugar, está confinado a sus experiencias o a otra información basada en la tierra, 1) acerca de áreas análogas, y 2) acerca de la disciplina académica a la que está aplicando el análisis (Lueder, 1959). Es posible que nadie esté en mejores condiciones para extraer información de la fotografía aérea sobre la vegetación que los ecólogos de plantas. En segundo lugar, el analista de imágenes ha de saber la escala de éstas, para los análisis tanto cuantitativos como cualitativos. El tamaño y la forma son en parte función de la escala, y el dibujo es una función de la disposición de los componentes; por supuesto, ambos tendrán significado distinto en la fotografía desde satélites y en las fotomicrografías. En tercer lugar, el intérprete ha de tener en cuenta observaciones

de tono, de textura, de dibujo y resolución (fig. 18-1). El tono o las variaciones de densidad podrán medirse acaso en gradaciones de un cuerpo gris, o bien, en el caso de cuerpos no grises, podrán expresarse en términos de color y matiz, de valores de triple estímulo, en colores de Munsell u otras designaciones de color. El film pancromático registra cerca de 225 matices distinguibles de gris, en tanto que la fotografía de color podrá registrar, en teoría, hasta 20 000 combinaciones distintas de color y matiz.

El modelo fotográfico de la textura y la disposición espacial constituyen a menudo el elemento más importante para la identificación y la averiguación del origen y la función de los objetos reproducidos (Stone, 1956). La resolución, o sea la relación entre el tamaño del objeto y el tamaño del grano o del nivel de ruido, ha mejorado enormemente con el aumento de la sensibilidad de la emulsión y las mejoras en los sistemas ópticos y en los elementos electrónicos asociados. Por ejemplo, se ha demostrado recientemente que una abeja individual podía ser seguida por el radar desde una distancia de 10 kilómetros (Glover y col., 1966).

Un esquema fotográfico podrá ser simple o complejo, según el número de variables. Si concebimos la información potencial de una fotografía como una jerarquía organiza-

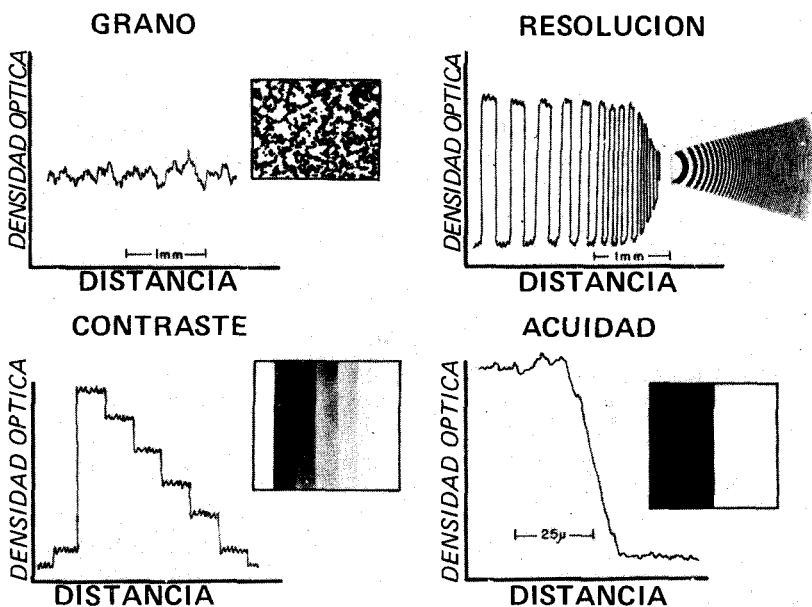


FIG. 18-1. Expresiones de densidad óptica de las propiedades de cuatro filmes.

## Cuadro 18-1

MÉTODO DEDUCTIVO DE LA INTERPRETACIÓN DE VEGETACIÓN EN QUE LA MUESTRA ES EXAMINADA CON MAYOR DETALLE EN CUATRO PASOS SUCESIVOS Y CON MAYOR MAGNIFICACIÓN

- 
- A) Tipos generales de muestra—fotografía de satélite y mosaicos de pequeña escala  
 Discriminación: Bosque Cultivado  
 Arbustos Arido  
 Hierba Mezclado
- B) Características de la muestra—mosaicos e impresos de pequeña escala  
 Discriminación: Extensión y distribución del área  
 Condiciones límite  
 Complejidad
- C) Elementos de la muestra—pares estéreos
1. Tono y textura—Clase espectral  
 (densidad óptica)  
 Disposición  
 Complejidad y uniformidad
  2. Características del lugar—Paisaje, natural o cultivado  
 Tipos del suelo y de la piedra  
 Tipos de desagüe  
 Pendiente y exposición
  3. Características estructurales—Configuración de la fronda  
 Tipos de copa  
 (diversidad)  
 Densidad  
 Altura
- D) Componentes de la muestra—fotografía de gran escala
1. Ajustes e interacciones locales—factores causantes y origen
  2. Composición—diversidad de especies
  3. Dinámica—acciones recíprocas, procesos y tendencias en materia de sucesión.
- 

da, a la manera de una pirámide (Johnson, 1966), entonces la información más generalizada se encuentra en el vértice, en tanto que se encuentra miles de millones de detalles en la base. A medida que la lógica deductiva empieza en la cima y progresa hacia los detalles, el número de variables aumenta, la confianza en nuestras inferencias a partir del indicador fotográfico disminuye, y la cantidad de verdad básica, o de información de fuera, requerida es mayor. Por otra parte, la lógica inductiva empieza con los detalles y forma generalizaciones. La lectura de la foto o la identificación de las especies constituye el primer paso en el razonamiento *inductivo*. El cuadro 18-1 es un ejemplo de criterios *deductivos* aplicados a la interpretación de la foto de la vegetación, en la que se buscan detalles cada vez más delicados en cuatro pasos sucesivos (A-D), para examinar un modelo de terreno. El extraer el contenido de información de imágenes aéreas podría definirse, por analogía, en términos de conceptos de la teo-

ría de la información (Johnson, 1966). Lo que significa que, como puede verse en la figura 18-2, la interpretación de las fotos implica un intento de proceder de un estado de desorganización de la foto no interpretada a un estado de organización en términos de información útil acumulada a partir de aquella. Semejante analogía se parece a los lazos de retroalimentación de información examinados en conexión con los sistemas de control biológico (véase fig. 10-2, pág. 315).

#### La naturaleza de tono y textura

La información fotográfica interpretable se expresa a menudo en términos de gradaciones de tono y categorías de textura. El contenido de información de estas expresiones cualitativas resulta difícil de evaluar o de automatizar. Sin embargo, si tono y textura se equiparan a la densidad, entonces la densitometría podrá servir acaso como base para el reconocimiento de un patrón automatizado.

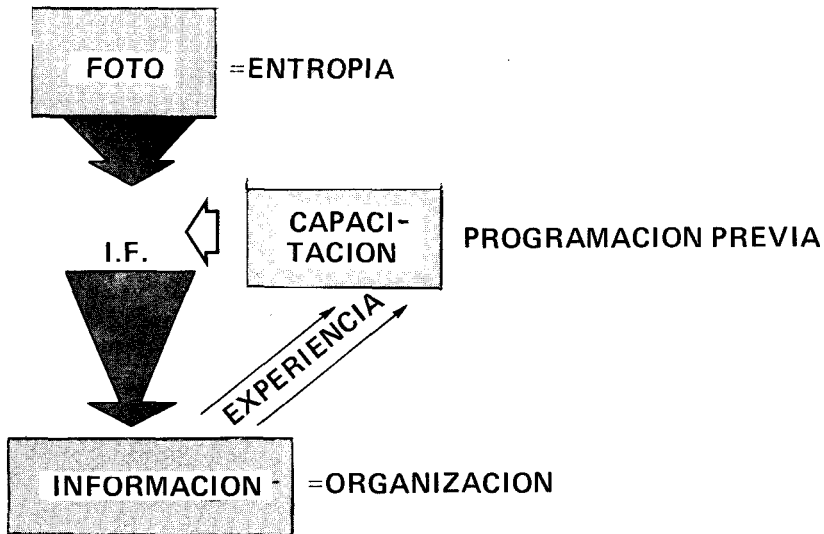


FIG. 18-2. Interpretación fotográfica (I.F.) por analogía con un modelo de teoría de la información que reduce la entropía de un patrón complejo a medida que la información es extraída. La capacitación es un elemento de entrada esencial para resolver un patrón, y la experiencia representa una retroalimentación que refuerza y favorece la interpretación.

La información fotográfica se mide por la imagen desarrollada. Y ésta podrá interpretarse o podrá medirse por su capacidad para obstruir la luz, esto es, por su opacidad,  $I_o/I_t$ . La densidad óptica,  $D$ , se define como el log de la opacidad:

$$D = \log (I_o/I_t),$$

donde  $I_o$  = intensidad incidente, e  $I_t$  = intensidad transmitida. Se han construido densitómetros de diversos tipos de rendimiento para efectuar mediciones densitométricas. Las trazas de la densidad, registradas en un registrador de tarjeta de tira, como lo son otras señales eléctricamente engendradas, poseen una densidad (nivel  $D$ ), una amplitud  $A$  y una frecuencia  $F$ . Por consiguiente, un tipo de foto caracterizado por una traza de densidad puede representarse como:

$$\text{Tipo de foto} = P = D, A, F \\ \text{(bidimensional)} \quad (2)$$

$$\text{Traza de muestra} = P_t = (\bar{d} \pm \bar{a})\bar{f} \\ \text{(unidimensional)} \quad (3)$$

En gran parte, la frecuencia es una función de escala. Puesto que los cristales de halita de plata en la emulsión de una película de rollo tienen un promedio de 0.5 a 1.0  $\mu^2$  de superficie, resulta posible fijar el número máximo de permutaciones en menos de  $1 \times 10^4$ . Puesto que la frecuencia es más una función de la distancia entre los granos de plata de su diámetro, el número posible de permutaciones es probablemente más bajo en algunos órdenes de magnitud. Cabe sostener la tesis de que un patrón determinado de foto en el sentido de la ecuación (2) es equivalente a un pedazo de información en la teoría de la información y, por consiguiente, la máxima información posible del film pancromático identificable por densitometría podría representarse como  $5 \times 10^8$  pedazos. En esta conexión, un pedazo de información carece de dimensión, pero las dimensiones espaciales de un patrón son importantes en relación con las inferencias puestas en ellas. O sea que el tamaño, la forma y la disposición son variables complementarias del tono y la textura.

La identificación de un objetivo dependerá también acaso de la concurrencia de varios patrones, tales como el modelo iluminado por

el sol, de un objeto individual, y el modelo a la sombra. Los patrones de terreno más complejos podrán necesitar una síntesis de cierto número de elementos de patrón contiguos o mutuamente exclusivos, en los que el elemento de patrón se define como un discriminado individual según la ecuación (2). Es obvio, asimismo, que los patrones son reconocibles en la medida en que hay una redundancia de pedazos de información. Por consiguiente, el intérprete de fotos rara vez se enfrenta a algo que se aproxime a los límites teóricos de la complejidad del patrón.

El significado ecológico combinado con un patrón fotográfico o de imágenes depende obviamente de la escala y necesitará, por regla general, confirmación independiente. La identidad biológica de un pedazo de información podrá ser una sola hoja a una escala muy grande o, tal vez, una plantación entera de bosque a escalas de un satélite en órbita alrededor de la tierra. Puesto que los ecólogos desean a menudo información a diversas escalas, esto es, a los niveles de organismo, población y ecosistema respectivamente, el examen de una serie de escalas podrá constituir acaso un medio práctico de integrar información a diversos niveles de resolución.

### Fotogrametría

La interpretación automática de las fotos está todavía en sus balbucesos (Rosenfield, 1965), pese a que se hayan realizado grandes progresos en materia de digitación de fotografías a partir de impulsos eléctricos derivados de imágenes transmitidas por telémetro, como en el caso de las fotografías de la superficie de la luna. Pueden obtenerse mediciones discretas tanto fotogramétricamente como con microdensitómetros. Utilizando filtros de color adaptados a la curva de respuesta de la emulsión, imágenes en colores o la saturación de pigmento del film pueden expresarse en términos cuantitativos. Y en forma análoga, una expresión del remate de las coronas de los árboles de un bosque —índice del manto de bóveda— se ha desarrollado con el auxilio de macrodensitometría de fotografías hemisféricas (fig. 18-3) tomadas en tierra (Johnson y Vogel, 1968). Un instrumento como el que se ve en la figura 18-4 mide con un 95 por 100 de confianza el porcentaje de vegetación de contorno proyectado contra el cielo en un cono de 90°

proyectado a su vez en una superficie plana. Las relaciones de luz en un bosque se han calculado a partir de una fotografía de "ojo de pez" similar (Anderson, 1964). En otras aplicaciones, la microtopografía puede contornearse fotogramétricamente a partir de fotos estereo obtenidas con un soporte bípodo (figura 18-5). Este soporte se ha revelado como dimensionalmente estable para valores vecinos de  $\pm$  un centímetro de las alturas de cámara de hasta 10 metros (Whittlesey, 1966). En sedimentos pleistocénicos del llano costero ártico de Alaska, unos lagos y unos polígonos de cuñas de hielo orientados son causa del microrelieve existente. Para evaluar expresiones topográficas diminutas del medio relativas a la distribución de la vegetación, a la litología cerca de la superficie y los procesos del suelo, así como al volumen del hielo en la tierra (Brown y Johnson, 1965), se prepararon mapas topográficos a partir de fotografía aérea con 0.5 m de intervalo de contorno (Brown y Johnson, 1966).

La dificultad para extraer información de las fotografías aéreas o de las imágenes de explorador ha consistido en el hombre, el intérprete. Un progreso notable se ha realizado últimamente mediante la fabricación por la Universidad de Michigan de un explorador opticomecánico de abertura única, con 12 canales (Polcyn, 1969). Esto se consiguió combinando un espectrofotómetro con un explorador convencional (Holter y Wolfe, 1960), de tal modo que la energía que penetra por una hendidura de entrada es dividida en 12 canales, que van de 400  $m\mu$  a 1 000  $m\mu$ . Cada banda espectral es registrada separadamente en cinta magnética, y cada canal está calibrado de tal modo que las unidades reales de energía recibida del medio pueden engendrarse para cada tono. Seis canales complementarios, uno en el ultravioleta y cinco en el infrarrojo térmico, han sido añadidos con detectores apropiados.

Puesto que cada canal es registrado simultáneamente, todas las imágenes están en registro perfecto. Los datos relativos a cada banda espectral o a bandas seleccionadas pueden constituir la entrada de una computadora, para su correlación con la verdad básica, o pueden desplegarse como imágenes pictóricas separadas para su estudio. Por primera vez, el ecólogo puede obtener ahora datos multi-espectrales poco después de un vuelo y utilizarlos en forma cuantitativa sin haber de



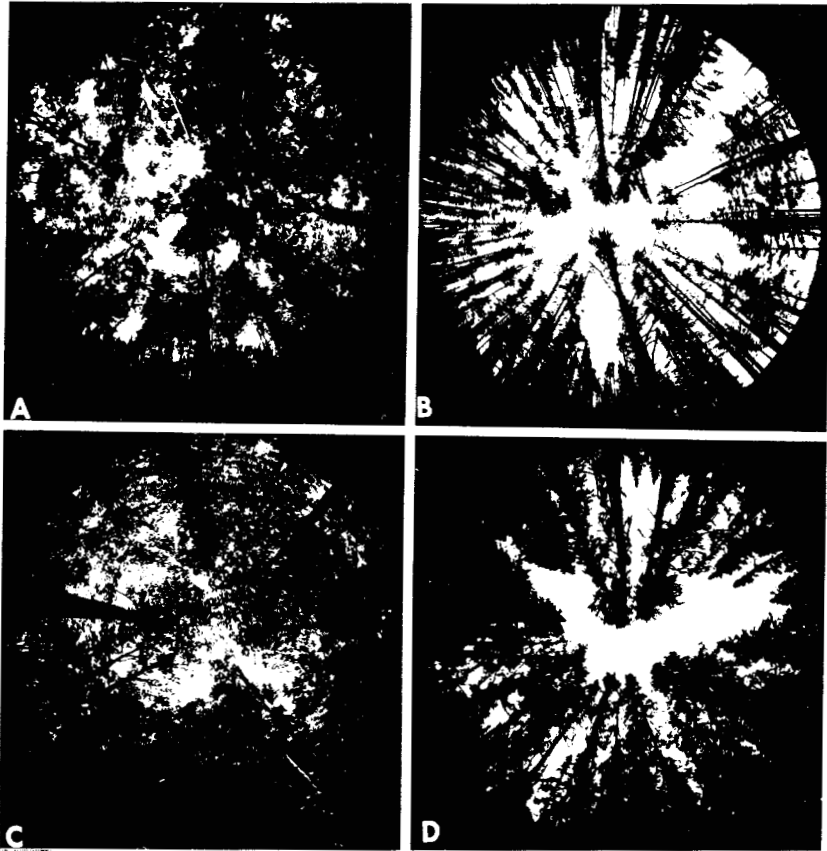


FIG. 18-3. Fotografía hemisférica (esto es, foto tomada desde tierra mirando derechamente hacia el cielo) de tipos contrastantes de bosque, con el porcentaje de índice de obturación de fronda calculado con el aparato óptico que se muestra en la figura 18-4. *A*, bosque septentrional de madera dura en New Hampshire, 88. *B*, plantel boreal de pino americano, en Ontario, Canadá, 54. *C*, bosque tropical de lluvia en Puerto Rico, 84. *D*, plantel de abeto negro subártico en el interior de Alaska, 72.

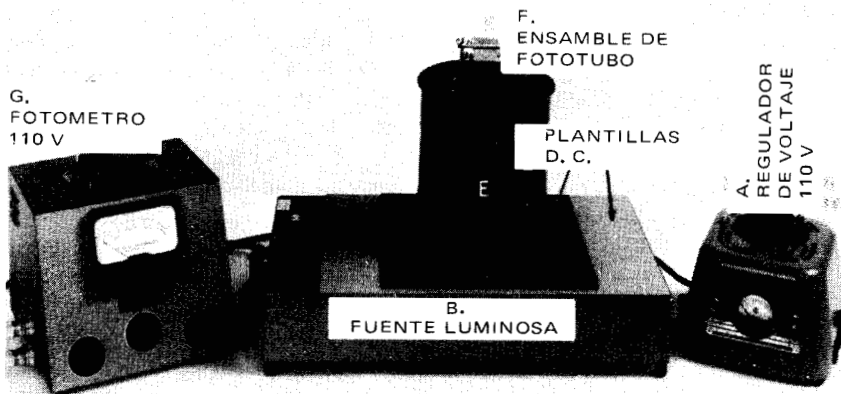


FIG. 18-4. Aparato de densidad óptica para medir la atenuación de la luz de las transparencias. Ampliaciones de fotografías hemisféricas, o de "ojo de pez", como las que se reproducen en la figura 18-3, se insertan entre las plantillas D y C. El porcentaje de obturación de la fronda puede calcularse con base en la atenuación de la luz.

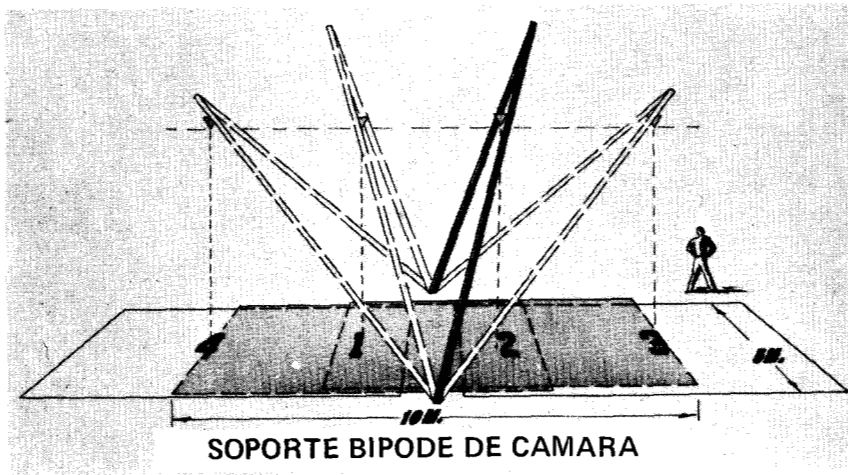


FIG. 18-5. Soporte bípode de cámara utilizado en la estereofotografía fotogramétrica para obtener fotos estereoscópicas del área sombreada. La cámara se suspende verticalmente del triángulo, y el bípode se hace balancear a las posiciones precisas indicadas. Un aparato portátil de esta clase puede ser ensamblado y levantado por dos hombres. (Modificado de Whittlesey, 1966.)

recurrir a la tarea laboriosa de la interpretación de las fotos.

Elaboradores electrónicos y computadoras análogas pueden efectuar ahora tareas de reconocimiento y clasificación con datos multispectrales. Las señales débiles podrán ser disimuladas. La figura 18-6 es una forma de producto de computadora que identificó acertadamente especies de cultivo de la Granja de Agronomía de la Universidad de Purdue, a fines de junio (Polcyn, 1969).

La interpretación automatizada no puede hacer más que aquello que el hombre le ha enseñado a hacer. Estas máquinas pueden efectuar tareas repetitivas más rápidamente, sirviéndose de una memoria notable que está sujeta al recuerdo inmediato. La extracción completa de información requerirá acaso razonamiento lógico, inferencia, juicio y experiencia para descifrar los aspectos físicos, biológicos y culturales de un medio determinado y averiguar cómo se mezclan para formar un patrón o se comportan bajo presiones variables de clima y administración. En efecto, el ojo y la mente humanos preparados constituyen una computadora notable, que ninguna máquina es capaz de substituir. Y las dos cosas juntas brindan unas posibilidades enormes para la administración de la biosfera.

#### EL PAPEL DE LA SENSIBILIDAD A DISTANCIA EN LA INVESTIGACION ECOLOGICA

Según se ha documentado abundantemente, la investigación y la planificación ecológicas figuran entre las pocas alternativas para la supervivencia de la sociedad económica y cultural del hombre, amenazada cada vez más por una población en crecimiento y por la potencia de su tecnología. En cuanto disciplina científica, la ecología tiene una oportunidad o, más aún, la obligación de colmar la brecha entre la academia, la técnica y los problemas ambientales muy reales y muy extensos a los que se enfrentan el hombre moderno y la sociedad futura. En relación con este objetivo, la investigación ecológica puede agruparse en cuatro categorías, susceptibles de servirse de las técnicas de la sensibilidad a distancia, a saber:

1. Establecer inventarios y mapas de los recursos.
2. Cuantificar el medio.
3. Describir la corriente de materia y energía en el ecosistema.
4. Evaluar el cambio y las soluciones alternativas para la administración de los ecosistemas.

La fotografía aérea y las imágenes del sensor a distancia tienen en ecología las posibilidades que la espectrografía ha demostrado tener en fisiología. De hecho, la fotografía aérea puede concebirse al nivel del ecosistema como algo análogo al microscopio electrónico en la biología molecular; en efecto, cada uno de ellos depende de la reflexión espectral, de la absorción, la emisión y la transmisión características de las muestras respectivas.

#### Establecimiento de inventarios y mapas

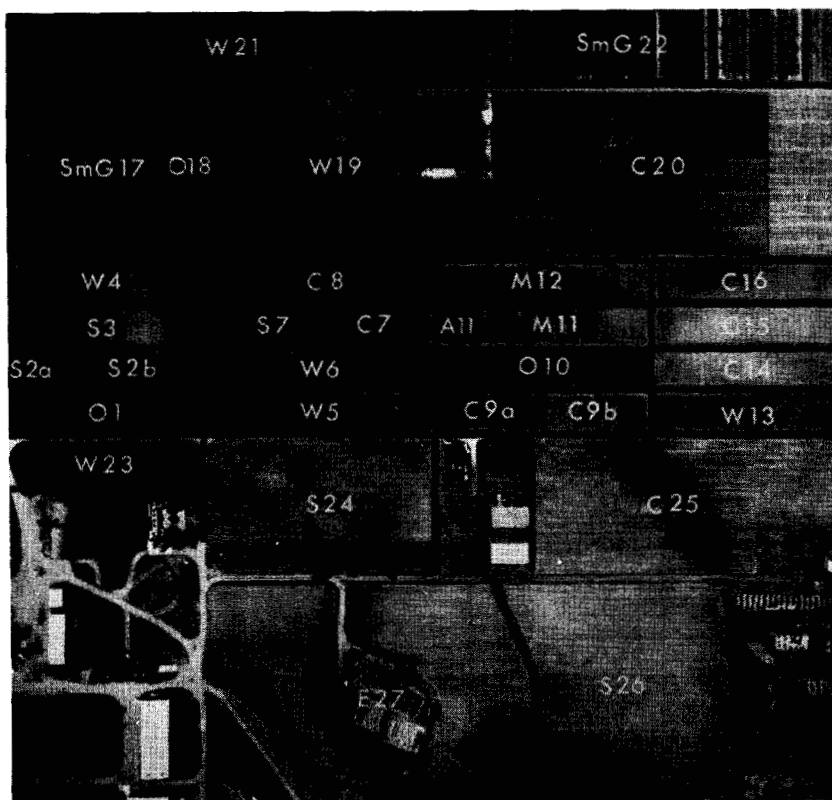
Las soluciones de muchos problemas de recursos dependen de la apreciación apropiada de características físicas y biológicas integradas en una serie de áreas que van desde unos pocos metros cuadrados a miles de kilómetros. Los mapas de estas características, derivados de fotografías aéreas convencionales, son formas lógicas de comunicación (fig. 18-7). Este procedimiento se ve bien ilustrado por los progresos en materia de exploración geológica, que comprenden estudios de magnetómetro, y de inventarios de bosques (Colwell, 1961, 1968). Algunas propiedades biológicas importantes de los ecosistemas, susceptibles en principio de medición a distancia, ya sea individualmente o en combinaciones multispectrales, comprenden el índice de superficie de hoja; volumen del tronco; superficie y rendimiento del cultivo; la diversidad estructural y de las especies (Olson, 1964; Miller, 1960; Wickens, 1966); el peso y el contenido de clorofila de la vegetación; ciertas enfermedades e infestaciones de insectos (Norman y Fritz, 1965); la clase, la densidad y la biomasa de las poblaciones de animales mayores; las contaminaciones térmica y química de sistemas acuáticos (Schneider, 1968, Strandburg, 1966); corrientes calóricas, de vapor de agua y de bióxido de carbono en la superficie de la tierra; evapotranspiración y contenido de agua de suelos y vegetación; fuego (Bjornsen, 1968), y profundidad y densidad de la nieve.

Uno de los muchos ejemplos posibles de establecimiento de mapas de la vegetación se efectuó en el Asia Sudoriental a partir de una fotografía pancromática de poca escala y sin experiencia directa anterior de los tipos de vegetación que crecen en Tailandia (Leightly, 1965). Estos mapas se verificaron posteriormente sobre el lugar y se encontró que eran sorprendentemente exactos. La consideración

de las propiedades estructurales de la vegetación en Tailandia en cuanto obstáculo a la movilidad de los vehículos se tradujo en la selección de altura, diámetro y espacio como criterios principales para el establecimiento de mapas (Frost y col., 1965). Las numerosas permutaciones de estos parámetros de vegetación en Tailandia se agruparon en 12 categorías estructurales (cuadro 18-2). Fue posible establecer los mapas de estos parámetros (cuadro 18-3) para 15 000 kilómetros cuadrados con escalas fotográficas de 1:20 000 ó más pequeñas. Es evidente que el carácter discreto de muchos de estos límites (fig. 18-8) es una función de la manipulación del medio por el hombre. Por ejemplo, en áreas extensas de agricultura cambiante y bosque de chaparral adyacentes a tierra de arroz, el grano se ha convertido en un cultivo principal a partir de 1958,

Cuadro 18-2  
TIPOS PREDOMINANTES DE VEGETACIÓN  
DE TAILANDIA, BASADOS EN DIFERENCIAS  
ESTRUCTURABLES DISCERNIBLES EN FOTOGRAFÍA  
AÉREA

- 
- A) Cultivos agrícolas
    - 1. Campo bajo (< 1 m)—arroz, tierra de pasto, cultivo en hilera
    - 2. Campo alto (> 1 m)
      - a) cultivo en hilera, caña de azúcar, mandioca, tabaco
      - b) al azar: hierba tropical
  - B) Sabana de arbusto y huertos
    - 3. Campo bajo
      - a) hilera: piña, vergeles jóvenes
      - b) al azar: sabana de arbustos
    - 4. Campo alto
      - a) hilera: campos de pimienta, árboles frutales
      - b) al azar: arbustos espinosos
  - C) Sabana de árboles y plantaciones
    - 5. Fronda abierta; sabana de arroz, plataformas de aldea
    - 6. Fronda cerrada: plantaciones de coco, caucho y teca
  - D) Bosque y monte semiperennes
    - 7. Bosque seco maduro de monzón, bosque roble y pino
    - 8. Bosque de chaparral secundario, agricultura cambiante
    - 9. Bosque de bambú
  - E) Bosques siempre verdes
    - 10. Bosque de lluvia siempre verde
    - 11. Bosque pantanoso de mangle
    - 12. Bosque de palmera nipa
-



#### MAPA DE VERDAD BASICO

VISTA PARCIAL DE LA GRANJA AGRONOMA DE PURDUE, FINES DE JUNIO DE 1966

CLAVE: W = TRIGO  
O = AVENA  
C = MAIZ  
S = SOJA

A = ALFAFA  
SmG = GRANO PEQUEÑO  
M = DIVERSOS: HORTALIZAS, SOJA,  
SORGO, CULTIVOS DE ACEITE,  
O SUDAN

A

FIG. 18-6. Mapa de verdad básica de una parte de la Granja Agrónoma de Purdue, últimos de junio de 1966.

con la ayuda de equipo mecánico (fig. 18-9). De hecho, el cultivo de esta planta es tan favorable en Tailandia, que la exportación de grano al Japón ha reemplazado una parte considerable del mercado de grano de Estados Unidos en aquel país. El problema crítico en estas regiones tropicales húmedas está en la degeneración de la fertilidad del suelo en ausencia de fertilizante comercial, que se traduce en tierras abandonadas y una sucesión irreversible a bambú espinoso y hierba tropical basta.

#### Cuantificación del medio

La mayoría de los problemas de recursos requieren datos cuantitativos además de las

definiciones de en qué consiste el problema y dónde se plantea. En algunos casos, inclusive apreciaciones de magnitud aplicadas a grandes áreas son suficientes para una planificación juiciosa (Haefner, 1967). En tratamientos más complicados, la sensibilidad a distancia, especialmente con instrumentos de paso angosto de banda, puede procurar cifras afinadas. El desarrollo reciente de un sistema de láser profilómetro aerotransportado para estudios de microtopografía permite reproducir cambios en la elevación del suelo del orden de unos pocos centímetros desde la altura del avión (Rempel y Parker, 1965). Las técnicas de resonancia de radio del hielo permiten mediciones de las caras entre el hielo y el lecho rocoso a través de un espesor de hielo

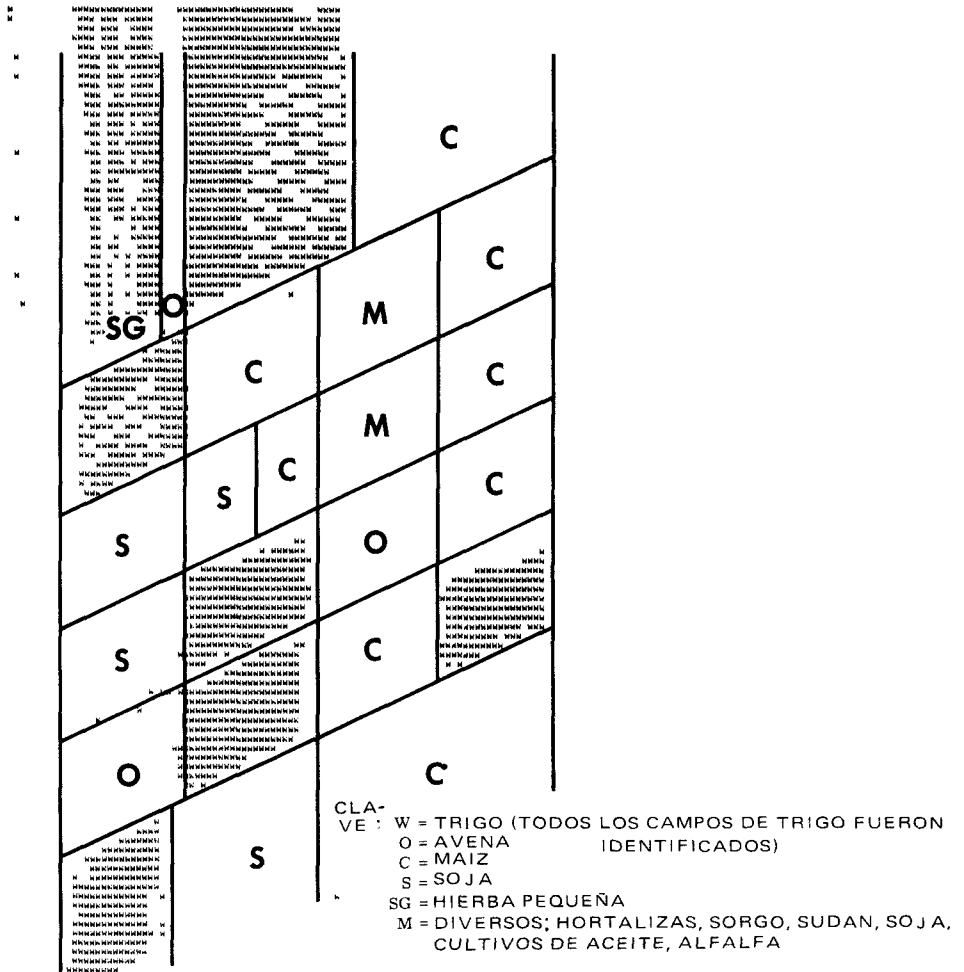
de 2 500 metros (Rinker y col., 1966). El desarrollo reciente de calor sensible y de instrumentos magnéticos sensibles es un producto de la necesidad militar que está encontrando rápida aplicación, con todo, a la economía civil. En esta conexión, uno de los problemas ha consistido en el rápido aumento en el desarrollo de sistemas técnicos y el retraso resultante en el conocimiento del hombre acerca de cómo estos sistemas puedan utilizarse eficazmente y con qué grado de

seguridad. Piénsese, por ejemplo, en el número de termómetros que se necesitan para delinear el drenaje de aire frío en un valle, en contraste con la obtención, por sensibilidad remota, de un mapa del contorno isotérmico del valle en cuestión (fig. 18-10).

**La corriente de materia y energía**

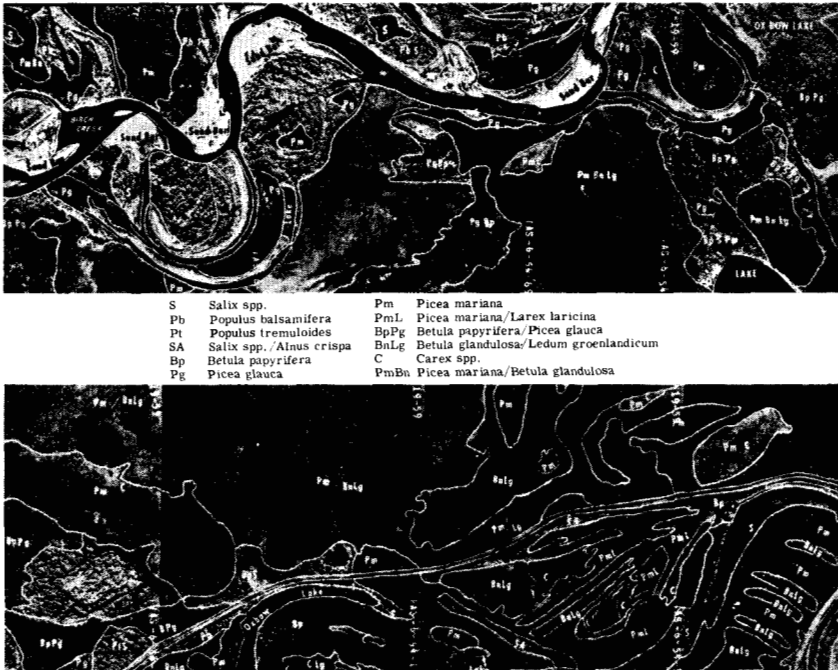
El hecho de no comprender bien los procesos ecológicos es a menudo la causa de la

MAPA DE IDENTIFICACION DE TRIGO  
 PROBABILIDAD MAXIMA DE ELABORACION DE DATOS DE EXPLORADOR DIGITIZADO DE 12 CANALES  
 (LA ASIMETRIA SE DEBE AL MOVIMIENTO DEL AVION Y A LA DISTORSION DEL MUESTREO)  
 (30/6/66,1514 HORAS, ALTURA = 600 m)



LABORATORIO DE SENSOR DE INFRARROJO Y OPTICO  
 WILLOW RUN LABORATORIES  
 INSTITUTO DE CIENCIAS Y TECNOLOGIA  
 UNIVERSIDAD DE MICHIGAN

FIG. 18-6. B. Mapa de identificación de trigo (sombreado) y otros cultivos. Basado en análisis de computadora de imágenes de canal múltiple, en las longitudes de onda visibles. La distorsión angular manifiesta de los campos puede corregirse también mediante tratamiento por computadora.



- |    |                         |      |                                       |
|----|-------------------------|------|---------------------------------------|
| S  | Salix spp.              | Pm   | Picea mariana                         |
| Pb | Populus balsamifera     | PmL  | Picea mariana/Larix laricina          |
| Pt | Populus tremuloides     | BpPg | Betula papyrifera/Picea glauca        |
| SA | Salix spp./Alnus crispa | BnLg | Betula glandulosa/Ledum groenlandicum |
| Bp | Betula papyrifera       | C    | Carex spp.                            |
| Pg | Picea glauca            | PmBn | Picea mariana/Betula glandulosa       |

FIG. 18-7. *Arriba*, Mosaico ilustrativo de un mapa, basado en una foto, de los tipos de vegetación representativos de tributarios del Río Yukon en el momento de entrar en los Llanos sudorientales de Yukon, Alaska. *Abajo*, Mosaico del llano de inundación del Río Yukon cerca de Circle, Alaska, ilustrativo de un mapa, basado en una foto de tipos de vegetación.

planeación errónea o contradictoria en materia de recursos. Para apreciar la función, en cuanto opuesta a la estructura en los ecosistemas, se requiere el estudio de procesos, acciones recíprocas y velocidades de transferencia, tanto entre organismos diversos como entre

éstos y su medio con frecuencia se necesitan medidas de la actividad metabólica. Estas son las respuestas más difíciles de obtener tanto de los sensores remotos como en la tierra. No obstante, el descubrimiento, por sensores aerotransportados, de productos metabólicos o

Cuadro 18-3

PARÁMETROS Y CLASES UTILIZADOS PARA LEVANTAR UN MAPA DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN TAILANDIA, A PARTIR DE UNA FOTO AÉREA PANCRÓMATICA

Símbolo del mapa

$$V = \frac{SDH}{HC}$$

Cero indica en la fórmula que el elemento aplicable no pudo averiguarse en la fotografía. Los espacios en blanco en la fórmula indican que el objeto aplicable no se aplica o no existe. Así, pues, la vegetación alta está caracterizada en el numerador, y la baja en el denominador.

S = Espacio de los troncos ( <i>stem</i> ) de los árboles	H = Altura ( <i>height</i> ) de las plantas	D = Diámetro de las plantas lígneas (DBH)	C = Manto ( <i>cover</i> ) (por 100 del manto del suelo)
1 < 1.20 m	1 < 1.80 m	1 < 1.25 m	1 1-10
2 1.20-2.40	2 1.80-4.80	2 1.25-5.00	2 10-25
3 2.40-3.60	3 > 4.80	3 5.00-15.00	3 25-50
4 3.60-4.80		4 15.00-30.00	4 50-75
5 4.80-6.00		5 > 30.00	5 75-100
6 6.00-9.00			
7 > 9.00			



FIG. 18-8. Mapa de vegetación y fotografía aérea de la estructura de la vegetación. Chanthaburi, Tailandia. Véanse los símbolos clave en el cuadro 18-3.

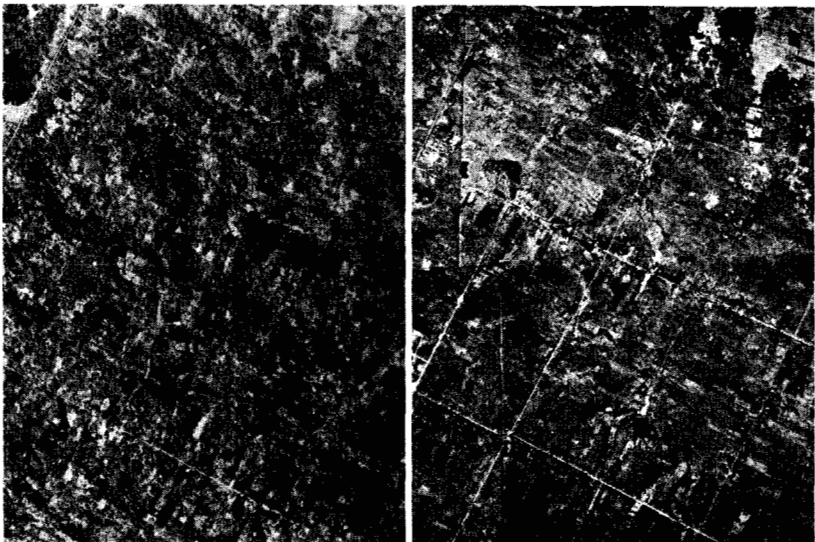


FIG. 18-9. Izquierda: Fotografía aérea de cultivo cambiante, tomada en 1953 en Lopburi, Tailandia. Derecha: La misma área convertida casi en campos de maíz, en 1964.

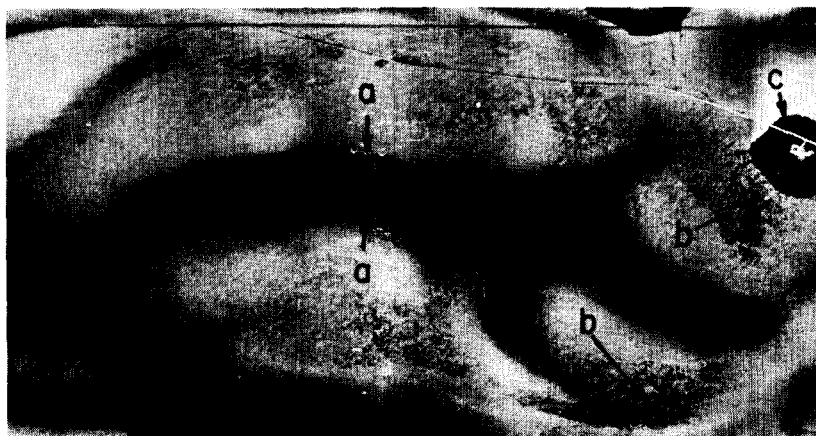


FIG. 18-10. Drenaje de aire frío en un valle de montaña (*a*) en Pennsylvania, ilustrado de modo impresionante por imágenes tomadas en vuelo nocturno. Las montañas (*b*) están cubiertas con plantaciones de roble, en tanto que ocupan las pendientes del valle otras plantaciones de madera dura septentrional. Un claro (*c*), para una torre de comunicación, contiene maleza baja, ante todo especies ericáceas.

de cambios físicos causados por procesos biológicos activos constituye un dato importante para inferencias y conclusiones acerca de la dirección y la cantidad de las corrientes de materia y energía en los ecosistemas (Barringer y col., 1968; Lohman y Robinove, 1964), así como para escoger puntos de muestreo con miras a mediciones ulteriores.

La predicción aérea de la respuesta de la vegetación a un gradiente ambiental se demostró en el experimento siguiente. La vigilancia fotográfica de los efectos de la irradiación gamma crónica en el bosque de Brookhaven, representada en la figura 17-4 (pág. 505), se efectuó con cuatro emulsiones de film (Johnson, 1965). Las zonas concéntricas de vegetación que rodeaban la fuente de  $^{137}\text{Cs}$  en la plantación de roble y pino se evaluaron con fundamento en una información cuantitativa y cualitativa procedente de fotografía aérea de gran escala, de soporte manual. La microdensitometría, con una abertura eficaz de  $40\ \mu$  proporcionó expresiones cuantitativas como función del tipo de film, del desarrollo de las hojas, las especies y el gradiente de la radiación gamma. La resolución conseguida con esta abertura y esta escala de fotografía se aproximó a las dimensiones de una hoja de roble media. Se sugirió una buena correlación ( $r = 0.88$ ) entre una expresión logarítmica de la dosis diaria de gamma en roentgens y la densidad óptica de la fotografía pancromática a lo largo del gradiente en cuestión (fig. 18-11). Otras fotos del espesor

de la bóveda de los árboles tomadas desde la tierra a distancias crecientes del manantial proporcionaron índices de defoliación de la fronda alta que correspondían ( $r = 0.97$ ) a los datos de densidad del film pancromático. Así, pues, las mediciones fotográficas, tanto de arriba como de debajo de la fronda, delinearon los efectos de la radiación ionizante. Una escala gris sobre un film infrarrojo mostró la relación precisamente opuesta con respecto al film pancromático; esto es, el film infrarrojo presentaba tonos claros (baja densidad) cerca de la fuente, en tanto que todas las plantas vasculares murieron, progresando hacia tonos más oscuros, para el bosque, a distancias más allá de la influencia de la radiación. El film de color puede evaluarse en forma análoga, midiendo la saturación de pigmento de cada una de las tres capas —roja, verde y azul— de emulsión. Así, pues, el análisis cuantitativo del film aéreo, en combinación con los datos de la tierra, delinearán acaso una respuesta compleja en el seno de un ecosistema.

#### Evaluación del cambio y soluciones alternativas

Por supuesto, la alteración de los ecosistemas naturales es manifiesta en todos los problemas de recursos. Sin cambio, esto es, sin agotamiento, contaminación, aumento o epidemia, el problema sólo raramente se aprecia. Este es, tal vez, el tipo más fácil de información que pueda obtenerse mediante vigilancia



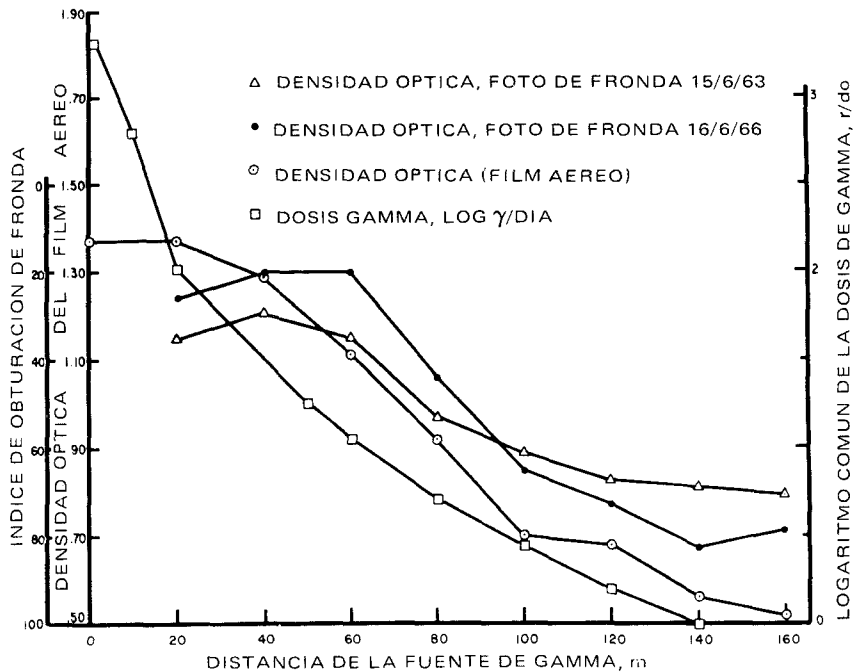


FIG. 18-11. Relación entre el gradiente de radiación, CCI, en dos fechas, y densidad óptica de fotografía aérea con distancia de una fuente de radiación gamma crónica en un bosque de pino y roble, en el Laboratorio Nacional de Brookhaven, Long Island, N. Y. (Véase un diagrama de esta radiación en la fig. 17-4.)

aérea repetida, y ha sido explotado, con la fotografía, en las longitudes de onda visuales. Así, pues, la vieja fotografía aérea convencional podrá adquirir acaso valor, con el tiempo, como un índice de cambio, pero, hasta tanto que el reconocimiento aéreo repetido sea practicado (¡y financiado!) ampliamente, el cambio generalizado y a largo plazo, ya sea natural o provocado por el hombre, resultará a menudo difícil de evaluar. Una vez las tendencias del cambio o las consecuencias de nuestra tecnología apreciadas, cabe des-

arrollar a menudo alternativas, a partir de los mismos datos. Esta es tal vez la aplicación más prometedora para la fotografía desde vehículos espaciales (Brock y col., 1965; Lowman, 1966).

Una contribución muy importante de la tecnología desarrollada para explorar el espacio será la de proporcionar información a las ciencias naturales desde vehículos espaciales en órbita alrededor de la tierra (Badgley y Vest, 1966). Ya actualmente los satélites están transmitiendo datos telemétricos sinópti-

Cuadro 18-4  
RESOLUCIÓN ORBITAL ANTICIPADA DE ALGUNOS SENSORES SELECCIONADOS \*

Espectro	Sistema	Area a 200 millas n.	Resolución en el suelo
Visible	Cámara FL de 15 cm	766 Km <sup>2</sup>	6-30 metros
Infrarrojo	Explorador de alta resolución	Sensibilidad a la temperatura ± 0.10K	60 metros
Microonda	Radar, banda Ka de 8 mm	± 0.50K	0.5-1 kilómetro

\* Extractado de la publicación 7219-2-F 13 de la Universidad de Michigan que tiene por título, *Peaceful Uses of Earth Observation Spacecraft*, vol. 1, 1966.

cos de situaciones meteorológicas. Una vez el satélite está puesto en órbita, el costo de la fotografía repetida es mínimo. Algunas transparencias en colores obtenidas con aparatos de mano en las misiones "Gemini" han revelado el valor y la calidad de la presente fotografía del espacio. Por ejemplo, el remolino del Mar de los Sargazos nunca se había observado antes de la fotografía de los Gemini. A medida que los sistemas sensibles vayan mejorando y se conciben específicamente para plataformas espaciales, cabe esperar mejoras en materia de calidad. Algunos parámetros que se anticipan para sensores remotos, en órbita a unos 350 Km, se presentan en el cuadro 18-4.

Tal vez el beneficio más valioso e inmediato de las plataformas de satélites sea la obtención de fotografías sinópticas de vastas

áreas y de los cambios de condiciones conducentes a evaluaciones de nuestras técnicas.

La solución del enfrentamiento del hombre con la naturaleza implica muchas decisiones ajenas al dominio del ecólogo. En la medida en que muchas de estas decisiones tienen sus raíces en conceptos biológicos, vale la pena comparar la administración de uso múltiple con la zonación del ecosistema. Es obvio, en efecto, que no podemos permitirnos por más tiempo los empleos múltiples contradictorios de algunos medios (véase capítulo 9, sección 3, con un estudio de este importante punto).

Tal vez la asignación de prioridades y empleos fundados en la comprensión del ecosistema, ayudada por instrumentos de sensibilidad a distancia, constituya una alternativa plausible al abuso múltiple irreversible.

## Capítulo 19

# Perspectivas en ecología microbiana

Por *William J. Wiebe* \*

Departamento de Microbiología e  
Instituto de Ecología, Universidad de Georgia

LAS CONTRIBUCIONES microbianas a los procesos de alimentación y energía se pusieron de relieve en los capítulos de la parte 1. Por virtud de su pequeño tamaño y por la capacidad que tienen de resistir a condiciones ambientales adversas durante largos periodos de tiempo, los microorganismos se encuentran doquier en la biosfera. Comprenden, *colectivamente*, un número enorme de actividades metabólicas y son capaces de un rápido ajuste a cambios del medio. Esta diversidad metabólica asegura que la mayoría de los subs-

tratos orgánicos naturales introducidos en cualquier medio serán transformados, aunque a un ritmo lento en el caso de sustancias húmicas o en medio anaerobio (véase cap. 2, sec. 3). Tal vez sea a causa de esta versatilidad natural que el hombre ha supuesto con demasiada frecuencia que cualquier clase de desecho que se le antoje descargar en el medio habrá de ser transformada de algún modo y "purificada" por los ubicuos microbios. Por consiguiente, casi nadie se preocupó de estudiar los microorganismos al natural, de modo que, hasta hace poco, la ecología microbiana ha venido siendo un tema descuidado. Pero resulta ahora evidente en demasía que muchísimos productos orgánicos hechos por el hombre, como pesticidas, herbicidas, detergentes y productos industriales secundarios son "recalcitrantes",

\* El autor agradece al Dr. Holgar W. Jannasch, de la Woods Hole Oceanographic Institution, el permiso para incluir en este capítulo algunos materiales de su conferencia en Homenaje póstumo a Edgardo Baldi, con el título de "Current Concepts in Aquatic Microbiology" (Jannasch, 1969).

según la expresión de Alexander (1965), o sea que son lentos en cuanto a degradarse, en el medio natural. Como consecuencia, estas sustancias recalcitrantes no sólo se acumulan lentamente hasta niveles tóxicos, sino que obstaculizan también la nueva circulación de elementos nutritivos básicos y reducen considerablemente la calidad del aire, el agua y el suelo. Payne, Wiebe y Christian (1970) señalan que disponemos de los conocimientos necesarios para predecir las perspectivas de decadencia de muchas sustancias químicas, y sugieren procedimientos para utilizar estas técnicas con objeto de averiguar la biodegradabilidad antes de autorizar el empleo extenso y general de agentes o productos químicos. Es el caso, sin embargo, que el gran problema a que se enfrenta la ecología microbiana está con menos frecuencia en la demostración de que un determinado proceso pueda tener lugar o no, que en la cuantificación de reacción microbiana in situ, en el ecosistema.

## 1. UNA BREVE HISTORIA

A fines del siglo XIX, los principios básicos y las perspectivas necesarias para el estudio de la ecología microbiana fueron desarrollados por dos investigadores, Winogradsky y Beijerinck. Winogradsky (1949), resumiendo más de 50 años de investigaciones, insistió en la necesidad del estudio de los microorganismos en su medio natural. Bass-Becking (1959) confirmó las dos "reglas de Beijerinck", a saber: 1) cada cosa está en todas partes, y 2) el medio selecciona. Según lo señaló el propio Beijerinck (1921) el método ecológico aplicado a la microbiología consta de dos fases complementarias: la investigación de las condiciones para el desarrollo de los organismos que por alguna razón, tal vez casualmente, han llamado ya la atención, y el descubrimiento de nuevos organismos que aparecen bajo determinadas condiciones de cultivo o del medio natural, o sea, los que han sido "seleccionados por el medio", ya sea porque son los únicos que pueden desarrollarse o porque han triunfado de sus competidores.

En los últimos 30 años se ha desarrollado otro punto de vista acerca de la investigación de la actividad microbiana ambiental, esto es, el del análisis de la función y la intensidad de la actividad, indistintamente de los tipos específicos de microorganismos presentes. Este

método, que destaca el *efecto cuantitativo* del metabolismo microbiano en un ecosistema, se mide, por ejemplo, por el consumo total de O<sub>2</sub>, la evolución del CO<sub>2</sub>, la renovación de sustancias orgánicas específicas, como los aminoácidos, o la cinética de la absorción de substratos. Los progresos en materia de biología molecular y bioquímica han proporcionado al ecólogo microbiano muchos instrumentos para experimentos funcionales.

Muchas de las dificultades que acompañan el estudio de los microorganismos en sus medios son, por supuesto, de carácter técnico en gran parte. Las preguntas que hay que poner son en gran parte conocidas. Lo difícil es disponer la experimentación para sus respuestas. En este capítulo vamos a exponer los métodos y las técnicas que se han desarrollado para contestar a aquellas preguntas.

## 2. LA CUESTION DE LOS NUMEROS

A primera vista, ningún problema parece más fácil de resolver que el de calcular los números de organismos en una muestra y, sin embargo, ningún problema es tan seductivamente complejo para descifrar experimentalmente cuando se trata de microorganismos. En efecto, hay dos métodos generales de hacerlo, a saber: las cuentas directas, sirviéndonos del microscopio de luz, y las cuentas viables, en las que el crecimiento macroscópico en una superficie con revestimiento metálico es el criterio para la presencia de una célula bacteriana en una muestra.

### Cuentas viables

Robert Koch (1881) creó ingeniosamente la técnica de contar células bacterianas como colonias desarrolladas en un medio solidificado. Su idea se basaba en dos requisitos previos, esto es: las células que han de contarse deben crecer en un medio seleccionado, y cada colonia debe representar el desarrollo a partir de una célula única, con objeto de que la cuenta sea reproducible y exacta (esto es, las células no deben estar inicialmente amontonadas). La técnica de Koch es aplicable al cálculo de la población de tipos específicos de células y es apropiada para efectuar comparaciones entre poblaciones mixtas de un tipo metabólico específico, pero *no puede utilizarse*, en cambio, *para averiguar la densidad de la población o las "cuentas bacterianas totales"*. La técnica del revestimiento metálico

Cuadro 19-1  
 NÚMEROS DE MICROORGANISMOS POR MILÍMETRO DE AGUA DE MAR, SEGÚN DIVERSOS MÉTODOS DE CUENTA. EL PORCENTAJE DE ERROR SE INDICA ENTRE PARÉNTESIS \*

Profundidad (m)	Temperatura del agua (°C)	Métodos de lámina		Dilución en serie		Macro- colonias en fm †	Micro- colonias en fm †	Cuenta directa en fm †
		(5 días)	(21 días)	(5 días)	(21 días)			
Superficie	20.1	6 (10 por 100)	11 (10 por 100)	7	7	8 ( 9 por 100)	68 (3.1 por 100)	244 ( 1.8 por 100)
25	20.1	14 (12 por 100)	14 (12 por 100)	5	5	14 ( 7 por 100)	31 (5.2 por 100)	262 ( 2.1 por 100)
50	19.1	9 (19 por 100)	10 ( 6 por 100)	7	7	10 (12 por 100)	30 (8.7 por 100)	166 ( 6.4 por 100)
100	13.0	4 (14 por 100)	6 (29 por 100)	2	2	1 (15 por 100)	29 (6.6 por 100)	82 (11.3 por 100)

\* De Jannasch y Jones, 1959.

† Filtros de membrana.

proporciona datos semicuantitativos para la identificación de un tipo metabólico particular como, por ejemplo, los reductores de sulfato, los heterótrofos aerobios no exigentes y las bacterias nitrificantes. Suelen utilizarse tres métodos corrientes de cuenta de lámina, a saber: láminas de vaciado, láminas de dispersión y láminas de filtro de membrana. En el método de las láminas de vaciado, agar fundido (42°C) se mezcla con una muestra apropiada, se diluye y se vacía en platillos de Petri. Después de una incubación adecuada, se cuentan las colonias. En la técnica de la lámina de dispersión, las diluciones de la muestra se esparcen directamente sobre la superficie de agar enfriado, se incuban y se cuentan las colonias. Las cuentas de filtro de membrana se efectúan haciendo pasar una cantidad medida de agua a través de un filtro —por lo regular de una porosidad de 0.45  $\mu$  de diámetro—, colocando el filtro en una lámina líquida o sólida de medio, e incubando y contando las colonias luego. Jannasch y Jones (1959) compararon varios de estos métodos, sirviéndose de muestras duplicadas de agua de mar. Como puede verse en el cuadro 19-1, los cálculos bacterianos en un mililitro de agua fueron los más altos cuando se utilizaron procedimientos de cuenta microscópicos directos, más bajos con las cuentas de microscopio de membrana, y los más bajos con las cuentas de las láminas de vaciado. Cada uno de los métodos tiene sus ventajas y sus inconvenientes, y éstos pueden cambiar en medios distintos. El estudiante podrá leer más detalles acerca de estas técnicas en un texto general

de microbiología (Stanier, Douderoff y Adelberg, 1970). Cabe decir que las cuentas generalmente viables sólo representan 0.1 por 100 o menos del número total de células en poblaciones autóctonas, esto es, en poblaciones en estado reducido de crecimiento, como suele ser el caso en la naturaleza no contaminada. En semejantes situaciones, no se percibe correlación directa alguna entre los cálculos de la cuenta viable y las cuentas directas (según se examina a continuación). En otros términos, los medios utilizados en la labor bacteriológica convencional están demasiado "enriquecidos" ("contaminados", por así decir), para muchas poblaciones naturales que están adaptadas a un medio alimenticio diluido.

En la microbiología de la contaminación, el Número Más Probable (NMP) (véase APHA, 1966) de coliformes se averigua de modo mecánico. La presencia de bacterias coliformes en una muestra es utilizada por muchos departamentos de sanidad como indicación del nivel de contaminación del suministro de agua. El término "coliforme" se refiere a un grupo de bacterias que residen en los intestinos de muchos vertebrados. Existen métodos para descubrir las cepas de origen humano. Aunque inofensivos en sí mismos, la presencia de coliformes indica, con todo, que pudieran estar presentes otros microorganismos patógenos más difíciles de descubrir. Pese a que haya mucha controversia acerca de la aplicabilidad de esta técnica, la *cuenta de los coliformes* es actualmente, con todo, el método principal para la apreciación del agua potable. El método utiliza un análisis estadístico

de crecimiento en una serie de diluciones duplicadas para averiguar el número aproximado de coliformes en una muestra de agua. Si bien la cuenta de los coliformes no es más que un índice burdo, es el caso, con todo, que unas cuentas muy altas indican ciertamente una grave contaminación con desechos humanos o animales y constituyen una justificación suficiente para poner señales de "contaminadas" en las vías acuáticas.

*Los cálculos de cuentas viables producen, pues, números relativos de un grupo particular de microorganismos, pero no dan "cuentas totales o absolutas".* Con esta restricción podrán constituir un instrumento de análisis útil de la microbiología de un ecosistema. Los métodos de la lámina con recubrimiento metálico permiten también el aislamiento de cepas individuales de microorganismos para mejores fines de estudio.

### Microscopia

El otro método general para la apreciación del número de microorganismos en una muestra es el del examen microscópico directo. También aquí se ha utilizado una diversidad de técnicas, las células se han hecho fluorescentes con naranja de acridina (Wood, 1967) y una variedad de otros colorantes fluorescentes. Se han empleado diversos tintes y se ha intentado la microscopia de la luz directa. En el caso de muchos protozoos y algas, estas técnicas son apropiadas, pese a que a menudo la taxonomía de las células no pueda establecerse con estos métodos. Sin embargo, al efectuar apreciaciones directas de cuentas de bacterias, se encuentran tres dificultades principales, a saber: 1) resulta a menudo difícil identificar las células bacterianas individuales, puesto que la morfología "característica" de

Cuadro 19-2

SUCESIÓN DE MICROORGANISMOS EN UN MICROCOSMO DERIVADO, DE SISTEMA CERRADO  
(SIMILAR AL DE LAS FIGS. 2-6, III, Y 2-7, A)†

Organismo *	Cuenta bacteriana viable de sistemas mixtos/ml									
	10 <sup>8</sup>	10 <sup>9</sup>	10 <sup>8</sup>	10 <sup>7</sup>	10 <sup>6</sup>	10 <sup>5</sup>	10 <sup>6</sup>	10 <sup>7</sup>	10 <sup>6</sup>	
	Días									
	0	1	5	10	20	30	40	50	60	70
<i>Bacilo</i> (vegetativo)	A	A	A							
<i>Bacilo</i> (esporas)				C	R	R	R	R	R	R
W		A	A			C		C	C	C
Y		C	A	C	C	C				
L		C	A	A	A	A	A	A	C	R
G		C	C	C	A	A	A	A	R	R
C		C	A	A	C		A	A	A	A
T		C					A	A	A	
B	A	A					C	A	A	A
O		R	R	R	R	R	R	C	C	C
P		R	A	R	R	R	R	C	C	C
<i>Chlorella</i>		C	A	A	A	A	A	C	C	C
<i>Schizothrix</i>		C	C	C	C	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus</i>										
<i>Cypridopsis</i>		R	R	R	C			C	C	C

\* Las letras W, Y, L, etc., representan aislados bacterianos funcionalmente distintos, que podrán ser o no "especies" en el sentido taxonómico convencional. El día 0 señala el tiempo en que nuevos medios de cultivo fueron inoculados a partir de un cultivo de clímax viejo; en 70 días, el microorganismo vuelve a alcanzar un estado permanente. Véase una gráfica del metabolismo de semejante sucesión de microcosmo en la figura 9-2.

Siglas: R = raro; C = común; A = abundante.

† De Gorden y col., 1969.

las células cultivadas en laboratorio cambia a menudo en condiciones *in situ*; 2) los microorganismos aparecen a menudo en montones o adheridos a partículas, y las células individuales no pueden discernirse claramente; 3) se necesitan unas  $10^6$  bacterias por mililitro para ver un solo organismo por campo, con una amplificación de 1 000 veces. En muchos medios, los números de bacterias son muy inferiores a  $10^6$  por ml, y se necesita proceder a concentraciones de los microorganismos. En la mayoría de los casos, sólo puede efectuarse una concentración limitada. Por otra parte, una cuenta exacta no puede efectuarse fácilmente si muchas de las células están amontonadas o adheridas a detritus, a causa del ocultamiento de las células individuales y de la distribución no fortuita de la población.

La identificación de bacterias en una muestra natural ha de considerarse como un proceso subjetivo, y se advierte al estudiante que establezca criterios estrictos para el cálculo basado en un examen previo. Hasta el momento de escribir el presente texto, no ha sido posible distinguir claramente las células vivas de las muertas con el microscopio.

Los problemas relacionados con las cuentas tanto viables como directas se hallan bien ilustrados en la obra de Gordon y col. (1969). Estos examinaron la sucesión bacteriana en un microecosistema (véanse pág. 19 y figura 2-6, III). En el cuadro 19-2, los datos de la cuenta viable muestran que el *Bacillus sp.* aumentó primero rápidamente, bajando luego a un nivel bajo, pero constante. Sin embargo, las cuentas microscópicas directas revelaron que, después de tres días, el *Bacillus sp.* produjo esporas, haciéndose así inactivo en este sistema. En este caso las cuentas viables no proporcionaron indicación alguna de la sucesión real de los acontecimientos y condujeron a una *apreciación exagerada* del número de células activas en el sistema, puesto que las esporas de *Bacillus sp.* germinaron y se desarrollaron en el medio de las cuentas viables.

Otro instrumento eventualmente poderoso para contemplar los microorganismos en su medio es el microscopio electrónico estéreo-explorador (Gray, 1967). Los microorganismos pueden examinarse en su hábitat físico, de modo que puedan observarse las relaciones espaciales y los tipos de desarrollo. La figura 19-1 muestra hongos desintegradores a la obra en un suelo de bosque de pino. Este método es particularmente eficaz en los pro-

tistas superiores, pero inclusive las bacterias pueden descomponerse con éxito. Aunque hasta el presente el microscopio electrónico estéreo-explorador no sea un método estrictamente cualitativo, nos ha permitido, con todo, observar algunos organismos directamente en sus microhábitats.

#### Mediciones totales de la biomasa

La insuficiencia de las cuentas tanto directa como indirecta de células ha conducido a la búsqueda de indicadores de la biomasa o del plantel permanente microbianos más precisos. Tales datos son particularmente importantes para calcular relaciones tróficas. En cultivos de especie única, las densidades de las poblaciones, generalmente altas, se miden por medio de la turbidez, el peso seco, el contenido de proteínas y otros parámetros. Todas estas pruebas son demasiado poco específicas por lo que se refiere a las condiciones que se encuentran típicamente en la naturaleza, a causa de la abundancia de la materia orgánica muerta que suele estar presente. El trifosfato de adenosina (*adenosinetriphosphate* = ATP) está muy difundida y es indispensable bioquímicamente para el desarrollo y la conservación de las células, y la averiguación del ATP constituye una medida sensible, potencialmente, de la biomasa viva. Puesto que normalmente *sólo se lo encuentra dentro de células vivas* (véase pág. 9) y es un elemento esencial para las transformaciones de energía y los procesos biosintéticos, el ATP constituye un índice prometedor de la biomasa total. La principal dificultad en el empleo de este método está en la variación intrínseca en una cantidad dada de ATP por unidad de peso de las células. Desafortunadamente, el tiempo de renovación y la constancia de ATP por célula (Harrison y Maitra, 1968) varían con el estado físico de las células y con el tipo del microorganismo. El margen de variación publicado de ATP por unidad de peso va, para una gran diversidad de organismos, de una a cincuenta veces más o menos en unos que en otros. Posiblemente este margen se deje reducir para un medio particular, puesto que la heterogeneidad de los organismos debiera ser lógicamente menor en un ecosistema dado que en una selección mixta de organismos del mundo entero. Subsiste, con todo, el problema de averiguar el margen de los niveles de ATP en la biomasa de los ecosistemas principales.

Hasta el presente, la averiguación perfectamente exacta de los números de células o de biomasa no puede efectuarse en la mayoría de los sistemas naturales. Sin embargo, los

números y la biomasa relativos constituyen, con todo, datos útiles para fines de comparación. Para calcular la masa microbiana disponible como alimento para consumidores

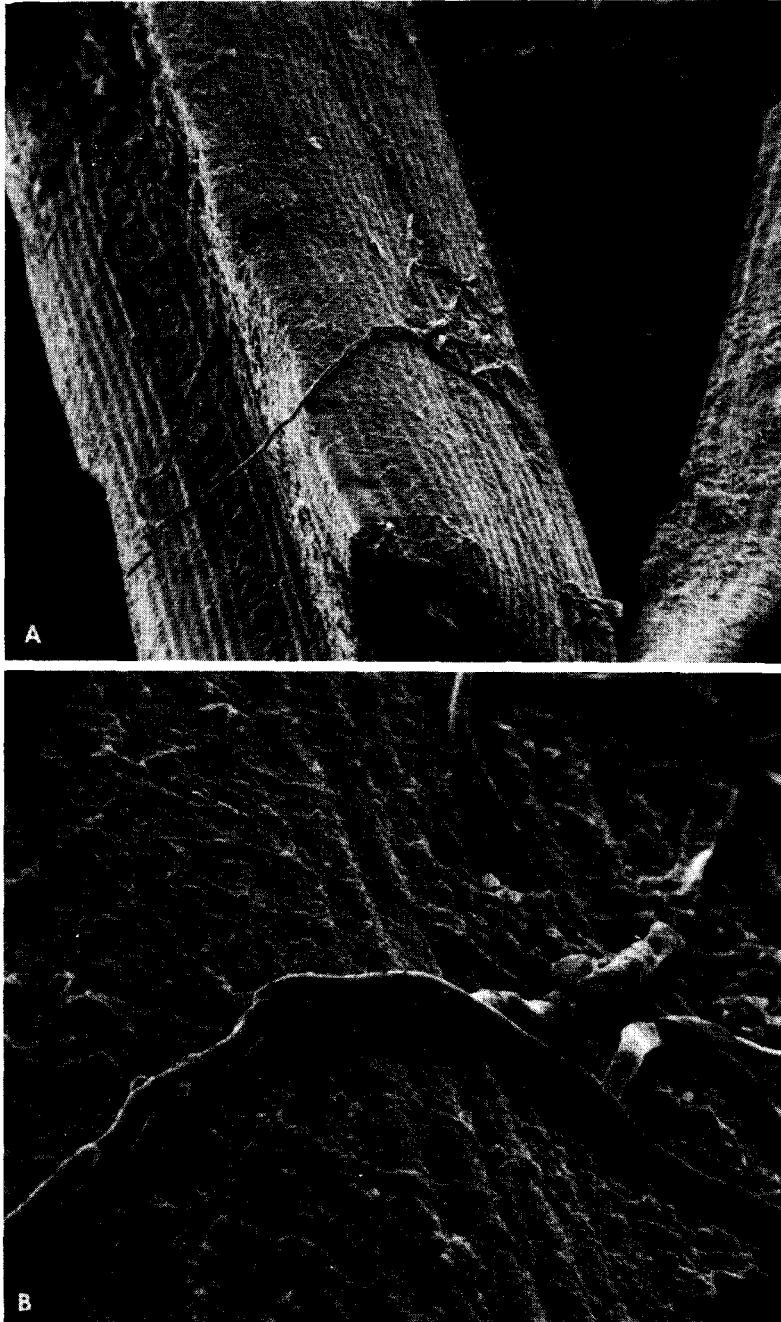


FIG. 19-1. "Desintegrador" en acción. Electromicrografía de exploración de un micelio fungal en una aguja de pino en vías de descomposición, en el manto del suelo de un bosque. La foto superior muestra una sección de las agujas de pino con un aumento de 100 veces, en tanto que la de abajo muestra una vista de cerca, del hongo ramificado, con un aumento de 500 veces. (Fotos del Dr. Robert Todd, Instituto de Ecología, Universidad de Georgia.)

microbianos en un determinado volumen de agua o suelo se requirieren datos precisos del nivel permanente.

### 3. LA CUESTION DE LA IDENTIFICACION

Hay dos razones principales para investigar cuáles clases de organismos estén presentes en una muestra. En primer lugar, es necesario identificar los microorganismos activos como índice primero de la diversidad de los tipos funcionales presentes, así como de la comparación entre muestras y medios. En segundo lugar, el conocimiento de los tipos presentes es necesario para vigilar las fluctuaciones que tienen lugar en un sistema. Si han de aplicarse pruebas de índices de diversidad (véase pág. 164) o han de emprenderse estudios de sucesión, se requiere la identificación de los organismos.

La identificación y la clasificación de la mayoría de los metazoos y de las plantas multicelulares se basan casi exclusivamente en características morfológicas burdas. También los protistos superiores están separados según bases morfológicas. Se dice a menudo que la morfología de las bacterias no tiene mucho objeto para fines taxonómicos, a causa del pequeño tamaño de las células y a causa de su forma generalmente uniforme. Esta aserción puede aplicarse razonablemente bien a los dos órdenes principales de bacterias (esto es, las más comúnmente estudiadas, pero no necesariamente las más importantes), a saber, las Pseudomonadales y las Eubacteriales, así como, en grado limitado, a otros varios órdenes. Lo que habría que tener presente, sin embargo, es que, actualmente, *todos los órdenes de bacterias están separados exclusivamente con fundamento en consideraciones morfológicas*. Muchas familias, muchos géneros y muchas especies se identifican asimismo con fundamento en razones morfológicas, por ejemplo, las especies de los géneros *Beggiatoa* y *Sorangium* (Breed y col., 1957). Así, pues, la identificación morfológica directa es posible en relación con determinados grupos de bacterias. Esto se aplica asimismo a muchas de las bacterias fotosintéticas, es cierto también para los quimiolitótrofos, y es menos válido, en cambio, para los heterótrofos (véanse las definiciones en las págs. 26-27). Desafortunadamente, los heterótrofos constituyen la mayoría de los microbios en muchos medios.

Una dificultad, con estos microorganismos, es la de que su morfología, tanto al nivel de la estructura burda como de la delicada, puede variar muchísimo, según las condiciones ambientales (Brock, 1966).

El taxónomo bacteriano se ha visto obligado a completar la observación directa con pruebas de actividades bioquímicas y fisiológicas. Los problemas relativos a la distinción de géneros y especies bacterianos son demasiado complejos para examinarlos aquí, pero se encuentra un excelente estudio al respecto en Skerman (1967). Revisiones recientes de la clasificación microbiana están atribuyendo cada vez menor importancia a las relaciones filogenéticas deficientemente fundamentadas y patrocinan un sistema de identificación de origen práctico. Este sistema ha sido desarrollado con el auxilio de análisis numéricos de datos para un proyecto taxonómico computarizado (Sokol y Sneath, 1963). Con este método se averiguan las características morfológicas, bioquímicas y fisiológicas de cultivos y se establece la taxonomía sobre la base de similitudes generales matemáticamente analizadas. La ventaja de este sistema está en que adquirimos al propio tiempo datos relativos a la función bacteriana, como por ejemplo, la disimilación de glucosa, las necesidades de aminoácidos, etc., además de la disposición taxonómica. Si bien no podemos transportar directamente facultades de mero cultivo a facultades in situ, ya sea cuantitativa o cualitativamente, "está justificado, en cambio, y es funcionalmente necesario, suponer que en la mayoría de las características pertenecientes al hábitat los cultivos puros se parecen a sus progenitores de la naturaleza" (Hungate, 1962). Véase un ejemplo de análisis numérico aplicado a la ecología en Lovelace, Colwell y Tubiash (1968).

El inconveniente más grave inherente al empleo de análisis taxonómicos numéricos en ecología microbiana está en el número relativamente grande de pruebas que hay que efectuar y registrar para cada elemento aislado, así como en el gran número de elementos aislados que, por regla general, hay que examinar.

Merecen mencionarse aquí dos enfoques recientes de la taxonomía. Los dos se basan en la constancia de los pares de base en el ácido deoxirribonucleico (DNA) en las células. En el primero de dichos métodos, se averiguan la guanina total y la composición



de base de la citosina. El método se basa en el hecho de que tipos similares de organismos contienen DNAs similares; su valor reside en distinguir entre grupos superficialmente semejantes, como los géneros *Vibrio* y *Aerobacter*, que tienen valores de G + C de 40 y 55 respectivamente, ya que muchos grupos diversos pueden tener las mismas proporciones de G + C. Un resumen de los valores G + C publicados durante el año 1966 ha sido compilado por Hill (1967). El otro método implica la comparación directa de DNA o DNA-m-RNA (ácido ribonucleico de mensajero) de dos especies distintas y la averiguación de la similitud por medio del nivel general de homología (véase Marmur, Falkow y Mandel, 1969, con un estudio más completo de la materia). El segundo método absorbe mucho tiempo y resulta difícil de ejecutar con precisión. Para su empleo corriente habrá que esperar el desarrollo de una técnica uniforme y simplificada. Sin embargo, es útil, con todo, porque compara directamente los genotipos de dos cepas.

Finalmente habría que decir algo acerca del empleo, para la identificación de tipos de células en ecología, de la técnica de la inmunofluorescencia. Cabe producir anticuerpos contra los antígenos de la superficie, y estos anticuerpos pueden marcarse con una diversidad de fluorocromos. Cuando se prepara un anticuerpo en esta forma y se mezcla con una suspensión de células, éstas se hacen fluorescentes, bajo luz ultravioleta, y pueden verse directamente con un microscopio de fluorescencia (véanse detalles en Quinn, 1968, páginas 163 a 165 incluida). Esta técnica se ha aplicado a la identificación de especies específicas de células in situ (Hill y Gray, 1967) y al descubrimiento de patógenos de los alimentos, directamente en éstos (Fantasia, 1969); constituye un instrumento potencialmente eficaz para seguir las huellas de una población específica en un determinado medio.

Son más importantes que las averiguaciones de la biomasa y los tipos de microorganismos, especialmente en el estudio de las corrientes de energía en un ecosistema, las mediciones de las actividades ejecutadas, y las que son susceptibles de serlo, por una población microbiana, así como las mediciones directas de las actividades in situ. Estas materias constituyen los temas de las dos últimas secciones de este estudio.

#### 4. LA CUESTION DE LA EJECUCION

##### Cultivos puros y enriquecimientos

Las mediciones del grado de la actividad microbiana en un ecosistema pueden efectuarse ya sea con cultivos puros o por medio de análisis químico del medio. En el caso de estudios de cultivos puros, ya hemos expuesto el empleo de diversas pruebas para la clasificación, y hemos señalado que estos resultados dibujan también algunas de las capacidades fisiológicas y químicas de las bacterias. Los cultivos puros siguen siendo un elemento esencial y justificable de las investigaciones ecológicas microbianas, pero la interpretación directa de los resultados con referencia al medio ha de efectuarse con precaución, con todo, porque no existe seguridad alguna de que: 1) las actividades vistas en cultivo puro funcionen in situ, 2) las condiciones del cultivo no hayan suprimido o inducido caminos metabólicos, o 3) las acciones recíprocas de las poblaciones mixtas no podrán alterar las actividades naturales de las cepas. Estos enunciados son válidos aun a la luz de la afirmación de Hungate (1962) (véase pág. 539).

La técnica del enriquecimiento selectivo no revela actividades metabólicas potenciales que puedan tener lugar en el medio. Por ejemplo, un simposio reciente sobre enriquecimientos y aislamiento microbianos (Schlegel, 1964) ha establecido que hay que descubrir todavía tipos metabólicos totalmente nuevos de microorganismos y que, *comprendiendo las condiciones de enriquecimiento para el desarrollo y el aislamiento obtenemos la comprensión de los tipos de medio que están implicados*. Unas formas recientemente descritas de bacterias fotosintéticas ilustran el significado ecológico de la absorción de la luz y la composición de pigmentos (Pfenning, 1967; Truper y Jannasch, 1968). Eimhjellen y col. (1966) descubrieron una nueva bacterioclorofila que absorbe luz en el infrarrojo lejano (1 020 nm \*), demostrando la utilización de una longitud de onda que no se consideraba apta anteriormente como fuente de energía lumínica para la fotosíntesis.

Los ciclos de elementos nutritivos inorgánicos, especialmente los ciclos del nitrógeno y el sulfuro (véase Brock, 1966) se han estudiado por medio de procedimientos de enriquecimiento. Se aislaron virtualmente, mediante

\* Nanómetro; 1 nm =  $10^{-9}$  m.

el empleo de enriquecimientos específicos, todos los organismos principales de estos ciclos (véase cap. 4, sec. 1, con una relación de estos microorganismos principales). Este método ha sido un instrumento poderoso, y seguirá siéndolo, en estudios metabólicos para la ecología, pero hay que desarrollar técnicas complementarias para tratar más directamente con las poblaciones naturales.

#### Análisis químico del producto final

Otro enfoque del problema relativo a la medición de las actividades metabólicas de los microorganismos es el del análisis químico directo del medio para averiguar los "productos finales" del metabolismo. La averiguación del carbono orgánico soluble y en partículas, las existencias permanentes de aminoácidos, de lípidos y de hidratos de carbono proporcionan medidas cuantitativas y cualitativas de las existencias permanentes para el sistema conjunto. Los datos relativos a la existencia permanente dan una medida instantánea de la cantidad y la calidad de las sustancias, y esto es importante, según lo indicamos anteriormente, para comprender cuáles elementos nutritivos están al alcance de los organismos vivos en un momento dado cualquiera.

Sin embargo, estos datos pueden ser engañosos, porque no reflejan la velocidad de renovación de las sustancias, o sea, la velocidad a la que una sustancia está siendo producida y es utilizada. Por ejemplo, Hobbie y col. (1968) encontraron que las existencias permanentes de treonina y metionina en el estuario de St. Johns, en Chesapeake Bay, Virginia, eran similares —1.50 y 1.31 g por litro, respectivamente—, pero que la metionina era regenerada y utilizada ocho veces más rápidamente que la treonina. Así, pues, a través de un periodo de tiempo, la metionina representa ocho veces la importancia cuantitativa de la treonina, pese a que en cualquier momento sus cantidades sean las mismas. Examinaremos este punto con mayor detenimiento en la sección siguiente.

En la mayoría de los ecosistemas, sólo podremos apreciar cómo se relacionan las actividades entre sí. Sabemos que los ciclos de los diversos elementos (véanse págs. 96-101) están acopladas a actividades metabólicas específicas; en algunos sistemas —por ejemplo en los estanques someros anaerobios—, las acciones recíprocas entre los heterótrofos y

los autótrofos en el ciclo del azufre se han explicado con éxito. El empleo de los trazadores radiactivos (véase pág. 101) para la elucidación de caminos ecológicos complejos se ha introducido con éxito en años recientes. Por ejemplo, Pomeroy y col. (1966) han trazado la utilización y la distribución del fósforo en un ecosistema de marisma siguiendo el movimiento de  $^{32}\text{P}$  introducido. Sirviéndose de esta técnica establecieron no sólo cuáles organismos motivaban la absorción de fósforo, sino también cuáles eran las relaciones de la cadena de alimentos entre los organismos.

No será posible medir las acciones recíprocas entre las actividades o los caminos, en muchos ecosistemas, hasta que comprendamos cuantitativa y cualitativamente el carácter de los diversos ciclos individuales. Es de esperar que el modelado matemático de estas interacciones facilitará considerablemente el enfoque experimental.

#### 5. LA CUESTION DE LA VELOCIDAD DE LA FUNCION

La medición del carácter y el flujo cuantitativos de las actividades in situ es tal vez el problema más importante en ecología microbiana. El hecho de que la "velocidad" sea más importante en los organismos pequeños que en el "plantel permanente" se destacó vigorosamente en el capítulo 3 (pág. 93). ¿Qué es lo que puede medirse y debiera medirse? Los intentos iniciales de evaluar la transformación microbiana natural se ocupó: 1) de la respiración, o 2) de la degradación de determinadas fuentes de energía orgánica o determinados substratos del desarrollo microbiano. La actividad heterotrófica total de una población mixta puede medirse averiguando la producción de  $\text{CO}_2$  —utilizando electrodos de oxígeno (Kanwisher, 1959), recipientes de Warburg de tamaño mayor que el normal, o bien midiendo la B.O.D. (*biochemical oxygen demand* = la demanda bioquímica de oxígeno, véase pág. 14). La medición de la degradación de la fuente de energía orgánica se ha efectuado añadiendo una cantidad conocida de substrato a una muestra y calculando la pérdida del substrato con el tiempo. Se ha utilizado una diversidad de técnicas similares. En las secciones que siguen se examinarán algunas de las técnicas recientes para la medición in situ de actividades de poblaciones microbianas enteras mezcladas.

### Medición de los niveles in situ de los compuestos orgánicos y sus tiempos de renovación

En algunos medios, como muchos lagos y ríos y el alta mar, las actividades metabólicas totales son muy bajas. El aumento necesario de sensibilidad para la medición de muchas de estas reacciones se ha conseguido aplicando técnicas de isótopo radiactivo (véase pág. 507). Siguiendo el desarrollo de la técnica del  $^{14}\text{C}$  para la medición de la productividad fotosintética de las plantas verdes (véase página 65), Kusnetsov (1955) y Sorokin (1964) trataron de averiguar las velocidades de las fotosíntesis y quimiosíntesis microbianas. Al paso que Kusnetsov (1967) ha mostrado que la absorción de bicarbonato puede ser considerable, especialmente en la obscuridad, causando así un descenso en la cantidad de  $\text{CO}_2$  liberada, el método promete ayudar a establecer la contribución bacteriana in situ a las velocidades de flujo del  $\text{CO}_2$ .

En 1962, Parsons y Strickland sugirieron que se añadieran substratos orgánicos marcados con  $^{14}\text{C}$  (inicialmente glucosa y acetato) a muestras de agua y se midiera la absorción de  $^{14}\text{C}$  después de un breve periodo de incubación. En forma sorprendente, la relación entre la velocidad de la absorción y la concentración del substrato mostró una curva de saturación que sugirió la intervención de una cinética estrictamente de primer orden, como la que se encuentra para las actividades de permeación de suspensiones de cultivos puros de células enteras (Kepes y Cohen, 1962). En otros términos, *la población natural mixta de la muestra de agua se comportó como un cultivo puro*, por cuanto la curva de absorción fue una recta, indicadora de una reacción de enzima única. La crítica principal de su obra se fundó en el hecho de que añadieran substratos radiactivos de varias veces los niveles encontrados en el medio.

El estudio precursor de Parsons y Strickland animó a Wright y Hobbie (1966) a afinar esta técnica. Sirviéndose de la modificación de Lineweaver-Burke en la ecuación\* de Michaelis-Menten, aquéllos trataron de calcular la cantidad de glucosa y acetato inicialmente presente en las aguas del Lago Erken, Suecia,

\* Esta ecuación define la relación entre la velocidad de absorción y la concentración del substrato. Véase una explicación en Fruton y Simmons (1959) o en cualquier texto general de bioquímica.

añadiendo una serie graduada de concentraciones de substrato radiactivo. Encontraron dos mecanismos distintos de absorción, esto es, uno para las algas y otro para las bacterias. En efecto, sistemas específicos de transporte activo a bajos niveles de substrato fueron trazados hacia las bacterias, en tanto que se vio, para las algas, un gradiente de difusión a niveles superiores. Este método de trazador ha sido afinado, de modo que la renovación o tiempo de sustitución de un substrato pueda calcularse. Hobbie y col. (1968) registraron tiempos de renovación de horas a días para diversos aminoácidos en el estuario de St. Johns, en Chesapeake Bay. Los intentos iniciales de aplicar este método al altamar no han tenido éxito (Vaccaro y Jannasch, 1966), posiblemente a causa de la actividad natural muy baja. Merece observarse que todas las bacterias en desarrollo pueden considerarse como acuáticas, ya estén en el mar, en el agua que rodea una partícula de tierra o dentro de otro organismo vivo.

### Relaciones de célula y energía

Cabe evaluar asimismo los rendimientos teóricos de energía y células de un sistema. Estas cifras permiten un límite máximo para el cálculo del intercambio de energía en un ecosistema. Si bien este concepto se encuentra actualmente todavía en las etapas de formación, sus posibilidades de aplicación ecológica son muy grandes, y es por esto que lo examinamos con cierto detalle en esta sección.

† Hace algunos años, Monod (1942) observó que el desarrollo de las bacterias es directamente proporcional a la cantidad de substrato productor de energía proporcionada al medio de cultivo. Desde entonces se ha realizado un esfuerzo considerable para obtener constantes de desarrollo para uso en tratamientos matemáticos de éste. Sabemos ahora que *el rendimiento en peso seco de células (biomasa) de las bacterias anaerobias es bastante constante, en relación con la cantidad de energía proporcionada por fermentación como moles de ATP (trifosfato de adenosina)*. El rendimiento medio ( $Y_{\text{ATP}}$ ) es de 10.5 g por célula, por mol de ATP engendrado, por mol de substrato catabolizado. Solamente en

† Esta sección sobre  $Y_{\text{Keal}}$  y  $Y_{\text{Ac}}$  fue preparada por el Dr. W. J. Payne, Departamento de Microbiología, Universidad de Georgia.

casos en que el trayecto fermentativo completo del catabolismo productor de energía no es conocido encontramos resultados aparentemente en discrepancia con el  $Y_{ATP}$  anticipado.

Sin embargo, el  $Y_{ATP}$  no puede utilizarse para trayectos aerobios, porque es el caso que el número de moles de ATP producido por catabolismo aerobio no puede especificarse y varía considerablemente entre las bacterias y otros microorganismos. El relacionar los rendimientos de desarrollo a: 1) moles de substrato utilizados ( $Y_{substrato}$ ), 2) equivalentes de carbono de substrato utilizado ( $Y_{carbono}$ ), o 3) moles de oxígeno consumidos durante el desarrollo ( $Y_{O_2}$ ) no ha proporcionado valores constantes.

Examinando el desarrollo de pseudomónadas en un grupo grande de compuestos orgánicos particulares, Mayberry, Prochazka y Payne (1967) encontraron cómodo considerar los substratos según el número de electrones disponibles (available = av e<sup>-</sup>) que los constituían, más bien que el número de carbonos. Por ejemplo, la glucosa comprende 24 av e<sup>-</sup>, ácido acético 8, glicerol 14 y ácido benzoico 30. (El número de av e<sup>-</sup> para cualquier compuesto orgánico puede averiguarse calculando el O<sub>2</sub> necesario para la combustión completa de un mol y multiplicando luego los moles de oxígeno requeridos por cuatro —el número de electrones requerido para reducir un mol de oxígeno.) Cuando dichos autores dividieron los valores de  $Y_{substrato}$  obtenidos en sus propios y en los de muchos otros investigadores estudios por el av e<sup>-</sup> por mol del substrato específico empleado, encontraron valores que iban de 2.00 a 3.92, con una media de  $Y_{av e^-}$  de 3.14 g de peso seco de células por av e<sup>-</sup>. Dentro de este margen, 78 por 100 de las cifras se situaba entre 2.75 y 3.50.

*Inclusive para el desarrollo de microorganismos en cultivos mixtos,  $Y_{av e^-}$  está muy cerca de 3.14.* Los datos de 33 experimentos publicados por cuatro investigadores distintos, quienes introdujeron sustancias bioquímicas puras a cultivos de barro de aguas negras y midieron el  $Y_{substrato}$ , indicó una media de  $Y_{av e^-}$  de 2.95.

Estos hallazgos sugieren vigorosamente que para los microorganismos heterotróficos que crecen aerobiamente en una diversidad de substratos, que consumen totalmente, y no produ-

cen más productos finales que células y CO<sub>2</sub>, el rendimiento en medios mínimos será de aproximadamente 3.14 g de peso seco por av e<sup>-</sup>, independientemente de la especie y del substrato orgánico utilizados.

Mayberry, Prochazka y Payne (1967) predijeron además que el rendimiento de células de cualquier tipo de desarrollo bacteriano se relacionaría constantemente con la cantidad de energía tomada del medio de cultivo tanto por la asimilación como por la disimilación. Examinaron los calores de combustión de un gran número de compuestos orgánicos —según la averiguación de Kharash (1929)— y aceptaron una cifra promedio de 26.5 Kcal por av e<sup>-</sup>, como representativa de los substratos orgánicos que las bacterias pueden utilizar para el desarrollo. Se formuló la relación sencilla:

$$Y_{Kcal} = \frac{Y_{av e^-}}{E_c} = \frac{3.14 \text{ g/av e}^-}{26.5 \text{ Kcal/av e}^-} = 0.118 \text{ g/Kcal}$$

Para fines experimentales,  $E_c$  o la energía total tomada de los cultivos, se consideró estar representada por

$$E_a + E_d = E_c$$

en donde  $E_a$  es la energía asimilada en la estructura de las células y  $E_d$  la energía desasimilada por metabolismo oxidativo o fermentativo.  $E_a$  se deja calcular siempre a partir de datos experimentales, como  $Y_{substrato}$  multiplicado por el calor de combustión de las células bacterianas. Dichos autores encontraron por calorimetría de bomba que el calor promedio de combustión de las células bacterianas es de 5.3 Kcal por g. Por consiguiente,

$$E_a = Y_{substrato} \times 5.3 \text{ Kcal/g}$$

$E_d$  para el desarrollo fermentativo se deja calcular asimismo, requiriendo solamente datos de equilibrios experimentales de fermentación. En la fermentación del ácido láctico, por ejemplo, un mol de glucosa con un calor de combustión de 673 Kcal por mol es fermentado a dos moles de lactato, con un calor combinado de combustión de  $2 \times 326$ , ó 652 Kcal por mol. La energía desasimilada es, pues, 673-652, ó 21 Kcal por mol. En la obra

de Bauchop y Elsdén (1956), sobre la fermentación de la glucosa por el *Streptococcus fecalis*, donde  $Y_{\text{glucosa}}$  es de 22 g por mol,

$$Y_{\text{Kcal}} = \frac{22 \text{ g/mol}}{117 \text{ Kcal/mol} + 21 \text{ Kcal/mol}} = 0.159 \text{ g/Kcal}$$

El examen de los resultados de seis estudios que se sirvieron de nueve especies anaerobias y facultativas distintas desarrolladas anaeróbicamente en siete substratos distintos proporcionó una media de  $Y_{\text{Kcal}}$  de 0.130 g por Kcal.

La averiguación de  $Y_{\text{Kcal}}$  para el desarrollo aerobio requiere un método diferente para la averiguación de  $E_d$ . Los valores de  $Y_{\text{substrato}}$  y  $E_d$  se obtienen del mismo modo que se obtuvieron en relación con el desarrollo aerobio; sin embargo, en el desarrollo aerobio,  $E_d$  se toma como el producto de los moles de oxígeno consumido, por mol de substrato utilizado durante el desarrollo ( $O_2$  por mol), multiplicado por cuatro veces la energía media por  $av e^-$ , para las moléculas orgánicas ( $4 av e^-/\text{mol} \times 26.5 \text{ Kcal}/av e^-$ , ó  $106 \text{ Kcal/mol}$ ). De los experimentos de Mayberry, Prochazka y Payne con una pseudomónada cultivada en ácido benzoico, en donde  $O_2$  por mol = 3.46, resulta:

$$Y_{\text{Kcal}} = \frac{86.8 \text{ g/mol}}{460 \text{ Kcal/mol} + 366 \text{ Kcal/mol}} = 0.105 \text{ g/Kcal}$$

La inspección de los resultados de cinco estudios, con siete especies distintas desarrolladas aeróbicamente, de microorganismos en 26 substratos distintos arrojó una media  $Y_{\text{Kcal}}$  de 0.116 g por Kcal. Tomadas juntas, las medias  $Y_{\text{Kcal}}$  de los desarrollos aerobio y anaerobio resultaron ser de 0.121, lo que concuerda muy de cerca con los 0.118 g por Kcal anticipados.

Se obtuvo otra aproximación muy vecina del valor predicho a partir de resultados de los experimentos anteriormente mencionados con cultivos de barro de aguas negras a los que se suministró elementos bioquímicos puros. En estos estudios se calculó que la  $Y_{\text{Kcal}}$  media era de 0.110 g por Kcal.

Se pone de manifiesto, pues, que un promedio de 0.118 gramos de células es el que muy probablemente resulta engendrado, ya sea aeróbica o anaeróbicamente, en cualquier clase de cultivo microbiano, por cada caloría de energía extraída del medio de cultivo por las células en desarrollo (véase Payne, 1970, con un resumen de este tema).

#### Medición de la velocidad de las actividades \*

Hay dos grandes categorías de medios por lo que se refiere a los niveles nutritivos, a saber: 1) la de aquéllos en que los niveles del substrato son altos (g por l ó g por Kg), y 2) la de aquéllos en que son bajos (mg por l ó mg por Kg). Con relación a la corriente o al suministro de elementos nutritivos hay asimismo dos dimensiones, esto es: 1) continua, y 2) discontinua. Se dan, por supuesto, todos los grados intermedios. Por regla general, los ecosistemas discontinuos de alto nivel de substrato son los más fáciles de estimular y examinar en el laboratorio; tales, por ejemplo, la descomposición y la sucesión de acontecimientos de la hojarasca enterrada. Se han efectuado estudios relativos a la sucesión con diversas elaboraciones de alimentos, como por ejemplo, las fermentaciones de la col (*sauerkraut*) y del pepinillo. Estas se prestan más al estudio porque la alta actividad metabólica y los sistemas de alto nivel de substrato son técnicamente menos difíciles de medir. Semejantes medios representan excelentes modelos para el estudio de la sucesión.

De todos los medios que se han estudiado, la transformación microbiana de la celulosa en el rumen de los vertebrados es una de las que mejor se han comprendido (Hungate, 1963). Este sistema representa un medio continuo, rico en elementos nutritivos. Las actividades pueden describirse en términos de velocidad, con una confianza relativamente grande de que la actividad es constante. Sirviéndose de este principio, Hungate y sus socios pusieron en claro los organismos que intervienen en la transformación de la celulosa, los productos formados y el equilibrio de energía para el sistema entero. El carácter anaerobio de este sistema es ineficiente para el desarrollo bacteriano (esto es, solamente el

\* Algunas partes de esta sección están basadas en Jannasch (1969).

10 por 100 de la energía es asimilado por las bacterias), pero el verdadero carácter de esta ineficiencia constituye la razón de que los rumiantes puedan siquiera subsistir en un substrato como la celulosa. La parte mayor de la energía residual de la acción microbiana consta de ácidos grasos que se convierten a partir de la celulosa, pero no son degradados ulteriormente. Estos productos finales están directamente en condiciones para la asimilación por los rumiantes. Así, pues, el término de "eficiencia" puede resultar engañoso. En este ejemplo, en efecto, el metabolismo anaerobio es ineficiente para las bacterias, pero altamente eficiente, en cambio, para el rumiante.

Otro sistema continuo, rico en elementos nutritivos y que ha sido extensamente estudiado, es el del lecho de lodo activado. Javornichy y Prokesova (1963) se sirvieron de este sistema para demostrar el papel vital que desempeñan los protozoos, al parecer a las bacterias, en cuanto a mantener el metabolismo bacteriano a un nivel real. Semejantes sistemas son excelentes para el estudio de las intensidades metabólicas.

Los medios discontinuos de bajo elemento nutritivo no esperaríamos verlos representados, por su propia naturaleza, en los hábitats principales. No obstante, muchos ríos y lagos se dejan clasificar en esta categoría. En efecto, durante muchas partes del año, los niveles orgánicos son muy bajos, pero periódicamente, en cambio, penetran en las aguas, procedentes de la tierra circundante a continuación de temporales, cantidades considerables de material. El carácter tanto cuantitativo como cualitativo del agua resulta alterado, pero, aun con este aumento, el sistema sigue siendo del tipo de bajo elemento nutritivo, tal como lo hemos descrito. En muchos de estos ecosistemas, las bacterias adheridas forman capas sobre las piedras y las estructuras de la superficie; así, pues, el sistema presenta un elemento continuo, esto es, la masa de agua del río o lago, y un elemento discontinuo, el bentos. En los estudios de la microbiología de estos sistemas los dos elementos deberían considerarse juntamente.

El tipo más difícil de medio para examinar es el sistema de flujo continuo, de bajo elemento nutritivo, como el de algunos ríos y manantiales y el del alta mar. Sin embargo, sus intensidades cinéticas revisten capital importancia, debido a las áreas masivas de la

tierra que recubren. Nuestros conocimientos del metabolismo microbiano en la bacteriología general se basan en estudios efectuados en presencia de concentraciones relativamente altas de substratos (según se observó en la sec. 2). Los trabajos recientes sobre la regulación metabólica (Maaløe y Kjeldgaard, 1966) han revelado que *no pueden efectuarse extrapolaciones directas de datos obtenidos en concentraciones "óptimas" de substrato a condiciones de desarrollo a niveles de substrato sumamente bajos*. En efecto, tanto las facultades biosintéticas de la célula bacteriana como sus requerimientos mínimos se ven considerablemente afectados por los cambios en la velocidad de desarrollo o por la concentración del elemento nutritivo limitativo de éste. Por otra parte, la naturaleza del substrato limitativo, esto es, su función como fuente de energía o como elemento nutritivo indispensable, condiciona la relación entre los metabolismos respiratorio y biosintético (Herbert y col., 1956). *Estas circunstancias exigen que las mediciones relativas a la actividad se efectúen directamente dentro del hábitat natural, y las pruebas experimentales de desarrollo a concentraciones de substrato vecinas de las del medio natural*.

Brock (1967) proporcionó un ejemplo del primer método averiguando la incorporación de timidina marcada al DNA de las células individuales de *Leucothrix* sp. mediante autorradiografía.

La ventaja de este procedimiento está en su especificidad, en comparación, con la absorción oscura relativamente poco específica del bicarbonato marcado. Los inconvenientes de esta técnica son, en cambio, su aplicabilidad limitada a especies que pueden cultivarse en cultivo puro e identificarse morfológicamente in situ y los errores en que se incurre por la necesidad de incubación en un tubo de ensayo que se describirá más adelante.

El segundo método, esto es, la medición del desarrollo o de las actividades metabólicas a concentraciones sumamente bajas del elemento nutritivo limitativo, topa con otras dificultades. En efecto, en su obra fundamental sobre el desarrollo bacteriano, Monod (1942) encontró que la relación entre la velocidad de desarrollo y la concentración del substrato limitativo podía describirse por medio de una curva "adaptada a los datos", que correspondía a la relación de Michaelis-Menten entre la velocidad de la reacción enzimática y la

concentración del sustrato. Resulta imposible, sin embargo, obtener datos del desarrollo relativos a la porción inferior de la curva cerca del origen, o sea acerca de aquella parte de la función que reviste más interés para el ecólogo. En efecto, las células inoculadas se autolizan parcialmente en presencia de niveles nutritivos sumamente bajos, liberando así sustratos complementarios y dando origen al llamado "desarrollo críptico", que obscurece la verdadera velocidad de desarrollo por relación de sustrato (Postgate y Hunter, 1963).

En 1950, Monod y, independientemente, Novik y Szilard desarrollaron el quimiostato, esto es, un sencillo aparato básico utilizado para cultivar bacterias en presencia de condiciones constantes del medio, incluida la concentración del sustrato limitativo. En lugar de servirse de un sistema cerrado o de tanga, como por ejemplo, un frasco de cultivo con tapón, en el que la concentración del sustrato cambia con el desarrollo y con el tiempo utilizaron un sistema abierto añadiendo simplemente medio fresco y retirando una cantidad igual del cultivo que contiene los productos del desarrollo, incluidas las células (ver diagrama de quimiostato sencillo en fig. 2-6, I).

Las técnicas continuas de cultivo existían ya anteriormente a 1950, especialmente para el mantenimiento de cultivos microbianos o bien, en microbiología aplicada, para la producción continua de células o de productos metabólicos. Sin embargo, no fue hasta después que se hubo descubierto que un cultivo continuo homogéneamente mezclado de un microorganismo de desarrollo exponencial representa un sistema autorregulador (un quimiostato) que dicha técnica se convirtió en un instrumento inapreciable en los estudios cuantitativos. Pasando por un "estado transitorio", en que la velocidad del desarrollo se adapta a la concentración escogida del sustrato limitativo, el sistema llegará a un "estado permanente", indicado por una densidad constante de la población. Mientras las condiciones externas, incluidos la composición y el flujo del medio, permanecen inalteradas, la velocidad de desarrollo será constante e igual a la velocidad de dilución del sistema. Durante este estado permanente, los parámetros importantes para la averiguación del desarrollo y de la actividad metabólica pueden expresarse por medio de relaciones matemáticas sencillas (Herbert y col. 1956).

El paso del estudio de las actividades microbianas en sistemas de cultivo cerrados a la aplicación de sistemas de flujo continuo abiertos marcó un nuevo y significativo progreso en el estudio de la ecología microbiana de medios continuos de elemento nutritivo bajo. Un año antes de que se descubriera el quimiostato, Van Niel (1949), hizo la siguiente declaración:

El desarrollo es la expresión *par excellence* del carácter dinámico de los organismos vivos. Entre los métodos generales disponibles para la investigación científica de fenómenos dinámicos, los más útiles han sido aquellos que se ocupan de aspectos cinéticos... Las investigaciones cinéticas en cultivos de microorganismos son particularmente indicadas para establecer relaciones entre factores de desarrollo y ambientales, especialmente el carácter y la cantidad de los elementos nutritivos.

El desarrollo del quimiostato permitió aplicar este razonamiento en el examen de la cinética del ecosistema microbiano.

El principio de competición por el sustrato limitativo en el hábitat natural se aplica también al quimiostato. Sin embargo, puesto que la eliminación continua de células del quimiostato por dilución progresa en forma indiscriminada y a la misma velocidad para todas las especies presentes, el sistema es fuertemente selectivo, esto es: las especies que alcanzan la velocidad más rápida de desarrollo en las condiciones dadas competirán con éxito y acabarán desplazando a todas las demás especies. De este modo, *el quimiostato no permite la reproducción de condiciones naturales. Su verdadero valor reside en el hecho de que, en él, puede establecerse un estado permanente que constituye la base para la mayoría de los estudios cinéticos.*

En la literatura ecológica, el término de "estado permanente" se utiliza para estados cíclicos, dependientes del tiempo, de poblaciones mixtas. Cuando su definición original, obtenida en estudios de cinética química se pierde, el término pierde también su valor como instrumento en el estudio de la dinámica de la población ecológica. En las poblaciones naturales podrá ocurrir que las especies individuales *no estén* en estado permanente, sino más bien en estados transitorios, esto es, que crezcan o se reduzcan con la estación o con otros cambios ambientales periódicos. Así, pues, *el estado permanente definido microbio-*

*lógicamente de una población constituye un valioso instrumento experimental y es una situación que, en condiciones naturales, sólo se encuentra en los medios más estables, como, por ejemplo, en el mar profundo o en el suelo, bajo un bosque maduro. El concepto del factor limitativo en relación con las condiciones del estado permanente y el estado transitorio ya se examinó en el capítulo 5, sección 1.*

El hábitat natural de los microorganismos ha de concebirse como compuesto de tantos sistemas abiertos individuales como hay especies presentes, estando cada población controlada por su factor limitativo individual y estando todas ellas más o menos relacionadas recíprocamente por la disponibilidad de energía. Las relaciones principales entre densidad de población, velocidad de desarrollo y concentración del alimento limitativo en los sistemas abiertos son manifiestamente distintas de las de los sistemas de cultivo cerrados. Por ejemplo, en sistemas abiertos, la densidad de población llega a un máximo cuando la velocidad de desarrollo y la concentración del elemento nutritivo son mínimas. Las concentraciones de elemento nutritivo aumentan al disminuir la densidad de la población, y la velocidad máxima de desarrollo se alcanza, por supuesto, cuando los elementos nutritivos son altos y la densidad es baja (véase el concepto del "rendimiento óptimo", en la página 248). Desde este punto de vista se comprende que el proceso del simple muestreo o el cambio de un sistema abierto a otro cerrado produzcan cambios ambientales pronunciados.

Estudios continuos de cultivos han revelado (Jannasch, 1963 y 1967*b*) que muchos aislados bacterianos son incapaces de mantener el desarrollo en determinadas aguas naturales por debajo de un umbral de concentración del elemento nutritivo limitativo. La cantidad de estas concentraciones "sobrantes", accesibles a los microorganismos pero no utilizadas por ellos, depende de factores ambientales, entre otros, por ejemplo, del pH o el Eh del sistema.

Mientras las técnicas de enriquecimiento clásicas están limitadas a especies microbianas de especificidad pronunciada del substrato (por ejemplo, bacterias oxidantes del sulfuro, bacterias reductoras del nitrato, etc.), las propiedades selectivas del quimiostato se han utilizado para producir enriquecimientos y

aislamientos de aquellos tipos metabólicos inconspicuos que podrían ser de hecho los causantes de una parte importante de la degradación de la gran variedad de substratos orgánicos en el agua (Jannasch, 1967*a*). Estos estudios confirman una vez más que los medios bacteriológicos de la fuerza habitualmente utilizada en las láminas de agar seleccionan tipos de organismos de "mala hierba" que son incapaces de metabolizar substratos en condiciones naturales, y que serían raros, por consiguiente, en la naturaleza no contaminada. Las especies que se desarrollan activamente a concentraciones naturales de substratos propenden a ser superadas por especies de mala hierba de aquella clase en el medio común de prueba. Los microorganismos "clímax" de ambientes de bajo elemento nutritivo podrían pasar así inadvertidos, a causa del nivel de elemento nutritivo relativamente alto que suele encontrarse en los medios bacteriológicos.

Esta idea de comparar las partes activa e inactiva de la microflora de un hábitat natural puede encontrarse en la definición de Winogradsky (1949) de los microorganismos "autóctonos" y "cimógenos", los primeros de los cuales exhiben los procesos de renovación más o menos constantes a concentraciones bajas de elemento nutritivo, en tanto que los otros muestran requisitos de concentraciones de alto substrato y sólo exhiben desarrollo vegetativo o "florecimiento" en ocasión de la subida ocasional o estacional del nivel de elemento nutritivo. La consecuencia implícita en esta distinción es clara: si queremos estudiar las actividades microbianas en medios de flujo constante y de bajo elemento nutritivo, necesitaremos buscar los organismos apropiados, esto es, los que se mantienen activos en condiciones naturales de bajo elemento nutritivo. Estos podrán no ser acaso las "chinchas de laboratorio" que han sido objeto del estudio más intenso.

Brock y Brock (1968) estudiaron in situ velocidades de desarrollo de algas bénticas, en un intento enderezado a servirse de un pequeño río como cultivo continuo. Eliminaron la fuente de energía cubriendo una sección limitada del río con chapa negra y, midiendo la velocidad de desaparición de las células algales del área obscurecida, calcularon las velocidades de desarrollo originales. Estudios similares, aunque en un sistema de laboratorio, se efectuaron alimentando un quimiostato con



agua esterilizada por filtro, o no esterilizada, inoculada con el aislado bacteriano que se trataba de examinar. La temperatura y demás factores del medio específico se reprodujeron experimentalmente. A partir de la diferencia entre la velocidad de dilución del sistema y la velocidad de desaparición de los organismos puede calcularse con un alto grado de precisión la velocidad de su desarrollo en ausencia o en presencia de microflora en el agua natural sin inocular (véase también Jannasch, 1969).

## 6. RESUMEN

La *ecología microbiana* como campo de estudio no debiera separarse de la ecología "general"; al paso que algunas respuestas a preguntas específicas requieren técnicas analíticas especiales, la ecología fundamental ha de ocu-

parse de las acciones recíprocas entre organismos. Este capítulo ha destacado las técnicas, porque, como se dijo en la introducción, las grandes cuestiones en materia de ecología microbiana son ya conocidas, siendo la tecnología para la formulación de las respuestas la que las más de las veces hace falta. La necesidad de desarrollar métodos in situ para el estudio de la actividad microbiana en ecosistemas se subrayó, porque las técnicas de cultivo puro enriquecido de la microbiología convencional de laboratorio no son apropiadas para el estudio ecológico. El estudiante deberá recordar que la ecología microbiana no es un aspecto secundario de la ecología, sino, antes bien, un aspecto muy principal, especialmente con respecto a la comprensión del ciclo de los elementos, la bioenergía del ecosistema y el control de la contaminación provocada por el hombre.

## Capítulo 20

# Ecología del vuelo espacial

Por G. Dennis Cooke \*

Universidad Estatal de Kent, Kent, Ohio

### Introducción

Una de las nuevas áreas más apasionantes en materia de ciencia comprende el desarrollo de ecosistemas parcial o totalmente regeneradores para el sostén de la vida del hombre durante los prolongados vuelos espaciales o durante la exploración prolongada de medios extra terrestres. Si bien se han puesto ya al punto sistemas de soporte temporal apropiados para uno a tres astronautas y para breves vuelos orbitales o de exploración de uno a 30 días (tales como los alunizajes), se han realizado pocos esfuerzos, con todo, o poco

\* Este capítulo fue preparado mientras el autor ocupaba una cátedra posdoctoral en el Instituto de Ecología de la Universidad de Georgia, con el apoyo de la Beca de Capacitación ES 00074 de NIH y del contrato NsG 706/11-003 de la NASA.

progreso, con miras al desarrollo de un ecosistema completamente cerrado de regeneración constante, capaz de sostener a poblaciones de hombres en el espacio durante largos periodos. La construcción de semejante clase de sistema que asegure la subsistencia de la vida reviste singular importancia para la ecología y para la teoría del ecosistema, puesto que se conviene de modo general en que dichos sistemas han de ser, al menos en parte, biorregeneradores. Otra área de interés ecológico es la que corresponde a la "exobiología", o sea la cuestión de la existencia de vida en otros planetas. La exobiología comprende la probabilidad de que encontremos finalmente un ecosistema primordial o, al menos, una etapa prebiótica en la evolución química, tal como se supone que hubo de existir en la tierra hace eones (véase cap. 9, pág. 300).

En la mayoría de los grandes aspectos, los problemas de la supervivencia del hombre en un vehículo espacial artificial son los mismos que los que intervienen en su supervivencia proseguida en el vehículo espacial que es la tierra y que va llegando rápidamente a niveles peligrosos de sobrepoblación. Por ejemplo, el descubrimiento y el control de la contaminación del aire y el agua; la cantidad adecuada y la calidad nutritiva de los alimentos; qué hacer con los desechos y la basura tóxicos acumulados, así como los problemas sociales creados por el espacio vital reducido, todo ello son motivos comunes de preocupación para las ciudades y para la navegación espacial. Además, el viajero del espacio se enfrenta a dos nuevos problemas ambientales, a saber: la ingravidez (fuerza de gravedad cero o considerablemente reducida) y un campo de radiación que incluye rayos en potencia letales y de los que a nosotros nos resguarda la atmósfera de la tierra. El hecho de que no estemos ahora en condiciones de construir un ecosistema totalmente cerrado capaz de resistir durante una existencia prolongada en el espacio (ni esté nadie en condiciones de decir cuándo podremos hacerlo, porque ni siquiera hemos pensado en ello todavía seriamente) es una prueba manifiesta de nuestra ignorancia, de nuestro desprecio o de nuestra falta de interés por lo que hace al estudio de los equilibrios vitales que mantienen funcionando nuestra propia biosfera. Por consiguiente, los esfuerzos futuros enderezados a construir un sistema capaz de mantener la vida creando una miniatura de la biosfera y averiguando cuál es el ecosistema mínimo para el hombre, estos esfuerzos tienen un objetivo que es tan importante para la calidad de la vida humana sobre la tierra como lo es para la exploración eficaz de los planetas.

### 1. TIPOS DE SISTEMAS QUE POSIBILITAN LA VIDA

En la figura 20-1 se presentan en forma de diagrama sendos modelos de compartimiento para tres tipos corrientes de sistemas de soporte de la vida. Se comparan, tres etapas en grados de regeneración con respecto a la corriente de energía, la circulación de la materia y el tipo de regulación. La corriente de la materia en el tipo de almacenamiento o no regenerativo es unidireccional, y la vida del sistema se basa en la cantidad de material

que puede almacenarse. La regulación se obtiene totalmente por medios externos. Con regeneración parcial, una parte de la materia es circulada entre el astronauta y el organismo de soporte o los dispositivos mecánicos, pero el control sigue siendo casi por completo externo y mecánico, y la vida del sistema depende enteramente de la resistencia y la longevidad del material. Cerrando el sistema, en cambio, excepto en cuanto a la energía, se produce un curso cíclico de la materia y una corriente de energía susceptibles de ser regulados o estabilizados ya sea por medio de dispositivos externos o mediante mecanismos biológicos internos, o en ambas formas. En este caso, la longevidad resulta limitada ya sea por la resistencia del material o por acciones homeostáticas recíprocas entre componentes bióticos.

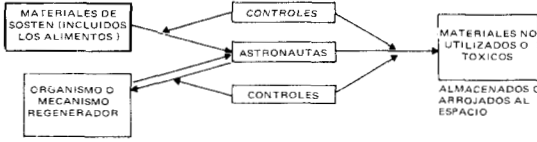
En todas las misiones espaciales hasta el presente (hasta 1970) se ha utilizado el sistema de almacenamiento, o no regenerativo, con solamente una pequeña cantidad de regeneración. Aquí, todos los materiales necesarios para la vida, incluidos el agua, los alimentos y el oxígeno, se empaican en el vehículo, juntamente con el equipo para la destoxificación y el almacenamiento (o la descarga) de los desechos metabólicos. Sin embargo, es el caso que, a medida que el número de astronautas por vehículo y la duración del vuelo espacial aumentan, el peso del sistema de almacenamiento crece a su vez rápidamente, hasta el punto en que las limitaciones a la propulsión resultan decisivas. La relación entre peso y duración o extensión de la misión se ilustra en la figura 20-2. La ordenada representa el costo fijo, en peso, del equipo de soporte, incluida la fuente de energía, pero no, en cambio, el combustible consumible. El sistema no regenerativo de almacenamiento tiene los menores volumen y costo para periodos breves de tiempo y requiere controles relativamente sencillos, pero el costo del peso por día de misión espacial crece muy rápidamente.

En teoría, la carga en peso de un sistema de almacenamiento puede reducirse o abolirse por completo regenerando algunos o todos los elementos fisiológicos necesarios para los astronautas (figs. 20-1 y 20-2). En efecto, previendo una fuente de energía, ya sea ésta la luz solar o un manantial eléctrico o, ambas cosas a la vez, y los materiales de desecho brutos ( $\text{CO}_2$ , orina, agua de desagüe), se hace posible regenerar químicamente oxígeno

1. SISTEMA DE ALMACENAMIENTO O NO REGENERATIVO



2. REGENERACION PARCIAL (AGUA O GASES RESPIRATORIOS, O AMBOS)



3. REGENERACION COMPLETA (SISTEMA CERRADO)

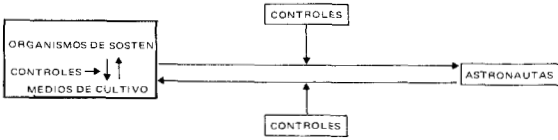


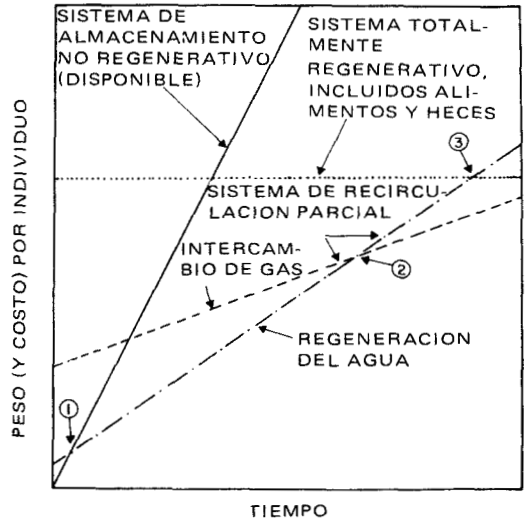
FIG. 20-1. Modelos simplificados de comparación para tres etapas en el desarrollo de sistemas regenerativos.

y agua. Además, juntando la materia excretada por el astronauta y una fuente de energía con determinados organismos (algas, bacterias y otros), pueden regenerarse gases respiratorios y agua potable, y pueden cultivarse y cosecharse alimentos. A medida que se añaden pasos regeneradores, el costo fijo del peso aumenta (fig. 20-2), pero la proporción de aumento por día de viaje espacial disminuye, con respecto a la del equipo no regenerativo. Un sistema de soporte totalmente regenerador habrá de ser grande y costoso, pero tendría el mismo costo, independientemente de la duración de la misión y es, por consiguiente, muy recomendable.

Los números de los círculos 1, 2 y 3 de la figura 20-2 indican los puntos del tiempo en que saldría a cuenta, en cierto modo, regenerar agua, oxígeno y alimentos, respectivamente.

En el presente escrito (1969) no resulta nada fácil ser muy explícito acerca de la escala del tiempo del eje de las x. El punto 1 se supone que se alcance en cuestión de unas pocas semanas; el punto 2, en unos pocos meses, y el punto 3 tal vez en un año. Según lo señala Hock (1960), el tiempo de un sistema de almacenamiento o parcialmente regenerativo podría prolongarse, si pudiéramos inducir hibernación en el hombre (!).

FIG. 20-2. Relación entre peso, duración de la misión y grado de regeneración en el vehículo espacial. A medida que el tiempo en el espacio aumenta, la regeneración se hace cada vez más importante. Los números 1, 2 y 3 en círculos indican puntos en los que sale a cuenta regenerar el agua, los gases respiratorios y los alimentos respectivamente. (Copiado de Meyers, 1963.)



Se han propuesto para los vuelos espaciales diversos tipos de sistemas regenerativos parcial o totalmente cerrados. Estos son: 1) la quimiorregeneración mecánica, 2) la regeneración algal fotosintética, 3) la quimiosintética bacteriana, y 4) un microecosistema, de especies múltiples, de nivel multitrófico, parecido a los sistemas autorreguladores o de "clímax", de la naturaleza. Los criterios más importantes para la selección de uno de estos sistemas como base para el sustento de la vida son el suministro de fuerza y el peso, la estabilidad y la longevidad. Desde el punto de vista del ingeniero hemos de poner en órbita la carga bruta, el sistema total más pequeño (energía, peso, superficie y volumen) susceptible de sostener la vida por largos periodos y aquel, al propio tiempo, que ofrezca mayores garantías dentro de las posibilidades del equipo. Y desde el punto de vista del astronauta, la estabilidad y la longevidad del equipo regenerativo son más importantes, desde el momento en que la cápsula deja la tierra, que la eficiencia de la regeneración. En términos de la teoría del desarrollo del ecosistema, tal como se expuso en el capítulo 9 (pág. 280), el objetivo del ingeniero está en conseguir una eficiencia de  $P/B$  (en donde  $P$  = velocidad de la regeneración gaseosa o de la producción de alimentos, y  $B$  = peso de la maquinaria regeneradora) lo más alta posible, como la de los sistemas tempranos de sucesión en la naturaleza. Desafortunadamente, semejante eficiencia se obtendrá acaso a expensas de la estabilidad interna y del volumen del espacio vital para los astronautas quienes, por consiguiente, preferirían tal vez la eficiencia de  $P/B$  menor (o una relación  $B/P$  más alta) de los sistemas maduros o clímax de aquélla.

Los estudios actuales en materia de desarrollo de los sistemas de sostén de vida se han orientado en dos direcciones: la mecánica y la biológica. El complejo sistema mecánico-quimiorregenerativo capaz de regenerar gases y agua, pero no alimentos, y destinado a eliminar los desechos es casi funcional. Este sistema es relativamente seguro y capaz de sostener la vida durante periodos más bien prolongados. En el caso de misiones muy largas, se impone una alta carga de peso para la regeneración químico-mecánica, puesto que el material es voluminoso y pesado, las necesidades de energía son grandes, y los alimentos y determinados gases han de alma-

cenarse y volver a suministrarse. Plantean asimismo problemas la necesidad de haber de eliminar el  $\text{CO}_2$  y la acumulación gradual de toxinas (como el monóxido de carbono) por el que no hay que preocuparse en el caso de misiones breves. En relación con los vuelos espaciales que implican periodos de tiempo muy largos, en los que el reabastecimiento y, por consiguiente, el almacenamiento y la quimiorregeneración no son posibles, habrá que recurrir a la otra alternativa, esto es, la de un ecosistema de biorregeneración parcial o total.

La investigación acerca de los sistemas de base biológica se orienta, actualmente, hacia la posibilidad de utilizar bacterias quimiosintéticas o pequeños organismos fotosintéticos, como *Chlorella* o lenteja de agua, como "productores" para el ecosistema, ya que, según lo acabamos de indicar, las condiciones de ingeniería excluyen manifiestamente la toma en consideración de organismos mayores. En otros términos, el problema del peso frente a la eficiencia vuelve a aparecer en la elección de un "intercambiador de gas" biológico. Según vimos en el capítulo 3, el "principio de metabolismo y tamaño" es tal, que, cuanto menor es el organismo, tanto mayor es su eficiencia regenerativa; pero es el caso, con todo, que esta eficiencia se da a expensas de la longevidad de los individuos (lo que constituye una forma más de expresar el contraste entre  $P/B$  y  $B/P$  mencionado anteriormente). Cuanto más breve es la vida del individuo, tanto más difícil resulta prevenir o atenuar oscilaciones en el volumen de la población y en el fondo común de genes. Un Kg de bacterias quimiosintéticas puede eliminar en la atmósfera de la cabina más  $\text{CO}_2$  que un Kg de algas *Chlorella*, pero las bacterias son más difíciles de controlar. Y en forma análoga, las *Chlorella* son más eficientes como intercambiadoras de gas, en relación con el peso, que la lenteja de agua u otras plantas superiores, pero, en este caso, *Chlorella* es la que resulta más difícil de controlar.

El sistema actual (1969) para el sostén de la vida, de base regenerativa y no cerrado biológicamente, se sitúa en algún punto cercano al estado funcional, ante todo a causa del gran volumen y de la inseguridad de la maquinaria de control mecánico externo (véase fig. 20-1) concebida hasta el presente y a causa de la tendencia del ecosistema de baja diversidad a experimentar reorganización

(sucesión). Una alternativa ecológicamente buena del sistema productor microbiano de especie única, pero no tomada todavía seriamente en consideración hasta el presente, es la de un ecosistema más pesado de especies múltiples, del tipo maduro, que posea mecanismos internos de autorregulación susceptibles, al menos en parte, de sustituir aquellos controles externos.

Las secciones que siguen de este capítulo constituyen un examen más detallado de sistemas de sostén de vida desde el punto de vista del ecólogo. Se presentan consideraciones para apoyar el empleo del sistema quimiorregenerativo mecánico en el caso de misiones breves y para rechazar, en el caso de misiones prolongadas, el empleo de ecosistemas cerrados basados en un microorganismo productor de una sola especie. Se sugiere que únicamente el ecosistema maduro de especies múltiples posee la estabilidad necesaria para la exploración prolongada. Los estudios relativos a este sistema poseen asimismo el mayor valor de retroalimentación para comprender los límites que el hombre ha de imponer a su propia vida en la tierra.

### La quimiorregeneración mecánica

El único tipo de equipo regenerativo de sostén de la vida que funcionará en el futuro próximo se basará en la quimiorregeneración de gases y agua y en el almacenamiento de alimentos y materiales complementarios. Este tipo de sistema parcialmente cerrado representa un ahorro considerable de peso con respecto al tipo no regenerativo y permite suponer que podría soportar misiones tripuladas por varios centenares de días. Según Foster (1966), el agua y el oxígeno representan 94 por 100, en peso, de todo el material necesario para el sostén de la vida. Añadiéndole un reabastecimiento periódico, como el que sería posible en el caso de la exploración lunar o a partir de estaciones espaciales de suministro, este sistema podría utilizarse durante mucho tiempo para determinados tipos de misiones. La figura 20-3 es un "Sistema Integrado de Sostén de Vida" (*Integrated Life-Support System = ILSS*), esto es, uno de los diversos diseños posibles de vehículo espacial construido para funcionar con un sistema de quimiorreacción mecánica. Este prototipo de sistema químico-físico ha sido diseñado y experimentado por el

*General Dynamics for the Langley Research Center* (Armstrong, 1966; NASA CR-614). Una vez terminado, será capaz de soportar cuatro individuos, con régimen de alimentos secos y oxígeno y agua regenerados, por un año, pero requiere el reabastecimiento de alimentos y de determinados gases todos los 90 días. Un diagrama esquemático del proceso mecánico y químico de regeneración puede verse en la figura 20-4.

La recuperación de agua constituye el procedimiento de regeneración más importante en términos de ahorro de peso. En la cápsula espacial, en efecto, el agua se utiliza para beber, para la reconstitución de alimentos, para el aseo, y para la unidad de electrólisis del regenerador de oxígeno. Aproximadamente la mitad de la absorción diaria de agua por el hombre reaparece en forma de orina, y el resto en las heces y en el vapor del sudor y la exhalación. El contenido de agua de las heces es demasiado bajo para justificar la recuperación. A causa del olor y del peligro de contaminación bacteriana, el agua fecal se descargará probablemente en el espacio.

El método de recuperación de agua potable a partir de dichas fuentes es el método de evaporación del aire por el calor de desperdicio. La orina se trata con desinfectantes y se pasa a una unidad de evaporación de aire que contiene unas mechas fibrosas que se saturan de orina. La corriente de aire caliente evapora el agua y deja las impurezas suspendidas y disueltas en la mecha. El aire caliente humedecido pasa a un condensador refrigerante, y el agua se extrae y almacena. El agua del lavado y el aire húmedo de la cabina se tratan en forma similar.

El agua recuperada se examina desde los puntos de vista de las bacterias, de la conductividad y de la contaminación química después de haber pasado a tanques de depósito, y si las normas de calidad del agua no se satisfacen, el agua se vuelve a someter al mismo proceso. Los problemas más serios en relación con la regeneración del agua son la acumulación del agua condensada en ausencia de gravedad y el evitar la contaminación química o bacteriológica.

La mayoría del oxígeno consumido por un individuo reaparece en forma de bióxido de carbono, y el resto reaparece como agua. El sistema empleado para regenerar oxígeno implica la reducción de bióxido de carbono a agua y carbono, y el agua, juntamente con

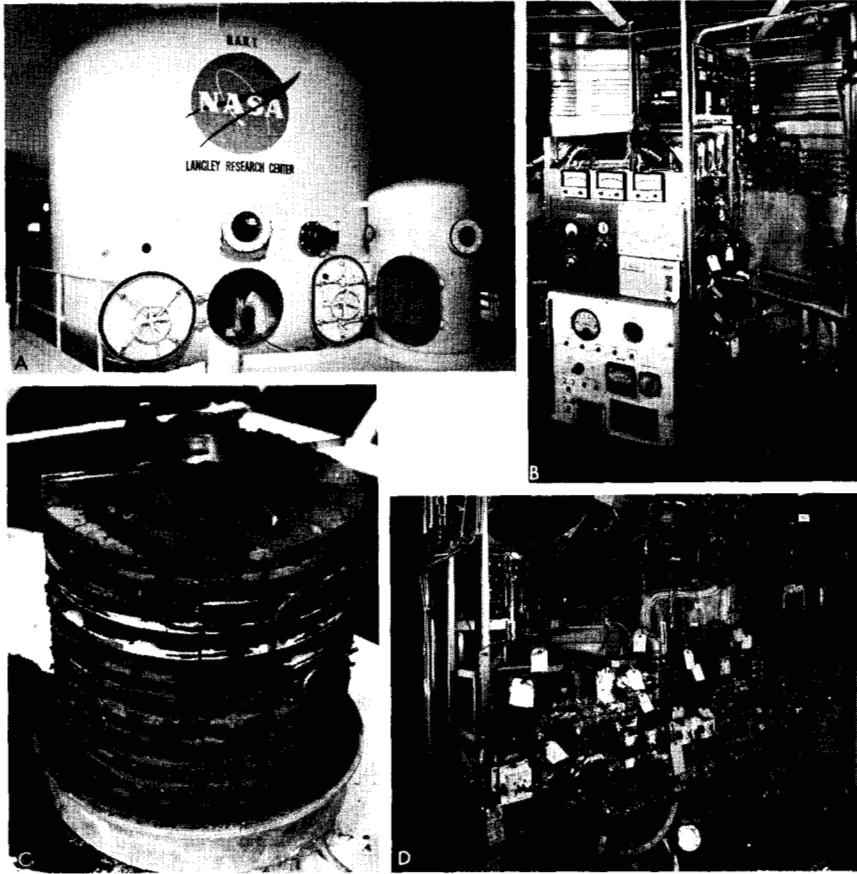
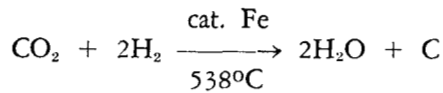
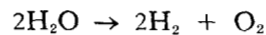


FIG. 20-3. Un sistema *integrado* simulado de "Sostén de Vida", que regenera agua y gases por medios mecánicos y químicos. A, Vista exterior de la cámara de sostén de vida. El pequeño cuarto del lado derecho es la cámara bajo presión por la que los astronautas entran y salen. B, Equipo de regeneración atmosférica. C, Foto de las placas catalizadoras de reducción de CO<sub>2</sub> de Bosch, donde puede verse el carbono acumulado que ha de arrojarse de la cápsula. D, Controles de administración del agua, con tanques de almacenamiento arriba y abajo. Las fotos B y D ilustran de modo claro cuánto material complicado de "ingeniería" se requiere para sustituir una de las funciones más elementales de la naturaleza (!). (Las fotos son cortesía de Langley Research Center, Langley, Virginia.)

alguna que es producida metabólicamente, se somete a electrólisis, la que separa el H<sub>2</sub> del O y produce, de este modo, oxígeno gaseoso (véase una unidad de electrólisis en la figura 20-4). El aire de la colina se vuelve a hacer circular por sobre un gel de silicón regenerable (deshumificador, fig. 20-4) para absorber agua, y el aire deshumificado se pasa a través de un tamiz molecular que elimina el CO<sub>2</sub> (concentrador de CO<sub>2</sub>, figura 20-4). El lecho adsorbente se calienta con objeto de eliminar el CO<sub>2</sub> de la unidad del concentrador al reactor de reducción de CO<sub>2</sub>, y éste es reducido por medio de una reacción de Bosch según la siguiente ecuación:



El agua es producida como vapor, se enfría y se desvía hacia el depósito de agua, y la electrólisis de una parte de ésta devuelve oxígeno a la atmósfera de la cabina e hidrógeno a la unidad de reducción, como sigue:



El metano, el monóxido de carbono y el carbono elemental son productos secundarios que han de arrojarse del vehículo espacial.

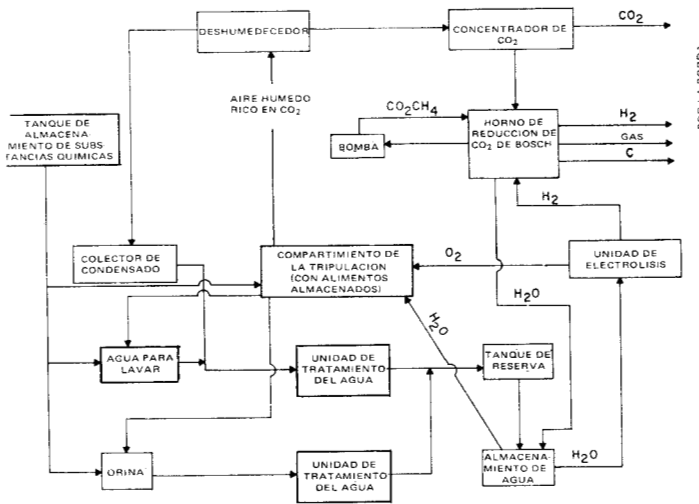


FIG. 20-4. Diagrama simplificado de la teoría de un sistema regenerador químico-mecánico. Véase un modelo funcionando en la figura 20-3.

La pérdida de carbono se compensa con el restablecimiento de alimentos, pero el nitrógeno, el oxígeno y el hidrógeno han de almacenarse para compensar los déficits debidos a las fugas del sistema y a la pérdida por echazón.

La seguridad del sistema mecánico, hasta allí donde ha podido verificarse en el suelo, parece ser buena para misiones de hasta 100 días. Al igual que con cualquier otro dispositivo mecánico, cabe esperar con el tiempo, debido a desgaste, fallas o eficiencia reducida que necesitarán repararse a bordo o provocarán el fracaso de la misión. Finalmente, resulta difícil construir un sistema, que ha de manipular líquidos y gases a muy altas temperaturas y presiones, sin fugas, las que podrán ser fuentes graves de contaminación o fuego. Tampoco puede ignorarse el peligro de arrojar materiales de desecho al espacio, contribuyendo así a la contaminación de éste o tal vez a la de otros sistemas de vida extra terrestres, si los hay. Si bien el sistema regenerativo parece ser relativamente sencillo en teoría (como se muestra en la fig. 20-4), es impresionante, con todo, el equipo grande y complicado (fig. 20-3) que se necesita para reemplazar la función más elemental de la naturaleza (!).

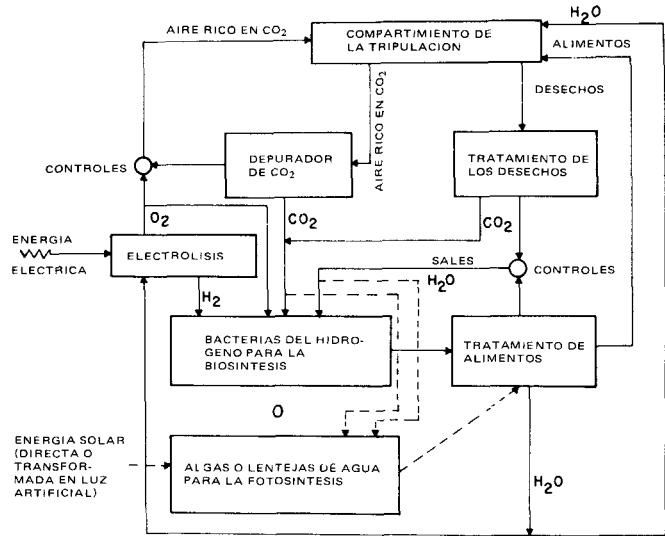
#### Sistemas biorregenerativos

Según ya se indicó, la investigación de los dos tipos de sistemas biorregenerativos de sostén de la vida está siendo apoyada corrientemente por la NASA. Los dos se basan en el acoplamiento al astronauta de una po-

blación de una sola especie regenerativa o "productora". Con objeto de conseguir la alta eficiencia de  $P/B$  que imponen las consideraciones de ingeniería, se han preferido cepas de algas y bacterias de grandes capacidades de desarrollo, pese a que estas cepas (según se ha señalado también) sean en gran parte "cizaña de laboratorio", que es transitoria en los sistemas del mundo real (o sea en la biosfera). Como puede verse en la figura 20-1, los organismos productores sólo podrían utilizarse como intercambiadores de gas en el vehículo parcialmente regenerativo, o podrían también proporcionar alimento en el sistema cerrado de regeneración completa, según se aprecia en el diagrama esquemático de la figura 20-5.

Un intercambiador de gas para cápsulas espaciales basado en la fotosíntesis se sugirió ya a principios de los años cincuenta por varios investigadores, independientemente unos de otros. Más adelante, la idea se amplió, gracias sobre todo a la labor del Dr. Jack Myers, de la Universidad de Texas, hasta la concepción de un sistema totalmente regenerativo (fig. 20-5), en el que a las plantas se les suministran  $\text{CO}_2$  y elementos nutritivos procedentes de metabolismo heterotrófico (del astronauta) y, en presencia de luz, aquéllas convierten éstos en alimento y oxígeno para su empleo por el astronauta. Los experimentos de Eley y Myers (1964), quienes encerraron un sistema de alga y ratón, para intercambio de gas, durante 82 días, representan uno de los acoplamientos más prolongados llevados a cabo entre un mamífero y un organismo de sostén. Sobre la base de la teoría

FIG. 20-5 Diagrama simplificado de un sistema biorregenerativo basado ya sea en bacterias quimiosintéticas o en plantas fotosintéticas.



de la ecología cabe predecir que, en forma muy parecida a la de las etapas de "florecimiento" temprano en la naturaleza, semejantes sistemas, simplificados con exceso, resultarán difíciles de estabilizar.

La elección de un organismo fotosintético para un sistema de sostén de la vida se ha centrado en el alga *Chlorella*, que es pequeña, relativamente fácil de cultivar a alta densidad en medios enriquecidos, tiene muy poca celulosa y tiene una alta velocidad de biosíntesis por unidad de masa. A las lentejas de agua (*Spirodela*, *Lemna*) se les ha dedicado alguna atención, ante todo, porque en cuanto plantas flotantes intercambian  $O_2$  y  $CO_2$  directamente con el aire, reduciendo así muchos de los problemas del intercambio de gas (Jenkins, 1966). Las plantas grandes, pese a que constituyen una base importante para las cadenas de alimentos del hombre en la tierra, no se han tenido muy en cuenta en el programa espacial de Estados Unidos. En cambio, según informes disponibles, aunque incompletos, se las está considerando seriamente en el programa ruso.

Se han presentado cierto número de dificultades durante los experimentos de acoplamiento entre algas y mamíferos, habiendo figurado entre ellas: invasión de competidores o depredadores (bacterias o zooplancton), acumulación de toxinas algales, y la presencia de mutantes algales de velocidades rebajadas de metabolismo. Hay que contar con problemas de estos en un ecosistema excesivamente simplificado sin controles internos apro-

piados. Los problemas más graves son los que se refieren a la alimentación de las algas y los mamíferos y a las proporciones de intercambio de gas, y estos problemas los examinaremos aquí todavía con mayor detenimiento.

La nutrición de la población vegetal y del astronauta es muy compleja y representa uno de los mayores inconvenientes en el empleo de un solo sistema fotosintético algal. El problema básico consiste en prevenir la sucesión en el ecosistema de tipo muy joven. Puesto que las células algales han de mantenerse en cultivo continuo (más bien que por tandas), con una eliminación constante de células y la substitución del medio de cultivo, hay que proporcionar un suministro continuo apropiado de elementos nutritivos a las plantas. Si los materiales nutritivos eliminados durante la cosecha no se reemplazan a partir de las heces o de la orina o de alguna fuente de almacenamiento de alimentos, la alta velocidad inicial de fotosíntesis decrece. Además, algunos elementos nutritivos se perderán acaso en forma de detritus o de procesos acumulatorios del astronauta, limitando así la vida de un sistema cerrado. Semejante fijación progresiva de elementos nutritivos en materia orgánica es exactamente lo que se anticiparía durante la sucesión en los ecosistemas naturales. Si las algas han de utilizarse como alimento de los astronautas, el mantenimiento de una cantidad y una proporción constantes de elementos nutritivos para las plantas en el medio se convertirá en cuestión básica, puesto que una deficiencia en nitrógeno, por ejem-



plo, se traducirá en la producción de grandes cantidades de lípidos en las células de las algas (Fogg, 1965). Así, pues, si los niveles de elementos nutritivos no se mantienen dentro de límites angostos por medio de una maquinaria externa complicada, la velocidad de la fotosíntesis y la calidad perseguidas de las algas decaerán.

Las heces y la orina humanas proporcionarán probablemente, juntamente con una pequeña provisión complementaria de microelementos nutritivos, una fuente adecuada de elementos nutritivos para el desarrollo continuo de las algas (Golueke y Oswald, 1964). Sin embargo, si las algas son los únicos regeneradores de elementos nutritivos a partir de dicha fuente, el sistema no funcionará, porque no consta que las algas tengan la capacidad de degradar la materia orgánica rápidamente a un nivel elemental. Se necesitaría, en tal caso, ya sea un dispositivo mecánico para preparar el medio o un complicado sistema de bacterias, protozoos y algas, regenerador de elementos nutritivos, como los que se utilizan para tratar las aguas negras humanas (Oswald y Golueke, 1964).

Para cerra<sup>r</sup> su sistema fotosintético para gas y alimento, el astronauta ha de derivar su energía de las algas. Sin embargo, el hombre no puede, por lo visto, servirse de las algas como dieta única. En efecto, éstas, lo mismo que las bacterias, son demasiado ricas en proteínas y demasiado pobres en hidratos de carbono. Además de tener mal gusto y de producir mal olor (Powell, Nevels y McDowell, 1964) y ocasionar trastornos gástricos (McDowell y Leveille, 1964), las algas son pobres en determinados aminoácidos (Krauss, 1962) y se utilizan deficientemente en los intestinos, sin algún elemento de desmenzamiento mecánico de las células (Dam y col., 1965). Las algas podrían utilizarse probablemente como complemento de dieta, pero no como fuente única de energía, si el astronauta y su flora intestinal han de ser los únicos con heterotrofos del sistema.

Un pequeño cambio en el cociente respiratorio (*respiratory quotient* = RQ) o en el cociente asimilador (*assimilatory quotient* = AQ) de la planta (una razón entre el O<sub>2</sub> producido y el CO<sub>2</sub> consumido) del astronauta (una razón entre el CO<sub>2</sub> producido y el O<sub>2</sub> consumido) conducirá a una pérdida o una acumulación de oxígeno o de bióxido de carbono en el sistema. El equilibrio AQ/RQ

ha de mantenerse dentro de límites muy angostos durante el tiempo entero de la misión, pese a que pueda esperarse que la intensidad del metabolismo del astronauta variará considerablemente, según sean sus cargas de trabajo, dieta, ritmos diurnos y otros factores que lo afectan. Y en forma análoga, el AQ de la planta variará a su vez con las variaciones en el contenido de elementos nutritivos del medio. Así, por ejemplo, Eley y Myers (1964) informaron que el metabolismo de los ratones fue muy errático durante los 82 días de acoplamiento con la población algal, lo que condujo a problemas en relación con el equilibrio AQ/RQ. Bowman y Thomae (1961) informaron también de una dificultad parecida. Hasta el presente, ninguna investigación ha revelado que el ecosistema de dos especies pueda mantener el equilibrio AQ/RQ por periodos prolongados, aun con el empleo de numerosos controles externos.

La inestabilidad de una población de alga única es notoria, aun cuando se desarrolla en un sistema de cultivo continuo en que todas las necesidades celulares (elementos nutritivos, luz, temperatura, etc.) se mantienen presumiblemente constantes. Pese al empleo de un equipo relativamente ingenioso, suelen producirse grandes oscilaciones en la densidad de la población. Así, pues, la objeción básica al empleo de un sistema de sostén de vida de dos especies (el hombre y el organismo de sostén) está en la falta de seguridad. En efecto, no existe otra fuente alguna alternativa de energía, agua u oxígeno (ninguna diversidad del tejido de alimentos) para el astronauta en el caso de que el metabolismo de la población algal se reduzca o falle, lo que constituye una sombría perspectiva para el astronauta a varios cientos de miles de kilómetros de la tierra.

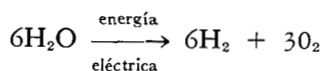
Todas las dificultades que acabamos de describir aquí en relación con el sistema de sostén de vida de dos especies son exactamente las mismas que producen una sucesión de comunidades jóvenes a maduras, pero más lentas, en la naturaleza. La probabilidad de un funcionamiento estable a largo plazo parecería ser baja, con una sola especie de "floración" de elemento productor en el sistema, a menos que pueda efectuarse el gasto de vastas cantidades de energía para fines de control. Para que un sistema como el del diagrama de la figura 20-5 fuera práctico, los controles, indicados en aquél por medio de pequeños círcu-

los, habrían de ser enormemente grandes, complicados y dispensiosos desde el punto de vista de la energía.

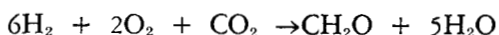
El sistema de sostén de vida quimiosintético, de bacterias y astronauta, en el que las bacterias del hidrógeno reemplazarían a las algas (véase fig. 20-5) fue propuesto en los primeros años de los sesenta y, a la fecha, poco sabemos acerca de las propiedades del mismo. Los métodos de cultivo, sus características, su bioquímica y la genética de las bacterias han sido los principales elementos de la investigación (Bongers, 1964a, 1964b; Repaske, 1962, 1966). Se recordará, del capítulo 1, que las bacterias quimiosintéticas oxidan un gran número de compuestos orgánicos como fuentes de energía para la asimilación del bióxido de carbono en los elementos constitutivos celulares (de aquí que sean quimioautótrofos). Cierta número de clases de bacterias pueden utilizar el hidrógeno molecular en esta forma, entre ellas algunas Pseudomonadas, que se sitúan en el género *Hydrogenomonas*. Importa observar que estas bacterias, que se están cultivando y estudiando como posibilidades para sistemas de sostén de vida, no son fijadoras de hidrógeno obligadas, sino, más bien, heterótrofos facultativos que normalmente viven de materia orgánica en el suelo. Importa observar asimismo que cuando funcionan como autótrofos no liberan oxígeno, el cual, por consiguiente, ha de serle proporcionado al astronauta en otra forma.

El ecosistema quimiosintético combinaría rasgos de los sistemas regenerativo-mecánico y fotosintético. En él, el oxígeno y el hidrógeno se obtienen mediante electrólisis del agua, como en el sistema mecánico regenerativo (véase fig. 20-5), sólo que, en vez de arrojarse, el hidrógeno es utilizado por las bacterias del hidrógeno para reducir el CO<sub>2</sub> y formar agua y protoplasma bacteriano. El astronauta, por su parte, utilizaría el oxígeno de la electrólisis para respirar y las bacterias, en teoría, como alimento, en tanto que él proporciona agua, bióxido de carbono y elementos nutritivos para el metabolismo bacteriano ulterior.

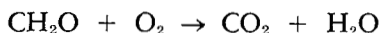
Un sistema cerrado, teóricamente equilibrado, podría conseguirse según las siguientes ecuaciones:



Biosíntesis por las bacterias del hidrógeno:



Respiración humana:



Este sistema presentaría las ventajas de bajo peso y necesidad reducida de energía. Según el estudio de Jenkins (1966), el sistema de electrólisis e *Hydrogenomonas* necesitaría la mitad del peso y varios órdenes de magnitud menos energía que el sistema biorregenerador algal, que utiliza iluminación artificial controlada. Sin embargo, el sistema reuniría todos los inconvenientes de cultivo y nutricionales expuestos en relación con el sistema algal, y aun más. No existe prueba alguna de que las bacterias del hidrógeno proporcionarían una dieta adecuada para el hombre y, además, éstas podrían "cambiarse" fácilmente a la heterotrofía, en lugar de "trabajar" en la fijación del hidrógeno. Por otra parte, podría muy bien ocurrir que las cepas de alta producción seleccionadas en el laboratorio reverterían, bajo la presión de la radiación en el espacio, a cepas de baja producción, y la invasión lograda de algún depredador podría destruir eventualmente el sistema entero. Una vez más tenemos también aquí la situación, que ya nos es familiar, de una alta eficiencia en cuanto a producción, pero con un bajo nivel de garantía. En el estado presente de las cosas, al menos, tal parecería que las *Hydrogenomonas* son más utilizables como "depurador" complementario de CO<sub>2</sub> en un sistema parcialmente regenerativo, que como eslabón decisivo en un sistema cerrado.

Para resumir: de las múltiples exigencias a las que un sistema de sostén de la vida debe satisfacer, sólo dos revisten importancia capital, a saber: 1) la de poder instalarse aquél en un vehículo espacial, y 2) la de ser el sistema estable y seguro. Es posible que los dos ecosistemas microbianos (el fotosintético y el quimiosintético) sean lo suficientemente pequeños y ligeros y satisfagan, por consiguiente, la primera condición. Pero es el caso, sin embargo, que estos dos ecosistemas son esencialmente inestables y dependen de un dispendio muy grande en materia de energía para fines de control. La probabilidad de fracaso del acoplamiento de dos especies (el hombre y un microorganismo) en el curso de

una misión prolongada, a consecuencia de procesos de sucesión o de presión, es alta. Parece obvio que estos ecosistemas sencillos representan un riesgo grave para el astronauta, de modo que debería dejarse de seguir trabajando en ellos como base para un sistema de sostén de vida. Ante todo, no puede aplicarse a la biorregeneración el criterio angosto de la ingeniería. En efecto, los organismos no pueden "diseñarse" y "probarse", como transistores o baterías, para realizar "una determinada función" o resolver "un determinado problema", porque es el caso que han evolucionado conjuntamente con otros organismos, como unidad, y realizan una diversidad de funciones que han de concordar con otras actividades del ecosistema. Manifiestamente, el "ecosistema mínimo" para el hombre ha de ser un sistema de especies múltiples.

#### Consideraciones en favor de un sistema de sostén de vida de especies múltiples

Aunque, según acabamos de ver, el hombre no podrá probablemente vivir solo con una o dos especies de microorganismos autótrofos del tipo de "floración" que le satisfagan las necesidades vitales, subsiste, con todo, la cuestión acerca de cuáles otros elementos complementarios, bióticos o físicos, se requerirán. En otros términos: ¿cuál es la diversidad mínima con respecto a una exigencia determinada de tiempo y estabilidad? No podemos dar actualmente una respuesta a esta pregunta, ni estaremos en condiciones de hacerlo hasta tanto que los diseñadores de sistemas biorregenerativos se preocupen más por los principios ecológicos básicos, como los de relaciones de estabilidad y diversidad, ciclos biogeoquímicos, cadenas de alimentos y desarrollo (sucesión) del ecosistema. La idea de la mayor producción con el menor tamaño ha de abandonarse en favor de la regla ecológica que establece que: "la eficiencia óptima es siempre inferior a la máxima". En otros términos, necesitamos "diseñar con la naturaleza", y no contrariarla. Esto exige que se insista en ecosistemas en estado maduro o de "clímax", que poseen un grado de autorregulación y son resistentes a perturbaciones, por consiguiente, y menos sujetos a experimentar cambios sucesionales.

Las ventajas de un sistema de sostén de vida maduro y de especies múltiples se han examinado reiteradamente en la literatura nor-

teamericana (Golueke, Oswald y McGauhey, 1959; Taub, 1963; Patten, 1963; H. T. Odum, 1963; E. P. Odum, 1966; Cooke y col., 1968, y otros) y en revistas periódicas rusas (Shepelev, 1965; Ivlev, 1966). El inconveniente fundamental para el uso del ecosistema maduro está, según ya se indicó, en su relación de biomasa y producción elevada y, por consiguiente, en su volumen muy grande. H. T. Odum (1963) calculó que la totalidad menos el 2 por 100 de la producción fotosintética de los ecosistemas maduros se absorbe en el mantenimiento de la respiración de los componentes del sistema distintos de los grandes consumidores. Basado en estos cálculos, halló que *una superficie de 0.8 ha por individuo constituía el ecosistema mínimo para el hombre*. La consideración de las necesidades psicosociales de éste en cuanto miembro, por mucho tiempo, de una comunidad aislada requerirá acaso la ampliación del espacio mínimo a tal vez cuatro hectáreas. Si éste se revela efectivamente como el volumen mínimo del ecosistema, entonces necesitamos asegurarnos que todo hombre, mujer y niño tenga sobre la tierra al menos cuatro hectáreas como parte de su sistema de sostén de la vida. No necesitamos dejarnos limitar en nuestros proyectos por las restricciones corrientes de la "carga bruta" que podemos lanzar al espacio, porque debería ser posible construir una gran estación espacial juntando cápsulas elementales lanzadas al espacio individualmente. El lanzamiento de cargas brutas muy grandes se verá considerablemente facilitado por el uso de estaciones espaciales en órbita o en la luna, donde la fuerza de la gravedad es muy baja.

Independientemente de las consideraciones relativas al peso y el tamaño, el argumento en favor de un sistema maduro de especies múltiples es ecológicamente sólido, a condición que se haya permitido que todos los ciclos biogeoquímicos básicos y las vías de la corriente de energía evolucionaran como unidad. Los estudios de microecosistemas de laboratorio (como los que se expusieron en los caps. 1 y 10), aunque no sean directamente aplicables porque son demasiado pequeños para incluir al hombre, han demostrado, con todo, la mayor estabilidad que resulta de la diversidad. Así, por ejemplo, Beyers (1962) mostró que el metabolismo de cultivos mixtos era menos afectado por los cambios de temperatura de lo que es el caso en los cultivos puros, y que el estado

de clímax es más resistente a la radiación ionizante que el estado transitorio o temprano de sucesión (véase Cooke y col., 1968). H. T. Odum (1963) ha resumido la posición de los ecólogos como sigue:

Al calcular el costo posible de diseños de sistema cerrado, tenemos la alternativa de pagar por un ecosistema complicado, con mantenimiento, respiración y controles autónomos, en forma de especies múltiples a manera de ingeniería ecológica, o de restringir la producción a algún sistema reducido, como por ejemplo, un turbidistato algal artificial, y proporcionar la estructura, el mantenimiento, los controles y el resto de las funciones en forma de ingeniería mecánica. Allí donde las combinaciones naturales de circuito y "biomaterial" han sido ya seleccionadas en relación con la energía y la miniaturización por millones de años, probablemente en los límites termodinámicos, resulta sumamente cuestionable que una mejor utilización de la energía pueda arreglarse para fines de mantenimiento y de control con aparatos voluminosos, que no se reproducen ni se mantienen por sí mismos.

## 2. EXOBIOLOGIA

No se ha encontrado todavía prueba totalmente convincente alguna de la existencia de vida más allá de la tierra, o de una "exobiología", según la expresión de Lederberg (1960), pero esta posibilidad no queda descartada por lo que hemos averiguado acerca del medio ambiente de Marte y de otros planetas que tienen una atmósfera. Pese a que las temperaturas y otras condiciones físicas de existencia sean allí extremas, no están más allá, con todo, de los límites de tolerancia de algunos de nuestros habitantes terrestres más resistentes (bacterias, virus, líquenes, etc.), especialmente si tenemos en cuenta la probabilidad de la existencia de microclimas más moderados debajo de la superficie o en áreas protegidas. Parece cierto, con todo, que no puede haber grandes "tragadores de oxígeno", como el hombre o los dinosaurios, en otros planetas de nuestro sistema solar, porque hay en sus respectivas atmósferas muy poco oxígeno o ninguno. Es seguro, actualmente, que las áreas verdes y los llamados "canales" de Marte no representan vegetación ni son obra de seres inteligentes. Sin embargo, algunas observaciones espectroscópicas infrarrojas de las áreas marcianas oscuras se dejan interpretar en términos de materia orgánica, y los vehículos espaciales no tripulados recientes (los

Mariner VI y VII) en órbita alrededor del planeta han descubierto amoníaco, que podría ser de origen biológico.

Según vimos en el capítulo 9, una atmósfera de oxígeno no es indispensable para la existencia de vida. En efecto, según la teoría generalmente aceptada de Oparin (1938), el origen o la "generación espontánea" de la vida tiene más probabilidades de producirse después de un periodo de síntesis abiótica, inducida por radiación, de macromoléculas complejas en una atmósfera reductora, como la que se supone que hubo de existir sobre la tierra en los primeros tiempos precambrianos y existe ahora en Marte y Júpiter. La síntesis eficaz de elementos constitutivos bioquímicos de vida en condiciones simuladas de la tierra primitiva por Calvin (1951), Miller (1953, 1957), Oro (1967), Fox (1965) y otros presta crédito a esta teoría. Por consiguiente, los futuros vehículos espaciales no tripulados, lo mismo acaso que los tripulados, que viajen a los planetas buscarán anaerobios primitivos o, al menos, sus antecedentes prebióticos. En efecto, semejantes expediciones serán acaso parecidas al hecho de viajar en una máquina del tiempo que nos lleve millones de años atrás hasta el origen de la vida. Por supuesto, existe la otra posibilidad de que alguna vez hubiera vida en nuestros planetas vecinos, pero que se haya extinguido, tal vez porque los ecosistemas nunca llegaron a organizarse suficientemente para mejorar los flujos mortales de la radiación o, tal vez, porque algún organismo se hizo excesivamente ambicioso y destruyó su propio sistema de sostén de la vida. En tal caso, es posible que estemos contemplando el futuro de la tierra (!).

Cuando encontremos vida extraterrestre, si la encontramos, el "principio del patógeno inminente" (cap. 7, pág. 247) nos advierte que seamos muy precavidos en relación con la contaminación recíproca. En efecto, un "bicho" planetario cualquiera podría prosperar en los medios enriquecidos de la tierra y atacar a troche y moche o bien, inversamente, organismos introducidos de la tierra podrían destruir acaso los sistemas primitivos de vida de otros planetas. Esta es la razón de que la esterilización de los vehículos espaciales se tome muy en serio. Todos nosotros, en cuanto ciudadanos de la tierra, debemos insistir en que normas rígidas de descontaminación sean aplicadas a todos los vehículos espaciales, incluidos los que regresan de la luna u otros

cuerpos celestes sin vida, porque aun allí podrían encontrarse tal vez esporas. Ya tenemos bastante que hacer con organismos mal situados en la biosfera, y sólo nos faltaría que asumiéramos el riesgo de introducir otros (!).

Véase una perspectiva condensada y fácil de leer sobre ecología y biología del espacio en la *National Aeronautics and Space Administration's Special Publication núm. 92*, editada por Jenkins (1966). Se encontrará material básico sobre Marte en Pittendrich, Vishniac y Pearman (1966).

### El medio extrabiosférico

Además del mantenimiento interno de los ciclos nutricios, de una corriente de energía regulada y del control de temperatura, el ecosistema del vehículo espacial habrá de resistir a un medio físico externo distinto, al menos en grado, del que tenemos bajo los elementos protectores atmosférico y de la gravedad. Tres aspectos se plantean de inmediato, a saber: 1) las fluctuaciones en materia de gravedad, que van desde la ingravidez total a la aceleración gravitacional experimentada durante el lanzamiento; 2) tres tipos de radiación, esto es, la radiación galáctica cósmica, las Zonas de Van Allen Belts y las llamaradas solares de flujo intenso de protones, todos los cuales crean niveles de energía potencialmente mucho más altos que los que encontramos en la superficie de la tierra, y 3) la ausencia de pulsaciones ambientales regulares para arrastrar los "relojes" circadianos y otros, biológicos, que coordinan tanto los sistemas de órganos en los organismos como los organismos en el ecosistema. Incluso si existe un reloj celular interno verdaderamente independiente (véase cap. 8, pág. 272), aun así saldrán los ritmos biológicos de fase, sin alguna inducción periódica por el ambiente externo.

Pese a que necesitemos aprender mucho todavía acerca de todos estos nuevos aspectos, no parece haber razón alguna, con todo, para suponer que sean insuperables. Hasta cierto punto, podemos resguardarnos de la radiación; la gravedad cero puede soportarse (al menos el tiempo suficiente para llegar a los campos de gravedad de otros planetas); cabe concebir substitutivos de la gravedad, y cabe disponer en el ecosistema del vehículo espacial cronómetros o marcadores del tiempo. Lo mismo que en tantas otras situaciones que impliquen nuevas tensiones, serán la acción recíproca

o la suma de factores (ingravidez más protones, por ejemplo) las que se revelarán como los elementos más difíciles en la realización de los vuelos espaciales. Necesitaremos realizar en tierra una buena dosis de imitación, tanto mecánica como teórica, antes de que podamos comprender por completo el efecto de estos factores.

### RESUMEN

La exploración espacial actual y la que está prevista para los próximos 20 años más o menos implica el empleo de sistemas de sostén de vida de almacenamiento temporal o parcialmente regenerativos. Un sistema de sostén de vida completamente regenerativo, susceptible de mantener al hombre durante periodos prolongados y que sólo requiera el suministro de energía lumínica representa un microecosistema cerrado que funciona básicamente en la misma forma que la biosfera. La construcción lograda de semejante "ecosistema mínimo para el hombre en el espacio" no está todavía a la vista. Sin embargo, el estudio y el desarrollo de semejantes sistemas cerrados debieran acelerarse, porque revisten asimismo importancia fundamental en relación con el ecosistema mínimo del hombre en la tierra. En efecto, se está haciendo cada vez más aparente que el hombre necesita en la tierra un "*Lebensraum*" ("espacio vital") que incluya algo más que los meros elementos fisiológicos necesarios para la vida. Porque es el caso que el hombre necesita un medio complejo y diverso que incluya no sólo las necesidades fisiológicas sino también toda una serie de acciones recíprocas psicológicas y sociológicas. El ecosistema mínimo para el hombre en la biosfera es algo más que aquellas cosas necesarias simplemente para mantenerlo en vida: los límites del desarrollo de la población humana no pueden definirse simplemente en términos de cantidades de alimentos, agua y oxígeno disponibles por individuo. Por consiguiente, un conocimiento de la limitación del ecosistema mínimo es tan importante para nuestra supervivencia en el vehículo espacial "Tierra" como lo es en cualquiera de los satélites que podamos enviar al espacio.

La contribución de la teoría ecológica, tal como se ha expuesto en los capítulos del 1 al 10 inclusive, a la construcción de sistemas cerrados es manifiesta, pese a que esta teoría

no se haya tomado en consideración en los intentos iniciales de ingeniería enderezados a construir sistemas regenerativos. Los principios relativos a la diversidad y estabilidad, al nivel trófico y a los ciclos biogeoquímicos, así como los que se relacionan con la sucesión ecológica, son particularmente importantes. El principio dominante de "lo óptimo es menos que el máximo" es especialmente significativo, puesto que la selección de los elementos bióticos para el sistema no puede basarse en su sola eficiencia metabólica. La consideración ecológica indica claramente que un sistema cerrado ha de contener más componentes biológicos que únicamente el hombre y una o dos especies de microbios amigos. Las algas microscópicas o las bacterias del hidrógeno no proporciona ventaja alguna con respecto a los dispositivos químico-mecánicos para la regeneración de gases respiratorios y agua.

Está bien claro, pues, que la atención ha de centrarse en grandes ecosistemas, diversos y

autorreguladores, que contengan organismos que sean más fáciles de enlazar con el hombre.

Algunos factores ambientales físicos encontrados en el espacio, particularmente la gravedad cero y el alto flujo de radiación, serán nuevos o cuantitativamente distintos del medio energético de la tierra. A la hora actual, tal parece que estos factores no vayan a ser graves factores limitativos, a condición que sus efectos sobre los sistemas biológicos se comprendan y se logren compensar.

Si bien es cierto que ningún ecosistema altamente desarrollado de oxígeno, como el que ahora controla el medio ambiente de la tierra, existe en planeta alguno de nuestro sistema solar, la probabilidad de vida primitiva, o al menos, de los antecedentes orgánicos de la vida, no es tan remota, puesto que la atmósfera reductora y otras condiciones de existencia en algunos de los planetas se parecen a las que se supone existieron en la tierra en el momento en que se inició en ella la vida.

## Capítulo 21

# Hacia una ecología humana aplicada

LO ÓPTIMO en calidad es siempre menos que la cantidad máxima que puede soportarse (págs. 23, 217, 248, 463, 557).

La tierra puede soportar más "cuerpos calientes" mantenidos como otros tantos animales domésticos en un comedero contaminado de lo que puede soportar seres humanos de calidad, que ejercen el derecho de un medio limpio de contaminación, de una oportunidad razonable de libertad personal y de una diversidad de opciones para la consecución de la felicidad (véanse págs. 60 y 469).

No es limitativa la energía misma, sino que lo son las consecuencias de la contaminación, producto de la explotación de la energía (cap. 16, pág. 476).

Es el hombre el agente geológico, pero no tanto el hombre como animal, que está demasiado bajo la influencia de retroalimentación positiva y necesita, por consiguiente, ser sujeto a la retroalimentación negativa (cap. 2, pág. 37).

Para mantener orden en un ecosistema, hay que gastar energía para expeler el desorden; tanto la contaminación como la cosecha son presiones que aumentan el costo del mantenimiento. Cuanto más le pedimos a la naturaleza, tanto menos energía le queda para el mantenimiento y, por consiguiente, tanto más le cuesta al hombre evitar el desorden (cap. 3, págs. 37-39, 84).

Hasta el presente, el hombre a actuado generalmente como un parásito sobre su medio, tomando lo que necesita y sin preocuparse mucho por el bienestar de su huésped (o sea, de su sistema de sostén de la vida) (cap. 7, pág. 258).

Para resolver conflictos de empleo y conservar un grado óptimo de espacio vital incontaminado, el medio necesita compartimentalizarse (esto es, "zonificarse"), con objeto de proporcionar un equilibrio estable entre los ecosistemas productor y protector. Las restricciones en el empleo de la tierra y el agua son nuestros medios prácticos únicos

de evitar sobrepoblación o la explotación abusiva de los recursos, o ambas cosas (págs. 300, 469).

La diversidad es una necesidad y no, simplemente, el aliciente de la vida (cap. 9, pág. 284).

El concepto de la recirculación ha de convertirse para la sociedad en un objetivo primordial (cap. 4, págs. 95, 114; véase también pág. 452).

El reconocimiento general de que las funciones de depósito de abastecimiento y espacio vital de nuestro medio se relacionan entre sí, se condicionan mutuamente y no poseen una capacidad ilimitada ha sido el equivalente de una "revolución" histórica en materia de actitud y constituye una señal prometedora de que el hombre se dispone acaso a "aplicar" los principios del control ecológico en gran escala (parte 3, pág. 447).

La tecnología sola no puede resolver el dilema de la población y la contaminación, sino que han de hacerse efectivas asimismo coacciones morales, económicas y legales, resultado de la inteligencia total y completa, por parte del público, de que el hombre y el medio son un solo todo (Introducción, parte 3, pág. 448).

Estos extractos, seleccionados de diversos capítulos de este libro, se dejan resumir en una conclusión: *Ha llegado el momento de que el hombre administre tanto su propia población como los recursos de los que depende*, porque se el caso que por primera vez en su breve historia se enfrenta a limitaciones definitivas, y no simplemente locales. *Así, pues, la administración del ecosistema y la ecología humana aplicada se convierten en nuevas empresas que requieren la fusión de una serie de disciplinas y misiones que hasta aquí han sido cultivadas independientemente unas de otras.* Los principios ecológicos tal como los hemos esbozado en este libro proporcionan una base para un modelo teórico, en cierto modo; pero, de qué modo, concretamente, la ecología humana debe desarrollarse y estructurarse para poder conseguir objetivos que valgan la pena en el mundo real de la sociedad, esto sólo puede percibirse vagamente en este momento de la historia.

## 1. RESUMEN HISTORICO

Los sociólogos, antropólogos, geógrafos y ecólogos del reino animal fueron los primeros que cultivaron un interés por el enfoque ecológico del estudio de la sociedad humana.

Ahora, según acabamos de ver, casi todas las disciplinas y profesiones, tanto en el terreno de las ciencias como en el de las humanidades, están impacientes por encontrar en el área de la ecología humana un terreno común. Un breve repaso de los enfoques anteriores resulta indicado como antecedente para esbozar el desarrollo futuro probable de dicha ecología.

La influencia del hombre sobre el medio ha constituido siempre un sujeto principal en geografía y antropología. Marsh escribió un tratado clásico, en 1864, sobre el tema, con el título de *Man and Nature: or Physical Geography as Modified by Human Action* (véase pág. 10). Un estudio reciente más extenso sobre el mismo tema es el libro *Man's Role in Changing the Face of the Earth*, editado por W. L. Thomas, Jr. (1956).

Se discuten con frecuencia dos puntos de vista encontrados acerca de la relación de la cultura humana con el medio, a saber: 1) El medio físico ejerce una influencia dominante sobre la cultura y la civilización ("determinismo ambiental"; véase Meyers, 1954), como lo demuestran las diferencias de las costumbres humanas, por ejemplo, entre regiones áridas y húmedas. 2) El medio físico sólo impone una limitación secundaria al desarrollo del hombre avanzado, como lo demuestran las civilizaciones urbanizadas similares que han florecido en diversas épocas del pasado en una diversidad de ambientes naturales. Actualmente cabría formular la cuestión en esta forma: ¿Hasta qué punto depende la dificultad constante del hombre, a causa de la deterioración del medio, del hecho de que su cultura ha propendido a hacerse demasiado independiente, en realidad, del medio natural? Diversos geógrafos se han ocupado de la reconstrucción de los medios ambientes pasados y de la influencia del hombre sobre ellos. Butler (1964) ha escrito un libro excelente sobre la geografía y la ecología del pleistoceno, destacando las relaciones entre el hombre y la tierra en la prehistoria del Viejo Mundo. Por lo que hace al Nuevo Mundo, Sauer (1966) ha reconstruido la ecología de los aborígenes del "Continente Español temprano" (el Caribe, América Central y el norte de América del Sur). Otro ejemplo es el de la obra de Bennett (1968) sobre las influencias humanas en la geografía zoológica de Panamá, desde el tiempo de los primeros cazadores y recolectores, a través del ascenso y la caída de un imperio agrícola

densamente poblado, hasta los tiempos presentes, en que grandes extensiones han revertido nuevamente al estado de selva de segundo desarrollo. Semejantes estudios han puesto claramente de manifiesto la influencia real que los pueblos aborígenes ejercieron sobre el medio y han revelado que el cambio ecológico principal, a menudo en perjuicio del hombre, no se halla confinado a las sociedades industriales ni al siglo xx. En efecto, el uso del fuego (véase sec. 5 (9), cap. 5) y la domesticación de plantas y animales cambiaron la faz de la tierra mucho antes de la revolución industrial. Según lo hemos subrayado ya, la domesticación liberó al hombre de la dependencia directa de la naturaleza salvaje por lo que se refiere al alimento, pero es lo cierto, con todo, que la falla en dejar de controlar sus simbioses (especialmente los animales domésticos y herbívoros ferales y la agricultura de plantación) se ha traducido en una destrucción extensa de tierra y vegetación productivas (véase pág. 271). Muchos de estos sujetos se tratan en *Land and Life*, colección de artículos de Carl O. Sauer, editada por Leighly (1967), mientras que los puntos de vista antropológicos se tratan en *Culture and the Evolution of Man*, colección de artículos editada por Montagu y Ashley (1962).

Los libros de Hawley (1950) y Quinn (1950) resumen el desarrollo de la ecología del hombre desde el punto de vista sociológico, lo que se inició con la obra de Galpin (1915) sobre sociología rural y con los estudios sobre la ecología de las ciudades realizados por Park, Burgess y McKenzie (1925) y sus estudiantes. La urbanización sigue siendo el tema de mayor investigación sociológica, ya que las ciudades crecen a un ritmo varias veces mayor que el de la población general. Sin embargo, no es hasta hace poco que los sociólogos en general (véase Duncan, 1964) han adoptado el punto de vista de este capítulo, a saber, que es la decadencia en la calidad del espacio vital, y no el abastecimiento en energía o recursos, lo que constituye el problema grave o, expresado en otra forma: es *la manera* en que los materiales y la energía se utilizan, y *la manera* en que el desarrollo y el empleo del espacio son proyectados y controlados lo que decide si los valores humanos se preservan o se pierden (véase sec. 8, cap. 15). En su libro *The City* (1943), el arquitecto Eliel Saarinen deriva la decadencia de las ciudades: 1) de la substitución de la arqui-

tectura original por la innovación carente de originalidad, a la que faltan "orden y correlación orgánicos", y 2) de la decadencia del interés público en la planificación de las ciudades, a causa de la importancia exagerada otorgada a los valores económicos. El planificador Ian McHarg expresa un punto de vista parecido (véase pág. 468). En esta conexión, el concepto de *indicadores sociales*, en cuanto paralelo del de los *indicadores de contaminación* (véase pág. 487), es importante con miras a la "vigilancia" de la calidad de la vida urbana. Ejemplos de índices de la calidad de vida doméstica, tal como los enumera Bauer (1966), comprenden el porcentaje de la población casada, el porcentaje de divorcios, el porcentaje de familias sin padre, el porcentaje de las que viven de la asistencia pública, el porcentaje de desempleo de adolescentes, la proporción de delitos, etc. Y en forma análoga, el porcentaje de la población que vota y el número de años escolares completados por miembros de la población pueden servir como índices de la calidad de la vida política. Smock (1969) sugiere que si estos indicadores sociales hubieran sido bien aceptados y regularmente medidos en el pasado (como lo son, por ejemplo, los indicadores económicos), es posible que no se habría permitido que los problemas humanos llegaran a su situación actual. Por supuesto, lo mismo cabe decir acerca de la contaminación (véase cap. 16, sec. 5).

El dilema sociológico tal vez se deje resumir considerando dos puntos de vista opuestos de la sociedad, a saber: 1) Esta es la suprema creación de la civilización humana, donde la necesidad y la lucha no se conocen, y la vida, el ocio y la cultura pueden gozarse con comodidad, al abrigo de los rudos elementos del medio físico. 2) La ciudad es una alteración burda de la naturaleza que proporciona mil maneras de destruir y rebajar las condiciones básicas de las que dependen la vida y la dignidad humanas. Según lo ve el ecólogo, el caso 1 sólo se producirá cuando la ciudad funcione como parte integrante del ecosistema total de la biosfera, y la situación 2 es inevitable mientras se permita que las ciudades vayan creciendo sin control de retroalimentación negativa, o se "administren" como algo ajeno a los sistemas de sostén de la vida.

De cualquier modo que queramos interpretar las acciones recíprocas entre los atributos



"naturales" y "culturales" del hombre, es lo cierto que la ecología humana ha de ir más allá de los principios de la ecología general, porque la flexibilidad del hombre en materia de conducta, su capacidad de controlar sus alrededores inmediatos y su tendencia a desarrollar la cultura independientemente del medio son mayores que las de cualquier otro organismo. Howard W. Odum (1953) ha definido la cultura como "la forma en que la gente vive en áreas, tiempos y medios identificados"; es la suma total de procesos y productos acumulados de los logros de la sociedad. Señala que hay un componente básico de "cultura popular" que es relativamente constante y una "cultura tecnológica" que cambiará acaso rápidamente en el tiempo. William F. Ogburn (1922) introdujo el concepto de "retraso cultural", para indicar que las actitudes y las costumbres sociales del hombre (esto es, la cultura popular) no sigue el paso, a menudo, del desarrollo técnico. A menos que la sociedad realice un esfuerzo consciente, mediante la educación y la regulación, para reducir este "retraso", se producen en tiempos de rápido cambio tecnológico, desequilibrios y trastornos muy graves en el sistema de la organización social (véanse págs. 321 y 453).

Una contribución sociológica importante a la integración de individuo y naturaleza se encuentra en el concepto del *regionalismo*, especialmente tal como ha sido desarrollado por Howard W. Odum y sus discípulos (véase H. W. Odum, 1936; Odum y Moore, 1938; H. W. Odum, 1951). El regionalismo como enfoque del estudio de la sociedad se basa en el reconocimiento de diferencias distintas en los atributos tanto culturales como naturales de áreas diversas, las cuales son, con todo, interdependientes. Por consiguiente, inventarios a fondo del hombre y de los recursos a los niveles local, estatal y regional proporcionan la base para la coordinación nacional e internacional. Al igual que la planificación para la conservación del suelo (véanse págs. 464-465), el estudio social regional se vio inicialmente motivado por el deseo de hacer progresar las regiones "atrasadas" (como por ejemplo, el "Sur" de los años treinta), de modo que más bien pudieran contribuir al desarrollo económico global de la nación que entorpecerlo. Sin embargo, "los objetivos primordiales del regionalismo se encuentran en el producto final de la integración de regiones, más que en el mero estudio y desarrollo de las

regiones mismas" (H. W. Odum, 1951). Por supuesto, la idea de que únicamente unidades culturales diferentes funcionan como conjuntos es paralela del concepto ecológico del "ecosistema". Un problema práctico en la "integración" de datos culturales y ambientales es que las estadísticas sociológicas en que los índices culturales se basan se refieren a entidades políticas (condados, estados), que con frecuencia no coinciden con las unidades naturales (zonas climáticas, tipos de tierra, biomasa, regiones fisiográficas). Tal como se sugiere en el capítulo 2 (pág. 14), la vertiente de agua es una unidad práctica de ecosistema para la administración, que combina atributos naturales y culturales.

El ensayo de Thomas Huxley, *Man's Place in Nature*, escrito hace más de cien años (reimpreso en 1963), es típico de la actitud del biólogo del siglo XIX frente al hombre y su medio. Reflejando la influencia del darwinismo, estos biólogos primero enfocaban el papel del hombre en la naturaleza desde el punto de vista de su *linaje o parentesco natural* con otros organismos. Después de más de 50 años, la idea del parentesco evolutivo con la naturaleza empezó a ser aceptada por una mayoría de personas, y la atención se volvió entonces hacia la idea del *enlace natural* del hombre, o de su *dependencia ecológica recíproca* con la biota, concepto, con todo, que dista mucho de ser generalmente aceptado al presente. Charles C. Adams (1935), J. W. Brews (1935), Frazier Darling (1951) y Marsten Bates (1952) figuran entre los primeros ecólogos del reino animal que escribieron sobre "ecología humana" como tal. W. C. Allee (1938 y 1951) abordó la ecología humana desde el punto de vista de los paralelos entre las organizaciones animal y humana social. El "principio de Allee" (véase pág. 229), que trata de la subpoblación y la sobrepoblación, es particularmente importante, puesto que el hombre ha de congregarse primero, ha de desarrollar una estructura social y ha de modificar el medio, para poder prosperar; pero, al igual que cualquier otra especie, puede sufrir también graves daños por efecto de la sobrepoblación.

La fusión de la conducta y la fisiología animales para formar una nueva ciencia de la "conducta", tal como se describe en las secciones 7 a 9 del capítulo 8, constituye un paso importante en la integración conceptual del hombre y la naturaleza. Los *Deserts on*

*the March* (1935), de Paul Sears, introdujeron una era de libros conservadores, entre los que destacan *The Road to Survival* (1948), de Vogt, y *The Plundered Planet* (1948), de Osborn, que fueron profusamente leídos e influyeron en la transformación de la "ética de la tierra", de Leopold (véase pág. 10), en acción política y legal. El enfoque ulterior de Sears (véase su ensayo *The Ecology of Man*, 1957) había de comparar los modos culturales que están bien adaptados al medio con los que no lo están. Entre los primeros mencionó sistemas de laboreo en pequeños estados europeos prósperos y el cultivo del arroz, viejo de 1 000 años, en las Filipinas (que actualmente están siendo reemplazados, uno y otro, por sistemas de negocio agrario; véanse págs. 48, 453). Entre los modos que no están bien adaptados citó muchos ejemplos del fracaso de la técnica en cuanto a mantenerse bien ajustada al medio natural; por ejemplo, la construcción de fábricas y viviendas en llanos de inundación de ríos, que fatalmente habían de ser arrastradas por las aguas que, más tarde o más temprano, no podían dejar de venir. Sears sostuvo que una gran cantidad de "desastres naturales" que resultan de las inundaciones, de vendavales de polvo, etc., de los que leemos en los periódicos (y por los que pagamos, para su rehabilitación o para dispositivos onerosos de "control"), no están causados en realidad por la naturaleza, sino por la estupidez del hombre en su manera de tratar a ésta: punto de vista que sigue ciertamente siendo válido hoy en día (!). Con la publicación de *Silent Spring*, de Rachel Carson, en 1962, los conservadores de recursos y los biólogos volvieron su atención de la destrucción del medio natural por el hombre a la amenaza, más peligrosa todavía, de la contaminación y del "revés ecológico", según se expuso en los capítulos 15 y 16. Son ilustrativos de estas tendencias los libros populares de Udall (1963), que insiste en la conservación de la tierra; de Rienow y Rienow (1967), que destaca la contaminación; Whyte (1968), acerca de la planificación; Dasman (1968), que pone el acento en la necesidad de diversidad, y Marine (1969), que denuncia los inconvenientes del método de ingeniería de la política de los "fondos electorales".

Así, pues, no fue hasta en los años sesenta que los puntos de vista de los geógrafos, los sociólogos, los biólogos y los especialistas de

recursos empezaron a fundirse en un consenso acerca de lo que la ecología humana era o había de ser exactamente. A título de prueba de la búsqueda casi frenética de un terreno común, cabe citar los numerosos simposios, algunos de ellos internacionales, que se publicaron en los años sesenta. Estos juntaron a especialistas de todas las ciencias y humanidades y proporcionaron un terreno de encuentro a los especialistas de las ciencias aplicadas y básicas, respectivamente, que antes no estaban en contacto. Son importantes asimismo los informes gubernamentales preparados por "comités interdisciplinarios de redacción" (véase E. P. Odum, 1967), según se mencionó en los capítulos de la parte 3 de este texto. A los estudiantes interesados en los diversos (y divergentes) puntos de vista sobre la ecología humana que han sido expresados por los diversos autores se les recomiendan los volúmenes editados por Darling y Milton (1966), Bresler (1968) y Shepard y McKinley (1969). Pero no debe buscarse mucho trabajo de síntesis en estos libros, porque es el caso que esta labor está todavía por venir.

## 2. LA ECOLOGIA DE LA POBLACION DEL HOMBRE

Si concebimos la ecología de la población en el sentido amplio expuesto en el capítulo 7, entonces la ecología humana puede considerarse como la ecología de la población de una especie muy especial: ¡la del hombre! La ecología humana es más amplia que la demografía, que es el campo del análisis de la población humana (véase Thomlinson, 1965, con un buen resumen de la materia), puesto que se ocupa de las relaciones de la población tanto con factores externos y unidades mayores, como con la dinámica interna. Según lo hemos subrayado vigorosamente, las poblaciones de seres humanos, lo mismo que las otras, forman parte de comunidades y ecosistemas bióticos.

Uno de los rasgos principales que distingue a las poblaciones humanas de otras poblaciones es, según se indicó más arriba, el grado de dominio de que el hombre como grupo es capaz (véase cap. 6, sec. 2, con un examen del dominio ecológico). Aunque el predominio es un concepto obvio del que se puede hablar fácilmente, resulta difícil, con todo, medirlo cuantitativamente. El hombre supone a menudo que es 100 por 100 dominante sobre sus alrededores, siendo así que esto podrá

distar tal vez mucho de ser el caso. Podrá ciertamente instalar en su casa y su oficina un equipo de aire acondicionado y creer que es independiente así del clima, pero, a menos que provea también de aire acondicionado todas sus plantas y sus animales alimenticios, se verá todavía muy afectado por el calor y el frío del tiempo, por las sequías y por otros fenómenos climáticos. Y en forma análoga, un granjero creará acaso que tiene su maíz bajo perfecto control, pero podrá ocurrir que el fósforo se le esté escapando montaña abajo hacia el mar a tal velocidad, que desde el punto de vista de su bienestar futuro no sólo no controla la situación en absoluto, sino que la estropea (!). Resulta indicado referirnos aquí a la discusión teórica de la "biosfera" frente a la "noosfera" (pág. 37) y a las citas de Hutchinson (págs. 37 y 113) y Leopold (página 450) acerca del lugar del hombre en los ecosistemas y del papel que desempeña en los ciclos biogeoquímicos. El dominio completo de la naturaleza no es probablemente posible y sería, en todo caso, muy precario o inestable, porque el hombre es un heterotrofo muy "dependiente" que vive muy "arriba" en la cadena de alimentos. Sería mucho más seguro y más agradable si el hombre aceptara la idea de que hay un grado deseable de dependencia ecológica, lo que significa compartir el mundo con muchos otros organismos, en lugar de ver en todo centímetro cuadrado una fuente posible de alimentos y bienestar o un lugar para convertir en algo artificial. Si la conducta humana se basa efectivamente en última instancia en la "razón" (véase pág. 275), está claro que el hombre necesita: 1) estudiar y comprender la forma de desarrollo de su propia población (véase una explicación acerca de la forma de desarrollo de la población en el cap. 7, sec. 8), y 2) averiguar cuantitativamente cuáles son la configuración y el volumen óptimos de una población humana en relación con la capacidad de soporte de una área dada, y luego 3) estar preparado para aceptar una "regulación cultural" allí donde la "regulación natural" es inoperante (o insuficiente o demasiado tardía).

La forma de desarrollo de la población humana ha sido uno de los temas más controvertidos, lo que explica que, en conjunto, la sociedad haya vacilado en adoptar acción alguna al respecto. Al examinar el problema de la población humana, mucha gente se remonta a Thomas R. Malthus, cuyo famoso *Essay*

*on the Principle of Population* fue objeto de seis ediciones entre 1798 y 1826. Malthus puso de manifiesto el hecho, que se ha demostrado ser de amplia aplicación a todos los organismos en general, de que las poblaciones poseen una capacidad inherente de "retroalimentación positiva" para el desarrollo exponencial (véase sec. 7, cap. 7). Esto no significa, con todo, que la población deba rebasar *necesariamente* su abastecimiento en alimentos. Malthus no se daba cuenta de que hay una diferencia entre factores dependientes de la densidad y factores independientes de ella, o que los primeros pueden actuar a la manera de una retroalimentación negativa para prevenir la sobrepoblación (véase sec. 10, cap. 7). Ni podía Malthus anticipar tampoco que la utilización de la energía total (y no sólo la energía de los alimentos) y sus productos secundarios contaminantes puedan ser ahora los factores que limiten el número de personas que pueden habitar la tierra. Por consiguiente, no es justo estigmatizar a Malthus como "falso profeta"; debería agradecerse, antes bien, haber aclarado un principio importante del desarrollo de la población. Lo que importa observar es que *el control dependiente de la densidad no es manifiesto ahora en el tipo de crecimiento de la población humana*; recuérdese, de la página 207, un estudio reciente en el que se muestra que, *a escala mundial*, el desarrollo de la población humana presenta una correlación positiva con la densidad (esto es, la población crece más rápidamente de lo que aumenta la densidad, en pronunciado contraste con las poblaciones de la mayoría de los organismos, en que la intensidad de crecimiento disminuye al aumentar la densidad). Sin duda, la natalidad y, en grado menor, el ritmo del crecimiento empiezan a bajar en los países industrializados pero, desafortunadamente, esto aumenta la razón desproporcionada entre los ricos y los pobres (véase pág. 454).

Una cosa es cierta: la forma del desarrollo de la población humana no sigue el tipo sigmoide o logístico simple, por razones ya expuestas en la pág. 204; el crecimiento no se detendrá "automáticamente", sin más, en algún nivel de situación estable, como lo hace el crecimiento de las células de la levadura en un recipiente cerrado, en donde los individuos se ven inmediatamente afectados por sus propios productos de desecho (véase fig. 7-11, pág. 205). Puesto que para el hombre habrá siempre un prolongado retraso tempo-

ral en los "efectos de la autoaglomeración" y también en los efectos de uso abusivo de algún elemento, la densidad de la población propenderá a "desbordarse", a menos que haya factores que reduzcan abruptamente el ritmo de crecimiento *antes* de que empiecen a hacerse sentir los efectos de la aglomeración. Así, pues, tal como se muestra en la figura 21-1, el hombre parece tener dos "opciones" básicas. Puede dejarse que el desarrollo de la población continúe hasta que la densidad rebasa alguna capacidad vital (alimentos, recursos espacio, contaminación, etc.), como en el modelo 1 (fig. 21-1), en cuyo caso grandes números de personas morirán, serán muertas o sufrirán duras privaciones hasta tanto que la limitación desaparezca, si esto es posible). Si no se establece un control en dicho punto, podrán producirse otros desbordamientos (véase fig. 7-20). Es obvio que algunas regiones de la tierra están ya tan sobrepobladas, que una sola perturbación desfavorable, como una inundación, un huracán o la pérdida de la cosecha en una estación, se traducirá en la

muerte para miles o inclusive para millones de personas. Según se hizo observar en la sección 1 de este capítulo, con excesiva frecuencia se echa la culpa de tales muertes a las "causas naturales", absolviendo en esta forma al hombre de toda responsabilidad (véase Hardin, 1971). La alternativa está para el hombre en enfrentarse a la realidad de que dichas muertes son causadas, de hecho, por la sobrepoblación. Una vez que el hombre acepte la responsabilidad, será posible anticipar límites, establecer controles de población (control de la natalidad, restricciones al uso de la tierra y el agua, conservación y nueva circulación de los recursos, reducción de los "estimulantes de crecimiento" económicos, etc.), de modo que la densidad permanezca muy por debajo de los límites peligrosos, como puede verse en el modelo 2. Para conseguirlo, los valores humanos han de controlar la acción recíproca entre la ciencia (que podemos equiparar con la "comprensión") y la tecnología (a la que podemos equiparar con la "habilidad"), véase el modelo 3.

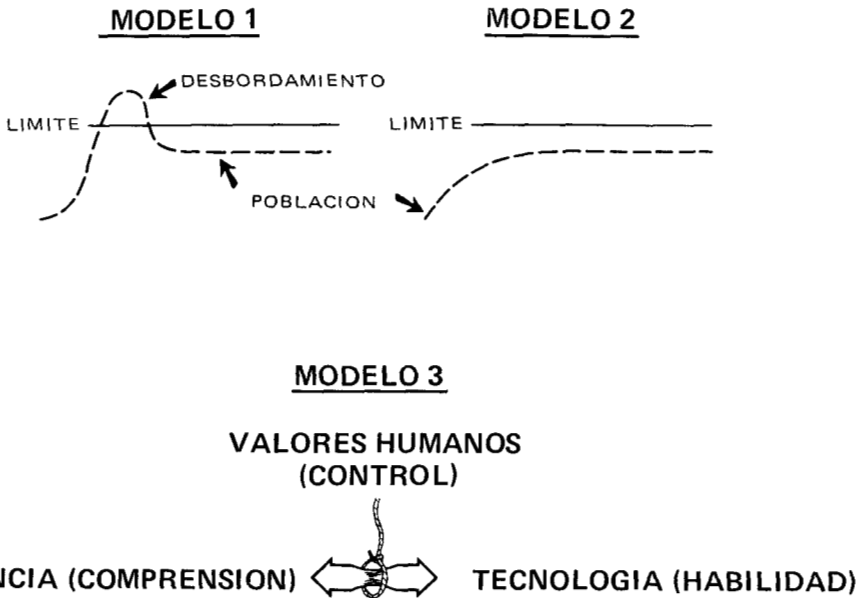


FIG. 21-1. Dos "opciones" básicas para la forma de desarrollo futuro de la población humana. El modelo 1 es probable, al menos a escala parcial o local, si se deja que el desarrollo continúe sin imponer restricciones, hasta que la densidad "rebase" algún límite o alguna capacidad vital. El modelo 2 es posible si se desarrollan fuerzas que reduzcan abruptamente el ritmo de crecimiento *antes* de que empiecen a hacerse sentir los efectos nocivos del hacinamiento, la contaminación o el uso excesivo de los recursos. Para conseguir que la "opción" del modelo 2 prevalezca, será necesario que sean más bien los valores humanos, que los económicos, los que controlen la acción recíproca entre la ciencia y la tecnología tal como se muestra en el modelo 3. Véanse más detalles en el texto.

En 1959, mientras se estaba preparando la segunda edición de este libro, los libros y los artículos que se ocupaban de la población humana estaban divididos en dos partes aproximadamente iguales en la cuestión del peligro de la sobrepoblación. En aquel momento, personas sensatas y personas preparadas advertían que el peligro era muy grande, pero había autores igualmente responsable que adoptaban el punto de vista contrario. En 1970, los autores son casi unánimes en expresar la necesidad de alguna forma de control del crecimiento de la población humana. Inclusive los agricultores más entusiastas admiten que la "revolución verde" (y otros adelantos técnicos) no hace más que posponer el momento en que el crecimiento deberá controlarse, especialmente en presencia del alarmante aumento en la proporción de gente pobre y gente rica (véase pág. 454). La controversia adopta ahora otra forma, según se hizo observar ya en la introducción a la parte 3 (véase pág. 448), que tal vez se deje ejemplificar mediante las dos declaraciones siguientes:

1. La tecnología puede resolver los problemas de la población y la contaminación.

2. No hay solución técnica alguna al dilema de la población y la contaminación; se imponen coerciones éticas, legales, políticas y económicas.

El ecólogo adopta la posición de que ambas declaraciones son ciertas, pero que cada una por sí misma es inapropiada como base para normas, objetivos o acción. Para que la primera declaración llegue a realizarse, la segunda debe aceptarse.

### 3. LOS ELEMENTOS DE UNA ECOLOGIA HUMANA APLICADA

Según lo hemos destacado en este capítulo, los medios para aplicar principios ecológicos a la solución de los problemas de la población humana y de la contaminación no existen actualmente en sociedad alguna, pero la necesidad de llevar a cabo una administración total del ecosistema se va reconociendo rápidamente en el mundo entero. Si el hombre ha de administrar al hombre, así como los recursos de los que aquél depende, habrá que llevar a cabo algunas de las reformas o algunos de los procedimientos siguientes (los números de las páginas se refieren a las secciones de este texto, en las que se examina el contenido ecológico del número en cuestión):

1. Eliminación de todas las restricciones relativas a la planificación de la familia, control de natalidad y aborto, de modo que el número de la descendencia pueda restringirse a aquellos a los que puede quererse, educarse y mantenerse como individuos de calidad, dentro de los límites de los recursos y el espacio locales (haciendo así el ritmo de crecimiento más apropiado a la capacidad de soporte, como en el caso de muchas poblaciones animales bien reguladas; pág. 218).

2. Planificación regional del aprovechamiento de la tierra (zonación total), como medio para controlar el volumen y la distribución de la población y asegurar al menos un tercio de espacio libre, en áreas nuevas y metropolitanas desarrolladas; esto requiere la creación de comisiones ambientales, con autoridad para llevar a cabo planes nacionales, regionales y estatales, que hayan sido examinados a fondo, revisados y aprobados por medio de procesos democráticos (análogo del "control territorial" en poblaciones naturales; págs. 231-233).

3. Nueva orientación de los procedimientos de imposición, con objeto de reducir abruptamente los "estímulos del crecimiento" a medida que aumentan la densidad de la población y la presión sobre los recursos (análogo de la inhibición del crecimiento en poblaciones naturales; pág. 36).

4. Mayor insistencia en leyes y remedios para la protección del medio y el consumidor (págs. 488-490).

5. Un consenso en cuanto a lo que constituye la población óptima, con objeto de proporcionar un "punto fijo" para la aplicación de los controles de la retroalimentación negativa, según se establece en la lista, en los números que van del 1 al cuatro incluido, de más arriba (págs. 60, 469; véase E. P. Odum, 1969; Fisher, 1970).

6. Internalización del costo para ciclos enteros de productos, con objeto de evitar el revés que tiene lugar cuando la producción, la contaminación y los costos de recirculación se consideran separadamente (pág. 488). La consideración de los ciclos enteros de productos ha de aplicarse asimismo al nuevo diseño de los sistemas agrícolas, con objeto de reducir el despilfarro de recursos y la contaminación. Esto significa conceder mayor importancia a la calidad, la diversidad, la resistencia a las enfermedades, etc., que al rendimiento como tal (véanse págs. 48-51, 452).

7. Desarrollo de una "economía del vehículo espacial", en la que el acento se ponga en la calidad de la reserva del capital y de los recursos humanos más bien que en los ritmos de producción y consumo como tales, y un desplazamiento del estímulo de la cantidad al de la calidad, en la promoción pública para que se evite la "sobreventa" (véanse páginas 60 y 447).

8. Recirculación y conservación estricta del agua y de todos los recursos minerales y biológicos (véanse págs. 95, 451-452).

9. Método del producto secundario en la eliminación de los desechos, incluida una administración de desechos que combina el tratamiento terciario y la recuperación de desechos con la recreación y la protección de las vertientes de agua y aire (véanse págs. 483-488).

10. Reconocimiento general de que la ciudad depende del campo verde para todos sus recursos vitales (aire, agua, alimentos), y de

que el campo depende de la ciudad para la mayoría de sus recursos económicos, de modo que el actual enfrentamiento político suicida entre las poblaciones urbana y rural sea substituido por una preocupación política total por el complejo urbano-rural como sistema conjunto (véanse págs. 23, 469, 564).

11. Un desplazamiento del acento, en la ciencia de los sistemas de la fórmula "un problema, una solución", a breve plazo, o de la "fijación tecnológica rápida", hacia el modelado de soluciones de grandes problemas a largo plazo (esto es, un desplazamiento, en la "mente inventora", de la preocupación por la parte a la consideración del todo; véase pág. 306).

12. Una mayor insistencia, en la educación (de la escuela graduada a la capacitación de los técnicos), en el principio de la unidad total del hombre y el medio, esto es, en la ecología del ecosistema (véase pág. 448).

# Bibliografía

NOTA: Además de las obras citadas en el texto, aparecen en la lista otros libros, trabajos de resumen y volúmenes de simposios recientes (1965-1971) que contienen útiles bibliografías.

- Aberg, B. y Hungate, F. P. (dirs.): *Radioecological Concentration Processes*. Pergamon Press, Oxford, 1040 pp., 1967.
- Adams, Charles C.: The relation of general ecology to human ecology. *Ecology*, 16:316-335, 1935.
- Ahlgren, I. F. y Ahlgren, C. E.: Ecological effects of forest fires. *Bot. Rev.*, 26:483-533, 1960.
- Albertson, F. W., Tomanek, G. W. y Riegel, Andrew: Ecology of drought cycles and grazing intensity on grasslands of Central Great Plains. *Ecol. Monogr.*, 27:27-44, 1957.
- Alexander, Martin: Biochemical ecology of soil micro-organisms. *Amer. Rev. Microbiol.*, 18:217-252, 1964.
- : Biodegradation problems of molecular recalcitrance and micromicrobial fallibility. En: *Advances in Applied Microbiology* (W. W. Umbreit, dir.). Academic Press, New York, pp.35-80, 1965.
- : *Microbial Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 511 pp., 1971.
- Allee, W. C.: *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago, 1931.
- : *Cooperation among Animals with Human Implications*. Schuman, New York (revised edition of *Social Life of Animals*, W. W. Norton & Co., Inc., New York, 1938), 1951.
- Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, Orlando, Park, Thomas y Schmidt, Karl, P.: *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1949.
- Allee, W. C. y Schmidt, K. P.: *Ecological Animal Geography* (2a. ed.). John Wiley & Sons, Inc., New York, 1951.
- Allen, G. M.: Estuarine destruction—a monument to progress. *Trans. 29th N. A. Wildl. and Res. Conf.* pp. 324-333, 1964.
- Allen, K. R.: The Horokiwi Stream: a study of a trout population. *New Zealand Mar. Dept. Fish. Bull.*, núm. 10, 238 pp., 1951.
- Allison, F. E.: Carbohydrate supply as a primary factor in legume symbiosis. *Soil Sci.*, 39:123-145, 1935.
- American Association for the Advancement of Science. Air Conservation (J. P. Dixon, dir.). AAAS Publ. núm. 80, Washington, D. C. 335 pp., 1965.
- American Public Health Association. Standard methods for examination of water and wastewater including bottom sediments and sludges (12a. ed.). *Amer. Public Health Assoc., Inc.*, New York, 769 pp., 1965.
- Anderson, G. C.: The seasonal and geographic distribution of primary productivity off Washington and Oregon coasts. *Limnol. Oceanogr.*, 9:284-302, 1964.
- Anderson, G. R.: Nitrogen fixation by pseudomonas-like soil bacteria. *J. Bact.*, 70:129-133, 1955.
- Anderson, M. C.: Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions. *J. Ecol.*, 52:27-41, 1964.
- Andrewartha, H. G.: *Introduction to the Study of Animal Populations*. University of Chicago Press, Chicago, 281 pp., 1961.
- Andrewartha, H. G. y Birch, L. C.: The Lotka-Volterra theory of interspecific competition. *Aust. J. Zool.*, 1:174-177, 1953.
- : *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago, 1954.
- Anita, N. J., McAllister, C. D., Parsons, T. R., Stephens, K. y Strickland, J. D. H.: Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 8:166-183, 1963.

- Ardrey, Robert: *The Territorial Imperative*. Atheneum, New York. 390 pp., 1966.
- Armstrong, R. C.: Life support system for space flights of extended time periods. Prepared by General Dynamics, San Diego, Calif., for Langley Research Center. NASA CR-614, 1966.
- Aruga, Y. y Monsi, M.: Chlorophyll amount as an indicator of matter production in bio-communities. *Plant and Cell Physiol.*, 4:29-39, 1963.
- Aschoff, J.: *Circadian Clocks*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 1965.
- : Circadian rhythms in man. *Science*, 148: 1427-1432, 1965a.
- Ashby, W. R.: *An Introduction to Cybernetics*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 295 pp., 1963.
- Atkins, W. R. G.: Autotrophic flagellates as the major constituent of oceanic plankton. *Nature*, 156:446-447, 1945.
- Aubert de la Rue, Edgar, Bourliere, Francois y Harroy, Jean-Paul: *The Tropics*. Alfred A. Knopf, Inc., New York, 1957.
- Auerbach, Stanley, I.: The soil ecosystem and radioactive waste disposal to the ground. *Ecology*, 39:522-529, 1958.
- : Radionuclide cycling: current status and future needs. *Health Physics*, 11:1355-1361, 1965.
- Auerbach, S. I. y Crossley, D. A.: Strontium-90 and cesium-137 uptake under natural conditions. *Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy*, Geneva. Paper núm. 401, 1958.
- Auerbach, S. I., Crossley, D. A. y Engelman, M. D.: Effects of gamma radiation on collembola population growth. *Science*, 126:614, 1957.
- Auerbach, S. I., Olson, J. S. y Waller, H. D.: Landscape investigations using cesium-137. *Nature*, 201:761-764, 1964.
- Avery, T. E.: Forester's guide to aerial photo-interpretation. U. S. Department of Agriculture, Department Handbook, 308, p. 40, 1966.
- Avery, T. E. y Richter, G.: An airphoto index to physical and cultural features in eastern United States. *Photogr. Engr.*, 31:896-914, 1965.
- Ayala, Francisco, J.: Genotype, environment and population numbers. *Science*, 162:1453-1459, 1968.
- Azzi, Girolamo: *Agricultural Ecology*. Constable, London, 1956.
- Baas-Becking, L. G. M.: Geology and Microbiology. En: *Contributions to Marine Microbiology* (T. H. Skerman, dir.). New Zealand Dept. Scient. Indust. Res. Information series núm. 22, New Zealand Oceanogr. Inst. Mem. núm. 3, pp. 48-64, 1959.
- Backus, R. H., Craddock, J. E., Haedrich, R. L., Shores, D. L., Teal, J. M., Wing, A. S., Mead, G. W. y Clarke, W. D.: *Ceratoscopelus maderensis*: peculiar sound-scattering layer identified with this myctophid fish. *Science*, 160:991-993, 1968.
- Badgley, P. C. y Vest, W. L.: Orbital remote sensing and natural resources. *Photogr. Engr.*, 32:780-790, 1966.
- Baker, Edward, W. y Wharton, G. W.: *An Introduction to Acarology*. Macmillan Co., New York, 1952.
- Baker, H. G.: The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quart. Rev. Biol.*, 36:64-73, 1961.
- : Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*, 139:877-883, 1963.
- : Characteristics and modes of origin of weeds. En: *The Genetics of Colonizing Species* (Baker and Stebbins, dirs.). Academic Press, New York, 1965.
- Bakuzis, E. V.: Forestry viewed in an ecosystem perspective. En: *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management* (G. Van Dyne, dir.). Academic Press, New York, pp. 189-257, 1969.
- Baldwin, M. F. y Page, J. K. (dirs.): Law and the Environment. A conference, Warrenton, Va., septiembre, 1968. A Conservation Foundation Publication, Walker, New York, 432 pp., 1970.
- Ball, R. C. y Hooper, F. F.: Translocation of phosphorus in a trout stream ecosystem. En: *Radioecology* (V. Schultz and A. W. Klement, dirs.). Reinhold Publishing Company, New York, pp. 217-228, 1963.
- Baltensweiler, W.: *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. *Canad. Entomol.*, 96:792-800, 1964.
- Bardach, John, E.: *Harvest of the Sea*. Harper and Row Publishers, Inc., New York, 1968.
- : Aquaculture. *Science*, 161:1098-1106, 1969.
- Barick, F. B.: The edge effect of the lesser vegetation of certain Adirondack forest types with particular reference to deer and grouse. *Roosevelt Wildl. Bull.*, 9:1-146, 1950.
- Barnes, Harold: *Oceanography and Marine Biology; A Book of Techniques*. Macmillan Company, New York, 218 pp., 1959.
- Barr, Thomas C.: Observations on the ecology of caves. *Amer. Nat.*, 101:475-491, 1967.
- Barrett, Gary, W.: The effects of an acute insecticide stress on a semiencloded grassland ecosystem. *Ecology*, 49:1019-1035, 1969.
- Barringer, A. R., Newbury, B. C. y Moffatt, A. J.: Surveillance of pollution from airborne and space platforms. *Proc. 5th Sym. Remote Sensing of Environment*. University of Michigan Press, Ann Arbor, 1968.
- Bartholomew, George, A. y Dawson, W. R.: Respiratory water loss in some birds of southwestern United States. *Physiol. Zool.*, 26:162-166, 1953.
- Bartsch, A. F. y Allum, M. O.: Biological factors in the treatment of raw sewage in artificial ponds. *Limnol. Oceanogr.*, 2:77-84, 1957.



- Bates, Marston: Observations on climate and seasonal distribution of mosquitoes in eastern Colombia. *J. Anim. Ecol.*, 14:17-25, 1945.
- : *The Natural History of Mosquitoes*. Macmillan Company, New York, 1949.
- : *Where Winter Never Comes. A Study of Man and Nature in the Tropics*. Charles Scribner's Sons, New York, 1952.
- : Application of ecology to public health. *Ecology*, 38:60-63, 1957.
- : *The Forest and the Sea*. Random House, New York, 1960.
- : *Man in Nature* (2a. ed.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1964.
- Bauchop, T. y Eldsen, S. R.: The growth of microorganisms in relation to their energy supply. *J. Gen. Microbiol.*, 23:457-469, 1960.
- Bauer, Raymond A. (dir.): *Social Indicators*, M.I.T. Press, Cambridge, Mass., 1966.
- Baumhover, A. H., Graham, A. J., Hopkins, D. E., Dudley, F. H., New, W. D. y Bushland, R. C.: Screw-worm control through release of sterilized flies. *J. Econ. Entomol.*, 48:462-466, 1955.
- Baylor, E. R. y Sutcliffe, W. H., Jr.: Dissolved organic matter in seawater as a source of particulate food. *Limnol. Oceanogr.*, 8:369-371, 1963.
- Beals, E. W.: Vegetational change along altitudinal gradients. *Science*, 165:981-985, 1969.
- Beck, Stanley, D.: Insects and the length of the day. *Scient. Amer.*, 202(2):108-118, 1960.
- Becking, Rudy, W.: The Zurich-Montpellier School of Phytosociology. *Bot. Rev.*, 23:411-488, 1957.
- Beecher, William, J.: Nesting birds and the vegetation substrate. Chicago Ornithological Society, Chicago, 1942.
- Beeton, A. M.: Environmental changes in Lake Erie. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 90:153-159, 1961.
- Beijerinck, M. W.: *Verzamelde Geschriften*, 1-6. Nijhoff, Den Haag, 1921-1940.
- Benarde, M. A.: *Our Precarious Habitat. An Integrated Approach to Understanding Man's Effect on His Environment*. W. W. Norton & Company, Inc., New York, 362 pp., 1970.
- Bennett, Charles, F.: *Human Influences on the Zoogeography of Panama*. Ibero-Americana, Vol. 51, 115 pp., 1968.
- Bennett, George, W.: *Management of Artificial Lakes and Ponds*. Reinhold Publishing Company, New York, 1962.
- Bennett, I. L. y Robinson, H. L. (dirs.): The world food problem. A report of the President's Science Advisory Committee, Panel on the World Food Supply. Superintendent of Documents, Washington, D. C. 3 Vols., 1967.
- Benton, G. S., Blackburn, R. T. y Snead, V. O.: The role of the atmosphere in the hydrological cycle. *Trans. Amer. Geophys. Union*, 31:61-73, 1950.
- Berkner, L. V. y Marshall, L. C.: The history of growth of oxygen in the earth's atmosphere. En: *The Origin and Evolution of Atmospheres and Oceans* (D. J. Brancazio and A. G. W. Cameron, dirs.). John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 102-126, 1964.
- : History of major atmospheric components. *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.)*, 53:1215-1226, 1965.
- : The role of oxygen. *Sat. Rev.* mayo 7, 1966, pp. 30-33, 1966.
- Bertalanffy, Ludwig von: Quantitative laws in metabolism and growth. *Quart. Rev. Biol.*, 32:217-231, 1957.
- (dir.): *General Systems Theory; Foundations, Development, Applications*. George Braziller, Inc., New York, 290 pp., 1969.
- Best, R.: Production factors in the tropics. En: *Fundamentals of Dry-Matter Production and Distribution*. *Neth. J. Agr. Sci.*, 10 (núm. 5, special issue): 347-353, 1962.
- Beverton, R. J. H. y Holt, S. J.: On the dynamics of exploited fish populations. *Great Brit. Min. Agr. Fish, Food, Fish. Invest. Ser.*, 2:19:1-533, 1957.
- Beyers, Robert, J.: Relationship between temperature and the metabolism of experimental ecosystems. *Science*, 136:980-982, 1962.
- : The metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems. *Ecol. Monogr.*, 33:281-306, 1963.
- : The microcosm approach to ecosystem biology. *Amer. Biol. Teacher*, 26:491-498, 1964.
- : The pattern of photosynthesis and respiration in laboratory microecosystems. En: *Primary Productivity in Aquatic Environments* (C. R. Goldman, dir.). *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl. University of California Press, Berkeley, 1965.
- Beyers, R. J., Larioner, J., Odum, H. T., Parker, R. B. y Armstrong, N. E.: Directions for determination of changes in carbon dioxide concentration from changes in pH. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, 9:454-489, 1963.
- Billings, W. D.: The environment complex in relation to plant growth and distribution. *Quart. Rev. Biol.*, 27:251-265, 1952.
- : Physiological ecology. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 8:375-392, 1957.
- : *Plants, Man and the Ecosystem*. Wadsworth, Belmont, Calif. 154 pp., 1968.
- Birch, L. C.: The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.*, 17:15-26, 1948.
- : The meaning of competition. *Amer. Nat.*, 41:5-18, 1957.
- Birge, E. A.: The thermocline and its biological significance. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 25:5-33, 1904.
- : The heat budgets of American and European lakes. *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Lets.*, 18:166-213, 1915.

- Björkman, J.: The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants. *Physiol. Plantarum*, 19:618-633, 1966.
- Bjornsen, R. L.: Infrared mapping of large fires. Proc. 5th Sym. Remote Sensing of Environment, University of Michigan Press, Ann Arbor, 1968.
- Black, C. A.: *Soil-Plant Relationships* (2a. ed.). John Wiley & Sons, Inc., New York, 792 pp., 1968.
- Blackman, F. F.: Optima and limiting factors. *Ann. Botany*, 19:281-298, 1905.
- Bledsoe, L. J. y Jameson, D. A.: Model structure of a grassland ecosystem. En: *The Grassland Ecosystem: A Preliminary Synthesis* (R. L. Dix and R. G. Beidleman, dirs.). Range Sci. Dept. Sci. Ser. núm. 2, Colorado State University, Fort Collins, Col. pp. 410-437, 1969.
- Bliss, L. C.: A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. *Ecol. Monogr.*, 26:303-337, 1956.
- : Plant productivity in Alpine microenvironments. *Ecol. Monogr.*, 36:125-155, 1966.
- Blum, Murray, S.: Alarm pheromones. *Ann. Rev. Entomol.*, 14:57-80, 1969.
- Bodenheimer, F. S.: Population problems of social insects. *Biol. Rev.*, 12:393-430, 1937.
- : *Problems of Animal Ecology*. Oxford University Press, London, 1938.
- Bogert, C. M.: Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3:195-211, 1949.
- Bogue, D. T.: *Principles of Demography*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1969.
- Bond, R. M.: A contribution to the study of the natural food-cycle in aquatic environments. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 4:1-89, 1933.
- Bongers, L.: Sustaining life in space—a new approach. *Aero. Med.*, 35:139-144, 1964.
- Bonner, James: The role of toxic substances in the interaction of higher plants. *Bot. Rev.*, 16: 51-64, 1950.
- Bonner, John, T.: *Size and Cycle: An Essay on the Structure of Biology*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 228 pp., 1965.
- Borgstrom, George: *The Hungry Planet*. Macmillan Company, New York, 487 pp., 1965.
- Borkovec, A. B.: Insect chemosterilants. En: *Advances in Pest Control* (R. L. Metcalf, dir.), Vol. VII. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1966.
- Bormann, F. H.: Ecological implications of changes in photosynthetic response of *Pinus taeda* seedlings during ontogeny. *Ecology*, 37:70-75, 1956.
- Bormann, F. H. y Likens, G. E.: Nutrient cycling. *Science*, 155:424-429, 1967.
- Botkin, D. B., Woodwell, G. M. y Tempel, Neal: Forest productivity estimated from carbon dioxide uptake. *Ecology*, 51:1057-1060, 1970.
- Boulding, Kenneth, E.: *A Reconstruction of Economics*. Science Editions, New York, 1962.
- : *The Meaning of the 20th Century: The Great Transition*. Harper & Row Publishers, Inc., New York, 1964.
- : The economics of the coming spaceship earth. En: *Environmental Quality in a Growing Economy. Resources for the Future*. Johns Hopkins Press, Baltimore, pp. 3-14, 1966.
- : Economics and ecology. En: *Future Environments of North America* (Darling and Milton, dirs.). The Natural History Press, Garden City, N. Y., pp. 225-234, 1966a.
- Bouwer, Herman: Returning wastes to the land, a new role for agriculture. *J. Soil and Water Cons.*, 23:164-168, 1968.
- Bowman, K. O., Hutcheson, K., Odum, E. P. y Shenton, L. R.: Comments on the distribution of indices of diversity. En: *International Symposium on Statistical Ecology*, Vol. 3. Pennsylvania State University Press, 1970.
- Bowman, R. O. y Thomas, F. W.: Long-term non-toxic support of animal life with algae. *Science*, 134:55-56, 1961.
- Boyd, C. E.: Fresh-water plants: a potential source of protein. *Econ. Bot.*, 22:359-368, 1968.
- Boysen-Jensen, P.: The production of matter in agricultural plants and its limitation. *Det. Danske Videnskabelig Selskab. Biol. and Med.*, 21:1-28, 1949.
- Bradshaw, A. D.: Genecology of productivity of grasses (abstract). *J. Anim. Ecol.*, 26:242, 1957.
- Brady, Nyle C. (dir.): *Agriculture and the quality of our environment*. Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.), Publ. 85, 460 pp., 1967.
- Braun, E. Lucy: *Deciduous Forests of Eastern North America*. Blakiston Co., Philadelphia, 1950.
- Braun-Blanquet, J.: *Plant Sociology: the Study of Plant Communities* (Translated and edited by G. D. Fuller and H. C. Conard). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1932.
- : *Pflanzensoziologie*. Springer-Verlag, Vienna, 1951.
- Bray, J. R.: Measurement of leaf utilization as an index of minimum level of primary consumption. *Oikos*, 12:70-74, 1961.
- : Estimates of energy budget for a *Typha* (cattail) marsh. *Science*, 136:1119-1120, 1962.
- : Root production and the estimation of net productivity. *Canad. Bot.*, 41:65-72, 1963.
- : Primary consumption in three forest canopies. *Ecology*, 45:165-167, 1964.
- Bray, J. R. y Gorham, E.: Litter production in forests of the world. En: *Adv. Ecol. Res.* (J. B. Cragg, dir.), 2:101-157, 1964.
- Breed, R. S., Murray, E. G. D. y Smith, N. R.: *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. The Williams and Wilkins Co., Baltimore, 1957.
- Bresler, Joel B. (dir.): *Environments of Man*. Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Mass. 289 pp., 1968.
- Brews, J. W.: *Human Ecology*. Oxford University Press, London, 1935.

- Briggs, L. J. y Shantz, H. L.: Relative water requirement of plants. *J. Agr. Research*, 3:1-63, 1914.
- Broadhead, E.: The psocid fauna of larch trees in northern England. *J. Anim. Ecol.*, 27:217-263, 1958.
- Brock, G. C., Harvey, D. I., Kohler, R. J. y Myskowski, M. P.: Photographic considerations for aerospace. Itek Corp., Lexington, Mass. 118 pp., 1965.
- Brock, M. L., Wiegert, R. G. y Brock, T. D.: Feeding by *Paracoenia* and *Ephydra* (Diptera: Ephydriidae) on microorganisms of hot springs. *Ecology*, 50:192-200, 1969.
- Brock, T. D.: *Principles of Microbial Ecology*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1966.
- : Bacterial growth rate in the sea: direct analysis by thymidine autoradiography. *Science*, 155:81-83, 1967.
- : Relationship between primary productivity and standing crop along a hot spring thermal gradient. *Ecology*, 48:566-571, 1967a.
- Brock, T. D. y Brock, M. L.: Temperature options for algal development in Yellowstone and Iceland hot springs. *Nature*, 209:733-734, 1966.
- : Measurement of steady state growth rates of a thermophilic algae directly in nature. *J. Bact.*, 95:811-815, 1968.
- Brody, Samuel: *Bioenergetics and Growth*. Reinhold Publishing Company, New York, 1945.
- Brooks, John, L.: Speciation in ancient lakes. *Quart. Rev. Biol.*, 25:30-60; 131-176, 1950.
- Brooks, John, L. y Dodson, S. I.: Predation, body size and composition of plankton. *Science*, 150:28-35, 1965.
- Brower, L. P., Ryerson, W. N., Coppinger, L. L. y Glazier, S. C.: Ecological chemistry and the palatability spectrum. *Science*, 161:1349-1350. (Véase *Zoologica*, 49:137, 1964.) 1968.
- Brown, A. H.: The effects of light on respiration using isotopically enriched oxygen. *Amer. J. Bot.*, 40:719-729, 1953.
- Brown, Frank: A hypothesis for timing of circadian rhythms. *Canad. J. Bot.*, 47:287-298, 1969.
- Brown, Frank, A., Hastings, J. W. y Palmer, J. D.: *The Biological Clock—Two Views*. Academic Press, New York, 94 pp., 1970.
- Brown, J. y Johnson, P. L.: Pedo-ecological investigations, Barrow, Alaska. U. S. Army Cold Reg. Res. Engr. Lab. Tech. Rept., 1965.
- : U. S. Army CRREL Topographic Map, Barrow, Alaska (1:25 000). U. S. Army Cold Reg. Res. Engr. Lab., Spec. Rept. 101, 1966.
- Brown, L. L. y Wilson, E. O.: Character displacement. *Systematic Zool.*, 5:49-64, 1956.
- Brown, William, L.: Mass insect control programs: four case histories. *Psyche*, 68:75-109, 1961.
- Brown, William, L., Eisner, L. T. y Whittaker, R. H.: Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers. *BioScience*, 20:21-22, 1970.
- Bruun, Anton, F.: Animals of the abyss. *Scient. Amer.*, 197:50-57, 1957.
- Bryant, F. J., Chamberlain, A. C., Morgan, A., Spicer, C. S.: Radiostromium in soil, grass, milk and bone in U. K.: 1956 results. *J. Nuc. En.*, 6:22-40, 1957.
- Buchner, P.: *Algal Symbiosis*. Cap. I. Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms. John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), New York, 3-22 pp., 1965.
- Budyko, M. T.: "Atlas of the Heat Balance." Leningrad. Véase: The heat balance of the earth's surface. Translated by N. A. Stepanova. U. S. Dept. Commerce, Washington, D. C., 1958. 1955.
- Buell, M. F.: Spruce-fir and maple-basswood competition in Itasca Park, Minn. *Ecology*, 37:606, 1956.
- Bullock, T. H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikotherms. *Biol. Rev.*, 30:311-342, 1955.
- Bunning, E.: *The Physiological Clock* (revisado 2a. ed.). Springer, Berlin, 1967.
- Burges, A. y Raw, F. (dirs.): *Soil Biology*. Academic Press, New York, 532 pp., 1967.
- Burkholder, Paul, R.: Cooperation and conflict among primitive organisms. *Amer. Sci.*, 40:601-631, 1952.
- : Studies on the nutritive value of *Spartina* grass growing in the salt marsh areas of coastal Georgia. *Bull. Torrey Bot. Club*, 83:327-334, 1956.
- Burkholder, Paul, R. y Bornside, George, H.: Decomposition of marsh grass by aerobic marine bacteria. *Bull. Torrey Bot. Club*, 84:366-383, 1957.
- Burns, W.: *Noise and Man*. J. B. Lippincott, Philadelphia, 1969.
- Burr, G. O., Hartt, H. E., Brodie, H. W., Tanimoto, T., Kortschak, H. P., Takahashi, D., Ashton, F. M. y Coleman, R. E.: The sugar cane plant. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 8:275-308, 1957.
- Burris, R. H.: Progress in the biochemistry of nitrogen fixation. *Proc. Royal Soc. Biol.*, 172:339-354, 1969.
- Burton, G. W. y Odum, E. P.: The distribution of stream fish in the vicinity of Mountain Lake, Virginia. *Ecology*, 26:182-193, 1945.
- Bushland, R. C.: Male sterilization for the control of insects. En: *Advances in Pest Control Research* (R. L. Metcalf, dir.), Vol. III. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1960.
- Butler, C. G.: Insect pheromones. *Biol. Rev.*, 42:42-87, 1967.
- Butler, P. A.: The problem of pesticides in estuaries. *Amer. Fish. Soc. Spec. Publ.*, 3:110-115, 1966.
- : The significance of DDT residues in estuarine fauna. En: *Chemical Fallout* (M. W. Miller and G. G. Berg, dirs.). Charles C Thomas, Springfield, Ill., pp. 205-220, 1969.

- Butzer, Karl, W.: *Environment and Archeology, An Introduction to Pleistocene Geography*. Aldine Press, Chicago, 524 pp., 1964.
- Buzzati-Traverso, Adriano, A. (dir.): *Perspectives in Marine Biology*. University of California Press, Berkeley, 1958.
- Cahn, Robert: Ecology and international assistance. Reprinted from the *Christian Science Monitor* by the Conservation Foundation, Washington, D. C., 16 pp., 1969.
- Cain, Stanley, A.: *Foundation of Plant Geography*. Harper & Bros., New York. 556 pp., 1944.
- : A biological spectrum of the flora of the Great Smoky Mountain National Park. *Butler Univ. Bot. Studies*, 7:1-14, 1945.
- : Life-forms and phytoclimate. *Bot. Rev.*, 16:1-32, 1950.
- Cain, Stanley, A. y Evans, Francis, C.: The distribution patterns of three plant species in an old-field community in southeastern Michigan. *Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, 52:1-11, 1952.
- Caldecott, R. S. y Snyder, L. A. (dirs.): *Radioisotopes in the biosphere*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 1960.
- Calhoun, J. B.: A "behavioral sink." En: *Roots of Behavior* (E. L. Bliss, dir.). Harper and Row Publishers, Inc., New York, 1962.
- : Population density and social pathology. *Sci. Amer.*, 206(2):1399-1408, 1962a.
- Calloway, Doris, H. (dir.): *Human Ecology in Space Flight*. N. Y. Acad. Sci., New York. 285 pp., 1966.
- Calvin, Melvin: Reduction of carbon dioxide in aqueous solutions by ionizing radiation. *Science*, 114:416, 1951.
- : *Chemical Evolution: Molecular Evolution Towards the Origin of Living Systems on the Earth and Elsewhere*. Oxford University Press, New York. 278 pp., 1969.
- Cameron, Austin, W.: Competitive exclusion between the rodent genera *Microtus* and *Clethrionomys*. *Evolution*, 18:630-634, 1964.
- Cameron, W. M. y Pritchard, D. W.: Estuaries. En: *The Sea* (M. N. Hill, dir.), Vol. II. John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 306-323, 1963.
- Cannon, Helen, L.: The effect of uranium-vanadium deposits on the vegetation of the Colorado Plateau. *Am. J. Sc.*, 250:735-770, 1952.
- : Geobotanical reconnaissance near Grants, New Mexico. *Geol. Surv. Circ.*, 264:1-8, 1953.
- : Botanical methods of prospecting for uranium. *Mining Engineering*, febrero: 217-220, 1954.
- Cannon, Walter, B.: *The Wisdom of the Body*. W. W. Norton & Co., New York, 1939.
- Carpenter, E. J.: A simple, inexpensive algal chemostat. *Limnol. Oceanogr.*, 14:720-721, 1969.
- Carpenter, J. R.: The biome. *Amer. Midl. Nat.*, 21:75-91, 1939.
- : The grassland biome. *Ecol. Monogr.*, 10:617-684, 1940.
- : Insect outbreaks in Europe. *J. Anim. Ecol.*, 9:108-147, 1940a.
- Carson, H. L.: Response to selection under different conditions of recombination in *Drosophila*. *Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol.*, 23:291-306, 1958.
- Carson, Rachel: *Silent Spring*. Houghton Mifflin Co., Boston, 1962.
- Caughley, Graeme: Eruption of ungulate populations with emphasis on Himalayan thorn in New Zealand. *Ecology*, 51:53-72, 1970.
- Chambers, K. L. (dir.): *Biochemical Coevolution*. Twenty-ninth Biology Colloquium, Oregon State University Press, Eugene, 1970.
- Chang, Jen-hu: The agricultural potential of the humid tropics. *Geogr. Rev.*, 58:334-361, 1968.
- Chant, D. A.: Integrated control systems. En: *Scientific Aspects of Pest Control*. National Academy of Science Publ. 1402, Washington, D. C., pp. 193-218, 1966.
- Chapman, R. N.: The quantitative analysis of environmental factors. *Ecology*, 9:111-122, 1928.
- : *Animal Ecology, with Special Reference to Insects*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1931.
- Chase, Grafton, D. y Rabinowitz, Joseph, L.: *Principles of Radioisotope Methodology* (3a. ed.). Burgess Publishing Company, New York, 1967.
- Chatworthy, J. N. y Harper, J. L.: The comparative biology of closely related species living in the same area. *J. Exp. Bot.*, 13:307-324, 1962.
- Chew, R. M. y Chew, A. E.: The primary productivity of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community. *Ecol. Monogr.*, 35:355-375, 1965.
- : Energy relationship of the mammals of a desert shrub *Larrea tridentata* community. *Ecol. Monogr.*, 40:1-21, 1970.
- Chitty, Dennis: Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canad. J. Zool.*, 38:99-113, 1960.
- : The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Australia*, 2:51-78, 1967.
- Chovnick, A. (dir.): *Biological clocks*. Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol., Vol. 25, 1960.
- Christensen, A. M. y McDermott: Life history and biology of the oyster crab. *Pinnotheres ostreum* Say. *Biol. Bull.*, 144:146-179, 1958.
- Christian, John, J.: The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mamm.*, 31:247-259, 1950.
- : Adrenal and reproductive responses to population size in mice from freely growing populations. *Ecology*, 37:248-273, 1956.
- : The role of endocrine and behavioral factors in the growth of mammalian populations.

- En: *Symposium on Comparative Endocrinology* (Grobman, dir.). John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 7-97, 1959.
- : Endocrine adaptative mechanisms and the physiologic regulation of population growth. En: *Physiological Mammalogy* (W. V. Mayer and R. G. van Gelder, dirs.). Academic Press, New York, pp. 189-353, 1963.
- : Social subordination, population density, and mammalian evolution. *Science*, 168:84-90, 1970.
- Christian, J. J. y Davis, D. E.: Endocrines, behavior and populations. *Science*, 146:1550-1560, 1964.
- Chu, H. F.: *How to Know the Immature Insects*. Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa, 1949.
- Ciriacy-Wantrup, S. y Parsons, J. J. (dirs.): *Natural Resources: Quality and Quantity*. University of California Press, Berkeley. 217 pp., 1967.
- Clark, F. E.: Bacteria in Soil. En: *Soil Biology* (N. A. Burges and F. Raw, dirs.). Academic Press, New York, 1967.
- Clark, John, R.: Thermal pollution and aquatic life. *Sci. Amer.*, 220(3):3-11, 1969.
- Clark, L. R.: The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Phyllidae). *Aust. J. Zool.*, 12:362-380, 1964.
- Clark, L. R., Geier, P. W., Hughes, R. D. y Morris, R. F.: *The Ecology of Insect Populations in Theory and Practice*. Methuen, London. 232 pp., 1967.
- Clark, P. J., Eckstrom, P. T y Linden, L. C.: On the number of individuals per occupation in a human society. *Ecology*, 45:367-372, 1964.
- Clarke, F. W.: The data of geochemistry. *U. S. Geol. Surv. Bull.* núm. 228, 1924.
- Clarke, George, L.: Diurnal migration of plankton and its correlation with changes in submarine irradiation. *Biol. Bull.*, 65:402-436. (Véase *Biol. Bull.* 67:432-455.) 1933.
- : Dynamics of production in a marine area. *Ecol. Monogr.*, 16:321-335, 1946.
- : The nutritional value of marine zooplankton with a consideration of its use as emergency food. *Ecology*, 29:54-71, 1948.
- : *Elements of Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York. (Revisado, 1965.) 1954.
- Clarke, George, L. y Backus, R. H.: Measurement of light penetration in relation to vertical migration and records of luminiscence of deep-sea animals. *Deep-Sea Res.*, 4:1-14, 1956.
- Clarke, George, L. y Denton, E. J.: Light and animal life. En: *The Sea* (M. N. Hill, dir.), Vol. 1. John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 456-468, 1962.
- Clawson, M., Landsberg, H. H. y Alexander, L. T.: Desalted seawater for agriculture: is it economic? *Science*, 164:1141-1148, 1969.
- Clements, F. E.: Research methods in ecology. Univ. Publ. Co., Lincoln, Nebraska. 199 pp., 1905.
- : Plant succession: analysis of the development of vegetation. *Publ. Carnegie Inst., Wash.*, 242:1-512. (Véase edición reimpresa, 1928, entitled *Plant Succession and Indicators*. Wilson, New York.) 1916.
- Clements, Frederic, E. y Shelford, V. E.: *Bioecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1939.
- Cleveland, L. R.: The physiological and symbiotic relationships between the intestinal protozoa of termites and their host, with special reference to *Reticulitermes fluipeis* Kollar. *Biol. Bull.*, 46:177-225, 1924.
- : Symbiosis among animals with special reference to termites and their intestinal flagellates. *Quart. Rev. Biol.*, 1:51-60, 1926.
- Clifford, Paul, A.: Pesticide residues in fluid market milk. *Publ. Health Repts.* 72:729-734, 1957.
- Cloud, Preston, E., Jr.: Realities in mineral distribution. *The Texas Quarterly*, II:103-126. University of Texas Press, Austin, 1968.
- : Resources, population and the quality of life. Paper presented at AAAS Meeting, Boston, Mass. Mimeographed, 29 pp. (to be published as a chapter in book in press by McGraw-Hill Book Co., Inc., N. Y.) 1969.
- (dir.): *Resources and Man*. W. H. Freeman and Company, San Francisco. 259 pp, 1969a.
- : Russian roulette? (editorial). *Science*, 167:1323, 1970.
- Cloudsley-Thompson, J. L.: *Rhythmic Activity in Animal Physiology and Behavior*. Academic Press, New York, 1961.
- Cochran, W. W., Montgomery, G. G. y Graber, R. R.: Migratory flights of *Hylocichla* thrushes in spring: a radiotelemetry study. *The Living Bird*, 6:213-225, 1967.
- Coffin, C. C., Hayes, F. R., Jodrey, L. H. y White-way, S. G.: Exchanges of materials in a lake as studied by the addition of radioactive phosphorus. *Canad. J. Res.*, Section C, 27:207-222, 1949.
- Cogswell, Howard, L.: Chaparral country. *Aud. Mag.*, 49:75-81, 1947.
- Coker, Robert, E.: *This Great and Wide Sea*. University of North Carolina Press, Chapel Hill, 1947.
- : *Streams, Lakes, Ponds*. University of North Carolina Press, Chapel Hill, 1954.
- Cole, LaMont, C.: A theory for analyzing contagiously distributed populations. *Ecology*, 27:329-341, 1946.
- : A study of the cryptozoa of an Illinois woodland. *Ecol. Monogr.*, 16:49-86, 1946a.
- : The measurement of interspecific association. *Ecology*, 30:411-424, 1949.
- : Population cycles and random oscillations. *J. Wildl. Mgt.*, 15:233-251, 1951.

- : Some features of random cycles. *J. Wildl. Managt.*, 18:107-109, 1954.
- : The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 29:103-137, 1954a.
- : Sketches of general and comparative demography. Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol., 22:1-15, 1957.
- : The ecosphere. *Sci. Amer.*, 198(4):83-96, 1958.
- : Protect the friendly microbes. En: *The Fragile Breath of Life*. 10th Anniversary Issue, Science and Humanity Supplement. *Sat. Rev.*, mayo 7, 1966, pp. 46-47, 1966.
- Coleman, D. C.: Food webs of small arthropods of a broomsedge field studied with radioisotope-labelled fungi. *Proc. IBP Symposium Methods Study in Soil Ecology*, pp. 203-207. Paris, 1970.
- Coleman, D. C. y McGinnis, J. T.: Quantification of fungus-small arthropod food chains in the soil. *Oikos*, 21:134-137, 1970.
- Colman, John, S.: *The Sea and Its Mysteries*. W. W. Norton & Company, Inc., New York, 1950.
- Colwell, R. N.: Some practical applications of multiband spectral reconnaissance. *Amer. Sci.*, 29:3-36, 1961.
- : Remote sensing as a means of determining ecological conditions. *BioScience*, 17:444-449, 1967.
- : Remote sensing of natural resources. *Sci. Amer.*, 218(1):54-69, 1968.
- Colwell, R. N., Brewer, W., Landis, G., Langley, P., Morgan, J., Rinker, J., Robinson, J. M. y Sorem, A. L. Basic matter and energy relationships involved in remote reconnaissance. *Photogr. Engr.*, 29:761-799, 1963.
- Comar, C. L.: *Radioisotopes in Biology and Agriculture. Principles and Practice*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1955.
- Connell, Joseph, H.: The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle, *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42:133-146, 1961.
- Connell, Joseph, H. y Orias, E.: The ecological regulation of species diversity. *Amer. Nat.*, 98:399-414, 1964.
- Cook, C. W.: Symposium on nutrition of forages and pastures: Collecting forage samples representative of ingested material of grazing animals for nutritional studies. *J. Anim. Sci.*, 23:265-270, 1964.
- Cooke, G. Dennis: The pattern of autotrophic succession in laboratory microecosystems. *BioScience*, 17:717-721, 1967.
- Cooke, G. Dennis, Beyers, R. J. y Odum, E. P.: The case for the multi-species ecological system, with special reference to succession and stability. En: *Bioregenerative Systems*. NASA Spec. Publ., 100-139, 1968.
- Coon, C. S.: *The Story of Man*. Alfred A. Knopf, Inc., New York, 1954.
- Cooper, Charles, F.: The ecology of fire. *Sci. Amer.*, 204(4):150-160, 1961.
- Cooper, Charles, F. y Jolly, William C. Ecological effects of weather modification: A problem analysis. School of Natural Resources, University of Michigan, Ann Arbor, 159 pp., 1969.
- Cooper, William, S.: The broad-sclerophyll vegetation of California; an ecological study of the chaparral and its related communities. *Carnegie Inst. Wash. núm. 319*:1-124, 1922
- Copeland, B. J. y Dorris, T. C.: Photosynthetic productivity in oil refinery effluent holding ponds. *J. Water Poll. Cont. Fed.*, 34:1104, 1111, 1962.
- : Community metabolism in ecosystems receiving oil refinery effluents. *Limnol. Oceanogr.*, 9:431-447, 1964.
- Costello, D. F.: Important species of the major forage types in Colorado and Wyoming. *Ecol. Monogr.*, 14:107-134, 1944.
- : Application of ecology to range management. *Ecology*, 38:49-53, 1957.
- Coupland, R. T., Zacharuk, R. Y. y Paul, E. A.: Procedures for study of grassland ecosystems. En: *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management*. (G. Van Dyne, dir.). Academic Press, New York, pp. 25-47, 1969.
- Cowgill, U. M. y Hutchinson, G. E.: Cultural eutrophication in Lago Monterosi during Roman antiquity. *Proc. Int. Assoc. Theor. Appl. Limnol.*, 15(2):644-645, 1964.
- Cowles, H. C.: The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.*, 27:95-117; 167-202; 281-308; 361; 1899.
- Cox, George, W. (dir.): *Readings in Conservation Ecology*. Appleton-Century-Crofts, New York. 596 pp. (paperback), 1969.
- Craig, Harmon: Carbon 13 in plants and the relation between carbon 13 and carbon 14 variations in nature. *J. Geol.*, 62:115-149, 1954.
- Craighead, J. J. y Craighead, F. C., Jr.: *Hawks, Owls and Wildlife*. The Stackpole Co., Harrisburg, Penna., 1956.
- Crisp, D. (dir.): *Grazing in terrestrial and marine environments*. Blackwell Sci. Publ., Oxford. 322 pp., 1964.
- Crocker, Robert, L.: Soil genesis and the pedogenic factors. *Quart. Rev. Biol.*, 27:139-168, 1952.
- Crombie, A. C.: Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.*, 16:44-73, 1947.
- Crossley, D. A.: Consumption of vegetation by insects. En: *Radioecology* (V. Schultz y A. W. Klement, dirs.). Reinhold Publishing Company, New York, pp. 427-430, 1963.
- : Biological elimination of radionuclides. *Nuclear Safety*, 5:265-268, 1964.
- : Radioisotope measurement of food consumption by a leaf beetle species, *Chrysomela knabi* Broun. *Ecology*, 47:1-8, 1966.

- Crossley, D. A. y Bohnsack, K. K.: The oribated mite fauna in pine litter. *Ecology*, 41:785-790, 1960.
- Crossley, D. A. y Hoglund, Mary, P.: A litterbag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology*, 43:571-573, 1962.
- Crossley, D. A. y Howden, H. F.: Insect-vegetation relationships in a radioactive waste area. *Ecology*, 42:302-317, 1961.
- Crossley, D. A. y Witkamp, Martin: Forest soil mites and mineral cycling. *Acarologia*, 137-445, 1964.
- Crowell, K. L.: Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. *Ecology*, 43:75-88, 1962.
- De la Cruz, A. A. y Wiegert, R. G.: 32-Phosphorus tracer studies of a horse weed aphid-ant food chain. *Amer. Midl. Nat.*, 77:501-509, 1967.
- Culver, D. C.: Analysis of simple cave communities. I. Caves as islands. *Evolution*, 24:463-474, 1970.
- Cummings, K. W.: Calorific equivalents for studies in ecological energetics. Mimeographed, 52 pp. Pymatuning Lab. Ecol., University of Pittsburgh, Pittsburgh, 1967.
- Cummings, K. W., Coffman, W. P. y Roff, P. A.: Trophic relations in a small woodland stream. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 16:627-638, 1966.
- Currie, R. I.: Some observations on organic production in the northeast Atlantic. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Int. Explor. Mer.*, 144:96-102, 1958.
- Curtis, J. T.: A prairie continuum in Wisconsin. *Ecology*, 36:558-566, 1955.
- Curtis, J. T. y McIntosh, R. P.: An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32:476-496, 1951.
- Cushing, D. H.: The work of grazing in the sea. En: *Grazing in Terrestrial Environments*. *Sym. Brit. Ecol. Soc.*, núm. 4. Blackwell, Oxford, pp. 209-225, 1964.
- Cutcomp, L. K.: Progress in insect control by irradiation induced sterility. *Pans*, 13:61-70, 1967.
- Cutler, D. W. y Bal, D. B.: Influence of Protozoa on the process of nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum*. *Ann. Appl. Biol.*, 13:516-534, 1926.
- Cutting, C. L.: Economic aspects of utilization of fish. *Biochem. Soc. Sym. núm. 6*. Biochemical Society, Cambridge, England, 1952.
- Daddario, E. Q.: Environmental pollution. A challenge to science and technology. Rpt. of Subcommittee on Science, Research and Development, 89th Congress, U. S. Govt. Publ. 70-1770, 1966.
- Daisley, K. W.: Vitamin B<sub>12</sub> in marine ecology. *Nature*, 180:142-143, 1957.
- Dale, M. B.: Systems analysis and ecology. *Ecology*, 51:2-16, 1970.
- Dales, J. H.: *Pollution, Property and Prices*. University of Toronto Press, Toronto. 111 pp, 1968.
- Dales, R. Phillip: Commensalism. En: *Treatise on Marine Ecology and Paleocology* (J. W. Hedgpeth, (dir.), Vol. 1. Geological Society of America, Boulder, Col. pp. 391-412, 1957.
- Dam, R., Lee, S., Fry, P. y Fox, H.: Utilization of algae as a protein source for humans. *J. Nutr.*, 86:376-382, 1965.
- Dansereau, Pierre: *Biogeography: an Ecological Perspective*. Ronald Press, New York, 1957.
- Darling, F. Fraser: *Bird Flocks and the Breeding Cycle*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 1938.
- : The ecological approach to the social sciences. *Amer. Sc.*, 39:244-254, 1951.
- : Wildlife husbandry in Africa. *Sci. Amer.*, 203(5):123-128, 1960.
- Darling, F. Fraser y Milton, J. P. (dirs.): *Future Environments of North America*. Natural History Press, Garden City, N.Y. 785 pp., 1966.
- Darlington, C. D.: *The Evolution of Genetic Systems*. Basic Books, New York. 265 pp., 1958.
- Darnell, R. M.: Food habitats of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 5:353-416, 1958.
- : Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. En: *Estuaries* (G. H. Lauff, dir.). *Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.)*, pp. 376-382, 1967.
- Dasman, R. F.: *Wildlife Biology*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 231 pp., 1964.
- : *African Game Ranching*. Macmillan Company, New York. 75 pp, 1964a.
- : *A Different Kind of Country*. Macmillan Company, New York, 1968.
- : *Environmental Conservation* (2a. ed.). John Wiley & Sons, Inc., New York. 375 pp., 1968a.
- Dasman, R. F. y Mossman, A. S.: Abundance and population structure of wild ungulates in some areas of southern Rhodesia. *J. Wildl. Manag.*, 26:262-268, 1962.
- Daubenmire, R. F.: *Plants and Environment*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1947.
- : Climate as a determinant of vegetation distribution in eastern Washington and northern Idaho. *Ecol. Monogr.*, 26:131-154, 1956.
- : *Plants and Environment* (2a. ed.). John Wiley, New York. 422 pp., 1959.
- : Vegetation: identification of typical communities. *Science*, 151:291-298, 1966.
- : Ecology of fire in grasslands. En: *Advances in Ecological Research* (J. B. Cragg, dir.), Vol. V. Academic Press, New York. pp. 209-266, 1968.
- : *Plant Communities*. Harper & Row, New York. 300 pp., 1968a.
- Davidson, James: On the growth of the sheep population in Tasmania. *Tr. Roy. Soc. S. Australia*, 62:342-346, 1938.
- Davidson, James, y Andrewartha, H. G.: Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis*

- (Thysanoptera). *J. Anim. Ecol.*, 17:193-199; 200-222, 1948.
- Davis, C. C.: Evidence for eutrophication of Lake Erie from phytoplankton records. *Limnol. Oceanogr.*, 9:275-283, 1964.
- Davis, David, E.: The characteristics of global rat populations. *Am. J. Pub. Health*, 41:158-163, 1951.
- : The characteristics of rat populations. *Quart. Rev. Biol.*, 28:373-401, 1953.
- : *Integral Animal Behavior*. Macmillan Company, New York. 118 pp., 1966.
- Davis, G. E. y Warren, C. E.: Trophic relations of a sculpin in laboratory stream communities. *J. Wildl. Mgt.*, 29:846-871, 1965.
- Davis, John H., Jr.: The ecology and geologic role of mangroves in Florida. *Publ. Carnegie Inst., Wash.*, 517:303-412, 1940.
- : The natural features of southern Florida, especially the vegetation of the Everglades. *Fla. Geol. Surv. Bull. núm. 25*, 1943.
- Davis, J. J. y Foster, R. F.: Bioaccumulation of radioisotopes through aquatic food chains. *Ecology*, 39:530-535, 1958.
- Davis, Margaret B.: Palynology and environmental history during the quaternary period. *Amer. Sci.*, 57:317-332, 1969.
- Dearborn, Walter, F. y Rothney, J. W. M.: *Predicting the Child's Development*. Harvard University Press, Cambridge, 1941.
- DeBach, P.: *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Reinhold Publishing Company, New York, 1964.
- : The competitive displacement and coexistence principles. *Ann. Rev. Entomol.*, 11:183-212, 1966.
- DeBaufort, L. F.: *Zoogeography of the Land and Inland Waters*. Sidgwick y Jackson, London, 1951.
- DeCoursey, P. J.: Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel *Glaucomys volans*. *Z. Vergleich Physiol.*, 44:331-354, 1961.
- Deevey, Edward, S., Jr.: Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, 22:283-314, 1947.
- : The probability of death. *Scient. Amer.*, 182:58-60, 1950.
- : Life in the depths of a pond. *Scient. Amer.*, 185:68-72, 1951.
- : Radiocarbon dating. *Scient. Amer.*, 186:24-28, 1952.
- : The equilibrium population. En: *The Population Ahead* (R. G. Francis, dir.). University of Minnesota Press. Minneapolis, pp. 64-86, 1958.
- Delwiche, C. C.: The cycling of carbon and nitrogen in the biosphere. En: *Microbiology and Soil Fertility*. Proc. 1964 Biol. Coll., Oregon State Univ. pp. 29-58, 1965.
- : The nitrogen cycle. *Sci. Amer.*, 223(5):137-146, 1970.
- Dempster, J. P.: A quantitative study of the predators on eggs and larvae of the broom beetle, *Phytodecta olivacea* using the precipitin test. *J. Anim. Ecol.*, 29:149-167, 1960.
- Dendy, J. S.: Predicting depth distribution in three TVA storage type reservoirs. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 75:65-71, 1945.
- Dethier, V. G. y Stellar, Eliot: *Animal Behavior* (2a. ed.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J. 118 pp., 1964.
- Dice, Lee R.: Measure of spacing between individuals within a population. *Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, 55:1-23, 1952.
- : *Natural Communities*. University of Michigan Press, Ann Arbor, 1952a.
- Dietrich, Gunter: *General Oceanography*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 588 pp., 1963.
- Dixon, J. P. (dir.): *Air Conservation*. AAAS Publ. 80, Washington, D.C. 335 pp., 1965.
- Dobson, Anne N. y Thomas, W. H.: Concentrating plankton in a gentle fashion. *Limnol. Oceanogr.*, 9:455-456, 1964.
- Dobzhansky, Theodosius: *The Biology of Ultimate Concern*. New American Library, New York. 172 pp., 1967.
- : Adaptedness and fitness. En: *Population Biology and Evolution* (R. C. Lewontin, dir.). Syracuse University Press. pp. 109-121, 1968.
- Doeksen, J. y van der Drift, J.: *Soil Organisms*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam. 453 pp., 1963.
- Dokuchaev, V. V.: The zones of nature (in Russian). *Akad. Nauk Moscow*, Vol. 6, 1889.
- Dougherty, E. C.: Introduction to axenic culture of invertebrate metazoa: a goal. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 77:27-54, 1959.
- Dowdy, W. W.: An ecological study of the arthropoda of an oak-hickory forest with reference to stratification. *Ecology*, 28:418-439, 1947.
- Downs, J. F. y Ekvall, R. B.: Animal and social types in the exploitation of the Tibetan Plateau. En: *Man, Culture and Animals* (A. Leeds and A. P. Vayda, dirs.). Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.) Publ. núm. 78. pp. 169-184, 1965.
- Drake, Ellen T. (dir.): *Evolution and Environment*. Yale University Press, New Haven, Conn. 478 pp., 1968.
- Drift, Van der J.: The role of the soil fauna in the decomposition of forest litter (abstract). XVth Internat. Cong. Zool., Sect. IV, Pág. 3, 1958.
- Droop, M. R.: Vitamin B<sub>12</sub> in marine ecology. *Nature*, 180:1041-1042, 1957.
- : Algae and invertebrates in symbiosis. En: *Symbiotic Associations* (P. S. Nutman y B. Mosse, dirs.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 171-199, 1963.



- Droop, M. R. y Wood, E. J. Ferguson (dirs.): *Advances in Microbiology of the Sea*, Vol. 1. Academic Press, New York. 239 pp., 1968.
- Dublin, L. I. y Lotka, A. J.: On the true rate of natural increase as exemplified by the population of the United States, 1920. *J. Amer. Statist. Assoc.*, 20:305-339, 1925.
- Duddington, C. L.: Predacious fungi and the control of eelworms. En: *Viewpoints in Biology* (Carthy and Duddington, dirs.). Butterworth, London. pp. 151-200, 1962.
- Dugdale, R. C.: Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification, and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12:685-695, 1967.
- Dugdale, V. A.: Aspects of the nitrogen nutrition of some naturally occurring populations of blue-green algae. En: *Environmental Requirements of Blue-Green Algae*. Pacific North-west Water Lab., Corvallis, Oregon. pp. 35-53, 1966.
- Dugger, W. M., Jr., Koukol, Jane y Palmer, R. L.: Physiological and biochemical effects of atmospheric oxidants on plants. *J. Air. Poll. Cont. Assoc.*, 16:467-471, 1966.
- Dugger, W. M., Jr. y Taylor, O. C.: Interaction of light and smog components in plants. *Plant Physiol.*, Suppl. 36, xlv, 1961.
- Duncan, Otis Dudley: Social Organizations and the Ecosystem. En: *Handbook of Modern Sociology* (R. E. L. Faris, dir.). Rand McNally & Company, Chicago, 1964.
- Dyksterhuis, E. J.: The vegetation of the Fort Worth prairie. *Ecol. Monogr.*, 16:1-29, 1946.
- : Ecological principles in range evaluation. *Bot. Rev.*, 24:253-272, 1958.
- Eckardt, F. E. (dir.): Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. UNESCO, Paris. 516 pp., 1968.
- Eckenfelder, W. W., Jr. y O'Connor, D. J.: *Biological Waste Treatment*. Pergamon Publishing Company, New York. 299 pp., 1961.
- Ecological Society of America (*Ad Hoc* Weather Working Group). Biological aspects of weather modification. *Ecol. Soc. Amer. Bull.*, 47:39-78, 1966.
- Edmondson, W. T.: Factors affecting productivity in fertilized sea water. *Papers in Marine Biology and Oceanography*. Suppl. to: *Deep-Sea Res.*, 3:451-464, 1955.
- : The relation of photosynthesis by phytoplankton to light in lakes. *Ecol.*, 37:161-174, 1956.
- : Changes in Lake Washington following an increase in the nutrient income. *Proc. Internat. Assoc. Theor. Appl. Limnol.*, 14:167-176, 1961.
- : Water-quality management and lake eutrophication: the Lake Washington case. En: *Water Resources Management and Public Policy* (T. H. Campbell y R. O. Sylvester, dirs.). Univ. Wash. Press, Seattle, pp. 139-178, 1968.
- : A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia*, 1:1-37, 1968a.
- : Phosphorus, nitrogen and algae in Lake Washington after diversion of sewage. *Science*, 169:690-691, 1970.
- Edmondson, W. T., Anderson, G. C. y Peterson, D. R.: Artificial eutrophication of Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.*, 1:47-53, 1956.
- Edney, E. B.: The water relations of terrestrial arthropods. *Cambridge Manage. in Exp. Biol.* núm. 5, Cambridge University Press, New York, 1957.
- Edwards, C. A.: Effect of pesticide residues on soil invertebrates and plants. En: *Ecology and the Industrial Society*. John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 239-261. (See also *Residue Rev.*, 13: 83-132, 1966.) 1966.
- : Soil pollutants and soil animals. *Scient. Amer.*, 220(4):88-92; 97-99, 1969.
- Edwards, C. A., Reichle, D. E. y Crossley, D. A.: The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. En: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems* (D. E. Reichle, dir.). Springer-Verlag, Berlin. pp. 147-172, 1970.
- Efford, Ian, E.: Energy transfer in Marion Lake; with particular reference to fish feeding. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17:104-108, 1969.
- Egerton, F. N.: Leeuwenhoek as a founder of animal demography. *J. Hist. Biol.*, 1:1-22, 1968.
- Egler, Frank, E.: Herbicides. En: *A Practical Guide to the Study of the Productivity of Large Herbivores*. IBP Handbook núm. 7 (F. B. Golley y H. K. Buechner, dirs.). Blackwell, Oxford. pp. 252-255, 1968.
- Ehrenfeld, D. W.: *Biological Conservation*. Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York. 224 pp., 1970.
- Ehrlich, Paul R.: *The Population Bomb*. Ballantine Books, Inc., New York, 1968.
- Ehrlich, Paul R. y Ehrlich, Anne H.: *Population, Resources, Environment: Issues in Human Ecology*. W. H. Freeman y Co., San Francisco. 400 pp., 1970.
- Ehrlich, Paul, R. y Raven, Peter, H.: Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18:586-608, 1964.
- : Differentiation of populations. *Science*, 165:1228-1232, 1969.
- Eimhjellen, K. E., Aasmunchud, A. y Jensen, A.: A new bacterial chlorophyll. *Biochem. Biophys. Res. Com.*, 10:232-236, 1966.
- Einarsen, A. S.: Some factors affecting ring-necked pheasant population density. *Murrelet.*, 26:39-44, 1945.
- Ektin, W. (dir.): Social behavior and organization among vertebrates. University of Chicago Press, Chicago, 1964.
- Eldridge, E. F.: Irrigation as a source of water

- pollution. *Water Poll. Cont. Fed.*, 35:614-625, 1963.
- Eley, J. H., Jr. y Myers, J.: Study of a photosynthetic gas exchanger: A quantitative repetition of the Priestly experiment. *Texas J. Sci.*, 16: 296-333, 1964.
- Eliassen, Rolf: Stream pollution. *Sc. Am.*, 186: 17-21, 1952.
- Ellenberg, Heinz: *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie*. Band 1. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Eugen Ulmer, Stuttgart, 1950.
- Elton, Charles: *Animal Ecology*. MacMillan Company, New York. (2a. ed. 1935; 3a. ed. 1947.) 1927.
- : *The Ecology of Animals*. Methuen, London, 1933.
- : *Voles, Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics*. Oxford University Press, London, 1942.
- : Population interspersions: an essay on animal community patterns. *J. Ecol.*, 37:1-23, 1949.
- : *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London. 181 pp., 1958.
- : *The Pattern of Animal Communities*. Methuen, London. 432 pp., 1966.
- Elton, Charles y Miller, R. S.: The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. *J. Ecol.*, 42:460-496, 1954.
- Ely, Ralph L.: Radioactive tracer study of sewage field in Santa Monica Bay. *I.R.E. Trans. Nuclear Sc.*, NS-4:49-50, 1957.
- Emerson, Alfred E.: Dynamic homeostasis: A unifying principle in organic, social and ethical evolution. *Scient. Monthly*, 78(2):67-85, 1954.
- Emerson, R.: Relation between maximum rate of photosynthesis and chlorophyll concentration. *J. Gen. Physiol.*, 12:609-622, 1929.
- Emery, K. O.: Submarine photography with the benthograph. *Scient. Monthly*, 75:3-11, 1952.
- Emery, K. O. y Iselin, C. O. D.: Human food from ocean and land. *Science*, 157:1279-1281, 1967.
- Emery, K. O. y Rittenberg, S. C.: Early diagenesis of California basin sediments in relation to origin of oil. *Bull. Amer. Assoc. Petr. Geologists*, 36: 735-806, 1952.
- Emery, K. O., Tracey, J. I. y Ladd, H. S.: Submarine geology and topography in northern Marshalls. *Amer. Geophys. Union Trans.*, 30. 50-58, 1949.
- Emlen, John, T.: Social behavior in nesting cliff swallows. *Condor*, 54:177-199, 1952.
- Engelmann, M. D.: The role of soil arthropods in community energetics. *Amer. Zool.*, 8:61-69, 1968.
- Epstein, S. S. y H. Shafner: Chemical mutagens in the human environment. *Nature*, 219:385-387, 1968.
- Erdean, R.; Kerry, R.; y Stephenson, W.: The ecology and distribution of intertidal organisms on rocky shores of the Queensland mainland. *Australian J. Mar. and Freshwater Res.*, 7:88-146, 1956.
- Errington, Paul, L.: Some contributions of a 15-year local study of the northern bobwhite to a knowledge of population phenomena. *Ecol. Monogr.*, 15:1-34, 1945.
- : Predation and vertebrate populations. *Quart. Rev. Biol.*, 21:144-177; 221-245, 1946.
- Evans, Francis C.: Ecosystem as the basic unit in ecology. *Science*, 123:1227-1228, 1956.
- Evans, Francis C. y Cain, Stanley A.: Preliminary studies on the vegetation of an old field community in southeastern Michigan. *Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich.*, 51:1-17, 1952.
- Evans, Francis C. y Smith, F. E.: The intrinsic rate of natural increase for the human louse, *Pediculus humanus* L. *Amer. Nat.*, 86:299-310, 1952.
- Evans, L. T. (dir.). *Environmental Control of Plant Growth*. Academic Press, New York. 449 pp., 1963.
- Evenari, M.: Germination inhibitors. *Bot. Rev.*, 15:153-194, 1949.
- Eyre, S. R.: *Vegetation and Soils*. Aldine Publ. Co., Chicago, 1963.
- Eyster, Clyde: Micronutrient requirements for green plants, especially algae. En: *Algae and Man* (D. F. Jackson, dir.). Plenum Press, New York, pp. 86-119, 1964.
- Fairbrother, Nan.: *New Lives, New Landscapes. Planning for the 21st Century*. Alfred A. Knopf, Inc., New York. 386 pp., 1970.
- Fantasia, L. D.: Accelerated immunofluorescence procedure for the detection of *Salmonella* in foods and animal by-products. *Appl. Microbiol.*, 18: 708-713, 1969.
- Farner, D. S.: Comparative physiology: photoperiodicity. *Ann. Rev. Physiol.*, 23:71-96, 1961.
- : The photoperiodic control of reproductive cycles in birds. *Amer. Sci.*, 52:137-156, 1964.
- : Time measurement in vertebrate photoperiodism. *Amer. Nat.*, 98:375-386, 1964a.
- Farvar, M. T. y Milton, John (dirs.): The unforeseen international ecologic boomerang. *Nat. Hist.*, 78:42-72, 1969.
- Fautin, Reed, W.: Biotic communities of the northern desert shrub biome in western Utah. *Ecol. Monogr.*, 16:251-310, 1946.
- Fenchel, T.: The ecology of marine microbenthos. Parte IV. *Ophelia*, 6:1-182, 1969.
- : Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass, *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, 15:14-20, 1970.
- Fenton, G. R.: The soil fauna; with special reference to the ecosystem of forest soil. *J. Anim. Ecol.*, 16:76-93, 1947.

- Fiebleman, J. K.: Theory of integrative levels. *Brit. J. Phil. Sci.*, 5:59-66, 1954.
- Filzer, Paul: Pflanzengemeinschaft und Umwelt, Ergebnisse und Probleme der Botanischen Standortforschung. Enke, Stuttgart, 1956.
- Finch, Vernon, C. y Trewartha, Glenn T.: *Physical Elements of Geography*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1949.
- Fischer, A. G.: Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14:64-81, 1960.
- Fishbein, L., Flamm, W. G. y Falk, H. L.: *Chemical Mutagens*. Academic Press, New York. 364 pp., 1970.
- Fisher, James y Vevers, H. G.: The breeding distribution, history and population of the north Atlantic gannet (*Sula bassana*): Changes in the world numbers of the gannet in a century. *J. Anim. Ecol.*, 13:49-62, 1944.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. y Williams, C. B.: The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12:42-58, 1943.
- Fleischer, W. E.: The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis. *J. Gen. Physiol.*, 18:573-597, 1935.
- Fleming, R. H. y Laevastu, T.: The influence of hydrographic conditions on the behavior of fish. *FAO Fisheries Bull.*, 9:181-196, 1956.
- Florkin, Marcel (Morgulis, Sergius, dir.): *Biochemical Evolution*. Academic Press, New York, 1949.
- Fogg, G. E.: *Nitrogen Fixation*. New Biology núm. 18, pp. 52-71. Penguin Books, London, 1955.
- : Extracellular products. En: *Physiology and Biochemistry of Algae* (R. A. Lewin, dir.). Academic Press, New York. pp. 475-489, 1962.
- : *Algal cultures and phytoplankton ecology*. University of Wisconsin Press, Madison. 126 pp., 1965.
- Fogg, G. E. y Stewart, W. D.: Nitrogen fixation in blue-green algae. *Sci. Progr.*, 53:191-201, 1965.
- Forbes, S. A.: The lake as a microcosm. *Bull. Sc. A. Peoria*. Reprinted in *Ill. Nat. Hist. Surv. Bull.*, 15:537-550, 1925, 1887.
- Fosberg, F. R. (dir.): *Man's Place in the Island Ecosystem*. Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii, 1963.
- Foster, J. F.: Life support systems and outer space. *Batelle Technical Review*, enero, 1966, 1966.
- Foster, R. F.: Radioactive tracing of the movement of an essential element through an aquatic community with specific reference to radiophosphorus. *Publ. della Stazione Zool. di Napoli*.
- Foster, R. F. y Davis, J. J.: The accumulation of radioactive substances in aquatic forms. *Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva*, 13:364-367, 1956.
- Foster, R. F. y Rostenbach, R. E.: Distribution of radioisotopes in the Columbia River. *J. Amer. Water Works Assoc.*, 46:663-640, 1954.
- Fox, Charles, H.: *Radioactive wastes* (revised dir.). U. S. Atomic Energy Commission Publ. AEC, Washington, D.C., 1969.
- Fox, S. W.: Simulated natural experiments in spontaneous organization of morphological units for proteinoid. En: *The Origin of Prebiological Systems and of Their Molecular Matrices*. Academic Press, New York.
- Fraenkel, G. S. y Gunn, D. L.: *The Orientation of Animals*. Oxford Univ. Press, London., 1940.
- Frank, Peter W.: A laboratory study of intraspecies and interspecies competition in *Daphnia pulicaria* and *Simocephalus vetulus*. *Physiol. Zool.*, 25:178-204, 1952.
- : Coactions in laboratory populations of two species of *Daphnia*. *Ecology*, 38:510-518, 1957.
- : The biodemography of an intertidal snail population. *Ecology*, 46:831-844, 1965.
- : Life histories and community stability. *Ecology*, 49:355-357, 1968.
- Frankenberg, D. y Smith, K. L., Jr.: Coprophagy in marine animals. *Limnol. Oceanogr.*, 12:443-450, 1967.
- Franzisket, L.: Die Stoffwechsellintensitat der Rifffcorallen und ihre okologische, phylogenetische und soziologische Bedeutung. *Z. vergleich Physiol.*, 49:91-113, 1964.
- : Zur okoloige der Fadenalgen im skelett lebender rifffcorallen. *Zool. JB. Physiol. Bd.*, 74:246-253, 1968.
- Freeman, T. W.: *Pre-famine Ireland*. Manchester University Press, 1957.
- French, N. R.: Radiation and animal population: problems, progress and projections. *Health Physics*, 11:1557-1568, 1965.
- Frere, M. H., Menzel, R. G., Larson, K. H., Overstreet, Roy y Reitemeier, R. J.: The behavior of radioactive fallout in soils and plants. *Publ. 1092, National Research Council, Washington, D.C.*, 1963.
- Freudenthal, H. D.: *Symbiodinium, gen. nov.*, and *Symbiodinium microadriaticum*, sp. nov., a zooxanthella: taxonomy, life cycle and morphology. *J. Protozool.*, 9:45-52, 1962.
- Freudenthal, H. D. y Goreau, N. I.: The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hemotypic corals under various conditions in the reef. *Biol. Bull.*, 117:239, 1959.
- Frey, David, G.: *Limnology in North America*. University of Wisconsin Press, Madison. 734 pp., 1963.
- Fried, M. y Broeshart, H.: *The Soil-Plant System*. Academic Press. New York, 1967.
- Friederichs, K.: *Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der landund forstwirtschaftlichen Zoologie*. Paul Parey, Berlin. 2 Vols., 1930.
- Frisch, K. Von: *Bees, Their Vision, Chemical Senses, and Language*. Cornell Univ. Press, Ithaca, 1950.

- : *The Dancing Bees* (translated by D. Ilse). Harcourt, Brace & World, Inc., New York, 1955.
- Fritz, N. L.: Optimum methods for using infrared sensitive color films. *Photogr. Engr.*, 33:1128-1138, 1967.
- Frost, R. E., Johnson, P. L., Leighty, R. D., Anderson, V. H., Poulin, A. O. y Rinker, J. N.: Selected airphoto patterns for mobility studies in Thailand. U. S. Army Cold Regions Spec. Rept. Vol. 1:1-86, 1965.
- Fruton, J. S. y Simmonds, S.: *General Biochemistry*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 1077 pp., 1958.
- Fry, F. E. J.: Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser.*, núm. 55, University of Toronto Press, Toronto, pp. 1-62, 1947.
- : Temperature compensation. *Ann. Rev. Physiol.*, 20:207-227, 1958.
- Fulton, J. F. (dir.): *Howell's Textbook of Physiology* (17a. ed.). W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1955.
- Furukawa, Atsushi: The raft method of oyster culture in Japan. En: *Proceedings of the Oyster Culture Workshop* (T. L. Linton, dir.). Mar. Fish. Div. Ga. Game and Fish Comm., Brunswick, Georgia. pp. 49-54, 1968.
- Gaarder, T. y Gran, H. H.: Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. et Proc.-Verb., Cons. Int. Explor. Mer.*, 42:1-48, 1927.
- Galpin, C. J.: The Social Anatomy of an Agricultural Community, *Res. Bull.*, núm. 34. Agr. Exp. Sta., University of Wisconsin, Madison, 1915.
- Galston, A. W.: Plants, people and politics. *Bio-Science*, 20:405-410, 1970.
- Galtsoff, Paul, S.: Ecological changes affecting the productivity o oyster grounds. *Trans. N. A. Wildl. Conf.*, 21:408-419, 1956.
- Gambino, J. J. y Lindberg, R. G.: Response of the pocket mouse to ionizing radiation. *Rad. Res.*, 22:586-597, 1964.
- Garfinkel, D.: Digital computer simulation of ecological systems. *Nature*, 194:856-857, 1962.
- Garfinkel, D., MacArthur, R. H. y Sack, R.: Computer simulation and analysis of simple ecological systems. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 115:943-951, 1964.
- Garren, Kenneth H.: Effects of fire on the vegetation of the southeastern United States. *Bol. Rev.*, 9:617-654, 1943.
- Gates, David, M.: *Energy Exchange in the Biosphere*. Harper and Row Publishers, Inc., New York, 151 pp., 1962.
- : The energy environment in which we live. *Amer. Scient.*, 51:327-348, 1963.
- : Radiant energy, its receipt and disposal. *Metero. Monogr.*, 6:1-26, 1965.
- : Energy, plants and ecology. *Ecology*, 46:1-13, 1965a.
- : Infrared measurement of plant and temperature and their interpretation. En: *Remote Sensing in Ecology* (P. L. Johnson, dir.). University of Georgia Press, Athens. pp. 95-107, 1969.
- : Climate and stability. En: *Diversity and Stability in Ecological Systems* (Woodwell y Smith, dirs.). Brookhaven Nat. Lab. Sym. Bio., 22:115-127, 1969a.
- Gates, D. M., Keegen, H. J., Schlefer, J. C. y Weidner, V. R.: Spectral properties of plants. *Appl. Optics*, 4:11-20, 1965.
- Gause, G. F.: Ecology of populations. *Quart. Rev. Biol.*, 7:27-46. (Véase también *Quart. Rev. Biol.*, 11:320-336, 1936.) 1932.
- : *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore. 163 pp., 1934.
- : Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79:16-17, 1934a.
- Geiger, R.: *The Climate Near the Ground* (2a. ed., revisado por M. N. Stewart). Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1957.
- Gerking, S. C.: Production and food utilization in a population of bluegill sunfish. *Ecol. Monogr.*, 32:31-78, 1962.
- (dir.): *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*. Blackwell, Oxford. 495 pp., 1967.
- Gessner, F.: Der chlorophyllgehalt in see und seine photosynthetische Valenz als geophysikalishes problem. *Schweizer Zeit. f. Hydrologie*, 11:378-410, 1949.
- Gibson, David, T.: Microbial degradation of aromatic compounds. *Science*, 161:1093-1097, 1968.
- Gifford, C. E. y Odum, E. P.: Chlorophyll a content of intertidal zones on a rocky seashore. *Limnol. Oceanogr.*, 6:83-85, 1961.
- Giles, G. W.: Agricultural power and equipment. En: *The World Food Problem*, Vol. III. A Report of the President's Science Advisory Committee, Panel of World Food Supply, White House, Washington, D.C. pp. 175-208, 1967.
- Giles, R. H. (dir.): *Wildlife Management Technics* (3a. ed., revisada). The Wildlife Society, Washington, D.C. 623 pp., 1969.
- Gilfillan, S. C.: Lead poisoning and the fall of Rome. *J. Occup. Med.*, 7:53-60, 1965.
- Glasstone, Samuel (dir.): *The Effects of Nuclear Weapons*, U. S. Atomic Energy Commission, Washington, D.C., 1957.
- : *Atomic Energy* (2a. ed.). D. Van Nostrand Co., New York, 1958.
- Gleason, H. A.: On the relation between species and area. *Ecology*, 3:156-162, 1922.
- : The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*, 53:7-26, 1926.

- Glover, K. M., Hardy, K. R., Konrad, T. G., Sullivan, W. N. y Michaels, A. S.: Radar observations of insects in free flight. *Science*, 154:967-972, 1966.
- Goldman, C. R.: Molybdenum as a factor limiting primary productivity in Castle Lake, California. *Science*, 132:1016-1017, 1960.
- : The contribution of alder tress (*Alnus tenuifolia*) to the primary productivity in Castle Lake, California. *Ecology*, 42:282-288, 1961.
- : A method of studying nutrient limiting factors *in situ* in water columns isolated by polyethylene film. *Limnol. Oceanogr.*, 7:99-101, 1962.
- : Primary productivity and micronutrient limiting factors in some North American and New Zealand lakes. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 15:365-374, 1964.
- (dir.): Primary productivity in aquatic environments. University of California Press, Berkeley. 464 pp., 1965.
- Goldschmidt, V. M.: *Geochemistry*. Clarendon Press, Oxford. 730 pp., 1954.
- Goldsmith, John, B. y Landaw, S. A.: Carbon monoxide and human health. *Science*, 162:1352-1359, 1968.
- Golley, Frank, B.: Energy dynamics of a food chain of an old-field community. *Ecol. Monogr.*, 30:187-206, 1960.
- : An index to the rate of cellulose decomposition in the soil. *Ecology*, 41:551-552, 1960a.
- : Energy values of ecological materials. *Ecology*, 43:581-584, 1961.
- : Structure and function of an old-field broomsedge community. *Ecol. Monogr.*, 35:113-131, 1965.
- : Secondary productivity in terrestrial communities. *Amer. Zool.*, 8:53-59, 1968.
- Golley, F. B. y Gentry, John, B.: Bioenergetics of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 43:217-225, 1964.
- : Response of rodents to acute gamma radiation under field conditions. En: *Second National Symposium of Radioecology* (Nelson y Evans, dirs.). Clearinghouse, Fed. Tech. Info., Springfield, Va. pp. 166-172, 1969.
- Golley, F. B., Gentry, J. B., Menhinick, E. y Carmon, J. L.: Response of wild rodents to acute gamma radiation. *Rad. Res.*, 24:350-356, 1965.
- Golley, F. B., McGinnis, J. T., Clements, R. G., Child, G. I. y Duever, M. J.: The structure of tropical forests in Panama and Columbia. *Bio-Science*, 19:693-696, 1969.
- Golley, F. B., Odum, H. T. y Wilson, R. F.: The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology*, 43:9-19, 1962.
- Golueke, Clarence, G.: The ecology of a biotic community consisting of algae and bacteria. *Ecology*, 41:65-73, 1960.
- Golueke, C. G. y Oswald, W. J.: Closing an ecological system consisting of a mammal, algae, and non-photosynthetic microorganisms. *Amer. Biol. Teach.*, 25:522-528, 1963.
- : Role of plants in closed system. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 15:387-408, 1964.
- Golueke, C. G., Oswald, W. J. y McGauhey, P. H.: The biological control of enclosed environments. *Sewage and Indust. Wastes*, 31:1125-1142, 1959.
- Good, R. D.: *The Geography of Flowering Plants* (3a. ed.). Longmans, London. 518 pp., 1964.
- Goodall, D. W.: Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev.*, 27:194-245, 1952.
- : Objective methods for classification of vegetation, II. Fidelity and indicator value. *Australian J. Bot.*, 1:434-456, 1953.
- : The continuum and the individualistic association. *Vegetatio*, 11:297-316, 1963.
- Goodman, G. T., Edwards, R. W. y Lambert, J. M. (dirs.): *Ecology and Industrial Society*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.
- Gorden, Robert, W.: A proposed energy budget of a soybean field. *Bull. Ga. Acad. Sci.*, 27:41-52, 1969.
- Gorden, R. W., Beyers, R. J., Odum, E. P. y Eagon, E. G.: Studies of a simple laboratory microecosystem: bacterial activities in a heterotrophic succession. *Ecology*, 50:86-100, 1969.
- Gordon, H. T.: Nutritional factors in insect resistance to chemicals. *Ann. Rev. Entomol.*, 6:27-54, 1961.
- Goreau, T. F.: On the relation of calcification to primary production in reef-building organisms. En: *The Biology of Hydra and Some Other Coelenterates* (H. M. Lenhoff y W. F. Loomis, (dirs.)). University of Miami Press, Miami. pp. 269-285, 1961.
- : Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reefbuilders. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 109:127-167, 1963.
- Goreau, T. F. y Goreau, N. I.: Distribution of labelled carbon in reef-bulding corals with and without zooxanthellae. *Science*, 131:668-669, 1960.
- Graham, Edward, H.: *Natural Principles of Land Use*. Oxford University Press, New York, 1944.
- Graham, S. A.: Developing forests resistant to insect injury. *Scient. Monthly*, 73:235-244, 1951.
- : *Principles of Forest Entomology* (revisado dir.). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1952.
- Grandfield, C. O.: Alfalfa seed production as affected by organic reserves, air temperature, humidity and soil moisture. *J. Agr. Res.*, 70:123-132, 1945.
- Gray, T. R. G.: Stereoscan electron microscopy of soil microorganisms. *Science*, 155:1668-1670, 1967.
- Gray, T. R. G. y Parkinson, D. (dirs.). *The Ecology of Soil Bacteria*. University of Toronto Press, Toronto, 1968.
- Green, J.: *The Biology of Estuarine Animals*. Univ. of Washington Press, Seattle. 401 pp., 1968.

- Greig-Smith, P.: *Quantitative Plant Ecology* (2a. dir.). Butterworth, London, 1964.
- Griggs, Robert, F.: Competition and succession on a rocky mountain fellfield. *Ecology*, 37:8-28, 1956.
- Grinnell, Joseph: Field test of theories concerning distributional control. *Amer. Nat.*, 51:115-128, 1917.
- : Presence and absence of animals. *Univ. Calif. Chron.*, 30:429-450, 1928.
- Grosch, Daniel, S.: *Biological Effects of Radiations*. Blaisdell Publishing Company, New York, 1965.
- Gross, A. O.: Cyclic invasion of the snowy owl and the migration of 1945-46. *Auk*, 64:584-601, 1947.
- Grove, Robert, D. y Hetzel, Alice, M.: *Vital Statistics Rates in the United States, 1940-1960*. U. S. Dept. of Health, Education and Welfare, Public Health Service (National Center for Health Statistics), Washington, D.C., 1968.
- Grzenda, Alfred, Caver, G. J. y Nicholson, H. P.: Water pollution by insecticides in an agricultural river basin. II. The zooplankton, bottom fauna, and fish. *Limnol. Oceanogr.*, 9:318-323, 1964.
- Gunter, Gordon: Some relations of faunal distributions to salinity in estuarine waters. *Ecology*, 37:616-619, 1956.
- Haagen-Smit, A. J., Darley, E. F., Zaitlin, E. F., Hull, M. y Noble, W.: Investigation of injury to plants from air pollution in the Los Angeles area. *Plant Physiol.*, 27:18-34, 1952.
- Haefner, H.: Airphoto interpretation of rural land use in Western Europe. *Photogrammetria*, 22: 143-152, 1967.
- Hairston, N. G.: Species abundance and community organization. *Ecology*, 40:404-416, 1959.
- Hairston, N. G. y Byers, G. W.: The soil arthropods of a field in Southern Michigan. A study in community ecology. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Michigan*, 64:1-37, 1954.
- Hairston, N. G., Smith, F. E. y Slobodkin, L. B.: Community structure, population control and competition. *Amer. Nat.*, 94:421-425, 1960.
- Halldal, Per.: Photosynthetic capacities and photosynthetic action spectra of endozoic algae of the massive coral favia. *Biol. Bull.*, 134:411-424, 1968.
- Hamilton, William, J.: The biology of microtine cycles. *J. Agr. Res.*, 54:784-789, 1937.
- Hammel, H. T., Caldwell, F. T. y Abrams, R. M.: Regulation of body temperature in the blue-tongued lizard. *Science*, 156:1260-1262, 1967.
- Hanson, H. C.: Ecology of the grassland. II. *Bot. Rev.*, 16:283-360, 1950.
- Hanson, W. C. y Kornberg, H. A.: Radioactivity in terrestrial animals near an atomic energy site. *Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva*, 13:385-388, 1956.
- Hanson, W. C., Watson, D. G. y Perkins, R. W.: Concentration y retention of fallout radio-nuclides in Alaskan arctic ecosystems. En *Radioecological Concentration Processes* (Aberg y Hungate, dirs.). Pergamon Press, Oxford. pp. 233-245, 1967.
- Hardin, Garrett: The competitive exclusion principle. *Science*, 131:1292-1297, 1960.
- : The cybernetics of competition: a biologist's view of society. *Persp. Biol. Med.*, 7:58-84, 1963.
- : The tragedy of the commons. *Science*, 162:1243-1248, 1968.
- : The economics of wilderens. *Nat. Hist. Mag.*, 78:20, 22-26, 1969.
- (dir.): *Population, Evolution and Birth Control*. W. H. Freeman & Company, San Francisco. 386 pp., 1969a.
- : Nobody ever dies of overpopulation (editorial). *Science*, 171:527, 1971.
- Hardy, A. C.: *The Open Sea: The World of Plankton*. Houghton Mifflin Co., New York, 1957.
- : Towards prediction in the sea. En: *Perspectives in Marine Biology* (A. Buzzati-Traverso, dir.). Univ. Calif. Press, Berkeley. pp. 159-186, 1958.
- : *The Open Sea: Fish and Fisheries*. Houghton Mifflin Co., New York, 1969.
- Hardy, Ross: Breeding birds of the pigmy conifers in the Book Cliff region of Eastern Utah. *Auk*, 62:523-542, 1945.
- Hardy, R. W. F., Holsten, R. D., Jackson, E. K. y Burns, R. C.: The acetylene-ethylene assay for N<sub>2</sub> fixation: laboratory and field evaluation. *Plant Physiol.*, 43:1185-1207, 1968.
- Harker, J. E.: *The Physiology of Diurnal Rhythms*. Cambridge University Press, Cambridge, 1964.
- Harley, J. L.: Associations between microorganisms and higher plants (mycorrhiza). *Ann. Rev. Microbiol.*, 6:367-386, 1952.
- : *The Biology of Mycorrhiza*. Plant Science Monographs, Leonard Hill, London, and Interscience Publ., New York. 233 pp., 1959.
- Harper, John, L.: Approaches to the study of plant competition. En: *Mechanisms in Biological Competition*. Sym. Soc. Exp. Biol., núm. XV, pp. 1-268, 1961.
- : The regulation of numbers and mass in plant populations. En: *Population Biology and Evolution* (R. C. Lewontin, dir.). Syracuse University Press. pp. 139-158, 1968.
- : The role of predation in vegetational diversity. En: *Diversity and Stability in Ecological Systems* (Woodwell y Smith, dirs.). Brookhaven Symposium Biol., núm. 22 páginas 48-62, 1969.
- Harper, J. L. y Chatworthy, J. N.: The comparative biology of closely related species. VI analysis of the growth of *Trifolium repens* and *T. fragifsum* in pure and mixed populations. *J. Exp. Bot.*, 14:172-190, 1963.

- Harper, J. L., Williams, J. T. y Sagar, G. R.: The behavior of seeds in soil. *J. Ecol.*, 51:273-286, 1965.
- Harris, E.: The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 17:31-65, 1959.
- Harrison, A. D.: Hydrobiological studies of all saline and acid still waters in Western Cape Province. *Trans. Roy Soc. S. Africa*, 36:213, 1962.
- Harrison, D. E. F. y Maitra, P.: The role of ATP in the control of energy metabolism in growing bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 53:vii, 1952.
- Hart, J. S.: Lethal temperatures of fish from different latitudes. *Publ. Ontario Fish. Res. Lab.*, 72:1-79, 1952.
- : Climatic and temperature induced changes in the energetics of Homeotherms. *Rev. Canad. Biol.*, 16:133-174, 1957.
- Hart, M. L. (dir.): Fundamentals of dry-matter production and distribution. *Neth. J. Agr. Sci.*, 10:309-444, (special issue). 1962.
- Harvey, H. W.: On the production of living matter in the sea off Plymouth. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K. n.s.*, 29:97-137, 1950.
- : *The Chemistry and Fertility of Sea Water*. Cambridge University Press, Cambridge, 1955.
- Haskell, E. F.: A clarification of social science. *Main Currents in Modern Thought*, 7:45-51, 1949.
- Hasler, A. D.: Eutrophication of lakes by domestic drainage. *Ecology*, 28:383-395, 1947.
- : *Underwater Guideposts. Homing of Salmon*. University of Wisconsin Press, Madison. 155 pp. 1965.
- : Cultural eutrophication is reversible. *BioScience*, 19:425-431, 1969.
- Hasting, J. W.: Unicellular clocks. *Ann. Rev. Microbiol.*, 13:297-312, 1959.
- Haurwitz, Bernhard y Austin, J. M.: *Climatology*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 1944.
- Haviland, Maud, D.: *Forest, Steppe and Tundra*. Cambridge University Press, Cambridge, 1926.
- Hawkes, H. A.: *The Ecology of Waste Water Treatment*. Pergamon Press, New York. 203 pp., 1963.
- Hawkins, Arthur, S.: A wildlife history of Faville Grove, Wisconsin. *Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Letts.*, 32:29-65, 1940.
- Hawley, Amos, H.: *Human Ecology: A Theory of Community Structure*. Ronald Press, New York, 1950.
- Hayes, F. R. y Coffin, C. C.: Radioactive phosphorus and exchange of lake nutrients. *Endeavour*, 10:78-81, 1951.
- Hazard, T. P. y Eddy, R. E.: Modification of the sexual cycle in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) by control of light. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 80:158-162, 1950.
- Heald, Eric, J.: The production of organic detritus in a south Florida estuary. Dissertation, University of Miami. 110 pp., 1969.
- Heald, E. J. y Odum, W. E.: The contribution of mangrove swamps to Florida fisheries. *Proc. Gulf and Carib. Fish. Inst.*, 22:130-135, 1970.
- Hedgpeth, Joel, W.: The classification of estuarine and brackish waters and the hydrographic climate, in Report núm. 11 of National Research Council Committee on a Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, pp. 49-56, 1951.
- (dir.): *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*. Vol. 1. Ecology. The Geological Society of America, New York. 1296 pp., 1957.
- : Aspects of the estuarine ecosystem. En: *A Symposium on Estuarine Fisheries*. Amer. Fish. Soc. Spec. Publ., núm. 3, Washington, D.C. (Suppl. de Vol. 95(4), *Trans. Amer. Fish. Soc.*) pp. 3-11, 1966.
- Heese, R., Allee, W. C. y Schmidt, K. P.: *Ecological Animal Geography* (2a. ed.). John Wiley & Sons, New York. 715 pp., 1951.
- Heezen, Bruce, C., Harp, M. y Ewing, M.: The floors of the ocean. I. North Atlantic Geol. Soc. Amer. Spec. Paper 65. 122 pp., 1959.
- Hegner, Robert: *Big Fleas Have Little Fleas, or Who's Who among the Protozoa*. Williams & Wilkins Co., Baltimore, 1938.
- Heinicke, A. J. y Childers, N. F.: The daily rate of photosynthesis of a young apple tree of bearing age. *Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.*, 201:3-52, 1937.
- Hellmers, Henry, Bonner, J. F. y Kelleher, J. M.: Soil fertility; a watershed management problem in the San Gabriel Mountains of southern California. *Soil Sci.*, 80:180-197, 1955.
- Henning, Daniel, H.: The politics of natural resources administration. *Ann. Reg. Sci. (Western Washington State College)*, 11:239-248, 1968.
- Henry, S. M. (dir.): *Symbiosis*. Academic Press, New York. Vol. 1, 478 pp.; Vol. 2, 400 pp., 1966.
- Herebrt, D., Elsworth, R. y Telling, R. C.: The continuous culture of bacteria: a theoretical and experimental study. *J. Gen. Microbiol.*, 14:601-622, 1956.
- Hesketh, J. D. y Baker, D.: Light and carbon assimilation by plant communities. *Crop Sci.*, 7:285-293, 1967.
- Hewitt, E. J.: Some aspects of micro-nutrient element metabolism in plants. *Nature*, 180:1020-1022, 1957.
- Hewitt, L. F.: Oxidation-reduction potentials in bacteriology and biochemistry. E. and S. Livingstone, Edinburgh, 215 pp., 1950.
- Heyward, Frank: The relation of fire to stand composition of longleaf pine forests. *Ecology*, 20:287-304, 1939.
- Heyward, Frank y Barnette, R. M.: Effect of frequent fires on the chemical composition of

- forest soils in the longleaf pine region. Univ. Fla. Agr. Exp. Sta. Bull. núm. 265, 1934.
- Hibbert, A. R.: Forest treatment effects on water yield. En: *International Symposium on Forest Hydrology* (W. E. Sopper and H. W. Lull, dirs.). Pergamon Press, New York. pp. 527-543, 1967.
- Hickey, Joseph, J.: *A Guide to Bird Watching* Oxford University Press, London and New York, 1943.
- (dir.): *Peregrine Falcon Populations: Their Biology and Decline*. University of Wisconsin Press, Madison. 596 pp., 1969.
- Hickey, J. J. y Anderson, D. W.: Chlorinated hydrocarbons and egg shell changes in raptorial and fish-eating birds. *Science*, 162:271-272, 1968.
- Hickling, C. F.: Fish farming in the Middle and Far East. *Nature*, 161:748-751, 1948.
- : *Tropical Inland Fisheries*. John Wiley & Sons, New York. 287 pp., 1961.
- : *Fish Culture*. Faber and Faber, London, 1962.
- Hill, L. R.: An index to deoxyribonucleic acid base compositions of bacteria species. *J. Gen. Microbiol.*, 44:419-437, 1966.
- Hill, I. R. y Gray, T. R. G.: Application of the fluorescent-antibody technique to an ecological study of bacteria in soil. *J. Bacteriol.*, 93:1888-1896, 1967.
- Hill, M. N. (dir.): *The Sea*. John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), New York. 3 Vols., 1962-63.
- Hills, G. A.: The classification and evaluation of site for forestry. Res. Rep. núm. 24, Ontario Dept. Lands and Forests, 1952.
- Hinde, R. A.: Ethological models and concept of drive. *Brit. J. Phil. Sci.*, 6:321-331, 1956.
- Hjort, John: Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. du Conseil Permanent Internationale pour L'Exploration de la Mer*, 1:1-38, 1926.
- Hobbie, J. E., Crawford, C. C. y Webb, K. L.: Amino acid flux in an estuary. *Science*, 159:1963-1964, 1968.
- Hock, R. J.: The potential application of hibernation to space travel. *Aero. Med.*, 31:485-489, 1960.
- Hocker, Harold, W., Jr.: Certain aspects of climate as related to distribution of loblolly pine. *Ecology*, 37:824-834, 1956.
- Hogetsu, K. y Ichimura, S.: Studies on the biological production of Lake Suwa. VI. The ecological studies on the production of phytoplankton. *Japanese J. Bot.*, 14:280-303, 1954.
- Holeman, J. N.: The sediment yield of major rivers of the world. *Water Res.*, 4:737-747, 1968.
- Holdridge, L. R.: Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105:267-368, 1947.
- : *Life Zone Ecology* (2a. ed.). Trop. Res. Center, San Jose, Costa Rica. 206 pp., 1967.
- Hollaender, A. (dir.): *Radiation Biology*. Vol. I. High Energy Radiation Vol. II. Ultraviolet and Related Radiation. Vol. III. Visible and Near-visible Light. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1954.
- Holling, C. S.: Principles of insect predation. *Ann. Rev. Entomol.*, 6:163-182, 1961.
- : The analysis of complex population processes. *Can. Entomol.*, 96:335-347, 1964.
- : The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Canad.*, núm. 45, 60 pp., 1965.
- : The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Canad.*, núm. 48, 86 pp., 1966.
- : The strategy of building models of complex ecological systems. En: *Systems Analysis in Ecology* (K. E. F. Watt, dir.). Academic Press, New York. pp. 195-214, 1966a.
- : Stability in ecological and social systems. En: *Diversity and Stability in Ecological Systems* (Woodwell and Smith, dirs.). Brookhaven Sym. Biol., núm. 22, pp. 128-141, 1969.
- Holling, C. S. y Ewing, Stephen: Blind-man's bluff: Exploring the response surface generated by realistic ecological simulation model. *Proc. Internat. Sym. Stat. Ecol.*, New Haven, Conn. 70 pp., 1969.
- Hollingshead, A. B.: Human ecology and human society. *Ecol. Monogr.*, 10:354-366, 1940.
- Holm-Hansen, V. y Booth, C. R.: The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, 11:510-519, 1966.
- Holm-Hansen, V., Sutcliffe, W. H. y Sharp, J.: Measurement of deoxyribonucleic acid in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, 13:507-514, 1968.
- Holt, S. J.: The food resources of the ocean. *Scient. Amer.*, 221(3):178-194, 1969.
- Holter, M. y Wolfe W.: Optical-mechanical scanning techniques. Univ. Michigan, Willow Run Labs., Infrared Lab. 2900-154-R., 1960.
- Hooker, H. D.: Liebig's law of minimum in relation to general biological problems. *Science*, 46:197-204, 1917.
- Hood, Donald, W. (dir.): Organic matter in natural waters. *Inst. Mar. Sci.*, University of Alaska, Occ. Publ., núm. 1, 625 pp., 1970.
- Hopkins, S. H. y Andrews, J. D.: *Rangia cuneata* on the east coast. *Science*, 167:868-869, 1970.
- Horton, P. A.: The bionomics of brown trout in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, 30:331-338, 1961.
- Hoyt, J. H.: Barrier island formation. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 78:1125-1136, 1967.
- Hozumi, K., Yoda, K. y Kira, T.: Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia. II. Photosynthetic production in an



- evergreen seasonal forest. *Nat. and Life in S.E. Asia* (Japan Soc. Promo. Sci.), 6:57-58, 1969.
- Hubbs, C. L. (dir.): *Zoogeography*. Amer. Assn. Adv. Sci. (Wash.), Publ., 51, 509 pp., 1958.
- Huber, B.: Der Einfluss der Vegetation auf die Schwankungen des CO<sub>2</sub>-Gehaltes der Atmosphäre. *Arch. Met. Wien.*, B 4:154, 1952.
- Huffaker, C. B.: Fundamentals of biological control of weeds. *Hilgardia*, 27:101-167, 1957.
- : Biological control of weeds with insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 4:251-276, 1959.
- Humphrey, R. R.: Field comments on the range condition method for forage survey. *J. Range Mgt.*, 2:1-10, 1949.
- Hungate, F. P. (dir.): *Radiation and Terrestrial Ecosystems*. Proc. Hanford Sym., mayo 3-5, 1965, 1966. Pergamon Press, New York, 1675 pp. (Publicado primero en *Health Physics*, Vol. II, núm. 12, 1965.) 1966.
- Hungate, R. E.: Ecology of bacteria. En: *The Bacteria*, Vol. 4 (I. C. Gunsalus and R. Y. Stanier, dirs.). Academic Press, New York. pp. 95-119, 1962.
- : Symbiotic associations: the rumen bacteria. En: *Symbiotic Associations*. 13th Sym. Soc. Gen. Microbiol. Cambridge University Press. pp. 266-297, 1963.
- : *The Rumen and Its Microbes*. Academic Press, New York. 533 pp., 1966.
- Hunter, W. S. y Vernberg, W. B.: Studies on oxygen consumption of digenetic trematodes. II. Effects of two extremes in oxygen tension. *Exper. Parasit.*, 4:427-434, 1955.
- Huntington, E.: *Mainsprings of Civilization*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1945.
- Hutcheson, Kermit: A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.*, 29:151-154, 1970.
- Hutchinson, G. E.: Limnological studies in Connecticut: critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters. *Ecology*, 25: 3-26, 1944.
- : Nitrogen and biogeochemistry of the atmosphere. *Amer. Scientist.*, 32:178-195, 1944a.
- : On living in the biosphere. *Scient. Monthly*, 67:393-398, 1948.
- : Survey of contemporary knowledge of biogeochemistry. III. The biogeochemistry of vertebrate excretion. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 96:554, 1950.
- : The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Nat. Sci. (Phila.)*, 105:1-12, 1953.
- : The biochemistry of the terrestrial atmosphere. En: *The Earth as a Planet* (G. P. Kuiper, dir.). University of Chicago Press. pp. 371-433, 1954.
- : A treatise in limnology. *Geography, Physics and Chemistry*, Vol. I. John Wiley & Sons, New York, 1015 pp., 1957.
- : Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol.*, 22:415-427, 1957a.
- : Homage to Santa Rosalina, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, 93:145-159, 1959.
- : The Lacustrine Microcosm reconsidered. *Amer. Sci.*, 52:331-341, 1964.
- : The niche: an abstractly inhabited hypervolume. En: *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven, Conn. pp. 26-78, 1965.
- : A Treatise on Limnology. Vol. II. *Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. John Wiley and Sons, Inc., New York. 1115 pp., 1967.
- : Ecological biology in relation to the maintenance and improvement of the human environment. En: *Applied Science and Technical Progress*. Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.). pp. 171-184, 1967a.
- : The biosphere. *Scient. Amer.*, 223(3): 44-53, 1970.
- Hutchinson, G. E. y Bowen, V. T.: A direct demonstration of phosphorus cycle in a small lake. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 33:148-153, 1948.
- : Limnological studies in Connecticut: quantitative radiochemical study of the phosphorus cycle in Linsley Pond. *Ecology*, 31:194-203, 1950.
- Hutner, S. H. y McLaughlin, J. A.: Poisonous tides. *Scient. Amer.*, 199(2):92-97, 1958.
- Hutner, S. H. y Provasoli, L.: Nutrition of algae. *Amer. Rev. Plant Physiol.*, 15:37-56, 1964.
- Huxley, Julian: Chemical regulation and the hormone concept. *Biol. Revs.*, 10:427, 1935.
- Huxley, T. H.: Evidence as to man's place in nature. London. (Reprinted with an introduction by Ashley Montague in *Ann Arbor Paperbacks*, University of Michigan Press, 1959. 184 pp.), 1863.
- Hynes, H. B. N.: *The Biology of Polluted Waters*. Liverpool University Press, Liverpool. 202 pp., 1960.
- : Imported organic matter and secondary productivity in streams. *Proc. XVI Internat. Cong. Zool. (Wash.)*, 4:324-329, 1963.
- Ichimura, Shun-ei: Ecological studies on the plankton in paddy fields. I. Seasonal fluctuations in the standing crop and productivity of plankton. *Japanese J. Bot.*, 14:269-279, 1954.
- Inoue, E., Tani, N., Imai, K. y Isobe, S.: The aerodynamic measurement of photosynthesis over a nursery of rice plants. *J. Agr. Meteor. (Japan)*, 14:45-53, 1958.
- : The aerodynamic measurement of photosynthesis over the wheatfield. *J. Agr. Meteor. (Japan)*, 13:121, 1958a.

- Isaacs, John, D.: The nature of oceanic life. *Scient. Amer.*, 221(3):146-162, 1969.
- Ito, Yosiaki: A comparative study on survivorship curves for natural insect populations. *Japanese. J. Ecol.*, 9:107-115, 1959.
- : Factors that affect the fluctuations of animal numbers, with special reference to insect outbreaks. *Bull. Inst. Agr. Sci. (Japan)*, Series C, núm. 13, pp. 57-89, 1961.
- Ivlev, V. S.: Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen. *Biochem. Ztschr.*, 275:49-55, 1934.
- : The biological productivity of waters. En: *Uspekhi Soureimnoi Biologii (Advances in Modern Biology)*, 19:98-120. (En ruso, inglés transcrita por W. E. Ricker.) *J. Fish. Res. Bd. Canad.*, 23:1727-1759, 1966, 1945.
- : Balance of energy and matter in a closed biological system. En: *Physiology of Marine Animals* (V. S. Ivlev, chief dir.), pp. 107-115. Academy of Sciences, Oceanographic Commission. (En ruso). "Science" Publishing House, Moscow, 1966.
- Jackson, D. F. (dir.): *Algae, Man and the Environment*. Syracuse University Press, Syracuse. 554 pp., 1968.
- Jackson, J. B. C.: Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species. *Science*, 161:479-480, 1968.
- Jackson, R. M. y Raw, F.: *Life in the Soil*. Studies in Biology, núm. 2. St. Martin's Press, New York. 60 pp., 1966.
- Jacot, A. P.: The fauna of the soil. *Quart. Rev. Biol.*, 15:28-58, 1940.
- Jannasch, H. W.: Bakteriellles Wachstum bei geringen Substratkonzentrationen. *Arch. Microbiol.*, 45:323-342, 1963.
- : Growth of marine bacteria at limiting concentrations of organic carbon in seawater. *Limnol., Oceanogr.*, 12:264-271, 1967.
- : Enrichments of aquatic bacteria in continuous culture. *Arch. Microbiol.*, 59:165-173, 1967a.
- : Estimations of bacterial growth rates in natural waters. *J. Bacteriol.*, 99:156-160, 1969.
- Jannasch, H. W. y Jones, G. E.: Bacterial populations in seawater as determined by different methods of enumeration. *Limnol. Oceanogr.*, 4:128-139, 1959.
- Jansen, D. H.: Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20:24-275, 1966.
- : Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 47:315-558. (Véase *Ecology*, 48:26-35, 1967.), 1967.
- Jarrett, H. (dir.): *Environmental Quality in a Growing Economy. Resources for the Future*. Johns Hopkins Press, Baltimore, Md., 1966.
- Javornichy, P. y Prokesova, V.: The influence of protozoa and bacteria upon the oxidation of organic substances in water. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 48:335-350, 1963.
- Jenkins, D. W. (dir.): *Significant Achievements in Space Bioscience, 1958-1964*. NASA SP-92. Supt. Doc., U. S. Government Printing Office, Washington, D. C. 128 pp., 1966.
- : Manned space flight. En: *Significant Achievements in Space Bioscience, 1958-1964* (D. W. Jenkins, dir.). NASA SP-92. pp. 77-109, 1966 a.
- Jenkins, James, H. y Fendley, T. T.: The extent of contamination, detention and health significances of high accumulation of radio-activity in southeastern game populations. *Proc. 22nd. Ann. Conf. Southeast Assoc. Game and Fish Commissioners*, 22:89-95, 1968.
- Jenny, H., Arkley, R. J. y Schultz, A. M.: The pygmy forest-podsol ecosystem and its dune associates of the Medocino coast. *Madrono*, 20:60-75, 1969.
- Johannes, R. E.: Phosphorus excretion in marine animals: microzooplankton and nutrient regeneration. *Science*, 146:923-924, 1964.
- : The influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.*, 10:434-442, 1965.
- : Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef. *Limnol. Oceanogr.*, 12:189-195, 1967.
- : Nutrient regeneration in lakes and oceans. En: *Advances in Microbiology of the Sea*. (M. Droop and E. J. Ferguson Wood, dirs.). Vol. I, pp. 203-213. Academic Press, New York, 1968.
- : Coral reefs and pollution. Report prepared for FAO Technical Conference on Marine Pollution, Roma, diciembre, 1970, 1970.
- Johannes, R. E., Coles, S. L. y Kuenzel, N. T.: The role of zooplankton in the nutrition of scleractinian corals. *Limnol. Oceanogr.*, 15:579-586, 1970.
- Johannes, R. E., Coward, S. J. y Webb, K. L.: Are dissolved amino acids an energy source for marine invertebrates? *Comp. Bioch. Physiol.*, 27:283-288, 1969.
- Johannes, R. E. y Webb, K. L.: Release of dissolved organic compounds by marine and freshwater invertebrates. *Proc. Conf. on Organic Matter in Natural Waters*, 1970.
- Johnson, Cecil, E. (dir.): *Eco-crisis*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 182 pp., 1970.
- Johnson, L. E., Albee, L. R., Smith, R. O. y Moxon, A. L.: Cows, calves and grass. *South Dakota Agr. Expt. St. Bull.* núm. 412, 1951.
- Johnson, P. L.: Radioactive contamination to vegetation. *Photogr. Engr.*, 31:984-990, 1965.
- : A consideration of methodology in photo interpretation. *Proc. 4th Sym. Remote Sensing*

- of Environment, pp. 719-725. University of Michigan Press, Ann Arbor, 1966.
- : Arctic plants, ecosystems and strategies. *Arctic*, 22:341-355, 1969.
- (dir.): *Remote Sensing in Ecology*. University of Georgia Press, Athens. 244 pp., 1969.
- : Dynamics of carbon dioxide and productivity in an arctic biosphere. *Ecology*, 51:73-80, 1970.
- Johnson, P. L. y Vogel, T. C.: Vegetation of the Yukon Flats Region. Alaska Res. Rept. 209. Cold Regions Res. Engin. Lab., Hanover, N. H., 1968.
- Johnston, David, W. y Odum, Eugene, P.: Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, 37:50-62, 1956.
- Jones, J. R., Erichsen: A further ecological study of a calcareous stream in the "Black Mountain" district of south Wales. *J. Anim. Ecol.*, 18:142-159, 1949.
- Juday, Chancey: The annual energy budget of an inland lake. *Ecology*, 21:438-450, 1940.
- : The summer standing crop of plants and animals in four Wisconsin lakes. *Trans. Wisconsin Acad. Sci.*, 34:103-135, 1942.
- Kahl, M. Philip: The food ecology of the wood stork. *Ecol. Monogr.*, 34:97-117, 1964.
- Kale, Herbert, W.: Ecology and bioenergetics of the long-billed marsh wren *Telmatodytes palustris griseus* (Brewster) in Georgia salt marshes. *Publ. Nuttall Ornithol. Club*, núm. 5. Cambridge, Mass. 142 pp., 1965.
- Kamen, Martin, D.: Discoveries in nitrogen fixation. *Scient. Amer.*, 188:38-42, 1953.
- Kamen, Martin, D. y Gest, H.: Evidence for a nitrogenase system in the photosynthetic bacterium *Rhodospirillum rubrum*. *Science*, 109:560, 1949.
- Kanwisher, J. W.: Polarographic oxygen electrode. *Limnol. Oceanogr.*, 4:210-217, 1959.
- Kanwisher, J. W. y Wainwright, S. A.: *Biol. Bull.*, 133:378-390, 1967.
- Kardos, L. T.: Waste water renovation by the land—a living filter. En: *Agriculture and Quality of Our Environment* (Brady, dir.). *Publ. núm. 85, Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.)*. pp. 241-250, 1967.
- Kaushik, N. K. y Haynes, N. B. N.: Experimental study on the role of autumn-shed leaves in aquatic environments. *J. Ecol.*, 56:229-243, 1968.
- Kawaguti, S.: An electron microscope proof for a path of nutritive substances from zooxanthellae to the reef coral tissue. *Proc. Japanese Acad.*, 40:832-835, 1964.
- Kawanabe, Hirayo: Food competition among fishes. *Mem. College Sci. Univ. Kyoto, Ser. B.*, 26: 253-268, 1959.
- Keeling, C. D.: Is carbon dioxide from fossil fuels changing man's environment? *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 114(1):10-17, 1970.
- Keever, Catherine: Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 20:229-250, 1950.
- : *Heterotheca latifolia*, a new and aggressive exotic dominant in Piedmont old-field succession. *Ecology*, 36:732-739, 1955.
- Keith, Lloyd, B.: *Wildlife's Ten-year Cycle*. University of Wisconsin Press, Madison. 201 pp., 1963.
- Kendeigh, S. Charles: The role of environment in the life of birds. *Ecol. Monogr.*, 4:299-417, 1934.
- : Measurement of bird populations. *Ecol. Monogr.*, 14:67-106, 1944.
- : Effect of temperature and season on energy resources of the English Sparrow. *Auk*, 66:113-127, 1949.
- : *Animal Ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J. 468 pp., 1961.
- : Energy response of birds to their thermal environment. *Wilson Bull.*, 81:441-449, 1969.
- Kennedy, J. S.: The motivation of integrated control. *J. App. Ecol.*, 4:492-499, 1968.
- Kepes, A. y Cohen, G. N.: Permeation. En: *The Bacteria*, Vol. 4 (E. C. Gunsalus and R. Y. Stanier, dirs.). Academic Press, New York. pp. 179-221, 1962.
- Kershaw, K. A.: Quantitative and dynamic ecology. Elsevier Publishing Co., Amsterdam, 1964.
- Kettlewell, H. B. D.: Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 10:287-301, 1956.
- Kharasch, M. S.: Heats of combustion of organic compounds. *Bur. Std. J. Res.*, 2:359-430, 1929.
- Kiel, W. H. (dir.): Introduction of exotic animals; ecological and socioeconomic considerations. Texas A and M University, College Station. 25 pp., 1968.
- Kilgore, W. W.: Chemosterilants. En: *Pest Control: Biological, Physical and Selected Chemical Methods* (Kilgore and Douth, dirs.). Academic Press, New York. pp. 197-239, 1967.
- Kilgore, W. W. y Douth, R. L. (dirs.): *Pest Control: Biological, Physical and Selected Chemical Methods*. Academic Press, New York, 1967.
- Kimball, James, W.: Pheasant population characteristics and trends in the Dakotas. *Trans. 13th N. A. Wildl. Conf.*, 13:291-314, 1948.
- Kimura, M.: Primary production of the warm temperate level forests in the southern part of Osumi Peninsula, Kyushu, Japan. *Mic. Res. Inst. Nat. Res.*, 52:36-47, 1960.
- King, C. A. M.: *An Introduction to Oceanography*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York. 337 pp., 1967.
- King, Ralph, T.: Is it a wise policy to introduce exotic game birds? *Aud. Mag.*, 44:136-145; 230-236, 1942.
- Kinne, Otto: Über den Einfluss des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei dem Hydroidpolypen *Cordylo-*

- phora caspia* (Pallas), Thecata, Clavidae. Zool. Jahrb., 66:565-638, 1956.
- Kinne, Otto (dir.): *Marine Ecology*, Volume I, Environmental Factors. John Wiley & Sons, Inc., New York. 624 pp., 1970.
- Kira, T. y Shidei, T.: Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japanese J. Ecol.*, 17:70-87, 1967.
- Kittredge, J., Jr.: The forest floor of the Chaparral of the San Gabriel Mountains, California. *J. Agric. Res.*, 58:521-535, 1939.
- Klages, K. H. W.: *Ecological Crop Geography*. Macmillan Company, New York, 1942.
- Kleiber, Max: *The Fire of Life*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1961.
- Kleiber, Max y Dougherty, J. E.: The influence of environmental temperature on the utilization of food energy in baby chicks. *J. Gen. Physiol.*, 17:701-726, 1934.
- Klement, Alfred, W.: Radioactive fallout phenomena and mechanisms. *Health Physics*, 11:1265-1274, 1965.
- Klopfer, P. H.: *Behavioral Aspects of Ecology*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J. 166 pp., 1962.
- : Imprinting: a reassessment. *Science*, 147: 302-303, 1965.
- Klopfer, P. H. y Hailman, J. P.: *An Introduction to Animal Behavior: Ethology's First Century*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J. 297 pp., 1967.
- Klopfer, P. H. y MacArthur, R. H.: On the causes of tropical species diversity: Niche overlap. *Amer. Nat.*, 95:223-226, 1961.
- Kluijver, H. N.: The population ecology of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea*, 39:1-135, 1951.
- Knight-Jones, E. W.: Preliminary studies of nanoplankton and ultraplankton systematics and abundance by a quantitative culture method. *J. Cons. Explor. Mer.*, 17:140-155, 1951.
- Knipling, E. B.: Leaf reflectance and image formation on color infrared film. En: *Remote Sensing in Ecology* (P. L. Johnson, dir.). University of Georgia Press, Athens. pp. 17-29, 1969.
- Knipling, E. F.: The eradication of the screw-worm fly. *Scient. Amer.*, 203(4):54-61, 1960.
- : The sterility principle. *Agr. Sci. Rev.*, 1(1):2, 1963.
- : The sterility method of pest population control. En: *Research in Pesticides* (G. O. Chichester, dir.). Academic Press, New York. pp. 233-249, 1965.
- : Sterile technique, principles involved, current application, limitations and future applications. En: *Genetics of Insect Vectors of Disease* (Wright and Pal, dirs.). Elsevier Publishing Co., Amsterdam. pp. 587-616, 1967.
- Koch, R.: Zur Untersuchung von pathogenen Organismen. *Mittl. Kaiserl. Ges. Amt.*, 1:148, 1881.
- Kohn, Alan, J. y Helfrich, Philip. Primary organic productivity of a Hawaiian coral reef. *Limnol. Oceanogr.*, 2:241-251, 1957.
- Komarek, E. V.: The natural history of lightning. Proc. 3a. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf., Tallahassee, Fla. pp. 139-184, 1964.
- : Fire and the ecology of man. Proc. 6th Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf., Tallahassee, Fla. pp. 143-170, 1967.
- (dir.): Ecological animal control by habitat management. Tall Timbers Res. Sta., Tallahassee, Fla. 244 pp., 1969.
- Kononova, M. M.: *Soil Organic Matter: Its Nature, Its Role in Soil Formation and in Soil Fertility*. (Translated from Russian by T. Z. Nowankowski and G. A. Greenwood.) Pergamon Press, N. Y. 450 pp., 1961.
- Konrad, T. G.: Radar as a tool in meteorology, entomology and ornithology. Proc. 5th Symp. Remote Sensing of Environment. University of Michigan Press, Ann Arbor, 1968.
- Kozlowski, T. T.: *Water Metabolism in Plants*. Harper & Row Publishers, Inc., New York, 1964.
- (dir.): *Water Deficits and Plant Growth*. 2 Vols. Academic Press, New York, 1968.
- Krajina, V. J.: Ecology of forest trees in British Columbia. En: *Ecology of Western North America* (University of British Columbia, Vancouver), 2:1-147, 1969.
- Krauss, R. W.: Mass culture of algae for food and other organic compounds. *Amer. J. Bot.*, 49:425-435, 1962.
- Krenkel, R. A. y Parker, F. L. (dirs.): *Biological Aspects of Thermal Pollution*. Proc. Nat. Sym. Therm. Poll. Vanderbilt University Press, Nashville, Tenn., 1969.
- Krinov, E. L.: Spectral reflectance properties of natural formations. Academy of Sciences, U.S. S.R. (Translated by G. Belkov, Natural Resources Council of Canada, 1953.) Tech. transl. 439, p. 268, 1947.
- Krutch, Joseph, W.: *The Voice of the Desert*. William Sloane Associates, New York, 1955.
- Kucera, C. L., Dahlman, R. C. y Koelling, M. L.: Total net productivity and turnover on an energy basis for tall grass prairie. *Ecology*, 48:536-541, 1967.
- Kuentzel, L. E.: Bacteria, carbon dioxide and algal blooms. *J. Water Poll. Cont. Fed.*, 41:1737-1747, 1969.
- Kuenzler, E. J.: Niche relations of three species of Lycosid spiders. *Ecology*, 39:494-500, 1958.
- : Phosphorus budget of a mussel population. *Limnol. Oceanogr.*, 6:400-415, 1961.
- : Structure and energy flow of a mussel population. *Limnol. Oceanogr.*, 6:191-204, 1961a.

- Kühnelt, W.: *Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt*. Wien, 1950.
- Kulp, J. L., Eckelmann, W. R. y Schulert, A. P.: Strontium-90 in man. I. *Science*, 125:219. II. *Science*, 127:266-274, 1957.
- Kusnetsov, S. J.: A study of the size of bacterial populations and of organic matter formation due to the photo- and chemosynthesis in water bodies of different types. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 13: 156-169, 1958.
- : Produktion der Biomasse heterotropher Bakterien und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung im Rubinsk-Stausee. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 16:1493-1500, 1967.
- Kurihara, Y., Aedie, J. M., Hobson, P. N. y Mann, S. O.: Relationship between bacteria and ciliate protozoa in the sheep rumen. *Japanese Gen. Microbiol.*, 51:267-288, 1968.
- Kusumoto, T.: An ecological analysis of the distribution of broad-leaved evergreen trees, based on dry matter production. *Japanese J. Bot.*, 17: 307-331, 1961.
- Kutkuhn, J. H.: The role of estuaries in the development and perpetuation of commercial shrimp resources. En: *A Symposium on Estuarine Fisheries* (R. F. Smith, dir.). *Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. núm. 3*, pp. 16-36, 1966.
- Lack, David, L.: Ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*). *J. Anim. Ecol.*, 14:12-16, 1945.
- : *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, New York, 1947.
- : *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, New York, 1954.
- : Watching migration by radar. *Brit. Birds*, 52:258-267, 1959.
- : Radar evidence on migratory orientation. *Brit. Birds*, 55:139-158, 1962.
- : Tit niches in two worlds; or homage to Evelyn Hutchinson. *Amer. Nat.*, 103:43-49, 1969.
- Ladd, H. S.: *Science*, 134:703-715, 1961.
- Ladd, H. S. y Tracey, J. I.: The problem of coral reefs. *Sci. Mon.*, 69:297-305, 1949.
- Lalou, C.: Studies on bacterial precipitation of carbonates in sea water. *J. Sed. Pet.*, 27:190-195, 1957.
- Lamprey, H. P.: Estimation of the large mammal densities, biomass and energy exchange in the Tarangire Game Reserve and the Masai Steppe in Tanganyika. *E. Afr. Wildl. J.*, 2:1-47, 1964.
- Lane, Charles, E. (dir.): *Reservoir Fishery Resources Symposium*. *Amer. Fish. Soc. Washington, D. C.* 569 pp.
- Lang, R. y Barnes, O. K.: Range forage production in relation to time and frequency of harvesting. *Wyoming Agr. Exp. Sta. Bull. núm. 253*, 1942.
- Lange, O. L., Kock, W. y Schulze, E. D.: CO<sub>2</sub>-gas exchange and water relationships of plants in the Negev desert at the end of the dry period. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, 82:39-61, 1969.
- Lange, W.: Effect of carbohydrates on the symbiotic growth of planktonic blue-green algae with bacteria. *Nature*, 215:2177, 1967.
- Langley, L. L.: *Homeostasis*. Reinhold Publishing Company, New York, 1965.
- Lapp, Ralph, E. y Andrews, Howard, L.: *Nuclear Radiation Physics* (2a. ed.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1954.
- Larkin, P. A.: Interspecific competition and exploitation. *J. Fish. Res. Bd. Canad.*, 20:647-678, 1963.
- Larkin, P. A. y Hourston, A. S.: A model for the simulation of the population biology of Pacific salmon. *J. Fish. Res. Bd. Canad.*, 21:1245-1265, 1964.
- Laskey, Amelia, R.: A study of nesting eastern bluebirds. *Bird-Banding*, 10:23-32, 1939.
- Lauff, George, A. (dir.): *Estuaries*. *Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. núm. 83*. Washington, D. C. 757 pp., 1967.
- Lave, Lester, B. y Seskin, E. P.: Air pollution and human health. *Science*, 169:723-733, 1970.
- Lawson, F. R.: Theory of control of insect populations by sexually sterile males. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 60:713-722, 1967.
- Lederberg, J.: Exobiology: Approaches to life beyond the earth. *Science*, 132:393-400, 1960.
- Leeds, A. y Vayda, A. P.: Man, culture and animals. The role of animals in human ecological adjustments. *Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. núm. 78*, 304 pp., 1965.
- Leigh, E. G.: On the relation between productivity, diversity and stability of a community. *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.)*, 53:777-783, 1965.
- Leighly, John (dir.): *Land and Life—A Selection from the Writings of Carl Ortwin Sauer*. University of California Press, Berkeley. 435 pp., 1967.
- Leighty, R. D.: Terrain mapping from aerial photography for purpose of vehicle mobility. *J. Terramechanics*, 2:55-67, 1965.
- Lemon, E. R.: Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field. *Agron. J.* 52:697-703 y *Agron. J.*, 58:265-268, 1966.
- : Aerodynamic studies of CO<sub>2</sub> exchange between the atmosphere and the plant. En: *Harvesting the Sun* (San Pietro, y col., dirs.). Academic Press, New York. pp. 263-290, 1967.
- Lenhoff, Howard, M.: Behavior, hormones, and hydra. *Science*, 161:434-442, 1968.
- Lent, C. M. (dir.): Adaptations of intertidal organisms. *Amer. Zool.*, 9:269-426, 1969.
- Leopold, Aldo: *Game Management*. Charles Scribner's Sons, New York, 1933.

- : The conservation ethic. *J. Forestry*, 31: 634-643, 1933a.
- : Lakes in relation to terrestrial life patterns. En: *A Symposium on Hydrobiology*. University of Wisconsin Press, Madison. pp. 17-22, 1941.
- : Deer irruptions. *Wisconsin Cons. Bull.*, Aug., 1943. Reprinted in *Wisconsin Cons. Dept. Publ.*, 321:3-11, 1943.
- : The land ethic. En: *A Sand Country Almanac*. Oxford University Press, New York, 1949.
- Leopold, Aldo y Jones, S. E.: A phenological record for Sauk and Dane Counties. *Wisconsin*, 1935-1945. *Ecol. Monogr.*, 17:81-122, 1947.
- Leopold, Luna, B. y Langbein, W. B.: The concept of entropy in landscape evolution. *U. S. Geol. Surv. Paper* 500 A, 1962.
- Leopold, L. B. y Maddock, Thomas. *The Flood Control Controversy: Big Dams, Little Dams, and Land Management*. The Ronald Press, New York, 1954.
- Leslie, P. H.: On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183-212, 1945.
- Leslie, P. H. y Park, Thomas: The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecology*, 30:469-477, 1949.
- Leslie, P. H. y Ranson, R. M.: The mortality, fertility, and rate of natural increase of the Vole (*Microtus agrestis*) as observed in the laboratory. *J. Anim. Ecol.*, 9:27-52, 1940.
- Levi, Herbert W.: *Sci. Mon.*, 74:315-322, 1952.
- Levins, Richard: The strategy of model building in population biology. *Amer. Scient.*, 54:421-431, 1966.
- Lewin, J. C.: Heterotrophy in marine diatoms. En: *Marine Microbiology* (C. H. Oppenheimer, dir.). Charles C Thomas, Springfield, Ill. pp. 229-235, 1963.
- Lewin, J. C. y Lewin, R. A.: Auxotrophy and heterotrophy in marine littoral diatoms. *Canad. J. Microbiol.*, 6:127-134, 1960.
- Lewis, J. K.: Range management viewed in the ecosystem framework. En: *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management* (G. Van Dyne, dir.). Academic Press, New York, pp. 97-187, 1969.
- Lewontin, R. C.: Interdeme selection controlling apolymorphism in the house mouse. *Amer. Nat.*, 96:65-78, 1962.
- (dir.): *Population Biology and Evolution*. Syracuse University Press, Syracuse, N. Y. 205 pp., 1968.
- Libby, W. F.: *Radiocarbon Dating*. University of Chicago Press, Chicago, 1955.
- : Radioactive fallout and radioactive strontium. *Science*, 123:657-658, 1956.
- Liebig, Justus: *Chemistry in Its Application to Agriculture and Physiology*. Taylor and Walton, London. (4a. ed. 1847.), 1840.
- Lieth, Helmut (dir.): *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany. 156. pp., 1962.
- : The role of vegetation in the carbon dioxide content of the atmosphere. *J. Geophys. Res.*, 68(13):3887-3898, 1963.
- : Versuch einer Kartographischen Darstellung der Productivität der Pflanzendecke auf der Erde. En: *Geographisches Taschenbuch* 1964/65. Franz Steiner Verlag, Weisbaden. pp. 72-80, 1964.
- Ligon, J. D.: Sexual differences in foraging behavior in two species of *Dendrocopos* woodpeckers. *Auk*, 85:203-215, 1968.
- Liken, G. E., Bormann, F. H. y Johnson, N. M.: Nitrofication: Importance to nutrient losses from a cutover forested ecosystem. *Science*, 163:1205-1206, 1969.
- Likens, G. E., Bormann, F. H., Johnson, N. M. y Pierce, R. S.: The calcium, magnesium, potassium and sodium budgets for a small forested ecosystem. *Ecology*, 48:772-785, 1967.
- Lindeman, Raymond, L.: Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. *Amer. Midl. Nat.*, 26:636-673, 1941.
- : The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23:399-418, 1942.
- Lloyd, M. y Ghelardi, R. J.: A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33:421-425, 1964.
- Lloyd, M., Zar, J. H. y Karr, J. R.: On the calculation of information-theoretical measures of diversity. *Amer. Midl. Nat.*, 79:257-272, 1968.
- Lohman, S. W. y Robinove, C. J.: Photographic description and appraisal of water resources, *Photogrammetria*, 19:21-41, 1964.
- Loomis, R. S., Williama, W. A. y Duncan, W. G.: Community architecture and the productivity of terrestrial plant communities. En: *Harvesting the Sun* (A. San Pietro, y col., dirs.). Academic Press, N. Y. pp. 291-308, 1967.
- Loosanoff, V. L.: New advances in the study of bivalve larvae. *Amer. Sci.*, 42:607-624, 1954.
- Lord, R. D.: Magnitudes of reproduction in cottontail rabbits. *J. Wildl. Mgt.*, 25:28-33, 1961.
- Lorenz, K. Z.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.*, 83:137-214. (See also *Auk*, 54:245-273-, 1937.), 1935.
- : The comparative method of studying innate behaviour patterns. En: *Soc. Exp. Biol. Symp. Physiological mechanisms in animal behavior*. IV. pp. 221-268. Academic Press, New York, 1950.
- : *King Solomon's Ring*. Thomas Y. Crowell, New York. (See also 1961 reprint published by William Morrow & Company, New York.), 1952.
- : *On Aggression*. Methuen, London, 1966.

- : *Evolution and Modification of Behaviour*. Methuen, London, 1966a.
- Lotka, A. J.: *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore. 460 pp. Reprinted by Dover Publ., New York, 1956. 1925.
- Loutit, J. F.: The experimental animal for the study of biological effects of radiation. Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva, 11:3-6, 1956.
- : *Irradiation of Mice and Men*. University of Chicago Press, Chicago, 1962.
- Lovasich, J. L., Neyman, Jerzy, Scott, E. L. y Smith, J. A.: Timing of the apparent effects of cloud seeding. *Science*, 165:892-893, 1969.
- Lovelace, B., Colwell, R. G. y Tubiash, H.: Quantitative and qualitative study of the commensal bacterial flora of *Crassostrea virginica* in Chesapeake Bay. Proc. Natl. Shellfish Assn., 58:82-87, 1968.
- Lowe, C. H. y Heath, W. G.: Behavioral and physiological responses to temperature in the desert publish *Cyprinodon macularius*. *Physiol. Zool.*, 42:53-59, 1969.
- Lowe, D. S. y Braithwaite, J. G. N.: A spectrum matching technique for enhancing image contrast. *Appl. Optics*, 5:893-898, 1966.
- Lowman, P. D., Jr.: The earth and orbit. *National Geographic Magazine*, pp. 654-671, 1966.
- Lowry, William, P.: The climate of cities. *Scient. Amer.*, 217(2):15-23, 1967.
- Lucas, C. E.: The ecological effects of external metabolites. *Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc.*, 22: 270-295, 1947.
- Lueder, D. R.: Aerial photographic interpretation: Principles and applications. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York. 462 pp., 1959.
- Lundegårdh, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1954.
- Lynch, D. L. y Cotnoir, L. J., Jr.: The influence of clay minerals on the breakdown of certain organic substances. *Soil Sci. Proc.*, 20:367-370, 1956.
- Maaloe, O. N. y Kjeldgaard, O.: Benjamin Co., Inc., New York, 1966.
- MacArthur, Robert: On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.)*, 45:293-295, 1957.
- : On the relative abundance of species. *Amer. Nat.*, 94:25-36, 1960.
- : Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40:410-533, 1965.
- : The theory of the niche. En: *Population Biology and Evolution* (R. C. Lewontin, dir.). Syracuse University Press, Syracuse. pp. 159-176, 1968.
- MacArthur, R. y Connell, Joseph: *The Biology of Populations*. John Wiley & Sons, Inc., N. Y. 200 pp., 1966.
- MacArthur, R. y Levins, R.: The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.*, 101:377-385, 1967.
- MacArthur, R. y MacArthur, J.: On bird species diversity. *Ecology*, 42:594-598, 1961.
- MacArthur, R. y Wilson, E. O.: *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J. 203 pp., 1967.
- MacDonald, G. J. F.: Science and politics in rain-making. *Bull. Atom. Scient.* Octubre, pp. 8-14, 1968.
- MacFadyen, A.: The meaning of productivity in biological systems. *J. Anim. Ecol.*, 17:75-80, 1949.
- : Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility. *Ann. Appl. Biol.*, 49:215-218, 1961.
- : *Animal Ecology: Aims and Methods* (2a. ed.). Pitman, London. 344 pp., 1963.
- : Energy flow in ecosystems and its exploitation in grazing. En: *Symposium on Grazing* (D. J. Crisp, dir.). Blackwell, Oxford, pp. 3-20, 1964.
- : Soil metabolism in relation to ecosystem energy flow and to primary and secondary production. En *Method of Study in Soil Ecology* (J. Phillipson, dir.). UNESCO, Paris. pp. 167-172, 1970.
- Machenthum, K. M.: The practice of water pollution biology. *Fed. Water Poll. Cont. Adm.*, Washington, D. C. 281 pp. (Available from the U. S. Gov. Printing Office.), 1969.
- Mackereth, F. J. H.: Chemical investigations of lake sediments and their interpretation. *Proc. Roy. Soc. London, Series B*, 161:295-309, 1965.
- MacLulich, D. A.: Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser.*, núm. 43, 1937.
- Maguire, Bassett: A partial analysis of the niche. *Amer. Nat.*, 101:515-523, 1967.
- Major, Jack: A functional, factorial approach to plant ecology. *Ecology*, 32:392-412, 1951.
- Malin, James, C.: Soil, animal and plant relations of the grassland, historically reconsidered. *Sci. Mon.*, 76 207-220, 1953.
- : *The Grasslands of North America: Prolegomena to Its History*. 3a. printing, with addenda. James C. Malin, Lawrence, Kan, 1956.
- Malone, C. R.: The effects of diazinon contamination on an old-field ecosystem. *Amer. Midl. Nat.*, 82:1-27, 1969.
- Malthus, T. R.: *An Essay on the Principle of Population*. Johnson, London. (Reprinted in Everyman's Library, 1914.), 1798.
- Mandel, M.: New approaches to bacterial taxonomy: perspectives and prospects. *Ann. Rev. Microbiol.*, 33:239-274, 1969.
- Mann, K. H.: The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the River Thames. *Verh. itn. Ver. Limnol.*, 15:485-495, 1964.

- : Energy transformations by a population of fish in the river Thames. *J. Anim. Ecol.*, 34:253-275, 1965.
- : Heated effluents and their effect on the invertebrate fauna of rivers. *Proc. Soc. Water Treatment Exam.*, 14:45-53, 1965.
- : The dynamics of aquatic ecosystems. En: *Advances in Ecological Research*, Vol. 6 (J. B. Cragg, dir.). Academic Press, New York. pp. 1-81, 1969.
- Manning, W. M. y Juday, R. E.: The chlorophyll content and productivity of some lakes in north-eastern Wisconsin. *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts. Lett.*, 33:363-393, 1941.
- Marchinton, R. L.: Portable radios in determination of ecological parameters of large vertebrates with reference to deer. En: *Remote Sensing in Ecology* (P. L. Johnson, dir.). University of Georgia Press, Athens. pp. 148-163, 1969.
- Margalef, Ramon: Diversidad de Especies en las Comunidades Naturales. *Proc. Inst. Biol. Apl.*, 9:5, 1951,
- : Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. En: *Perspectives in Marine Biology* (Buzzati-Traverso, dir.). University of California Press, Berkeley. pp. 323-347, 1958.
- : Information theory in ecology. *Gen. Syst.*, 3:36-71, 1958a.
- : Correlations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hydrobiologia*, 18:155-164, 1961.
- : Communication of structure in plankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 6(2):124-128, 1961a.
- : Successions of populations. *Adv. Frontiers of Plant Sci.* (Institut. Adv. Sci. & Culture, New Delhi, India), 2:137-188, 1963.
- : On certain unifying principles in ecology. *Amer. Nat.*, 97:357-374, 1963a.
- : Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 15:169-170, 1964.
- : Concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5: 257-289, 1967.
- : The food web in the pelagic environment. *Helgolander Wiss. Meeresunters.*, 15:548-559, 1967a.
- : *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago. 112 pp., 1968.
- Margalef, R. y Ryther, J. H.: Pigment composition and productivity as related to succession in experimental populations of phytoplankton. *Boil. Bull.*, 119:326-327, 1960.
- Marine, Gene: *America the Raped*. The engineering mentality and the devastation of a continent. Simon and Schuster, New York, 1969.
- Marler, P. R. y Hamilton, Jr., W. J.: *Mechanisms of Animal Behavior*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 771 pp., 1966.
- Marmur, J., Falkow, S. y Mandel, M.: New approaches to bacterial taxonomy. *Ann. Rev. Microbiol.*, 17:329-372, 1963.
- Marsh, George Perkins: *Man and Nature; or Physical Geography as Modified by Human Action*. Reprinted by Harvard University Press, Cambridge, 1965 (D. Lowenthal, dir.). For an evaluation of Marsh's classic, see Russell, Franklin, 1968. *Horizon*, 10:17-23, 1864.
- Marsh, J. A.: Primary productivity of reef-building calcareous red algae. *Ecology*, 51:255-263, 1970.
- Marshall, S. M. y Orr, A. P.: *The Biology of a Marine Copepod Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver and Boyd, London, 1955.
- Mason, H. L. y Langenheim, J. H.: Language analysis and the concept environment. *Ecology*, 38:325-340, 1957.
- Mason, W. H. y Odum, E. P.: The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides of detritus-feeding animals. *Proc. 2a. Nat. Sym. on Radioecology* (D. J. Nelson and F. C. Evans, dirs.). Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Inf., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va. pp. 721-724, 1969.
- Martin, Michael, M.: The biochemical basis of the fungus-attine ant symbiosis. *Science*, 169:16-20, 1970.
- Maruyama, M.: The second cybernetics. Deviation-amplifying mutual causal processes. *Amer. Sci.*, 51:164-179, 1963.
- Mayberry, W. R., Prochazka, G. J. y Payne, W. J.: Growth yields of bacteria on selected organic compounds. *Appl. Microbiol.*, 15:1332-1338, 1967.
- McConnell, William, J.: Productivity relations in carboy microcosms. *Limnol. Oceanogr.*, 7:335-343, 1962.
- McCormick, F. J.: Effects of ionizing radiation on a pine forest. En: 2a. Nat. Sym. Radioecology (D. Nelson and F. Evans, dirs.). Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va. pp. 78-87, 1969.
- McCormick, F. J. y Platt, R. B.: Effects of ionizing radiation on a natural plant community. *Rad. Bot.*, 2:161-204, 1962.
- McCormick, F. J. y Golley, F. B.: Irradiation of natural vegetation—an experimental facility, procedures and dosimetry. *Health Physics*, 12:1467-1474, 1966.
- McCormick, Robert, A. y Ludwig, J. H.: Climate modification by atmospheric aerosols. *Science*, 156:1358-1359, 1967.
- McCullough, D. R., Olson, C. E. y Queal, L. M.: Progress in large animal census by thermal mapping. En: *Remote Sensing in Ecology* (P. L. Johnson, dir.). University of Georgia Press, Athens. pp. 138-147, 1969.



- McDiffett, Wayne, F.: The transformation of energy by a stream detritivore, *Pteronarcys scotti* (Plecoptera). *Ecology*, 51:975-988, 1970.
- McDonald, D. R.: Biological interactions associated with spruce budworm infestations. En: *Ecological Effects of Nuclear War* (G. Woodwell, dir.). Brookhaven Nat. Lab. Publ. núm. 917, pp. 61-68, 1965.
- McDowell, M. E. y Leveille, G. A.: Algae systems. Conference on Space Nutrition and Related Waste Problems. NASA SP-70, pp. 317-322, 1964.
- McGinnis, J. T., Golley, F. B., Clements, R. G., Child, G. I. y Duever, M. J.: Element and hydrologic budgets of the Panamanian tropical moist forest. *BioScience*, 19:697-700, 1969.
- McGinnis, S. M. y Dickson, L. L.: Thermoregulation in the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Science*, 156:1757-1759, 1967.
- McHarg, Ian, L.: *Design with Nature*. Natural History Press, Garden City, N. Y. 197 pp., 1969.
- McIntire, C. D. y Phinney, H. K.: Laboratory studies of periphyton production and community in lotic environments. *Ecol. Monogr.*, 35:237-258, 1965.
- McIntosh, Robert, P.: The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.*, 33:130-187, 1967.
- : An index of diversity and the relation of certain concepts of diversity. *Ecology*, 48:392-404, 1967a.
- McLaughlin, J. J. A. y Zahl, P. A.: Endozoic algae. En: *Symbiosis* (S. M. Henry, dir.). Academic Press, New York. pp. 257-297, 1966.
- McMillan, Calvin: Nature of the plant community, 1. Uniform garden and light period studies of five grass taxa in Nebraska. *Ecology*, 37:330-340, 1956.
- : Ecotypes and community function. *Amer. Nat.*, 94:245-255, 1960.
- : Ecotypes and ecosystem function. *BioScience*, 19:131-134, 1969.
- McNaughton, S. J.: Ecotype function in the *Typha* community-type. *Ecol. Monogr.*, 36:297-325, 1966.
- : Structure and function in California grasslands. *Ecology*, 49:962-972, 1968.
- McPherson, J. K. y Muller, Cornelius, H.: Allelopathic effects of *Adonostoma fasciculatum* "chamise" in California chaparral. *Ecol. Monogr.*, 39:177-198, 1969.
- Meggers, Betty, J.: Environmental limitation to the development of culture. *Amer. Anthropol.*, 56: 801-824, 1954.
- Mellanby, Helen: *Animal Life in Fresh Water*. Methuen, London, 1938.
- Menhinick, Edward, F.: Comparison of invertebrate populations of soil and litter of mowed grasslands in areas treated and untreated with pesticides. *Ecology*, 43:556-561, 1962.
- : Estimation of insect population density in herbaceous vegetation with emphasis on removal sweeping. *Ecology*, 44:617-622, 1963.
- : A comparison of some species diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, 45:859-861, 1964.
- : Structure, stability and energy flow in plants and arthropods in a sericea *Lespedeza* stand. *Ecol. Monogr.*, 37:255-272, 1967.
- Menshutkin, V. V.: The realization of elementary models for fish populations on electronic computers. (En ruso.) *Vopr. Ikhtiol.*, 4:625-631, 1962.
- Menzel, D. W., Hulberth, E. M. y Ryther, J. H.: The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton. *Deep-Sea Res.*, 10:209-219, 1963.
- Menzel, D. W. y Ryther, J. H.: Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron. *Deep-Sea Res.*, 7:276-281, 1961.
- Menzel, D. W. y Spaeth, J. P.: Occurrence of vitamin B<sub>12</sub> in the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 7:151-154, 1962.
- Merrell, D. J.: *Evolution and Genetics*. Holt, Rinehart and Winston, New York, 1962.
- Merriam, C. Hart: Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. *National Geographic Magazine*, 6:229-238. (Véase también Life zones and crop zones. U. S. D. A. Bull. núm. 10, 1899.), 1894.
- Meslow, E. C. y Keith, L. B.: Demographic parameters of a snowshoe hare population. *J. Wildl. Mgt.*, 32:812-834, 1968.
- Meyer, M. P. y French, D. W.: Detection of diseased trees. *Photogr. Engr.*, 33:1035-1040, 1967.
- Michael, Donald, N.: *The Unprepared Society. Planning For a Precarious Future*. Basic Books, Inc., New York. 138 pp., 1968.
- Miettinen, J. K.: Enrichment of radioactivity by arctic ecosystems in Finnish Lapland. En: *Proc. 2a. National Sym. on Radioecology* (Nelson and Evans, dirs.). Clearinghouse Fed. Sci., Tech. Info., Springfield, Va., 1969.
- Milhorn, H. T.: *The Application of Control Theory to Physiological Systems*. W. B. Saunders Company, Philadelphia. 386 pp., 1966.
- Miller, Alden, H.: Breeding cycles in a constant equatorial environment in Columbia, South America. *Acta XI Cong. Internat. Orn.*, Basal. pp., 495-503, 1955.
- Miller, George, P. (dir.): Applied science and technological progress. *Nat. Acad. Sci. Rept.* (Available from Supt. Doc., Washington, D. C.), 1967.
- Miller, M. W. y Berg, G. G. (dirs.): *Chemical Fallout*. Charles C. Thomas, Springfield, Ill., 1969.
- Miller, R. G.: The interpretation of tropical vegetation and crops on aerial photographs. *Photogrammetria*, 16:230-240, 1960.

- Miller, R. S.: *Pattern and Process in Competition*. Adv. Ecol. Res., 4:1-73. Academic Press, New York, 1967.
- Miller, S. L.: A production of amino acids under possible primitive earth conditions. *Science*, 117: 528-529, 1953.
- : Mechanism of synthesis of amino acids by electric discharge. *Biochem. Biophys. Acta*, 23:480, 1957.
- Milne, A.: Theories of natural control of insect populations. Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol., 22:253-271, 1957.
- : On a theory of natural control of insect population. *J. Theor. Biol.*, 3:19-50, 1962.
- Milsum, J. H.: *Biological control systems analysis*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York. 466 pp., 1966.
- Milthorpe, F. L.: *The Growth of Leaves*. Butterworth Publications, London, 1956.
- Milton, John (dir.): Ecological aspects of international development (Proc. Conf. at Airlie House, Warrenton, Va. 1968). Unpublished manuscripts on Mekong river development, the Kariba lake basin, the Aswan dam, and others.
- Minshall, G. W.: Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community. *Ecology*, 48:139-149, 1967.
- Mishan, E. J.: *The cost of economic growth*. Staples Press, London, 1967.
- Mishima, Jiro y Odum, E. P.: Excretion rate of Zn<sup>65</sup> by *Littorina irrorata* in relation to temperature and body size. *Limnol. Oceanogr.*, 8:39-44, 1963.
- Misra, R., Singh, J. S. y Singh, K. P.: A new hypothesis to account for the opposite trophic-biomass structure on land and in water. *Current Sci. (India)*, 37:382-383, 1968.
- Möbius, Karl: *Die Auster und die Austernwirtschaft*. Berlin. Translated into English and published in Rept. U. S. Fish Comm., 1880, pp. 683-751, 1877.
- Mock, C. R.: Natural and altered estuarine habitats of penaeid shrimp. *Proc. Gulf and Caribbean Fisheries Inst.*, 19:86-98, 1966.
- Mohr, Carl, O.: Comparative populations of game, fur and other mammals. *Amer. Midl. Nat.*, 24: 581-584, 1940.
- Möller, F.: On the influence of changes in the CO<sub>2</sub> concentration in air on the radiation balance of the earth's surface and on the climate. *J. Geophys. Res.*, 68:3877-3886, 1963.
- Monk, Carl, D.: Ecological importance of root/shoot ratios. *Bull. Torrey Bot. Club*, 93:402-406, 1966.
- : Root-shoot dry weights in loblolly pine. *Bot. Gaz.*, 127:246-248, 1966a.
- : Effects of short-term gamma irradiation on an old field. *Rad. Bot.*, 6:329-335, 1966b.
- : An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, 47:504-505, 1966c.
- : Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to north central Florida. *Amer. Nat.*, 101:173-187, 1967.
- : Successional and environmental relationships of the forest vegetation of north central Florida. *Amer. Midl. Nat.*, 79:441-457, 1968.
- Monod, J.: *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes*. Hermann, Paris. 210 pp., 1942.
- : La technique de culture continuée; theorie et applications. *Amer. Inst. Pasteur*, 79: 390-410, 1950.
- Monsi, M. y Oshima, Y.: A theoretical analysis of the succession of plant community based on the production of matter. *Japanese J. Bot.*, 15: 60-82, 1955.
- Montagu, M. F., Ashley, (dir.): *Culture and the Evolution of man*. Oxford University Press, New York. 376 pp., 1962.
- Monteith, J. L.: Measurement and interpretation of carbon dioxide fluxes in the field. *Netherlands J. Agri. Sci.*, 10 (special issue):334-346, 1962.
- : Gas exchange in plant communities. En: *Environmental Control of Plant Growth* (L. T. Evans, dir.). Academic Press, New York, 1963.
- : Light distribution and photosynthesis in field crops. *Ann. Bot. N. S.*, 29:17-37, 1965.
- Monteith, J. L. y Szeicz, G.: The carbon dioxide lux over a field of sugar beets. *Quart. J. Roy. Meteor. Soc.*, 86:205-214, 1960.
- Moore, H. B.: *Marine Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 493 pp., 1958.
- Moore, N. W. (dir.): *Pesticides in the environment and their effect on wildlife* (A supplement to the *Journal of Applied Ecology*, Vol. 3). Blackwell, Oxford. 312 pp., 1966.
- Moore, R. K. y Simonett, D. S.: Radar remote sensing in biology. *BioScience*, 17:384-390, 1967.
- Moran, P. A. P.: The statistical analysis of the sunspot and lynx cycles. *J. Anim. Ecol.*, 18:115-116, 1949.
- Moreau, R. E.: Africa since the mesozoic. *Proc. Zool. Soc. London*, 121:869-913, 1952.
- Mori, Syuiti: Daily rhythmic activity of the seapen, *Cavernularia obesa valenciennes*. XV. Controlling the activity by light. *Seto. Mar. Biol. Lab.*, 6:89-98, 1957.
- Morita, R. Y. y Zobell, C. E.: Deep-sea bacteria. *Galathea Report*, 1:139-154. Danish Science Press, Ltd., Copenhagen, 1959.
- Morowitz, H. J.: *Energy Flow in Biology. Biological Organization as a Problem in Thermal Physics*. Academic Press, N. Y. 179 pp. (See review by H. T. Odum, *Science*, 164:683-684, 1969.), 1968.
- Morris, Clarence: The rights and duties of beasts and trees: a law teacher's essay for landscape architects. *J. Legal Ed.*, 17:185-192, 1964.
- Morris, D.: *The Naked Ape*. Dell Publishing Company, New York, 1967.

- Morris, H. D.: Effect of burning on forage production of coastal Bermuda grass at varying levels of fertilization. *Agron. J.*, 60:518-521, 1968.
- Morrison, Frank, B.: Feeds and feeding (20th ed.). Morrison, Ithaca, New York, 1947.
- Motomura, I.: A statistical treatment of associations. (En japonés.) *Japanese J. Zool.*, 44:379-383, 1932.
- Moustafa, H. H. y Collins, E. B.: Molar growth yields of certain lactic acid bacteria as influenced by autolysis. *J. Bacteriol.*, 96:117-125, 1968.
- Mrak, Emil, M. (dir.): Report of Secretary's Commission on Pesticides and Their Relationship to Environmental Health. Pts. I and II. U. S. Dept. Health Education and Welfare, U. S. Gov. Printing Office, Washington, D. C., 1969.
- Mudd, S. (dir.): The population crisis and the use of world resources. Indiana University Press, Bloomington, Ind., 1964.
- Mukerjee, R.: *Social Ecology*. Longmans, Green, New York, 1945.
- Muller, C. H.: The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bull. Torrey Bot. Club*, 93:332-351, 1966.
- : Allelopathy as a factor in ecological process. *Vegetatio*, 18:348-357, 1969.
- Muller, C. H., Hanawalt, R. B. y McPherson, J. K.: Allelopathic control of herb growth in the fire cycle of California Chaparral. *Bull. Torrey Bot. Club*, 95:225-231, 1968.
- Muller, C. H., Muller, W. H. y Haines, B. L.: Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science*, 143:471-473, 1964.
- Mumford, Lewis: Quality in the control of quantity. En: *Natural Resources, Quality and Quantity* (Ciriacy-Wantrup and Parsons, dirs.). University of California Press, Berkeley. pp. 7-18, 1967.
- Murchison, C. (dir.): *A Handbook of Social Psychology*. Clark University Press, Worcester, Mass., 1935.
- Murie, Adolph: Dall Sheep, Capítulo 3 en: *Wolves of Mount McKinley*. Natl. Parks Service Fauna núm. 5, Washington, 1944.
- Murphy, Earl, F.: *Governing Nature*. Quadrangle Books, Chicago, 1967.
- Murphy, G. I.: Notes on the harvest of anchovies. *Calif. Coop. Oceanic Fish Invest. Mar. Res. Comm. Mtg.*, San Pedro Doc. XLII:3, 1964.
- : Vital statistics of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) and the population consequences. *Ecology*, 48:731-736, 1967.
- Murphy, G. I. y Isaacs, J. D.: Species replacement in marine ecosystems with reference to the California Current. *Calif. Coop. Oceanic. Fish Invest. Mar. Res. Comm. Mtg.*, San Pedro Doc. VII: 1-6, 1964.
- Murphy, Robert, C.: *Oceanic Birds of South America*. 2 Vols. Macmillan Company, New York, 1936.
- Muscatine, L.: Symbiosis in marine and freshwater coelenterates. En: *The Biology of Hydra and Some Other Coelenterates* (H. M. Lenhoff and W. F. Loomis, dirs.). University of Miami Press, Miami, pp. 255-268, 1961.
- : Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and *Tridacna* and its control by the host. *Science*, 156:516-518, 1967.
- Muscatine, L. y Hand, Cadet: Direct evidence for the transfer of materials from symbiotic algae to the tissues of a coelenterate. *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.)*, 44:1259-1263, 1958.
- Musgrave, R. B. y Moss, D. N.: Photosynthesis under field conditions: I. A portable, closed system for determining net assimilation and respiration of corn. *Crop Sci.*, 1:37-41, 1961.
- Myers, Jack: The pattern of photosynthesis in *Chlorella*. En: *Photosynthesis in Plants* (J. Franck y W. E. Loomis, dirs.). Iowa State College Press, Ames. pp. 349-364, 1949.
- : Basic remarks on the use of plants as biological gas exchangers in a closed system. *J. Aviation Medicine*, 25:407-411, 1954.
- : The use of photosynthesis in a closed ecological system. En: *The Physics and Medicine of the Atmosphere and Space*. John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 387-396, 1960.
- : Space biology; ecological aspects. Introductory remarks. *Amer. Biol. Teacher*, 25: 409-411, 1963.
- National Academy of Science: Scientific Aspects of Pest Control. *Natl. Acad. Sci. Publ.* 1402, Washington, D. C. 470 pp., 1966.
- : Waste Management and Control, *Publ.* 1400. (See Spilhaus, ed., 1966.), 1966a.
- : Report of Committee on Resources and man. (See Cloud, ed., 1969a.), 1969.
- : Eutrophication: Causes, Consequences and Correctives. *Internat. Symp. Eutrophication*, Washington, D. C. 661 pp., 1969a.
- Naylor, E.: Effects of heated effluents upon marine and estuarine organisms. *Adv. Mar. Biol.*, 3:63-103, 1965.
- Needham, James, G. y Needham, Paul, R.: *A Guide to the Study of Fresh-water Biology*. Comstock, Ithaca, New York, 1941.
- Neel, J. K.: A limnological investigation of the psammon in Douglas Lake, Michigan, with special reference to shoal and shoreline dynamics. *Trans. Amer. Micro. Soc.*, 67:1-53, 1948.
- Neess, John, C.: Development and status of pond fertilization in central Europe. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 76:335-358, 1946.
- Nelson, D. J.: Microchemical constituents in contemporary and pre-Columbian clam shells. En: *Quaternary Paleocology*. *Proc. VII Cong. Int. Assoc. Quaternary Research*, Vol. 7, pp. 185-204, 1967.

- Nelson, D. J.: Ecological behavior of radionuclides in the Clinch and Tennessee Rivers. En: *Reservoir Fishery Resource Symposium* (C. E. Lane, dir.). Amer. Fishery Soc., Washington, D. C. pp. 169-187, 1967a.
- Nelson, D. J. y Evans, F. C. (dirs.): *Symposium on Radioecology*. Proc. 2a. Natl. Sym., Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va. 774 pp., 1969.
- Nelson, D. J. y Scott, D. C.: Role of detritus in the productivity of a rock-outcrop community in a Piedmont stream. *Limnol. Oceanogr.*, 7:396-413, 1962.
- Newbigin, M. I.: *Plant and Animal Geography*. Methuen, London. 298 pp., 1936.
- Newbould, P. J.: Production ecology. *Sci. Progr.*, 51:93-104, 1963.
- Newell, Richard: The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the proboscbranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. Zool. Soc. London*, 144:25-45, 1965.
- Newsom, L. D.: Consequences of insecticide use on nontarget organisms. *Ann. Rev. Entomol.*, 12: 257-286, 1967.
- Ney, L. F.: Gas exchange by the duckweed family. ONR Contract núm. Nonr-2887(00), Stanford Res. Inst., 1960.
- Nice, Margaret, M.: The role of territory in bird life. *Amer. Midl. Nat.*, 26:441-487, 1941.
- Nicholson, A. J.: The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 2:132-178, 1933.
- : An outline of the dynamics of animal populations. *Australian J. Zool.*, 2:9-65, 1954.
- : The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol.*, 22:153-173, 1957.
- : Dynamics of insect populations. *Ann. Rev. Entomol.*, 3:107-136, 1958.
- Nicholson, H. Page, Grzenda, A. R., Lauer, G. J., Cox, W. S. y Teasley, J. I.: Water pollution by insecticides in an agricultural river basin. 1. Occurrence of insecticides in river and treated municipal water. *Limnol. Oceanogr.*, 9:310-316, 1964.
- Nielsen: (See Overgaard-Nielsen and Steeman-Nielsen.)
- Niering, W. A., Whittaker, R. H. y Lowe, C. H.: The Saguaro: a population in relation to environment. *Science*, 142:15-23, 1963.
- Nikolsky, G. V.: *The Ecology of Fishes*. (Translated from Russian by L. Birkett.) Academic Press, New York, 1963.
- Nishita, H. y Larson, K. H.: Summary of certain trends in soil-plant relationship studies of the biological availability of fall-out debris. *Univ. Calif. Los Angeles, Atomic Energy Project Report núm. 401:1-67*, 1957.
- Nixon, S. W.: A synthetic microcosm. *Limnol. Oceanogr.*, 14:142-145, 1969.
- Norman, A. G.: *Amer. J. Bot.*, 44:67-73, 1957.
- Norman, G. G. y Fritz, N. L.: Infrared photography as an indicator of disease and decline in citrus trees. *Proc. Fla. State Horticult. Soc.*, 78: 59-63, 1965.
- Novic, A. y Szilard, L.: Description of the chemostat. *Science*, 112:715-716, 1950.
- Nutman, P. S.: The influence of the legume in root-nodule symbiosis. *Biol. Rev.*, 31:109-151, 1956.
- Nutman, P. S. y Mosse, B. (dirs.): *Symbiotic Associations*. 13a. Sym. for Gen. Microbiol. Cambridge University Press, New York. 356 pp. 1963.
- Oberlander, G. T.: Summer fog precipitation on the San Francisco Peninsula. *Ecology*, 37:851-852, 1956.
- Odum, Eugene, P.: The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds. *Wilson Bull.*, 57:191-201, 1945.
- : Bird populations of the Highlands (North Carolina) Plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology*, 31:587-605, 1950.
- : Consideration of the total environment in power reactor waste disposal. *Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy*, Geneva, 13:350-353, 1956.
- : The ecosystem approach in the teaching of ecology illustrated with sample class data. *Ecology*, 38:531-535, 1957.
- : Organic production and turnover in old-field succession. *Ecology*, 41:34-49, 1960.
- : Factors which regulate primary productivity and heterotrophic utilization in the ecosystem. *Trans. Seminar Algae and Metropolitan Wastes*. Taft Engineering Center, U. S. Public Health Service, Cincinnati, Ohio. pp. 65-71, 1960a.
- : The role of tidal marshes in estuarine production. *The Conservationist* (New York State Conservation Dept., Albany), 15(6):12-15, 1961.
- : Excretion rate of radio-isotopes as indices of metabolic rates: biological half-life of zinc-65 in relation to temperature, food consumption, growth and reproduction in arthropods. *Biol. Bull.*, 121:371-372 (abstract). 1961a.
- : Relationships between structure and function in the ecosystem. *Japanese J. Ecol.*, 12: 108-118, 1962.
- : *Ecology*. Modern Biology Series. Holt, Rinehart and Winston, New York. 152 pp., 1963.
- : Primary and secondary energy flow in relation to ecosystem structure. *Proc. XVI Int. Cong. Zool.*, Washington, D. C. pp. 336-338, 1963a.
- : The new ecology. *BioScience*, 14:14-16, 1964.

- : Feedback between radiation ecology and general ecology. *Health Physics*, 11:1257-1262, 1965.
- : Ecological effects of nuclear war (summary) (G. M. Woodwell, dir.). Brookhaven Nat. Lab., Upton, L. I., New York. pp. 69-72, 1965a.
- : Regenerative systems: Discussion (A. H. Brown, discussion leader). En: *Human Ecology in Space Flight* (D. H. Calloway, dir.). The N. Y. Acad. Sci., Interdisciplinary Communications Program, New York. pp. 82-119, 1966.
- : Man and the landscape; a review of "Waste Management and Control" (A. Spilhaus, dir.). *Natl. Acad. Sci. Publ.* 1400. Scientist and Citizen (now Environment), 9:91-114, 1967.
- : Energy flow in ecosystems: a historical review. *Amer. Zool.*, 8:11-18, 1968.
- : A research challenge: Evaluating the productivity of coastal and estuarine water. *Proc. 2a. Sea Grant Conf., Grad. School Oceanography, University of Rhode Island, Newport.* pp. 63-64, 1968a.
- : The strategy of ecosystem development. *Science*, 164:262-270, 1969.
- : Air-land-water = an ecological whole. *J. Soil and Water Cons.*, 24:4-7, 1969a.
- : The attitude lag. *BioScience*, 19:403, 1969b.
- : Optimum population and environment: A Georgian microcosm. *Current History*, 58:355-359; 365, 1970.
- : The attitude revolution. En: *Crisis of Survival*. Scott, Foresman & Co., Glenview, Ill. pp. 9-15, 1970a.
- : Ecosystem theory in relation to man. En: *Ecosystems: Structure and Function*. 31st Biol. Coll., Oregon State University Press, Corvallis, Ore., 1971.
- Odum, Eugene, P. y Burleigh, Thomas, D.: Southward invasion in Georgia. *Auk*, 63:388-401, 1946.
- Odum, Eugene, P., Connell, Clyde, E. y Davenport, L. B.: Population energy flow of three primary consumer components of old-field ecosystems. *Ecology*, 43:88-96, 1962.
- Odum, Eugene, P., Connell, Clyde, E. y Stoddard, H. L.: Flight energy and estimated flight ranges of some migratory birds. *Auk*, 78:515-527, 1961.
- Odum, Eugene, P. y De la Cruz, Armando, A.: Detritus as a major component of ecosystems. *AIBS Bulletin* (now *BioScience*), 13:39-40, 1963.
- : Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem. En: *Estuaries* (G. Lauff, dir.). *Amer. Assoc., Adv. Sci. Publ.*, 83: 383-388, 1967.
- Odum, Eugene, P. y Golley, Frank, B.: Radioactive tracers as an aid to the measurement of energy flow at the population level in nature. En: *Radioecology* (V. Schultz and A. W. Klement, dirs.). Reinhold Publishing Company, New York. pp. 403-410, 1963.
- Odum, Eugene, P. y Johnston, David, W.: The house wren breeding in Georgia: an analysis of a range extension. *Auk*, 68:357-366, 1951.
- Odum, Eugene, P. y Kuenzler, Edward, J.: Experimental isolation of food chains in an old-field ecosystem with use of phosphorus-32. En: *Radioecology* (V. Schultz and A. W. Klement, dirs.). Reinhold Publishing Company, New York. pp. 113-120, 1963.
- Odum, Eugene, P., Kuenzler, E. J. y Blunt, Marion X.: Uptake of P<sup>32</sup> and primary productivity in marine benthic algae. *Limnol. Oceanogr.*, 3:340-345, 1958.
- Odum, Eugene, P., Marshall, S. G. y Marples, T. G.: The caloric content of migrating birds. *Ecology*, 46:901-904, 1965.
- Odum, Eugene, P. y Odum, H. T.: Zonation of corals on Japtan Reef, Eniwetok Atoll. *Atoll Res. Bull.*, 52:1-3, 1957.
- Odum, Eugene, P. y Pontin, A. J.: Population density of the underground ant, *Lasius flavus*, as determined by tagging with <sup>32</sup>P. *Ecology*, 42: 186-188, 1961.
- Odum, Eugene, P., Rogers, D. T. y Hicks, D. L.: Homeostasis of nonfat components of migratory birds. *Science*, 143:1037-1039, 1964.
- Odum, Eugene, P. y Smalley, A. E.: Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 45:617-622, 1959.
- Odum, Howard, T.: Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.*, 1:102-117, 1956.
- : Efficiencies, size of organisms, and community structure. *Ecology*, 37:592-597, 1956a.
- : Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol. Monogr.*, 27:55-112, 1957.
- : Primary production measurement in eleven Florida springs and a marine turtle-grass community. *Limnol. Oceanogr.*, 2:85-97, 1957a.
- : Analysis of diurnal oxygen curves for the assay of reaeration rates and metabolism in polluted marine bays. En: *Waste Disposal in the Marine Environment* (E. A. Pearson, dir.). Pergamon Press, New York. pp. 547-555, 1960.
- : Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem. *Amer. Sci.*, 48:1-8, 1960a.
- : Ten classroom sessions in ecology. *Amer. Biol. Teacher*, 22:71-78, 1960b.
- : Ecological tools and their use—Man and the ecosystem. En: *Proceedings of the Lockwood Conference on the Suburban Forest and Ecology* (Paul E. Waggoner and J. D. Ovington, dirs.). The Connecticut Agricultural Experiment Station Bulletin 652. pp. 57-75, 1962.
- : Limits of remote ecosystems containing man. *Amer. Biol. Teacher*, 25:429-443, 1963.

- : Biological circuits and the marine systems of Texas. En: *Pollution and Marine Ecology* (T. A. Olson and F. J. Burgess, dirs.). John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), New York. pp. 99-157, 1967.
- : Energetics of world food production. En: *The World Food Problem, A report of the President's Science Advisory Committee*. Panel on World Food Supply (I. L. Bennett, Chairman). The White House, Washington, D. C. Vol. 3, pp. 55-94, 1967a.
- : Work circuits and systems stress. En: *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems* (H. E. Young, dir.). University of Maine Press, Orono. pp. 81-138, 1968.
- : *Environment, Power and Society*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 331 pp., 1971.
- Odum, Howard, T., Beyers, Robert, J. y Armstrong, Neal, E.: Consequences of small storage capacity in nannoplankton pertinent to measurement of primary production in tropical waters. *J. Mar. Res.*, 21:191-198, 1963.
- Odum, Howard, T., Cantlon, J. E. y Kornicker, L. S.: An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index. *Ecology*, 41:395-399, 1960.
- Odum, Howard, T., Copeland, B. J. y McMahan, E. A.: Coastal ecological systems of the United States. A report to the Federal Water Pollution Control Administration (mimeographed). 1969.
- Odum, Howard, T. y Hoskin, Charles, M.: *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 4:115-133, 1957.
- Odum, Howard, T. y Hoskin, C. M.: Comparative studies on the metabolism of marine waters. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 5:16-46, 1958.
- Odum, Howard, H., McConnell, W. M. y Abbott, W.: The chlorophyll "A" of communities. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 5:65-97, 1958.
- Odum, Howard, T. y Pigeon, R. F. (dirs.): A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. *Nat. Tech. Info. Service, Springfield, Va.* 1678 pp., 1970.
- Odum, Howard, T. y Odum, E. P.: Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.*, 25:291-320, 1955.
- Odum, Howard, T. y Pinkerton, R. C.: Times speed regulator, the optimum efficiency for maximum output in physical and biological systems. *Amer. Sci.*, 43:331-343, 1955.
- Odum, Howard, T., Siler, Walter, L., Beyers, R. J. y Armstrong, Neal.: Experiments in engineering marine ecosystems. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 9:373-404, 1963.
- Odum, Howard, W.: *Southern Regions of the United States*. University of North Carolina Press, Chapel Hill. 664 pp., 1936.
- : The promise of regionalism. Capítulo 15 en: *Regionalism in America* (Merrill Jensen, dir.). University of Wisconsin Press, Madison, 1951.
- : Folk sociology as a subject for the historical study of total human society and the empirical study of group behavior. *Social Forces*, 31:193-223, 1953.
- Odum, Howard, W. y Moore, Harry, E.: *American Regionalism*. Henry Holt & Co., Inc., New York, 1938.
- Odum, William, E.: The ecological significance of fine particle selection by the striped mullet *Mugil cephalus*. *Limnol. Oceanogr.*, 13:92-98, 1968.
- : Mullet grazing on a dinoflagellate bloom. *Chesapeake Science*, 9:202-204, 1968a.
- : Pesticide pollution in estuaries. *Sea Frontiers (International Oceanographic Foundation, Miami, Fla.)*, 14:234-245, 1968b.
- : Pathways of energy flow in a south Florida estuary. Dissertation. University of Miami, 180 pp., 1970.
- : Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*. En: *Marine Food Chains* (J. H. Steele, dir.). Oliver and Boyd, Edinburgh. pp. 222-240, 1970a.
- : Insidious alteration of the estuarine environment. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 99:836-847, 1970b.
- Odum, William, E., Woodwell, C. M. y Wurster, C. F.: DDT residues absorbed from organic detritus by fiddler crabs. *Science*, 164:576-577, 1969.
- Ogburn, W. F.: Social change with respect to culture and original nature. Huebsch, New York, 1922.
- Oglesby, R. T.: Biological and physiological basis of indicator organisms and communities. En: *Pollution and Marine Biology* (T. A. Olson, and F. J. Burgess, dirs.). John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), New York. pp. 267-269, 1967.
- Olson, D. P.: The use of aerial photographs in studies of marsh vegetation. *Maine Agr. Expt. Sta. Bull.*, 13, 62 pp., 1964.
- Olson, J. S.: Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.*, 119:125-170, 1958.
- : Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44:322-332, 1963.
- : Gross and net production of terrestrial vegetation. *J. Ecol.*, 62:99-118, 1964.
- O'Neill, R. V.: Niche segregation in seven species of diplopods. *Ecology*, 48:983, 1967.
- : Population energetics of the millipede, *Narceus americanus*. *Ecology*, 49:803-809, 1968.
- Oosting, Henry, J.: An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. *Amer. Midl. Nat.*, 28:1-126, 1942.

- : *The Study of Plant Communities* (2a. ed.). W. H. Freeman, San Francisco, 1956.
- Oparin, A. I.: *The Origin of Life*. Macmillan Company, New York, 1938.
- Ophel, Ivan, L.: The fate of radiostrontium in a freshwater community. En: *Radioecology* (V. Schultz and W. Klement, dirs.). Reinhold Publishing Company, New York. pp. 213-216, 1963.
- Oppenheimer, C. H. (dir.): *Symposium on Marine Microbiology*. Charles C Thomas, Springfield, Ill. 769 pp., 1963.
- Orians, G. H.: On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Amer. Nat.*, 103:589-603, 1969.
- Oro, J.: Studies in experimental cosmochemistry. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 108:464-481, 1963.
- Osborn, Fairfield: *Our Plundered Planet*. Little, Brown and Co., Boston, 1948.
- Oswald, W. J. y Golueke, C. G.: Fundamental factors in waste utilization in isolated systems. *Dev. Ind. Microbiol.*, 5:196-206, 1964.
- Overgaard-Nielsen, C.: Studies on soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutlandica*, 2:1-131, 1949.
- : Freelifing nematodes and soil microbiology. Proc. 4a. Internat. Cong. Microbiol., Copenhagen, 1947, pp. 283-484, 1949a.
- : Studies on Enchytraeidae. 2. Field studies. *Natura Jutlandica*, 4:5-58, 1955.
- : Carbohydrases in soil and litter invertebrates. *Oikos*, 13:200-215, 1962.
- Overman, Ralph, T. y Clark, Herbert, M.: *Radioisotope Techniques*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1960.
- Ovington, J. D.: Dry matter production by *Pinus sylvestris*. *Ann. Bot. n. s.*, 21:287-314, 1957.
- : Some aspects of energy flow in plantations of *Pinus sylvestris*. *Ann. Bot. n. s.*, 25:12-20, 1961.
- : Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. En: *Advances in Ecological Research* (Cragg, dir.). Academic Press, New York. Vol. 1, pp. 103-192, 1962.
- : Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands. *Biol. Rev.*, Cambridge Phil. Soc., 40:295-336, 1965.
- Ovington, J. D. y Madgwick, H. A. I.: Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots Pine. *Forest Sci.*, 2:344-355, 1959.
- Packard, Charles: The relation between age and radiosensitivity of *Drosophila* eggs. *Radiology*, 25:223-230, 1935.
- : Roentgen radiations in biological research. *Radiology*, 45:522-533, 1945.
- Paddock, W. C.: How green the green revolution. *BioScience*, 20:897-902, 1970.
- Paddock, William y Paddock, Paul.: *Famine 1975! America's Decision: Who Will Survive*. Little, Brown and Co., Boston, 286 pp., 1967.
- Paine, R. T.: Food web diversity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100:65-75, 1966.
- Palmgren, P.: Some remarks on the short-term fluctuations in the numbers of northern birds and mammals. *Oikos*, 1:114-121, 1949.
- Palumbo, Ralph, F.: The difference in uptake of radioisotopes by marine and terrestrial organisms. En: *Recent Advances in Botany*. University of Toronto Press, Toronto. pp. 1367-1372, 1961.
- Paris, O. H. y Pitelka, F. A.: Population characteristics of the terrestrial isopod *Armedillidium vulgare* in California grassland. *Ecology*, 43:229-248, 1962.
- Parizek, R. R., Kardos, L. T., Sopper, W. E., Myers, E. A., Davis, D. E., Farrell, M. A. y Nesbitt, J. B.: Waste water renovation and conservation. Penn. State Univ. Studies núm. 23. Pennsylvania State University, University Park. 71 pp., 1967.
- Park, K., Hood, D. W. y Odum, H. T.: Diurnal pH variation in Texas bays, and its application to primary production estimation. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 5:47-62, 1958.
- Park, Robert, E., Burgess, E. W. y McKenzie, R. D.: *The City*. University of Chicago Press, Chicago, 1925.
- Park, Thomas: Studies in population physiology: effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum*. *J. Exp. Zool.*, 68:167-182, 1934.
- : Analytical population studies in relation to general ecology. *Amer. Midl. Nat.*, 21:235-255. (See also *Quart. Rev. Biol.*, 16:274-293; 440-461, 1941.), 1939.
- : Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *T. castaneum* Herbst. *Physiol. Zool.*, 18:265-308, 1948.
- : Experimental studies of interspecific competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.*, 27:177-238, 1954.
- : Experimental studies of interspecific competition. III. Relation of initial species proportion to competitive outcome in populations of *Tribolium*. *Physiol. Zool.*, 30:22-40, 1957.
- : Beetles, competition and populations. *Science*, 138:1369-1375, 1962.
- Parker, D. C. y Wolff, M. F.: Remote sensing. *Internat. Sci. and Technol.*, julio, 43:20-31;73, 1965.
- Parker, Frank, L.: Radioactive wastes from fusion reactors. *Science*, 159:83-84, 1968.
- Parker, J. R.: Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* and *Camnula pellucida* Scudder (Orthoptera). *Bull. Univ. Mont. Agr. Exp. Sta.*, 223:1-132, 1930.
- Parsons, T. R. y Strickland, J. D. H.: On the production of particulate organic carbon by hete-

- rotrophic processes in sea water. *Deep-Sea Res.*, 8:211-222, 1962.
- Patrick, Ruth: A proposed biological measure of stream conditions based on a survey of the Conestoga Basin, Lancaster County, Pennsylvania. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 101:277-341, 1949.
- : Aquatic organisms as an aid in solving waste disposal problems. *Sewage Industr. Wastes*, 25:210-214, 1953.
- : Diatoms as an indication of river change. *Proc. 9th Industr. Waste Conf., Purdue Univ. Engng. Extn. Ser.*, 87:325-330, 1954.
- : Diatoms as indicators of changes in environmental conditions. *Trans. Sem. on Biol. Prob. Water Poll. R. A. Taft San. Engr. Center, Cinn., Ohio*. pp. 71-83, 1957.
- : Diatom communities in estuaries. En: *Estuaries* (G. H. Lauff, dir.). Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. núm. 83, Washington, D. C. pp. 311-315, 1967.
- Patten, B. C.: *Science*, 134:1010-1011, 1961.
- : Negentropy flow in communities of plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 6:26-30, 1961a.
- : Species diversity in net plankton of Raritan Bay. *J. Mar. Res.*, 20:57-75, 1962.
- : Plankton: Optimum diversity structure of a summer community. *Science*, 140:894-898, 1963.
- : Information processing behavior of a natural plankton community. *Amer. Biol. Tech.*, 25:489-501, 1963a.
- : Community organization and energy relationships in plankton. Oak Ridge Nat. Lab. Rep. ORNL-3634. Oak Ridge, Tenn., 1965.
- : Systems ecology; a course sequence in mathematical ecology. *BioScience*, 16:593-598, 1966.
- : Mathematical models of plankton production. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 53:357-408, 1968.
- (dir.): *Systems Analysis and Simulation in Ecology*. Academic Press, New York, 1971.
- Patten, B. C. y Witkamp, M.: Systems analysis of <sup>134</sup>Cesium kinetics in terrestrial microcosms. *Ecology*, 48:813-824, 1967.
- Patton, S., Chandler, P. T., Kalan, E. B., Loeblich, Fuller, G. y Benson, A. A.: Food value of red tide (*Gonyaulax polyedra*). *Science*, 158:789-790, 1967.
- Payne, W. J.: Energy yields and growth of heterotrophs. *Ann. Rev. Microbiol.*, 24:17-51, 1970.
- Payne, W. J., Wiebe, W. J. y Christian, R. R.: Assays for biodegradability essential to unrestricted usage of organic compounds. *BioScience*, 20:862-865, 1970.
- Peakall, David, B.: Pesticide-induced enzyme breakdown of steroids in birds. *Nature*, 216:505-506.
- : Pesticide and the reproduction of birds. *Scient. Amer.*, 222(4):73-78, 1970.
- Pearl, Raymond: The growth of populations. *Quart. Rev. Biol.*, 2:532-548, 1927.
- : *The Biology of Population Growth*. Alfred A. Knopf, Inc., New York, 1930.
- Pearl, Raymond, and Parker, S. L.: Experimental studies on the duration of life: Introductory discussion of the duration of life in *Drosophila*. *Amer. Nat.*, 55:481-509, 1921.
- Pearl, Raymond y Reed, L. J.: On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.)*, 6:275-288, 1920.
- Pearse, A. S.: *Animal Ecology* (2a. ed.). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1939.
- Pearse, A. S., Humm, H. J. y Wharton, G. W.: Ecology of sand beaches at Beaufort, N. C. *Ecol. Monogr.*, 12:136-190, 1942.
- Pearson, Oliver, P.: The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice. *Physiol. Zool.*, 33: 152-160, 1960.
- Pendleton, Robert, C.: Labeling animals with radioisotopes. *Ecology*, 37:686-689, 1956.
- Pendleton, Robert, C., y Grundmann, A. W.: Use of P<sup>32</sup> in tracing some insect-plant relationships of the thistle, *Cirsium undulatum*. *Ecology*, 35:187-191, 1954.
- Penfound, William, T.: Primary production of vascular aquatic plants. *Limnol. Oceanogr.*, 1: 92-101, 1956.
- Penman, H. L.: Weather and water in the growth of grass. En: *The Growth of Leaves*. (See Milthrope, 1956.), 1956.
- Pennak, Robert, W.: The microscopic fauna of the sandy beaches. *Publ. Amer. Assoc. Adv. Sc.*, 10:94-106, 1939.
- : *Fresh-water Invertebrates of the United States*. Ronald Press, New York, 1953.
- : Comparative limnology of eight Colorado mountain lakes. *Univ. of Colorado Studies. Ser. Biol.*, 2:1-74, 1955.
- Petersen, C. G. J.: The animal associations of the sea-bottom in the North Atlantic. *Kobenhavn Ber. Biol. Sta.*, 22:89-98; 23:1-28; 26:1-62, 1914; 1915; 1918.
- Peterson, Elmer, T.: Insoak is the answer. *Land*, 11:83-88, 1952.
- Peterson, Malcolm: The space available. *Environment*, 12:2-9, 1970.
- Peterson, R. M., Cochrane, G. R. y Simonett, D. S.: A multi-sensor study of plant communities at Horsefly Mountain, Oregon. En: *Remote Sensing in Ecology* (P. L. Johnson, dir.). University of Georgia Press, Athens. pp. 63-85, 1969.
- Petrides, George, A.: The determination of sex and age ratios in fur animals. *Amer. Midl. Nat.*, 43:355-382, 1950.
- : Big game densities and range carrying capacity in East Africa. *N. A. Wildl. Conf. Trans.*, 21:525-537, 1956.



- : Review of *Introduction à L'Ecologie des Ongules de Parc National Albert* by François Burlière and Jacques Versdruren. *J. Wildl. Mgt.*, 25:217-218, 1961.
- Petrusewicz, K. (dir.): Secondary productivity of terrestrial ecosystems. *Inst. Ecol. Polish Acad. Sci. Int. Biol. Program (Warsaw)*. Vol. I, 367 pp.; Vol. II, 879 pp., 1967.
- Pfennig, Norbert: Photosynthetic bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.*, 21:285-324, 1967.
- Philip, J. P.: Note on the mathematical theory of animal population dynamics and a recent fallacy. *Australian J. Zool.*, 3:287-294, 1955.
- Phillips, E. A.: *Methods of Vegetation Study*. Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1959.
- Phillipson, J. (dir.): *Methods of study in soil ecology*. UNESCO, Paris. 303 pp., 1970.
- Pianka, E. R.: Lizard species diversity. *Ecology*, 48:333-351, 1967.
- Picozzi, N.: Grouse bags in relation to the management and geology of heather moors. *J. Appl. Ecol.*, 5:483-488, 1968.
- Pielou, E. C.: A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *J. Ecol.*, 48:575-584, 1960.
- : The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.*, 13:131-144, 1966.
- : Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Biol.*, 10:370-383, 1966a.
- : Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and disuse. *Amer. Nat.*, 100:463-465, 1966b.
- : *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), New York. 286 pp., 1969.
- Pimentel, David: Animal population regulation by the genetic feedback mechanism. *Amer. Nat.*, 95:65-79, 1961.
- : An ecological approach to the insecticide problem. *J. Econ. Entomol.*, 54:108-114, 1961a.
- : Competition and the species-per-genus structure of communities. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 54:323-333, 1961b.
- : Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 54:76-86, 1961c.
- : Population regulation and genetic feedback. *Science*, 159:1432-1437, 1968.
- Pimentel, David y Stone, R. A.: Evolution and population ecology of parasite-host systems. *Canad. Entomol.*, 100:655-662, 1968.
- Pirt, S. J.: The oxygen requirement of growing cultures of an *Aerobacter* species determined by means of the continuous culture technique. *J. Gen. Microbiol.*, 16:59-75, 1957.
- Pitelka, Frank, A.: Distribution of birds in relation to major biotic communities. *Amer. Midl. Nat.*, 25:113-137, 1941.
- : Ecologic overlap and interspecific strife in breeding populations of Anna and Allen Hummingbirds. *Ecology*, 32:641-661, 1951.
- Pitelka, F. A., Tomich, P. Q. y Treichel, G. W.: Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska. *Ecol. Monogr.*, 25:85-117, 1955.
- Pittendrigh, Colin, S.: Temporal organization in living systems. *Harvey Lecture Series*, 56:93-125. Academic Press, New York, 1961.
- Pittendrigh, Colin, S., Vishniac, Wolf y Pearman, J. P. T.: Biology and the exploration of Mars. *Natl. Acad. Sci. (Wash.)*, Publ. núm. 1296. 516 pp., 1966.
- Plass, Gilbert, N.: The carbon dioxide theory of climate change. *Tellus*, 8:140-154, 1955.
- : Carbon dioxide and climate. *Scient. Amer.*, 201(1):41-47, 1959.
- Platt, Robert, B.: Field installation for automatic recording of microenvironmental gradients. *Trans. Amer. Geo. Union*, 38:160-170, 1957.
- : Ionizing radiation and homeostasis of ecosystems. En: *Ecological Effects of Nuclear War Woodwell*, (dir.). Brookhaven National Laboratory, Publ. núm. 917. pp. 39-60, 1965.
- Platt, Robert, B. y Griffiths, John: *Environmental Measurement and Interpretation*. Reinhold Publishing Company, New York. 235 pp., 1964.
- Polcyn, F., Spansail, N. y Malida, W.: How multi-spectral sensing can help the ecologist. En: *Remote Sensing in Ecology* (P. L. Johnson, dir.). University of Georgia Press, Athens. pp. 194-218, 1969.
- Polikarpou, G. G.: Radioecology of aquatic organisms. (Translated from Russian by S. Technica and edited by Schultz and Klement.), 1966.
- Polunin, N.: *Introduction to Plant Geography*, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York. 640 pp., 1960.
- Pomeroy, L. R.: Algal productivity in Georgia salt marshes. *Limnol. Oceanogr.*, 4:386-397, 1959.
- : Residence time of dissolved phosphate in natural waters. *Science*, 131:1731-1732, 1960.
- : The strategy of mineral cycling. *Ann. Rev. Ecol. and Systematics*, 1:171-190, 1970.
- Pomeroy, L. R. y Johannes, R. E.: Total plankton respiration. *Deep-Sea Res.*, 13:971-973, 1966.
- : Respiration of ultraplankton in the upper 500 meters of the ocean. *Deep-Sea Res.*, 15:381-391, 1968.
- Pomeroy, L. R., Johannes, R. E., Odum, E. P. y Roffman, B. The phosphorus and zinc cycles and productivity of a salt marsh. En: *Proc. 2a. Sym. on Radioecology* (D. J. Nelson y F. C. Evans, dirs.). Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., Springfield, Va. pp. 412-419, 1969.
- Pomeroy, L. R. y Kuenzler, E. J.: Phosphorus turnover by coral reef animals. En: *Proc. 2a. Sym. on Radioecol.* (Nelson y Evans, dirs.).

- U. S. Atomic Energy Commission, TID 4500. pp. 474-482, 1969.
- Pomeroy, L. R., Odum, E. P., Johannes, R. E. y Roffman, B.: Flux of  $^{32}\text{P}$  and  $^{65}\text{Zn}$  through a salt marsh ecosystem. Proceedings of the Symposium on the Dispersal of Radioactive Wastes into Seas. Oceans and Surface Waters, Vienna. pp. 177-188, 1966.
- Pomeroy, L. R., Mathews, H. M. y Min, H. S.: Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton. *Limnol Oceanogr.*, 8:50-55, 1963.
- Pomeroy, L. R., Smith, E. E. y Grant, C. M.: The exchange of phosphate between estuarine water and sediment. *Limnol. Oceanogr.*, 10:167-172, 1965.
- Postgate, J. R. y Hunter, J. R.: The survival of starved bacteria. *J. Appl. Bacteriol.*, 26:295-306, 1963.
- Poulson, T. L. y White, W. B.: The cave environment. *Science*, 165:971-980, 1969.
- Pound, C. E. y Egler, F. E.: Vegetation management (right of way). En: *McGraw-Hill Encyclopedia of Science*, Vol. 14, pp. 287-288, 1966.
- President's Science Advisory Committee, The White House, Environmental Pollution Panel. Restoring Quality of Our Environment (Turkey, dir.). U. S. Government Printing Office, Washington, D. C. 317 pp., 1965.
- : *Effective Use of the Sea*. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C. 144 pp., 1966.
- : *The World Food Problem*. 3 Vols. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., 1967.
- Preston, F. W.: The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29:254-283, 1948.
- Pritchard, D. W.: Estuarine hydrography. *Adv. Geophys.*, 1:243-280, 1952.
- : Estuarine circulation patterns. *Proc. Amer. Soc. Civil Engrs.*, 81:717, 1955.
- : What is an estuary: physical viewpoint. En: *Estuaries* (G. H. Lauff, dir.). Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. núm. 83, Washington, D. C. pp. 3-5, 1967.
- : Observations of circulation in coastal plain estuaries. En: *Estuaries* (G. H. Lauff, dir.). Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. núm. 83, Washington, D. C. pp. 37-44, 1967a.
- Proctor, Vernon, W.: Studies of algal antibiosis using *Hematococcus* and *Chlamydomonas*. *Limnol. Oceanogr.*, 2:125-139, 1957.
- Prosser, C. L. (dir.): Molecular mechanisms of temperature adaptation. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, D. C., 1967.
- Provasoli, Luigui: Nutrition and ecology of protozoa and algae. *Ann. Rev. Microbiol.*, 12:279-308, 1958.
- : Organic regulation of phytoplankton fertility. En: *The Sea* (M. N. Hill, dir.). John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), New York. Vol. 2, pp. 165-219, 1966.
- Pye, Kendall: Indigenous rhythms in yeast. *Canad. J. Bot.*, 47:271, 1969.
- Quinn, James, A.: *Human Ecology*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1950.
- Quinn, L. Y.: *Immunological Concepts*. Iowa State University Press, Ames. 260 pp., 1968.
- Rabinowitch, E. I.: *Photosynthesis and Related Processes*. Vol. II(I):603-1208. John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), New York, 1951.
- Rabinowitch, E. y Govindjee: *Photosynthesis*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1969.
- Rafter, T. A. y Ferguson, G. J.: The atom bomb effect: recent increase in the  $\text{C}^{14}$  content of the atmosphere, biosphere, and surface waters of the ocean. *New Zealand J. Sci. Tech.*, 38:871-883, 1957.
- Ragotzkie, R. A.: Marine marsh. En: *McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology*. pp. 217-218, 1960.
- Ragotzkie, R. A. y Bryson, R. A.: Hydrology of the Duplin River, Sapelo Island, Georgia. *Bull. Mar. Sci. Gulf and Carib.*, 5:297-314, 1955.
- Ragotzkie, Robert, A. y Pomeroy, Lawrence, R.: Life history of a dinoflagellate bloom. *Limnol. Oceanogr.*, 2:62-69, 1957.
- Rasmussen, D. I.: Biotic communities of Kaibab Plateau, Arizona. *Ecol. Monogr.*, 11:229-275, 1941.
- Raunkaier, C.: *The Life Form of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press, Oxford, 1934.
- Ravera, O.: Seasonal variation of the biomass and biocenotic structure of plankton of the Bay of Ispra (Lago Maggiore). *Verh. int. Ver. Limnol.*, 17:237-254, 1969.
- Rawson, D. S.: Mean depth and the fish production of large lakes. *Ecology*, 33:513-521, 1952.
- : Algal indicators of trophic lake types. *Limnol. Oceanogr.*, 1:18-25, 1956.
- Raymont, J. E. G.: The production of marine plankton. En: *Advances in Ecological Research* (J. B. Cragg, dir.). Academic Press, New York. Vol. 3, pp.117-205, 1966.
- Redfield, Alfred, C.: The biological control of chemical factors in the environment. *Amer. Sci.*, 46:205-221, 1958.
- Reichle, David (dir.): *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin. 304 pp., 1970.
- Reichle, David y Crossley, D. A.: Radiocesium dispersion in a cryptozoan food web. *Health Physics*, 11:1375-1384, 1965.
- Reifsnnyder, W. E. y Lull, H. W.: Radiant energy in relation to forests. *Tech. Bull. núm. 1344*. U. S. Dept. Agriculture, Forest Service. 111 pp., 1965.
- Remple, R. C. y Parker, A. K.: An information note on an airborne laser terrain profiler and microrelief studies. En: *Proc. 3a. Sym. Remote*

- Sensing Environment, University of Michigan. pp. 321-337, 1965.
- Repaske, R.: Nutritional requirements for *Hydrogenomonas eutropha*. J. Bact., 83:418-433, 1962.
- : Characteristics of hydrogen bacteria. Biotech. and Bioeng., 8:217-235, 1966.
- Revelle, Roger (dir.): Atmospheric carbon dioxide. En: *Restoring the Quality of Our Environment*. Rept. Pres. Sci. Adv. Com., The White House. pp. 111-133, 1965.
- : Population and food supplies: the edge of the knife. En: *Prospects of the World Food Supply: A Symposium*. Nat. Acad. Sci. (Wash.). pp. 24-47, 1966.
- Revelle, R. y Suess, Hans, E.: Carbon dioxide exchange between atmosphere and ocean and the question of an increase of atmospheric CO<sub>2</sub> during past decades. *Tellus*, 9:118-127, 1956.
- Rhodda, M.: *Noise and Society*. Oliver and Boyd, London. 113 pp., 1967.
- Rice, E. L. y Kelting, R. W.: The species-area curve. *Ecology*, 36:7-11, 1955.
- Rice, E. L. y Penfound, William, T.: Plant succession and yield of living plant material in a plowed prairie in central Oklahoma. *Ecology*, 35:176-180, 1954.
- Rice, T. R.: Biotic influences affecting population growth of planktonic algae. *Fishery Bull. (U. S. Fish and Wildlife Service)*, 87:227-245, 1954.
- Richards, F. A. y Thompson, T. G.: The estimation and characterization by pigment analysis. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.*, 11: 156-172, 1952.
- Richards, P. W.: *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, New York, 1952.
- Ricker, W. E.: Production and utilization of fish populations. *Ecol. Monogr.*, 16:373-391, 1946.
- : Stock and recruitment. *J. Fish Res. Bd. Canada*, 11:559-622, 1954.
- : Effects of compensatory mortality upon population abundance. *J. Wildl. Mgt.*, 18:45-51, 1954a.
- : Handbook of computation for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Canada. Bull.*, 119:1-300, 1958.
- : Regulation of the abundance of pink salmon populations. En: *Symposium on Pink Salmon* (N. J. Wilimovsky, dir.). University of British Columbia, Vancouver, 1962.
- : Food from the sea. En: *Resources and Man* (P. Cloud, dir.). W. H. Freeman & Co., San Francisco. pp. 87-108, 1969.
- Ricker, W. E. y Forester, R. E.: Computation of fish production. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 11:173-211, 1948.
- Rienow, Robert y Rienow, L. T.: *Moment in the Sun*. A Report on the Deteriorating Quality of the American Environment. Dial Press, New York. 286 pp., 1967.
- Rigler, F. H.: The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* Straus. *Limnol. Oceanogr.*, 6:165-174, 1961.
- Rigler, R. L.: A tracer study of phosphorus cycle in lake water. *Ecology*, 37:550-556, 1956.
- Riley, Gordon, A.: Plankton studies: the western North Atlantic, mayo-junio, 1939. *J. Mar. Res.*, 2:145-162, 1939.
- : Plankton studies: Long Island Sound. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 7:1-89, 1941.
- : Physiological aspects of spring diatom flowering. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 8: 1-53, 1943.
- : The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the earth. *Amer. Sci.*, 32: 132-134, 1944.
- : Phytoplankton of Block Island Sound, 1949. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 13:40-64, 1952.
- : Biological Oceanography. En: *Survey of Biological Progress*, 2:79-104. Academic Press, New York, 1952a.
- : Oceanography of Long Island Sound, 1952-54. IX. Production and utilization of organic matter. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15:324-344, 1956.
- : Organic aggregates in sea water and the dynamics of their formation and utilization. *Limnol. Oceanogr.*, 8:372-381, 1963.
- : Mathematical model of nutrient conditions in coastal waters. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 19:72-80, 1967.
- Riley, Gordon, A., Strommel, H. y Bumpus, D. F.: Quantitative ecology of the plankton of the western Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12:1-169, 1949.
- Rinker, J. N., Evans, S. y Robin, G. de Q.: Radio ice-sounding techniques. En: *Proc. 4a. Sym. Remote Sensing of Environment*. University of Michigan Press, Ann. Arbor. pp. 793-800, 1966.
- Ripper, W. E.: Effect of pesticides on the balance of arthropod populations. *Ann. Rev. Entomol.*, 1:403-438, 1956.
- Rittenberg, S. C.: Marine bacteriology and the problem of mineralization. En: *Symposium on Marine Microbiology* (C. H. Oppenheimer, dir.). Charles C Thomas, Springfield, Ill. pp. 48-60, 1963.
- Robinette, Gary, O.: The functional spectrum of plants—sound control. *Grounds Maintenance*, 4: 42-43, 1969.
- Robertson, J. S.: Theory and use of tracers in determining transfer rates in biological systems. *Physiol. Rev.*, 37:133-154, 1957.
- Rodhe, W.: Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes? *Proc. Internat. Assoc. Theor. Appl. Limnol.*, 12:117-122, 1955.

- Rohrman, F. A., Steyerwand, B. G. y Ludwig, S. H.: Industrial emissions of carbon dioxide in the U. S.: a projection. *Science*, 156:931-932, 1967.
- Romney, E. M., Neel, J. W., Nishita, H., Olafson, J. H. y Larson, K. H.: Plant uptake of Sr 90, Y91, Ru106, Cs137 and Ce144 from soils *Soil Sci.*, 83:369-376, 1957.
- Root, Richard, B.: The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37: 317-350, 1967.
- : The behavior and reproductive success of the blue-gray gnatcatcher. *Condor*, 71:16-31, 1969.
- Resenfeld, Azriel: Automatic imagery interpretation. *Photogr. Engr.*, 31:240-242, 1965.
- Rosenzweig, M. L.: Net primary production of terrestrial communities; prediction from climatological data. *Amer. Nat.*, 102:67-74, 1968.
- Ross, H. H.: Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. *Evolution*, 11: 113-129, 1957.
- Rounsefell, G. A.: Fish production in lakes as a guide for estimating production in proposed reservoirs. *Copeia*, 1946:29-40, 1946.
- Rounsefell, George, A.: *Fishery Science—Its Methods and Applications*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1953.
- Rovira, A. D.: Interaction between plant roots and soil microorganisms. *Ann. Rev. Microbiol.*, 19: 241-266, 1965.
- Rübel, Eduard: The replaceability of ecological factors and the law of the minimum. *Ecology*, 16:336-341, 1935.
- Rudd, R. I.: *Pesticides and the Living Landscape*. University of Wisconsin Press, Madison. 320 pp., 1964.
- Russell, E. John: *The World of the Soil*. The New Naturalist: A Survey of British Natural History. William Collins Sons and Co., London, 1957.
- Russell, E. W.: *Soil Conditions and Plant Growth* (9a. ed.). Longmans, London, 1961.
- Russell, R. S.: Interception and retention of airborne material on plants. *Health Physics*, 11: 1305-1315, 1965.
- Ruttner, Franz: *Fundamentals of Limnology* (3a. ed.). (Translated by Frey and Fry.) University of Toronto Press, Toronto. 295 pp., 1963.
- Ryther, John, H.: The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay, Long Island. *New York. Biol. Bull.*, 106:198-209, 1954.
- : Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. En: *The Luminescence of Biological Systems* (F. H. Johnson, dir.). *Amer. Assoc. Adv. Sci.*, Washington, D. C. pp. 387-414, 1955.
- : Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 1:61-70, 1956.
- : Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166:72-76, 1969.
- Ryther, J. H. y Yentsch, C. S.: The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.*, 2:281-286, 1957.
- Saarinen, Eliel: *The City: Its Growth, Its Decay, Its Future*. M.I.T. Press, Cambridge, Mass. 380 pp., 1943.
- Salisbury, F. B.: *The Flowering Process*. Pergamon Press, Oxford, 1963.
- Sampson, Arthur, W.: *Range Management, Principles and Practices*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1952.
- Sanders, H. L.: Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, 5:138-153, 1960.
- : Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 102:243-282, 1968.
- Sanders, H. L. y Hessler, Robert, R.: Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, 163:1419-1424, 1969.
- Sanderson, Ivan, T.: *Living Treasure*. Viking, New York, 1945.
- San Pietro, A., Greer, F. A. y Army, T. J. (dirs.): *Harvesting the Sun*. Academic Press, New York, 342 pp., 1967.
- Sargent, F.: A dangerous game: taming the weather. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 48:452-458, 1967.
- Sargent, M. C. y Austin, T. S.: Organic productivity of an atoll. *Amer. Geophys. Union Trans.*, 30:245-249, 1949.
- Sauer, C. O.: Grassland, climax, fire and man. *J. Range Mgt.*, 3:16-21, 1950.
- Sauer, Carl, O.: *The Early Spanish Main*. University of California Press, Berkeley. 306 pp., 1966.
- Saunders, George, W.: Interrelations of dissolved organic matter and phytoplankton. *Bot. Rev.*, 23:389-409, 1957.
- Saunders, J. F. (dir.): *Bioregenerative Systems*. NASA. SP-165. Supt. Doc., U. S. Printing Office, Washington. 153 pp., 1968.
- Savage, J. M.: *Evolution* (2a. ed.). Holt, Rinehart and Winston, New York. 160 pp., 1969.
- Sax, Karl: *Standing Room Only*. Beacon Press, Boston. 206 pp., 1955.
- Schaefer, M. B.: The potential harvest of the sea. *Trans. Amer. Fish Soc.*, 94:123-128, 1965.
- Schaller, Friedrich: *Soil Animals*. University of Michigan Press, Ann. Arbor. 144 pp., 1968.
- Schelske, Claire, L. y Odum, E. P.: Mechanisms maintaining high productivity in Georgia estuaries. *Proc. Gulf and Carib. Fish. Inst.*, 14:75-80, 1961.
- Schlegel, H. G. (dir.): Anreicherungskultur und Mutantenauslese. *Abl. Bakt. Abt.*, I Suppl., Vol. I, 1965.

- Schmid, Calvin, F.: Generalizations concerning the ecology of the American City. *Amer. Soc. Rev.*, 40:264-281, 1950.
- Schmidt-Nielsen, Bodil y Schmidt-Nielsen, Knut: The water economy of desert mammals. *Sci. Mon.*, 69:180-185, 1949.
- : Water metabolism of desert mammals. *Physiol. Rev.*, 32:135-166, 1952.
- Schmidt-Nielsen, Knut: *Desert Animals. Physiological Problems of Heat and Water*. Oxford University Press, London. 270 pp., 1964.
- Schneider, W. J.: Color photographs for water resources studies. *Photogr. Engr.*, 34:257-262, 1968.
- Schrodinger, E.: *What Is Life? The Physical Aspects of the Living Cell*. Cambridge University Press, Cambridge, England. 91 pp., 1944.
- Schnell, Jay, H.: The limiting effects of natural predation on experimental cotton rat populations, 1968.
- Schultz, A. M.: The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. En: *Grazing in Terrestrial and Marine Environments* (D. J. Crisp, dir.). Blackwell, Oxford. pp. 57-68, 1964.
- : The ecosystem as a conceptual tool in the management of natural resources. En: *Natural Resources: Quality and Quantity* (Ciriancy-Want-rup y J. J. Parsons, dirs.). University of California Press, Berkeley. pp. 139-161, 1967.
- : A study of an ecosystems: the arctic tundra. En: *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management* (G. Van Dyne, dir.). Academic Press, New York. pp. 77-93, 1969.
- : *Ecosystems and Environments*. Canfield Press (Harper and Row), San Francisco, 1971.
- Schultz, Vincent y Klement, A. W. (dirs.): *Radioecology*. Proc. Ist Nat. Symposium. Reinhold Publishing Company, New York. 726 pp., 1963.
- Scott, J. P. (dir.): Allee memorial number. Series of papers on social organization in animals. *Ecology*, 37:211-273, 1956.
- : *Animal Behavior*. University of Chicago Press, Chicago, 1958.
- Searle, N. E.: Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 16:97-118, 1965.
- Searle, S. R.: Matrix algebra for the biological sciences. John Wiley & Sons, Inc., New York. 296 pp., 1966.
- Sears, Mary (dir.): *Progress in Oceanography*, 2 Vols. Macmillan Company, New York, 1964.
- Sears, Paul, B.: *Deserts on the March*. University of Oklahoma Press, Norman, 1935.
- : *The Ecology of Man*. Condon Lectures. University of Oregon Press. 61 pp., 1957.
- Selye, Hans: *Stress and Disease*. Science, 122:625, 631, 1955.
- Seymour, A. H.: The distribution of radioisotopes among marine organisms in the western Pacific. *Publ. della Stazione Zool. Napoli*, 31 (suppl.): 25-33, 1959.
- Shannon, C. E. y Weaver, W.: The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. 117 pp., 1963.
- Shantz, H. L.: Natural vegetation as and indicator of the capabilities of land for crop production in the great plains area. U. S. Dept. Agr., Bureau of Plant Industry, Bull. 201 pp., 1911.
- : Plant succession on abandoned roads in eastern Colorado. *J. Ecol.*, 5:19-42, 1917.
- : The desert vegetation of North America. *Bot. Rev.*, 8:195-246, 1942.
- Shelford, V. E.: *Physiological animal geography*. J. Morphol., 22:551-618, 1911.
- : Ecological succession: stream fishes and the method of physiographic analysis. *Biol. Bull.*, 21:9-34, 1911a.
- : Ecological succession: pond fishes. *Biol. Bull.*, 21:127-151, 1911b.
- : *Animal Communities in Temperate America*. University of Chicago Press, Chicago, 1913.
- : Nature's mobilization. *Nat. Hist.*, 19: 205-210, 1919.
- : *Laboratory and Field Ecology*. Williams & Wilkins Co., Baltimore, 1929.
- : The abundance of the collared lemming in the Churchill area, 1929-1940. *Ecology*, 24: 472-484, 1943.
- : Fluctuations of forest animal populations in east central Illinois. *Ecol. Monogr.*, 21:183-214, 1951.
- Shelford, V. E. y Olson, Sigurd: Sere, climax and influent animals with special reference to the transcontinental coniferous forest of North America. *Ecology*, 16:375-402, 1935.
- Shepard, Paul y McKinley, Daniel (dir.): *The Subversive Science: Essays Towards an Ecology of Man*. Houghton Mifflin Company, Boston. 453 pp., 1969.
- Shepelev, Ye Ya: Some aspects of human ecology in closed systems with recirculation of substances. Problems of Space Biology (Sisakyan, N. M., dir.), 4:166-175. *Izd-vo Akademii Nauk. USSR Moscow*, 1965. NASA TTF-386, 1965.
- Shields, Lora, M.: Nitrogen sources of seed plants and environmental influences affecting the nitrogen cycle. *Bot. Rev.*, 19:321-376, 1953.
- Shure, D. J.: Limitations in radiotracer determination of consumer trophic positions. *Ecology*, 51:899-901, 1970.
- Silliman, R. P.: Population models and test populations as research tools. *BioScience*, 19:524-528, 1969.
- Simonson, Roy, W.: The soil under natural and cultural environment. *J. Soil and Water Cons.*, 6:63-69, 1951.
- Simpson, E. H.: Measurement of diversity Nature, 163:688, 1949.

- Simpson, George Gaylord: The first three billion years of community evolution. En: *Diversity and Stability in Ecological Systems* (Woodwell and Smith, dir.). Brookhaven Symposium in Biology, núm. 22. Brookhaven Nat. Lab., Upton, New York. pp. 162-177, 1969.
- Singer, S. F. (dir.): *Global Effects of Environmental Pollution*. Springer-Verlag. New York. 210 pp., 1970.
- Skellum, J. G.: Studies in statistical ecology. I-spatial pattern. *Biometrika*, 39:346-362, 1952.
- Skerman, V. D. B.: *A Guide to the Identification of the Genera of Bacteria*. The Williams and Wilkins Co., Baltimore, 1968.
- Slobodkin, L. B.: Population dynamics. En: *Daphnia obtusa* Kurz. Ecol. Monogr., 24:69-88, 1954.
- : Ecological energy relationships at the population level. *Amer. Nat.*, 95:213-236, 1960.
- : Growth and regulation of animal populations. Holt, Rinehart and Winston, New York. 184 pp., 1962.
- : Energy in animal ecology. En: *Advances in Ecological Research* (J. B. Cragg, dir.). Vol. 1, pp. 69-101, 1962a.
- : Experimental populations of hydrida. En: *Brit. Ecol. Soc. Jubilee Symp. Suppl. to J. Ecol.*, 52, and *J. Anim. Ecol.*, 33:1-244. Blackwell, Oxford. pp. 131-148, 1964.
- : How to be a predator. *Amer. Zool.*, 8:43-51, 1968.
- Smayda, T. J.: Succession of phytoplankton and the ocean as a holoclenotic environment. En: *Sym. Mar. Microbiol.* (C. H. Oppenheimer, dir.). Cap. 27, pp. 260-274. Charles C Thomas, Springfield, Ill., 1963.
- Smith, Frank, E.: *The Politics of Conservation*. Pantheon Books. (Random House). New York. 350 pp., 1966.
- Smith, Frederick, E.: Quantitative aspects of population growth. En: *Dynamics of Growth Processes*. (E. J. Boell, dir.). Princeton University Press Princeton, 1954.
- : Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth. *Ecology*, 44:651-653, 1963.
- : Today the environment, tomorrow the world. *BioScience*, 19:317-320, 1969.
- : Ecological demand and environmental response. *J. For.*, 68:752-755, 1970.
- Smith, J. E. (dir.): *"Torrey Canyon" Pollution and Marine Life*. A report by the Plymouth Laboratory of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Cambridge University Press, New York, 1968.
- Smith, Ray F. y van den Basch, R.: Integrated control. En: *Pest Control: Biological, Physical and Selected Chemical Methods* (Kilgore and Doust, dirs.). Academic Press, New York. pp. 295-340, 1967.
- Smith, Roland, F. (dir.): A symposium on estuarine fisheries. Suppl. to *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 95(4): 1-154, 1966.
- Smith, S. H.: Species succession and fishery exploitation in the Great Lakes. *Sym. Overexploited Animal Populations*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, D. C. Mimeographed. 28 pp., 1966.
- Smith, W. John: Messages of vertebrate communication. *Science*, 165:145-150, 1969.
- Smock, Robert, B.: The social necessity for the concept of ecological dependency: Some elements of an applied human ecology. Paper presented Amer. Soc. Assoc. San Francisco, 1969.
- Snow, C. P.: *The Two Cultures and the Scientific Revolution*. Cambridge University Press, New York, 1959.
- Sokol, R. R. y Sneath, P. H. A.: *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 1963.
- Solomon, M. E.: The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 18:1-32, 1949.
- : Insect population balance and chemical control of pests. Pest outbreaks induced by spraying. *Chem. Ind.*, (43):1143-1147, 1953.
- Somero, G. N.: Enzymic mechanisms of temperature compensation. *Amer. Nat.*, 103:517-530, 1969.
- Sondheimer, Ernest y Simeone, John, B. (dirs.): *Chemical Ecology*. Academic Press, New York, 1969.
- Sopper, William, E.: Waste water renovation for reuse: key to optimum use of water resources. En: *Water Research*. Pergamon Press, New York. Vol. 2, pp. 471-480, 1968.
- Sorensen, T.: A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content. *K. Danske Vidensk. Selsk.*, 5:1-34, 1948.
- Sorokin, J. T.: On the trophic role of chemosynthesis in water bodies. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 49:307-324, 1964.
- : On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. En: *Primary Production in Aquatic Environments* (C. R. Goldman, dir.). University of California Press, Berkeley. pp. 189-205, 1966.
- Southward, A. J.: The zonation of plants and animals on rocky shores. *Biol. Rev.*, 33:137-177, 1958.
- Sothwood, T. R. E.: *Ecological Methods, with Particular Reference to the Study of Insect Populations*. Methuen London. 391 pp., 1966.
- Sparrow, A. H.: The role of the cell nucleus in determining radiosensitivity. Brookhaven Lecture Series núm. 17. Brookhaven Nat. Lab. Publ. núm. 766, 1962.
- Sparrow, A. H. y Evans, H. J.: Nuclear factors affecting radiosensitivity. 1. The influence of nuclear size and structure, chromosome complement and DNA content. En: *Fundamental As-*

- pects of Radiosensitivity*. Brookhaven Symposia in Biology núm. 14, Brookhaven Nat. Lab. pp. 76-100, 1961.
- Sparrow, A. H., Schairer, L. A. y Sparrow, R. C.: Relationship between nuclear volumes, chromosome numbers, and relative radiosensitivities. *Science*, 141:163-166, 1963.
- Sparrow, A. H. y Woodwell, G. M.: Prediction of the sensitivity of plants to chronic gamma irradiation. *Rad. Bot.*, 2:9-26, 1962.
- Spilhaus, Athelstan (dir.): *Waste Management and Control*. Publ. núm. 1400. National Academy Science, Washington, D. C. 257 pp. (See review by E. P. Odum, 1967), 1966.
- Spivey, W. A.: *Linear Programming—an Introduction*. Macmillan Company, New York. 167 pp., 1963.
- Springer, Leonard M.: Aerial census of interstate antelope herds of California, Idaho, Nevada and Oregon. *J. Wildl. Mgt.*, 14:295-298, 1950.
- Stanier, R. Y., Douderoff, M. y Adelberg, E. A.: *The Microbial World* (2a. ed.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J. 753 pp., 1963.
- Steemann-Nielsen, E.: The use of radioactive carbon ( $C^{14}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 18:117-140, 1952.
- : On organic production in the ocean. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 49:309-328, 1954.
- : Fertility of the oceans: Productivity, definition and measurement. En: *The Sea* (M. N. Hill, dir.). Vol. 2. John Wiley & Sons, Inc., pp. 129-164, 1963.
- Steiner, D. y Gutermann, T.: Russian data on spectral reflectance of vegetation, soil and rock types. Final Tech. Rept. on Contract núm. DA-91-EUC-3863/OI-652-0106, Department of Geography, University of Zurich, Switzerland. 232 pp., 1966.
- Stelford, V. E.: *The Ecology of North America*. University of Illinois Press, Urbana. 610 pp., 1963.
- Stephen, D. G. y Weinberger, L. W.: Wastewater reuse—has it arrived? *J. Water Poll. Cont. Fed.*, 40:529, 1968.
- Stephenson, T. A. y Stephenson, Anne: The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *J. Ecol.*, 37:289-305, 1949.
- : Life between tide-marks in North America: Northern Florida and the Carolinas. *J. Ecol.*, 40:1-49, 1952.
- Stern, A. C. (dir.): *Air Pollution* (2a. ed.). 3 Vols. Academic Press, New York, 1968.
- Stern, V. M. R., Mueller, V., Sevardarian, V. y Way, M.: Lygus bug control in cotton through alfalfa interplanting. *Calif. Agr.*, 23(2):8-10, 1969.
- Stern, W. L. y Buell, M. F.: Life-form spectra of New Jersey pine barren forest and Minnesota jack pine forest. *Bull. Torrey Bot. Club*, 78:61-65, 1951.
- Steward, W. D.: *Nitrogen Fixation in Plants*. Athone Press. New York, 1966.
- Steward, W. D., Fitzgerald, G. P. y Burris, R. H.: *In situ* studies on  $N_2$  fixation using acetylene reduction technique. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 58: 2071-2078, 1967.
- Stewart, Paul, A.: Dispersal, breeding, behavior, and longevity of banded barn owls in North America. *Auk.*, 69:277-285, 1952.
- Stickel, Lucille, F.: Populations and home range relationships of the box turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus). *Ecol. Monogr.*, 20:351-378, 1950.
- Stockner, John, G. y Benson, W. W.: The succession of diatom assemblages in the recent sediments of Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.*, 12:513-532, 1967.
- Stoddard, D. R.: Geography and the ecological approach. The ecosystem as a geographical principle and method. *Geography*, 50:242-251, 1965.
- Stoddard, Herbert, L.: *The Bobwhite Quail, Its Habits, Preservation and Increase*. Charles Scribner's Sons, New York, 1932.
- : Relation of burning to timber and wildlife. *Proc. Ist N. A. Wildl. Conf.*, 1:1-4, 1936.
- Stoddard, Laurence A. y Smith, Arthur, D.: *Range Management* (2a. ed.). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1955.
- Stone, K. H.: Air photo interpretation procedures. *Photogr. Engr.*, 22:123-132, 1956.
- Strandburg, C. H.: Water quality analysis. *Photogr. Engr.*, 32:234-248, 1966.
- Strickland, John, D. H.: Phytoplankton and marine primary productivity. *Ann. Rev. Microbiol.*, 19: 127-162, 1965.
- Strickland, John, D. H. y Parsons, T. R.: A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Canad.*, Bull. 167. 311 pp., 1968.
- Suess, Hans, E.: Tritium geophysics as an international project. *Science*, 163:1405-1410, 1969.
- Sukachev, V. N.: (On principles of genetic classification in biocenology.) (In Russian.) *Zur. Obsheei Biol.*, 5:213-227. (Translated and condensed by F. Raney and R. Daubenmire. *Ecology*, 39:364-367), 1944.
- : The correlation between the concepts "forest ecosystem" and "forest biogeocoenose" and their importance for the classification of forests. *Proc. IX Internat. Bot. Cong.*, Vol. II, pág. 387 (abstract). (See also *Silva Fennica*, 105:94, 1960), 1959.
- Sukachev, V. N. y Dylis, N. V. (dirs.): *Fundamentals of forest biogeocoenology*. Bot. Inst. and Lab. For. Sci. U.S.S.R., Moscow. 474 pp. (In Russian; see review in *Science*, 148:828, 1965), 1964.

- : (Russian dir. 1964.) *Fundamentals of Forest Biogeocoenology*. Oliver and Boyd, London. 672 pp., 1968.
- Summerhayes, V. S. y Elton, C. S.: Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island. *J. Ecol.*, 11:214-286, 1923.
- Svardson, Gunnar: Competition and habitat selection in birds. *Oikos*, 1:157-174, 1949.
- Sverdrup, H. U., Johnson, Martin, W. y Fleming, Richard: *The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1942.
- Swan, L. W.: The ecology of the high Himalayas. *Scient. Amer.*, 250(4):68-78, 1961.
- Swank, W. T. y Miner, N. H.: Conversion of hardwood-covered watershed to white pine reduces water yield. *Water Resources Res.*, 4:947-954, 1968.
- Sweeney, B.: Biological clocks in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 14:411-440, 1963.
- Sweeney, J. R.: Responses of vegetation to fire. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 28:143-250, 1956.
- Swift, L. W. y van Bavel, C. H. M.: Mountain topography and solar energy available for evapotranspiration. *J. Geophys. Res.*, 66:2565, 1961.
- Swingle, H. S.: Relationships and dynamics of balanced and unbalanced fish populations. Agricultural Experiment Station, Alabama Polytechnic Inst. pp. 1-74, 1950.
- Swingle, H. S. y Smith, E. V.: Management of farm fish ponds (rev. ed.). Alabama Polytechnic Inst. Agr. Exp. Sta. Bull. núm. 254, 1947.
- Taber, R. D. y Dasmann, Raymond: The dynamics of three natural populations of the deer, *Odocoileus hemionus columbianus*. *Ecology*, 38:233-246, 1957.
- Tadros, T. M.: Evidence of the presence of an edapho-biotic factor in the problem of serpentine tolerance. *Ecology*, 38:14-23, 1957.
- Takahashi, M. y Ichimura, S.: Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13:644-655, 1968.
- Talbot, L. M.: Comparison of the efficiency of wild animals and domestic livestock in the utilization of east African rangelands. I.V.C.N. (NS) núm. 1, pp. 328-335, 1963.
- Talbot, L. M., Payne, W. J. A., Ledger, H. P., Verdcourt, L. D. y Talbot, M. H.: The meat production potential of wild animals in Africa; a review of biological knowledge. *Tech. Comm. núm. 16*, Commonwealth Bureau of Animal Breeding and Genetics, Edinburgh (Farnham Royal, Buck, England). 42 pp., 1965.
- Talbot, L. M. y Talbot, M. H.: The high biomass of wild ungulates on East African savanna. *Trans. N. A. Wildl. Conf.*, 28:465-476, 1963.
- Tamiya, Hiroshi: Mass culture of algae. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 8:309-334, 1957.
- Tanner, J. T.: Effects of population density on growth rates of animal populations. *Ecology*, 47:733-745, 1966.
- Tansley, A. G.: The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16:284-307, 1935.
- Tappan, Helen: Primary production, isotopes and the atmosphere. En: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 4. Elsevier Publishing Co., Amsterdam. pp. 187-210, 1968.
- Tarpley, Wallace, A.: A study of the cryptozoa in an old-field ecosystem. Ph. D. Dissertation, University of Georgia, Athens, 1967.
- Tarswell, C. M. (dir.): Biological Problems of Water Pollution. Third Seminar, Public Health Serv. publ. núm. 999-WP-25, 1965.
- Taub, Freida, B.: Some ecological aspects of space biology. *Amer. Biol. Teacher*, 25:412-421, 1963.
- : A biological model of a freshwater community in a gnotobiotic ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 14:136-142, 1969.
- : Gnotobiotic models of freshwater communities. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 17:485-496, 1969.
- Taylor, Harden, F.: *Survey of Marine Fisheries of North Carolina*. University of North Carolina Press, Chapel Hill, 1951.
- Taylor, O. C., Dugger, W. M., Jr., Cardiff, E. A. y Darley, E. F.: Interaction of light and atmospheric photochemical (smog) within plants. *Nature*, 192:814-816, 1961.
- Taylor, Walter, P.: Significance of extreme or intermittent conditions in distribution species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's law of the minimum. *Ecology*, 15:274-379, 1934.
- Taylor, W. R.: Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. *Helgd. Wiss Meeresunters.*, 10:29-37, 1964.
- Teal, John, M.: Community metabolism in a temperate cold spring. *Ecol. Monogr.*, 27:283-302, 1957.
- : Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*, 39:185-193, 1958.
- : Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology*, 43:614-624, 1962.
- Teal, J. M. y Kanwisher, J.: Gas transport in the marsh grass, *Spartina alterniflora*. *J. Exp. Bot.*, 17:355-361, 1966.
- Thienemann, August: *Limnologie*. Jedermanns Bücherei, Breslau, 1926.
- : Der Nahrungskreislauf im Wasser. *Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 31:29-79, 1926a.
- : Grundzüge einer allgemeinen Oekologie. *Arch. Hydrobiol.*, 35:267-285, 1939.
- Thomas, J. P.: The influence of the Altamaha river on primary production beyond the mouth of the river. M. S. Thesis, University of Georgia, Athens, 1966.



- Thomas, Moyer, D.: Effect of ecological factors on photosynthesis. *Annual Rev. Plant Physiol.*, 6:135-156, 1955.
- Thomas, Moyer, D. y Hill, George, R.: Photosynthesis under field conditions. En: *Photosynthesis in Plants*. (James Franck and Walter E. Loomis, dirs.). Iowa State College Press, Ames. pp. 19-52, 1949.
- Thomas, William, A.: Accumulation and cycling of calcium by dogwood trees. *Ecol. Monogr.*, 39:101-120, 1969.
- Thomas, W. H.: An experimental evaluation of the  $C^{14}$  method for measuring phytoplankton production using cultures of *Dunaliella primolecta* Butcher. *Fishery Bull.*, 63:273-292, 1964.
- Thomas, W. H. y Simmons, E. G.: Phytoplankton production in the Mississippi delta. En: *Recent Sediments, Northwestern Gulf of Mexico*. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Tulsa, Okla. pp. 103-116, 1960.
- Thomas, William, L. (dir.): *Man's Role in Changing the Face of the Earth*. University of Chicago Press, Chicago, 1956.
- Thomlinson, Ralph: *Population Dynamics: Causes and Consequences of World Demographic Change*. Random House, New York. 575 pp., 1965.
- Thompson, D'Arcy W.: *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 1942.
- Thompson, David, H. y Bennett, G. W.: Fish management in small artificial lakes. *Trans. 4a. N. A. Wildl. Conf.*, 4:311-317, 1939.
- Thompson, David, H. y Hunt, Francis, D.: The fishes of Champaign County: a study of the distribution and abundance of fishes in small streams. *Ill. Nat. Hist. Surv. Bull.*, 19:1-101, 1930.
- Thorntwaite, C. W.: The climates of North America according to a new classification. *Geogr. Rev.*, 21:633-655, 1931.
- : The climates of the earth. *Geogr. Rev.*, 28:433-440, 1933.
- : An approach to a rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, 38:55-94, 1948.
- : Discussions on the relationships between meteorology and oceanography. *J. Mar. Res.*, 14: 510-515, 1955.
- Thorntwaite, C. W. y Mather, J. R.: Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and water balance. *Drexel Inst. Technol. Lab. Climatol. Publ. Climatol.*, 17:231-615, 1957.
- Thorpe, W. H.: *Learning and instinct in animals*. Methuen, London, 1963.
- Thorson, Gunnar: Modern aspects of marine level-bottom animal communities. *J. Mar. Res.*, 14: 387-397, 1955.
- : Marine level-bottom communities of recent seas, their temperature adaptation, and their "balance" between predators and food animals. *Trans. N. Y. Acad. Sci.*, 18:693-700, 1956.
- Tilly, L. J.: The structure and dynamics of Cone Spring Ecol. *Monogr.*, 38:169-197, 1968.
- Tinbergen, N.: *The Study of Instinct*. Oxford University Press, New York, 1951.
- : *Social Behaviour in Animals*. Methuen, London, 1953.
- : On war and peace in animals and man. *Science*, 160:1411-1418, 1968.
- Tischler, Wolfgang: *Synökologie der Landtiere*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1955.
- Tracey, J. L., Jr., Cloud, P. E. y Emery, K. O.: Conspicuous features of organic reefs. *Atoll Res. Bull.*, 46:1-3, 1955.
- Tramer, E. J.: Bird species diversity; components of Shannon's formula. *Ecology*, 50:927-929, 1969.
- Tranquillini, W.: Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra*) an der Waldgrenze während eines Jahres. *Planta*, 54:107-151, 1959.
- Transeau, E. N.: The accumulation of energy by plants. *Ohio J. Sci.*, 26:1-10, 1926.
- Trautman, Milton, B.: Fish distribution and abundance correlated with stream gradients as a consideration in stocking programs. *Trans. 7a. N. A. Wildl. Conf.*, 7:221-223, 1942.
- Treshow, Michael: *Environment and Plant Response*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York. 422 pp., 1970.
- Tribe, H. T.: Ecology of microorganisms in soil as observed during their development upon buried cellulose film. En: *Microbial Ecology* (see Williams and Spicer, 1957), 1957.
- : Microbiology of cellulose decomposition in soil. *Soil Sci.*, 92:61-77, 1961.
- : The microbial component of humus. En: *Soil Organisms* (dir. J. Packser and J. van der Drift). North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 1963.
- Truper, H. G. y Jannasch, H. W.: *Chromatium buderii* nov. spec., eine neue Art der "grossen" Thiorhodaceae. *Arch. Microbiol.*, 61:363-372, 1968.
- Tschirley, Fred H.: Defoliation in Vietnam. *Science*, 163:779-786, 1969.
- Tukey, J. W. (dir.): Restoring the quality of our environment. Rept. Environ. Poll. Panel, President's Sci. Advisory Comm., The White House (available from Supt. Doc., Washington, D. C.). 317 pp., 1965.
- Turner, F. B. (dir.): Energy flow in ecosystems (Refresher Course. Amer. Soc. Zool.). *Amer. Zool.*, 8:10-69, 1968.
- Tuxen, S. L.: The hot springs of Iceland. En: *The Zoology of Iceland*. Ejnar Munksgaard, Copenhagen, 1944.
- Twomey, Arthur, C.: Climographic studies of certain introduced and migratory birds. *Ecology*, 17: 122-132, 1936.
- Udall, Stewart, L.: *The Quiet Crisis*. Holt, Rinehart and Winston, New York. 209 pp., 1965.

- Udvardy, Miklos, D. F.: *Dynamic Zoogeography. With special reference to land animals.* Van Nostrand Reinhold, New York. 446 pp., 1969.
- UNESCO: Arid Zone Research. VI. Plant Ecology. Reviews of research. Paris, 1955.
- UNESCO: Arid Zone Research. VIII. Human and Animal. Ecology, Paris, 1957.
- United States Department of Agriculture: Soils and Men. Yearbook of Agriculture for 1938, 1938.
- Utida, Syunro: Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system. *Ecology*, 38:442-449, 1957.
- Uvarov, B. P.: The aridity factor in the ecology of locust and grasshoppers of the old world. En: *Human and Animal Ecology.* Arid Zone Res. VIII. UNESCO, Paris, 1957.
- Vaccaro, R. F. y Jannasch, H. W.: Studies on the heterotrophic activity in seawater based on glucose assimilation. *Limnol. Oceanogr.*, 11:596-607, 1966.
- Valentine, James, W.: Climatic regulation of species diversification and extinction. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 79:273-276, 1968.
- : The evolution of ecological units above the population level. *J. Paleontol.*, 42:253-267, 1968a.
- Vallentyne, J. R.: Geochemistry of the Biosphere. En: *McGraw-Hill Encyclopedia Science and Technology*, Vol. 2, pp. 239-245, 1960.
- : Solubility and the decomposition of organic matter in nature. *Arch. Hydrobiol.*, 58: 423-434, 1962.
- : Environmental biophysics and microbial ubiquity. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 108:342-352, 1963.
- Van den Bosch, R. y Stern, V. M.: The integration of chemical and biological control of arthropod pests. *Ann. Rev. Entomol.*, 7:367, 1962.
- Van der Kloot, W. G.: *Behavior.* Holt, Rinehart and Winston, New York. 166 pp., 1968.
- Van Dobben, W. H.: Influence of temperature and light conditions on dry-matter distribution, development rate and yield in arable crops. En: *Fundamentals of Dry-Matter Production and Distribution* (M. Hart, dir.). *Neth. J. Agr. Sci.*, 10 (núm. 5, special issue):377-389, 1962.
- Van Dyne, G. M.: Ecosystems, systems ecology and systems ecologists. Oak Ridge National Laboratory Report 3957. 31 pp., 1966.
- : Grassland management, research and teaching viewed in a systems context. Range Science Department, Science Series núm. 3, Colorado State University. 39 pp., 1969.
- : *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management.* Academic Press, New York. 583 pp., (dir.). 1969a.
- Van Dyne, G. M. y Meyer, J. H.: A method for measurement of forage intake of grazing livestock using microdigestion techniques. *J. Range Mgt.*, 17:204-208, 1964.
- Van Niel, C. B.: The kinetics of growth of microorganisms. En: *The Chemistry and Physiology of Growth.* Princeton University Press, Princeton, 1949.
- Van Valen, Leigh: Morphological variation and width of ecological niche. *Amer. Nat.*, 99:377-390, 1965.
- Varley, G. C.: The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). *J. Anim. Ecol.*, 16:139-187, 1947.
- : Population changes in German forest pests. *J. Anim. Ecol.*, 18:117-122, 1949.
- Varley, G. C.: The concept of energy flow applied to a woodland community. En: *Quality and Quantity of Food.* Symp. Brit. Ecol. Soc., Blackwell, Oxford. pp. 389-405, 1970.
- Varley, G. C. y Edwards, R. I.: The bearing of parasite behaviour on the dynamics of insect host and parasite populations. *J. Anim. Ecol.*, 26:471-477, 1957.
- Vaurie, C.: Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). *Proc. Int. Ornithol. Cong.*, 19:163-166, 1951.
- Vayda, Andrew, P. (dir.): *Environment and Cultural Behavior: Ecological Studies in Cultural Anthropology.* Natural History Press, Garden City, N. Y. 482 pp., 1969.
- Verhulst, P. F.: Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. et Phys.*, 10:113-121, 1838.
- Vernadsky, W. I.: Problems in biogeochemistry. II. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 35:493-494, 1944.
- : The biosphere and the noosphere. *Amer. Sci.*, 33:1-12, 1945.
- Vernberg, F. J. y Vernberg, W. B.: *The Animal and the Environment.* Holt, Rinehart and Winston, New York. 416 pp., 1970.
- Vestal, A. G.: Minimum areas for different vegetations. *Illinois Biol. Monogr.*, 20:1-129, 1949.
- Viosca, Percy, Jr.: Statistics on the productivity of inland waters, the master key to better fish culture. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 65:350-358, 1935.
- Visscher, Maurice, B.: Applied science and medical progress. En: *Applied Science and Technological Progress* (Rept. Committee on Science and Astronautics, G. P. Miller, Chairman). U. S. Government Printing Office, Washington, D. C. pp. 185-206, 1967.
- Vogt, William: *Road to Survival.* Sloane, New York, 1948.
- Volpe, E. P.: *Understanding Evolution.* William C. Brown, Dubuque, Iowa. 160 pp., 1967.
- Volterra, Vito: Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. En: *Animal Ecology* (R. N. Chapman, dir.). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York. pp. 409-448, 1926.

- : Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together, *J. Conseil*, 3:1-51, 1928.
- Von Arx, William, S.: *An Introduction to Physical Oceanography*. Addison-Wesley Publishing Company, Inc., Reading, Mass., 1962.
- Voute, A. D.: Regulation of the density of the insect populations in virgin-forests and cultivated woods. *Arch. Neerlandaises de Zool.*, 7:435-470. (Review by Verley, *J. Anim. Ecol.*, 17:82-83), 1946.
- Waddington, C. H.: *New Patterns in Genetics and Development*. Columbia University Press, New York. 271 pp., 1962.
- Wadsworth, R. M., Chapas, L. C., Rutter, A. J., Solomon, M. E. y Wilson, J. W. (dirs.): *The Measurement of Environmental Factors in Terrestrial Ecology*. Blackwell, Oxford. 314 pp., 1967.
- Wagar, J. Alan: Growth versus the quality of life. *Science*, 168:1179-1184, 1970.
- Waggoner, P. E.: Weather modification and the living environment. En: *Future Environments of North America* (Darling and Milton, dirs.). The Natural History Press, Garden City. N. Y. pp. 87-98, 1966.
- Wagner, Frederic, H.: Ecosystem concepts in fish and game management. En: *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management* (G. M. Van Dyne, dir.). Academic Press. New York. pp. 259-307, 1969.
- Waksman, Selman, A.: *Principles of Soil Microbiology* (2a. ed.). Williams & Wilkins, Co., Baltimore, 1932.
- : Aquatic bacteria in relation to the cycle of organic matter in lakes. En: *Symposium on Hydrobiology*. University of Wisconsin Press, Madison. pp. 86-105, 1941.
- : *Soil Microbiology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1952.
- Wallace, Bruce y Srb, A. M.: *Adaptation*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J. 113 pp., 1961.
- Waloff, Z.: The upsurges and recessions of the desert locust: an historical survey. *Antilocust Mem.* núm. 8, London. 111 pp., 1966.
- Walter, H.: Le facteur eau dans les régions arides et sa signification pour l'organisation de la végétation dans les contrées sub-tropicales. En: *Les Divisions Ecologiques du Monde*. Centre Nationale de la Recherche Scientifique Paris. pp. 27-39, 1954.
- Wangersky, P. J. y Cunningham, W. J.: On time lags in equations of growth. *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.)*, 42:699-702, 1956.
- : Time lag in population models. *Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol.*, 22:329-338, 1957.
- : *Science*, 163:150-160, 1969.
- Ward, Barbara: *Spaceship Earth*. Columbia University Press, New York, 1966.
- Warrington, Robert: Notice of observation on the adjustment of the relations between animal and plant kingdoms. *Quart. J. Chem. Soc., London*, 3:52-54, 1851. (See also *On the aquarium*. *Notices Royal Inst.*, 2:403-408, 1857.)
- Warren, Charles, E.: *Biology and Water Pollution Control*. W. B. Saunders Company, Philadelphia. 434 pp., 1971.
- Waterman, T. H.: Systems theory and biology—view of a biologist. En: *Systems Theory and Biology* (M. D. Mesarovic, dir.). Proceedings of the 3a. Systems Symposium at Case Institute of Technology. Springer-Verlag, New York Inc., 403 pp., 1968.
- Waters, T. F.: Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology*, 46:327-334, 1965.
- Watson, D. J.: Leaf growth in relation to crop yield. En: *The Growth of Leaves*. (See Milthorpe, 1956), 1956.
- Watt, K. E. F.: How closely does the model mimic reality? *Canad. Entomol. Mem.*, 31:109-111, 1963.
- : Mathematical models for five agricultural crop pests. *Mem. Entomol. Soc. Canad.*, 32:83-91, 1963a.
- : Dynamic programming, "look ahead programming", and the strategy of insect pest control. *Canad. Entomol.*, 95:525-536, 1963b.
- : Computers and the evaluation of resource management strategies. *Amer. Sci.*, 52:408-418, 1964.
- : Community stability and the strategy of biological control. *Canad. Entomol.*, 97:887-895, 1965.
- : *Systems Analysis in Ecology*. Academic Press, New York. 276 pp., 1966.
- : *Ecology and Resource Management: A Quantitative Approach*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York. 450 pp., 1968.
- Weaver, D. K., Butler, W. E. y Olson, C. E.: Observations on interpretation of vegetation from infrared imagery. En: *Remote Sensing in Ecology* (P. L. Johnson, dir.). University of Georgia Press, Athens. pp. 132-147, 1969.
- Weaver, J. E.: *North American Prairie*. Johnsen Publ. Co., Lincoln, Nebraska, 1954.
- Weaver, J. E. y Albertson, F. W.: *Grasslands of the Great Plains: Their Nature and Use*. Johnsen Publ. Co., Lincoln, Nebraska, 1956.
- Weaver, J. E. y Clements, F. E.: *Plant Ecology* (2a. ed.). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 1938.
- Weaver, J. E. y Zink, E.: Annual increase of underground materials in three range grasses. *Ecology*, 27:115-127, 1946.
- Weimer, R. J. y Hoyt, J. H.: *Callianasa major* burrows, geologic indicators of littoral and shallow neritic environments. *J. Paleontol.*, 38:761-767, 1964.

- Weinberg, Alvin, M. y Hammond, R. P.: Limits to the use of energy. *Amer. Sci.*, 58:412-418, 1970.
- Welch, B. L. y Welch, A. S. (dirs.): *Physiological Effects of Noise*. Plenum Press, New York, 1970.
- Welch, Harold: Energy flow through the major macroscopic components of an aquatic ecosystem. Ph. D. Dissertation, University of Georgia, Athens, 1967.
- : Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology*, 49:755-759, 1968.
- Wellington, W. G.: Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem. *Canad. J. Zool.*, 35:293-323, 1957.
- : Qualitative changes in natural populations during changes in abundance. *Canad. J. Zool.*, 38:289-314, 1960.
- Wells, B. W.: Plant communities of the coastal plain of North Carolina and their successional relations. *Ecology*, 9:230-242, 1928.
- Went, Fritz, W.: *The Experimental Control of Plant Growth*. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass., 1957.
- Went, F. W. y Stark, N.: Mycorrhiza. *Bio-Science*, 18:1035-1039, 1968.
- Westlake, D. F.: Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.*, 38:385-429, 1963.
- : Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. En: *Primary Production in Aquatic Environments* (Goldman, dir.). University of California Press, Berkeley, 1965.
- Weyl, Peter, K.: *Oceanography: An Introduction to the Marine Environment*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 535 pp., 1970.
- White, Lynn: The historical roots of our ecological crisis. *Science*, 155:1203-1207, 1967.
- Whitehead, F. H.: Productivity in alpine vegetation (abstract). *J. Anim. Ecol.*, 26:241, 1957.
- : The importance of experimental ecology to the study of British Flora. En: *Progress in the Study of British Flora* (J. E. Lousley, dir.). Arbroath, T. Buncle & Co., London. pp. 56-60, 1957a.
- Whittaker, R. H.: A criticism of the plant association and climatic climax concept. *Northwest Sci.*, 25:17-31, 1951.
- : (dir.): The ecology of serpentine soils. *Ecology*, 35:258-288, 1954.
- : Plant populations and the basis of plant indication. En: *Angewandte Pflanzensoziologie, Veroffentlichungen des Karntner Landesinstituts fur angewandte Pflanzensoziologie in Klagenfurt, Festschrift Aichinger, Vol. 1, 1954a*.
- : Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 26:1-80, 1956.
- : Classification of natural communities. *Bot. Rev.*, 28:1-239, 1962.
- : Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147:250-260, 1965.
- : Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, 42:207-264, 1967.
- : New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, 163:150-160, 1969.
- : The biochemical ecology of higher plants. En: *Chemical Ecology* (E. Sondheimer y J. B. Simeone, dirs.). Academic Press, New York. pp. 43-70, 1970.
- : *Communities and Ecosystems*. Macmillan Company, New York. 158 pp., 1970a.
- Whittaker, R. H. y Woodwell, G. M.: Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.*, 57:155-174, 1969.
- Whitten, J. L.: *That We May Live*. Van Nostrand, Princeton, N. J. (A congressman refutes Rachel Carson's *Silent Spring*.), 1966.
- Whittlesey, J. H.: Bipod camera support. *Photogr. Engr.*, 32:1005-1010, 1966.
- Whyte, William, H.: *The Last Landscape*. Doubleday, Garden City, N.Y. 326 pp., 1968.
- Wickens, G. E.: The practical application of aerial photography for ecological surveys in the savannah regions of Africa. *Photogrammetria*, 21:33-41, 1966.
- Wiegert, R. G.: Energy dynamics of the grasshopper populations in old-field and alfalfa field ecosystems. *Oikos*, 16:161-176, 1965.
- : Thermodynamic considerations in animal nutrition. *Amer. Zool.*, 8:71-81, 1968.
- Wiegert, R. G., Coleman, D. C. y Odum, E. P.: Energetics of the litter-soil subsystem. En: *Methods of Study in Soil Ecology*. Proc. Paris Sym. Internat. Biol. Prog., UNESCO, Paris. pp. 93-98, 1970.
- Wiegert, R. G. y Evans, F. C.: Primary production and the disappearance of dead vegetation in an old-field in southeastern Michigan. *Ecology*, 45:49-63, 1964.
- : Investigations of secondary productivity in grasslands. En: *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems*. (K. Petrusewicz, dir.). Polish Acad. Sci., Warsaw. Vol. II, pp. 499-518, 1967.
- Wiegert, R. G. y Odum, E. P.: Radionuclide tracer measurement of food web diversity in nature. En: Proc. 2nd Natl. Sym. on Radioecology (D. J. Nelson y F. C. Evans, dir.): Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., Springfield, Va. pp. 709-710, 1969.
- Wiegert, R. G., Odum, E. P. y Schnell, J. H.: Forb-arthropod food chains in a one-year experimental field. *Ecology*, 48:75-83, 1967.
- Wiegert, R. G. y Owen, D. F.: Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems. *J. Theoret. Biol.*, 30:69-81, 1971.
- Wiener, N.: *Cybernetics*. Tech. Press, Cambridge, Mass., 1948.

- Wildè, S. A.: Mycorrhizal fungi: their distribution and effect on tree growth. *Soil. Sci.*, 78:23-31, 1954.
- : Mycorrhizae and tree nutrition. *BioScience*, 18:482-484, 1968.
- Wilde, S. A., Youngberg, C. T. y Hovind, J. H.: Changes in ground water, soil fertility and forest growth produced by construction and removal of beaver dams. *J. Wildl. Mgt.*, 14:123-128, 1950.
- Wilhm, J. L.: Comparison of some diversity indices applied to populations of benthic macroinvertebrates in a stream receiving organic wastes. *J. Water Poll. Cont. Fed.*, 39:1673-1683, 1967.
- Wilhm, J. L. y Dorris, T. C.: Species diversity of benthic microorganisms in a stream receiving domestic and oil refinery effluents. *Amer. Midl. Nat.*, 76:427-449, 1966.
- : Biological parameters for water quality criteria. *BioScience*, 18:477-481, 1968.
- : Biomass units versus numbers of individuals in species diversity indices. *Ecology*, 49:153-156, 1968a.
- Wilimovsky, N. J. (dir.): Symposium on pink salmon. *Inst. Fish., Univ. Brit. Columbia*. 226 pp., 1962.
- Willard, W. K.: Avian uptake of fission products from an area contaminated by low level atomic wastes. *Science*, 135:38-40, 1960.
- Williams, C. B.: The logarithmic series and its application to biological problems. *J. Ecol.*, 34:253-272, 1947.
- : The range and pattern of insect abundance. *Amer. Nat.*, 44:137-151, 1960.
- : *Patterns in the Balance of Nature; and Related Problems in Quantitative Ecology*. Academic Press, New York. 324 pp., 1964.
- Williams, Carroll, M.: Third-generation pesticides. *Scient. Amer.*, 217(1):13-17, 1967.
- : Hormonal interactions between plants and insects. En: *Chemical Ecology* (Sondheimer y Simeone, dirs.). Academic Press, New York. pp. 103-132, 1970.
- Williams, George, C.: *Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton University Press, Princeton. 170 pp., 1966.
- Williams, R. B.: The ecology of diatom populations in a Georgia salt marsh. Ph.D. Dissertation, Harvard University, Cambridge, Mass. 146 pp., 1962.
- : The potential importance of *Spartina alterniflora* in conveying zinc, manganese, and iron into estuarine food chains. En: Proc. Second Symposium on Radioecology (D. J. Nelson y F. C. Evans, dirs.). U. S. Atomic Energy Comm., RID 4500. 774 pp., 1969.
- William, R. E. O. y Spicer, C. C. (dir.): *Microbial Ecology* 7th Symposium of the Soc. Gen. Microbiology. Cambridge University Press, New York, 1957.
- Williams, W. A.: Range improvement as related to net productivity, energy flow and foliage configuration. *J. Range Mgt.*, 19:29-34. (See also *J. Range Mgt.*, 21:355-360), 1966.
- Williamson, M. H.: An elementary theory of interspecific competition. *Nature*, 180:1-7, 1957.
- Willstatter, R. y Stroll, A.: *Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure*. Julius Springer, Berlin, 1918.
- Wilson, D. P.: The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis*. *Ann. Inst. Oceanogr.*, 27:49-156, 1952.
- Wilson, D. P.: Some problems in larval ecology related to the localized distribution of bottom animals. En: *Perspectives in Marine Biology* (A. Buzzati-Traverso, dir.). University of California Press, Berkeley. pp. 87-103, 1958.
- Wilson, E. O.: Chemical communication in the social insects. *Science*, 149:1064-1071, 1965.
- : The species equilibrium. En: *Diversity and Stability in Ecological Systems* (Woodwell y Smith, dirs.). Brookhaven Symposia in Biology. núm. 22 Brookhaven Nat. Lab., Upton, N. Y. pp. 38-47, 1969.
- Winogradsky, S.: *Microbiologie du Sol: Problèmes et Methodes*. Masson et Cie., Paris. 861 pp., 1949.
- Wirth, Louis: *The Ghetto*. University of Chicago Press, Chicago, 1928.
- : Human ecology. *Amer. J. Sociol.*, 50:483-488, 1945.
- Witherspoon, J. P.: Radiation damage to forest surrounding an unshielded fast reactor. *Health Physics*, 11:1637-1642, 1965.
- : Radiosensitivity of forest tree species to acute fast neutron radiation. En: Proc. 2nd Natl. Sym. Radioecology (D. Nelson y F. Evans, dirs.). Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va. pp. 120-126, 1969.
- Withrow, R. B. (dir.): Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Publ. núm. 55, Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.), 1959.
- Witkamp, M.: Rates of carbon dioxide evolution from the forest floor. *Ecology*, 47:492-494, 1966.
- : Decomposition of leaf litter in relation to environmental conditions, microflora and microbial respiration. *Ecology*, 47:194-201, 1966a.
- : Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. *Ecology*, 44:370-377, 1963.
- Witkamp, M. y Drift, J. van der: Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and Soil*, 15:295-311, 1961.
- Witkamp, M. y Olson, J. S.: Breakdown of confined and nonconfined oak litter. *Oikos*, 14:138-147, 1963.

- Wittwer, S. H.: Nutrient uptake with special reference to foliar absorption. En: *Atomic Energy and Agriculture* (C. L. Comar, dir.). Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. núm. 49:139-164, 1957.
- Wohlschlag, Donald, E.: Metabolism of an antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. *Ecology*, 41:287-292, 1960.
- Wolcott, G. N.: An animal census of two pastures and a meadow in northern New York. *Ecol. Monogr.*, 7:1-90, 1937.
- Wolfanger, Louis, A.: *The Major Soil Divisions of the United States*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1930.
- Wolfe, John, N., Wareham, Richard, T. y Scofield, Herbert, T.: Microclimates and macroclimates of Neotoma, a small valley in central Ohio. Ohio State University Publication, 8:1-267 (Bull. núm. 41), 1949.
- Wolfenbarger, D. O.: Dispersion of small organisms. *Amer. Midl. Nat.*, 35:1-152, 1946.
- Wolman, A.: The metabolism of cities. *Scient. Amer.*, 213:179-190, 1965.
- Wood, E. J. Ferguson: Fluorescent microscopy in marine microbiology. *J. Cons. Int. Expl. Mer.*, 21:6-7. (See also *Z. allg. Mikrobiol.*, 2:164-165, 1962, and *Limnol. Oceanogr.*, 7:32-35, 1962.) 1955.
- : *Marine Microbial Ecology*. Chapman and Hall, London. 243 pp., 1965.
- : *Microbiology of Oceans and Estuaries*. Elsevier, Amsterdam. 319 pp., 1967.
- Wood, E. J. Ferguson y Davis, P. S.: Importance of smaller phytoplankton elements. *Nature*, 177: 436, 1956.
- Wood, E. J. Ferguson, Odum, W. E. y Ziemann, J. C.: Influence of sea grasses on the productivity of coastal lagoons. En: *Lagunas Costeras, Un Simposio*. Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras. UNAM-UNESCO (noviembre 28-30, 1967). México, D. F. pp. 495-502, 1969.
- Woods, F. W.: Energy flow silviculture—a new concept for forestry. *Proc. Soc. Amer. For.* pp. 25-27, 1960.
- Woodbury, Angus, M.: Distribution of pigmy conifers in Utah and northeastern Arizona. *Ecology*, 28:113-126, 1947.
- Woodruff, L. L.: Observations on the origin and sequence of the protozoan fauna of hay infusions. *J. Exp. Zool.*, 12:205-264, 1912.
- Woodwell, G. M.: Effects of ionizing radiation on terrestrial ecosystems. *Science*, 138:572-577, 1962.
- : The ecological effects of radiation. *Scient. Amer.*, 208(6):1-11, 1963.
- (dir.): *Ecological Effects of Nuclear War*. Brookhaven National Laboratory Publ. núm. 917, 72 pp., 1965.
- : Effects of ionizing radiation on ecological systems. En: *Ecological Effects of Nuclear War* (Woodwell, dir.). Brookhaven National Laboratory Publ. núm. 917. pp. 20-38, 1965a.
- : Toxic substances and ecological cycles. *Scient. Amer.*, 216(3):24-31, 1967.
- Woodwell, G. M. y Botkin, D. B.: Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques: The Brookhaven approach. En: *Studies in Ecology* (D. E. Reichle, dir.). Springer-Verlag, New York. pp. 73-85, 1970.
- Woodwell, G. M. y Dykeman, W. D.: Respiration of a forest measured by CO<sub>2</sub> accumulation during temperature inversions. *Science*, 154:1031-1034, 1966.
- Woodwell, G. M. y Smith, H. H. (dirs.): *Diversity and Stability in Ecological Systems*. Brookhaven, Nat. Lab. Publ. núm. 22, Upton, N.Y. 264 pp., 1969.
- Woodwell, G. M. y Whittaker, R. H.: Primary production in terrestrial communities. *Amer. Zool.*, 8:19-30, 1968.
- Woodwell, G. M., Wurster, C. F. y Isaacson, P. A.: DDT residues in an east coast estuary: A case of biological concentration of a persistent insecticide. *Science*, 156:821-824, 1967.
- Wright, John, C.: Effects of impoundments on productivity, water chemistry, and heat budgets of rivers. En: *Reservoir Fishery Resources Symposium*. Amer. Fish. Soc., Washington, D.C. pp. 188-199, 1967.
- Wright, R. T. y Hobbie, J. E.: The use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology*, 47:447-464, 1966.
- Wright, Sewall: Tempo and mode in evolution: a critical review. *Ecology*, 26:415-419, 1945.
- : Physiological genetics, ecology of populations, and natural selection. En: *Evolution After Darwin* (S. Tax, dir.). University of Chicago Press, Chicago. Vol. 1, pp. 429-475, 1960.
- Wright, Sewall y Kerr, Warwick, F.: Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. II. *Bar*. *Evolution*, 8:225-240, 1954.
- Wurster, Charles, F.: Chlorinated hydrocarbon insecticides and the world ecosystem. *Biol. Cons.*, 1:123-129, 1969.
- Wynne-Edwards, V. C.: *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Hafner, New York, 1962.
- : Group selection and kin selection. *Nature*, 201:1145-1147, 1964
- : Self-regulating systems in populations of animals. *Science*, 147:1543-1548, 1965.
- : Social organization as a population regulator. *Sym. Zool. Soc. London*, 14:173-178, 1965a.
- Yeatter, R. E.: Effect of different preincubation temperatures on the hatchability of pheasant eggs. *Science*, 112:529-530, 1950.
- Yentsch, C. S. y Ryther, J. H.: Relative significance of the net phytoplankton and nanoplankton in the water of Vineyard Sound. *J. Conseil*,

- Conseil Perm. Intern. Exploration Mer., 24:231-238, 1959.
- Yonge, C. M.: The biology of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.*, 1:209-260, 1963.
- : Living corals. Review lecture. *Proc. Roy. Soc. B.*, 169:329-344, 1968.
- Young, H. E., Strand, Lars y Altenberger, Russell: Preliminary fresh and dry weight tables for seven tree species in Maine. *Tech. Bull. 12, Maine Agri. Exp. Station (University of Maine, Orono)*, 1964.
- Yount, James, L.: Factors that control species numbers in Silver Springs, Florida. *Limnol. Oceanogr.*, 1:286-295, 1956.
- Zelinsky, Wilbur (dir.): *Geography and a Crowding World*. Oxford University Press, New York. 601 pp., 1970.
- Zeuner, F. E.: *History of Domesticated Animals*. Harper & Row Publishers, Inc., New York, 1963.
- Zeuthen, E.: Oxygen uptake and body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.*, 28:1-12, 1953.
- Zhukova, A. I.: On the quantitative significance of microorganisms in nutrition of aquatic invertebrates. En: *Symposium on Marine Microbiology* (C. H. Oppenheimer, dir.). Charles C Thomas, Springfield, Ill., 1963.
- Zippin, Calvin: The removal method of population estimation. *J. Wildl. Mgt.*, 22:82-90, 1958.
- ZoBell, Claude, E.: *Marine Microbiology*. Chronica Botanica, Waltham, Mass., 1946.
- : Studies on redox potential of marine sediments. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 30:477-513, 1946a.
- : Domain of the marine microbiologist. En: *Symposium on Marine Microbiology* (C. H. Oppenheimer, dir.). Charles C Thomas, Springfield, Ill., 1963.
- ZoBell, Claude, E., Sisler, F. D. y Oppenheimer, C. H.: Evidence of biochemical heating of Lake Meade mud. *J. Sed. Petrol.*, 23:13-17, 1953.

# Índice alfabético

Los números en  *cursivo*  indican las páginas en las que los términos y conceptos se definen y explican con mayor detalle. Los grupos básicos de organismos aparecen en una relación, pero los nombres de las especies no figuran en un índice más que en relación con la ilustración de los principios ecológicos. Los nombres de personas no figuran en índice. Para los nombres de autores véase la Bibliografía.

- A DISTANCIA, sensibilidad, 67, 277, 515-533  
bases físicas para, 516  
evaluación del cambio y soluciones alternativas, 531  
fotogrametría, 520-525  
relaciones de energía y, 518-519
- Abastecimiento en poblaciones, 221
- Abejas, 208-209  
curva de crecimiento, 184 fig. 7-3
- Abierto, espacio, y planeación del aprovechamiento del suelo, 467-468  
legislación de, 299
- Abióticas, substancias, en el ecosistema, 11, 12
- Abisal, plano, 365 fig. 12-4
- Abundancia. Véase *Densidad*  
cambios, anuales, 209-213  
estacionales, 210  
índices relativos, 179, 182  
límites de, 125
- Acceso a los estuarios, 399 fig. 13-6
- Acción recíproca, de la población, 233-244  
negativa, 236-244
- Actinomicetos, 405, 410
- Activado, lodo. Véase también *Aguas negras, tratamiento de*,  
demostración de actividad microbiana con, 545  
sistema de, en tratamiento de desperdicios, 480
- Acuario equilibrado, 22
- Acuático(a)(s), animales, 336 fig. 11-6, 337 fig. 11-7, 338-341  
plantas, 335 fig. 11-5, 334-338
- Acuíferos, 108  
en relación con la industria, 357
- Aerobios, procesos, 27. Véase también *Respiración aerobia*
- Aerodinámico, método, de medición de la productividad, 63-64
- Aeropuerto(s), reducción del ruido en, 496
- Afótica, zona, 365 fig. 12-4
- Africa, 402, 436, 441, 444  
administración de la caza, 433  
densidades de ungulados, 417  
regiones bióticas de, 421 fig. 14-9  
sabana tropical, 433 fig. 14-14
- Agotamiento, tipos de, de recursos minerales, 452  
fig. 15-1
- Agregación, 229-231  
béntica, 375  
social, 231, 277  
ventaja de, para la supervivencia del grupo, 230
- Agregados orgánicos, 33, 386
- Agricultura. Véase *Cultivos; alimentos, producción de*  
aplicaciones ecológicas, 453-456  
cultivo cambiante en, 530 fig. 18-9  
de detritus, perspectivas para, 298  
efecto sobre el CO<sub>2</sub> atmosférico, 106  
en las regiones tropicales, 59, 112-113, 453  
estabilidad, 296  
industrializada, 48, 321, 324, 454  
modelos análogos, 321, 324 fig. 10-7  
móvil, 112  
necesidades de energía, 47-48  
no subsidiada, 322, 324 fig. 10-7  
objeto, 296  
productividad, 47 c3-4, 50, 52, 55, 56-60 c3-9  
regiones óptimas, 126 fig. 5-4  
subsidiada con combustible. Véase *Agricultura industrializada*
- Agroindustrial, actividad, contaminación por, 106, 454
- Agrotecnología, 113. Véase *Agricultura industrializada*
- Agua(s), administración del, 458-461. Véase también *Algas, cultivo de, piscicultura, maricultura*



- Agua(s), ciclo de, 100, 106 fig. 4-8, 135  
 como factor limitativo, 132-136, 437-438  
 contaminación. Véase *Contaminación*  
 índice de calidad, 484  
 metabolismo en animales del desierto, 437  
 negras. Véase también *Desechos*  
 efecto sobre los ríos, 489 fig. 16-6  
 microbiana, descomposición, 32, 545  
 tratamiento, sistemas de, 28, 481 fig. 16-3  
 producción experimental de vertientes, 16, 104  
 recirculación a partir de desechos, 483  
 regeneración en navegación espacial, 552-554  
 subterránea circulante, 357  
 y, erosión, 135  
 transpiración, 134
- Aire, contaminación de. Véase *Contaminación de aire*
- Alcalinos, lagos, 346
- Alelopatía, 32, 244, 250-253, fig. 7-38
- Alevillas, ciclos de abundancia, 213 fig. 7-18
- Alfa, radiación. Véase *Ionizante, radiación*
- Alfalfa, productividad de, 49, 91
- Algal, ecosistema de la estera, 356
- Algas, 12, 18 c22, 20 fig. 2-6, 26, 75 fig. 3-10, 79, 80, 89, 93, 157, 280, 292, 364, 395, 397, 482. Véase también *Diatomea, flagelados, fitoplancton, hierba marina*  
 auxilio vital para la navegación espacial, 554-557  
 calcáreas (*Porolithon*), 381  
 cultivo de, para alimento, 59-60, c3-10  
 de agua dulce, 333-334, 335 fig. 11-5  
 desarrollo en cultivo de laboratorio, 547-548  
 diatomeas, 338  
 endozoicas, 381-385  
 floraciones, 281, 290, 333, 339-340, 485, 487  
 marinas, 368, 371-372 fig. 12-7  
 necesidades nutritivas de, 27  
 pardas (*Phaeophyta*), 368  
 rojas (*Rhodophyta*), 131, 368, 381  
 simbióticas con los corales (*zooxanthellae*), 381-386, fig. 12-15A  
 verdeazules (*Cyanophyta*), 98, 337, 356  
 verdes (*Chlorophyta*), 337, 368
- Alimentos, cadenas de, 68-84  
 concentración de, pesticidas en, 81  
 radionúclidos en, 506  
 cultivo de. Véase *Cultivos*  
 de pastoreo, 68, 69, 71 fig. 3-8  
 detritus, 8, 68, 68, 71 fig. 3-8, 114, 282, 298  
 diversidad de, 172 fig. 6-8  
 en, Artico, 74-75  
 cuevas, 413  
 desarrollo de ecosistema, 282  
 estanques de peces, 77 fig. 3-11  
 manantiales cálidos, 356  
 gráficas con trazadores radionúclidos, 172 fig. 6-8, 509 fig. 17-6  
 producción de, crisis mundial, 60, 447, 455  
 modelo, 58 c3-10A  
 relación de, con el crecimiento de la población humana, 56-60  
 rendimiento anual de, 57-60, c3-9, 3-10B  
 tejidos de, 68, 507 fig. 17-5  
 de transporte del trazador, 172 fig. 6-8, 509 fig. 17-6  
 en, comunidad de río pequeño, 75 fig. 3-10  
 desarrollo de ecosistema, 282  
 ecosistema de campo viejo, 172 fig. 6-8, 509
- Almejas, como elementos de traza, 106  
 distribución espacial, 228 c7-7
- Alopatría, 266
- Alopátrica, especiación, 267
- Aluminio, escasez, 452
- Aluvial, depósito, 143
- Allee, principio de, 229-230, 231, fig. 7-26, 564
- Ambiental(es), biología, 2. Véase también *Ecología*  
 derecho, 488  
 determinismo, 562  
 higiene, 476-477, 490, 496, 568  
 hormonas, 33  
 resistencia, 199
- Ambito doméstico, 232
- Amensalismo, 234
- Anaerobio(a)(s). Véase *Respiración anaerobia*  
 facultativos, 27  
 obligados, 26  
 zona (reducida), 14, 99 fig. 4-5, 379 fig. 12-13
- Angstrom, unidades (Å), 130, 131 fig. 5-6, 517
- Animal(es). Véase *Nombres específicos*  
 de agua dulce, 336 fig. 11-6, 337 fig. 11-7  
 excreción, vías de renovación de ciclo, 113-114  
 marinos, 364, 369 fig. 12-6  
 reino, 9 fig. 2-1  
 terrestres, 401-403, 407 fig. 14-3, 416-418
- Antibiosis (antibióticos), 244, 251, 253
- Antropogénico, subclímax, 295
- Antropología y ecología humana, 561-563
- Aprovechamiento del ecosistema, 16, 447-449, 561  
 con fuego, 149-151 figs. 5-16 y 5-17  
 desecho. Véase *Desechos, aprovechamiento de*  
 embalsamiento, 291, 347, 460 c15-1, 461  
 medio silvestre, 456-468  
 mineral, 451-453  
 pasto, 461-463  
 silvicultura, 455  
 vertiente, 14, 135, 466
- Arácnidos, distribución espacial de, 228 c7-7
- Arce y tilo americano, bosque de, 428
- Arena, dunas de, sucesión de, 286-287
- Arenosa, playa, secciones transversales de una, 374 fig. 12-9
- Arenques (*Clupeidae*), 376  
 distribución de edades, 196 fig. 7-7
- Arrecifes, 7, 380, 400. Véase también *Coral, arrecifes de*
- Arroz, cultivo, 99  
 en los trópicos, 113
- Artemisia, comunidad, 156, 436 fig. 14-15
- Artico, cadenas de alimentos, 74-76
- Artificial, enriquecimiento, experimento de, 126

- repoblación, de, fauna, 458  
   peces, 76, 458-459  
   y dispersión, 221  
   selección. Véase *Selección artificial*  
 Artrópodos. Véase *Crustáceos, insectos, etc.*  
 del manto y el suelo, 407 fig. 14-3  
 diversidad de población, 169 c6-2  
 muestreo, 18 fig. 2-5  
 densidad en el prado de, 17 fig. 2-5, 18 c2-2  
 Ascensional, corriente, 359, 378, 398  
 Asimilación, 72-74  
   eficiencia de, 83 c3-13, fig. 3-13  
   proporción, 67 fig. 3-5  
 Asíntota superior, 202-204, 206  
 Atmómetros, 134  
 Atmósfera, ciclos biogeoquímicos, 94, 106 fig. 4-8  
   contaminación de, 24, 101, 490-491  
   evolución, 107, 300-302  
 Atmosféricos, gases, factores limitativos, 138  
 Atómica(s), armas, 510  
   precipitación de, 510  
   energía, 497  
   contaminación, 512-515  
   futuro, 453  
   y desalinización, 463  
   planta, diseño esquemático de un parque de  
   aprovechamiento de desechos, 486 fig.  
   16-4  
 ATP (trifosfato de adenosina), 9, 28  
   como indicador de biomasa, 537  
*Aufwuchs*, 332, 338, 395, 397 fig. 13-5  
 Autecología, 4, 447  
 Autillos, dispersión de, 224 fig. 7-22  
   migración eruptiva, 212  
 Autóctonos, 31, 547  
 Autólisis, vías de renovación de ciclos, 115 fig.  
   4-11, 116  
 Autotrófica, sucesión, 280, 280 fig. 9-1, 292. Véase  
   también *Sucesión*  
 Autótrofos (componentes autotróficos), 6, 8, 26, 43  
   acuáticos, 331, 368  
   terrestres, 16, 403  
 Auxiliar de energía, corriente, 47, 48  
 Aves, competición, 242-243 figs. 7-31, 7-32  
   área de difusión, 125  
   como componentes de los ecosistemas terres-  
   tres, 19, 417  
   densidad de sere de tierra alta, 288 c9-3  
   distribución vertical, 170  
   efecto de borde sobre ellas, 174  
   envenenamiento por pesticidas, 81  
   función en el ciclo del fósforo, 100  
   migratorias, 417  
   oceánicas, 386  
   territorialidad, 233 fig. 7-27  
   y sucesión ecológica, 286-290 c9-3  
 Axénicos, cultivos, 20  
 Azufre, bacterias del, 26, 539  
   ciclo del, 99 fig. 4-5, 100, 379  
   función de bacterias en, 91-92  
 BACILLARIACEAE, 337. Véase *Diatomeas*  
 Bacterias. Véase *Desintegradores, microorganismos,*  
   *saprótofos*  
   autotróficas, 26  
   de celulosa, 405, 406  
   del, azufre, 26, 99 fig. 4-5, 101  
   hidrógeno, 26, 557  
   metano, 27  
   nitrógeno, 26, 96, 98  
   suelo, 98, 408  
   en, ecosistemas, 6-11, 19, 27-35, 93, 533-548  
   el, agua de mar, 114, 378  
   ciclo de los elementos nutritivos, 27-35, 114  
   fotosintéticas, 26  
   métodos de recuento, 535 c19-1  
   nitrificantes, 52 c3-6, 97 fig. 4-4, 98, 128  
   purpúreas (*Rhodospirillum*), 98  
   quimiosintéticas, 26, 557  
   radiosensibilidad, 502  
   taxonomía de, 8-10, 539  
 Baerman, embudo de, 408  
 Ballenas, 386  
 Bario, 106, 501  
 Barométrica, presión, 142  
 Basal, área, 159  
 Básica, verdad, en investigación por sensibilidad  
   remota, 516  
   mapa de, 527 fig. 18-6  
 Batial, zona, 364  
 Bentos (béntico), 18, 331, 364, 369, 395  
   efectos de la contaminación sobre, 165 fig. 6-5C  
   en el mar, 370-376  
 Berlese, embudo de, 407  
 Beta, radiación. Véase *Ionizante, radiación*  
 Biocoenosis, 4, 7  
 Bioenergética, 223-226. Véase también *Energía, co-*  
   *rriente de*  
 Biófagos, 7  
 Biogénicas, sales, 140-141, 330  
 Biogeocoenosis, 3, 7  
 Biogeográficas, regiones, 401, 402 fig. 14-1  
 Biogeoquímico(s), ciclo(s), 7, 37, 51, 94-116, 508.  
   Véase también *Recirculación*  
   comparación, en los trópicos y la zona tem-  
   plada, 112  
   de elementos, no esenciales, 110-111  
   nutritivos, 94-105  
   del, agua, 106 fig. 4-8 B  
   bióxido de carbono, 106 fig. 4-8 A  
   calcio, 104 fig. 4-6  
   fósforo, 96 fig. 4-2  
   nitrógeno, 96 fig. 4-2  
   ejemplos, 95-97  
   en, azufre, 99 fig. 4-5  
   desarrollo del ecosistema, 284  
   lagos, 101  
   mar, 363  
   trópicos, 112-113  
   estudio cuantitativo, 101-105  
   hidrológico, 106 fig. 4-8, 135-136

- Biogeoquímico(s), ejemplos, mediante organismos simbióticos, 114  
 orgánicos, 111-112  
 radionucleótidos, 111, 506-509
- Biológico(a) (s), control. Véase *Cibernética, población, regulación*  
 del medio ambiente químico, 23-24  
 de las plagas, 493  
 demanda de oxígeno. Véase *B.O.D*  
 ensayo (bioensayo), 111  
 en la observación de la contaminación, 487  
 magnificación, 81  
 de los, pesticidas, 82 c3-12  
 radionucleótidos, 506  
 relojes, 127, 128, 272-274
- Biomás terrestres, 418-444  
 de, Africa, mapa, 421 fig. 14-9  
 chaparral, 433-440, 439 fig. 14-17  
 Norteamérica, mapa, 420 fig. 14-8  
 piñón y junípero, 440 fig. 14-18  
 pradera templada, 429-432 fig. 14-13  
 del, bosque, de, coníferas, del norte, 423-425 fig. 14-11  
 húmedo templado, 425 fig. 14-11C  
 lluvia tropical, 440-444  
 deciduo, templado, 426-429 fig. 14-12  
 tropical, 444  
 desierto, 434-438 figs. 14-15, 14-16  
 matorral, 444  
 mundo, mapa, 419 fig. 14-7  
 de la(s), montañas, 444, 445 fig. 14-21  
 sabana tropical, 432-434 fig. 14-14  
 tundra, 418-423
- Biomasa, 7, 40, 53, 72, 180-181  
 de elementos existentes, 84  
 en relación con, la productividad, 45, 53 fig. 3-3, 61-62, 346, 414, 415 c14-5A, 416 c14-6  
 números y la corriente de energía, 90 c3-14, 180-181, 225 fig. 7-23  
 medición en los microorganismos, 537-539  
 pirámide de, 87, 89 fig. 3-15  
 relación entre el tamaño y el metabolismo, 84-85, 93  
 valor calórico de, 39-40
- Bioquímica, demanda de oxígeno. Véase *B.O.D. (Biochemical, Oxygen Demand)*  
 diversidad, 279 c9-1, 284
- Biorregenerativos, sistemas, ecología del vuelo espacial, 554-558, 555 fig. 20-5
- Biosfera, 3, 24, 37, 46  
 acción sobre, del hombre, 59-61, 447  
 ciclo, del CO<sub>2</sub> en, 106-108 fig. 4-8A  
 hidrológico, 106 fig. 4-8B, 108  
 evolución de, 278-280, 301 fig. 9-9  
 productividad primaria, 54-55 c3-7, fig. 3-4  
 rendimiento en alimentos, 58 c3-10
- Biota, 10  
 del agua dulce, 333  
 marina, 364  
 terrestre, 401
- Bioteleetría, 519
- Biótico(a), comunidad. Véase *Comunidad biótica*  
 potencial, 199. Véase también *Intrinseco, índice, de aumento natural*
- Biotina, 33
- B.O.D. (*biological oxygen demand*), 14, 330, 487
- Bosque(s), biomas de, 53 fig. 3-3A, 71 fig. 3-8, 415 c14-5A, 416 c14-6  
 ciclo(s), de insectos en, 212-213 fig. 7-18  
 mineral en, 103-104, 112-113  
 contenido de nitrógeno, 415 c14-5  
 de, arbusto de montaña, 443  
 arce y, haya, 293, 428  
 tilo americano, 428  
 castaño, 247 fig. 7-34  
 clima nuboso, 416, 443  
 coníferas, de zona templada húmeda, 425 fig. 14-11C  
 del norte, 113 fig. 4-10, 423, fig. 14-11A y B  
 pigmeo, 440  
 lluvia, de montaña, 443  
 tropical, 48, 113, 115, 440-442 fig. 14-20, 444  
 pino, 427 fig. 14-12C  
 roble y, castaño, 247 fig. 7-34, 428  
 nogal, 428
- deciduo, 444  
 estratificación, 170  
 fuego en los, 427 fig. 14-12C  
 lindero de, como hábitat para el hombre, 175  
 mesofítico mixto, 428  
 precipitación pluvial en, 133  
 productividad de, 49 c3-5, 53 fig. 3-3A, 54 c3-7, 415 c14-5A, 416 c14-6  
 protección de vertiente por los, 104  
 respuesta de, a gradiente de radiación gamma, 505 fig. 17-4  
 siempre verdes de hoja ancha, 428, 441 fig. 14-19
- sucesión, 289 fig. 9-4, 293, 294 fig. 9-6  
 suelos, 142-154 figs. 5-11, 5-12, 5-13  
 tropicales ribereños (de galería), 415, 416, 443
- Brezo, pantano de, 151 fig. 5-17
- Broma, zona de la, 372, 373 c12-1, 374
- Bruta, producción. Véase *Productividad bruta*
- Bujía-pie, 44
- CABALLO(S) de fuerza, 40 c3-1  
 utilizados en agricultura, 48, 454 fig. 15-2
- Calcio, ciclo, 104 fig. 4-6  
 como factor limitativo, 140  
 en, el mar, 362  
 relación con el estroncio, 110, 512  
 radiactivo, 104, 500
- Cálculo diferencial, 185
- Calientes, lagos monomícticos, 344
- Calor. Véase *Temperatura, radiación*  
 de evaporación, 327  
 específico, 327  
 latente, 327  
 pérdida en las cadenas de alimentos, 69 fig. 3-6

- termodinámica del, 37-41
- Caloría, 40 c3-1A
- Camarón, ciclo vital del, 395 fig. 13-3
- Caminos, plantaciones a la orilla de, 471 fig. 15-6E  
 aplicación de herbicidas en, 493  
 para amortiguamiento del ruido, 496
- Campo viejo, ecosistemas de, 17 fig. 2-5B  
 sucesión, 289  
 tejido de alimentos, 172 fig. 6-8, 511 fig. 17-6
- Canalización de ríos, 473 fig. 15-6
- Cangrejos *Uca*, 81, 244
- Canoros, pájaros, (parulidae), nichos de, 261
- Carácter, convergencia de, 266  
 desplazamiento de, 266-267
- Carbonato en los medios acuáticos, 139
- Carbono, bióxido de (CO<sub>2</sub>), ciclo biogeoquímico, 106-107 fig. 4-8A  
 como factor limitativo, 63, 117, 139  
 efecto de invernadero, 34  
 en sistemas de sostén de la vida de ecología del vuelo espacial, 552-554  
 evolución a partir del suelo, 34, 410, 411 c14-2  
 medición de la productividad, 63  
 y, el clima, 24, 34, 107, 300  
 la contaminación del agua, 117, 139  
 pH, 64  
 fechado por, y proporción de deposición del polen, 178  
 monóxido de, y la contaminación del aire, 490-491
- Carga, en ecosistemas, 93  
 resultante de la recolección, 93
- Carnívoros, 11 fig. 2-2, 68
- Carotenoides, 66
- Castaño, roya del, 247 fig. 7-34
- Celulosa, 16, 256, 257, 545  
 descomposición de, 32, 367
- Censo, métodos básicos de efectuarlo, 183  
 por percepción a distancia, 518-519
- Cesio radiactivo, (<sup>137</sup>Cs), 501  
 en las cadenas de alimentos, 511-512
- Cibernética, 35 fig. 12-11, 311, 316
- Ciervos, erupciones de población, 245  
 precipitación de cesio-137, 512 c17-3
- Cimógenos, 31
- Cinc, 141
- Circadiano, ritmo, 172, 272  
 de curso libre, 273 fig. 8-6  
 en el hombre, 273
- Circuitos. Véase *Modelos eléctricos análogos*
- Ciudades, 563  
 clima de, 464  
 como parásitos en el campo, 23, 258  
 crecimiento, 205  
 dos puntos de vista acerca de las, 563  
 extensión óptima, 231  
 planeación, 467 fig. 15-5, 468
- Cladócer(a)(s), 337 fig. 11-7A, 340  
 competición entre especies apareadas de, 241 fig. 7-30
- Clara y oscura, técnica de las botellas, 14  
 medición de la producción primaria, 13 fig. 2-3, 15 c2-1, 62
- Clima, cámaras, 137  
 clasificación, 136, 137 fig. 5-9
- Clímax, comunidad de, 278, 292-296  
 cíclico, 150, 294  
 climático, 292, 293  
 de fuego, 298, 427 fig. 14-12  
 edáfico, 292, 294 fig. 9-6, 295
- Climógrafos, temperatura y, humedad, 137-138 fig. 5-10  
 salinidad, 362
- Clorinidad, 362
- Clorofila, 9, 24  
 absorción de luz, 42  
 en las comunidades, 66, 67 fig. 3-5, 373 fig. 12-8  
 y la medición de la productividad, 65
- Cobre, escasez de, 452
- Cocolitóforos, 372, 386
- Coevolución, 127, 300, 303-304
- Coexistencia entre, especies, 233-244  
 poblaciones, 238 fig. 7-29
- Coliformes, cuenta de los, método de contaminación, 535
- Comensalismo, 234, 253
- Compartimiento, modelos de, 74, 317. Véase también *Ecosistemas, modelos de compartimiento*
- Compensación, nivel de, 14, 332, 333 fig. 11-4
- Competición, 234, 236-244  
 ecuaciones, 235, 238  
 en, aves, 242-243 figs. 7-31, 7-32  
 cladocera, 241 fig. 7-30  
 escarabajos de la harina, 239 c7-9  
 protozoos, 237 fig. 7-28  
 trébol, 238 fig. 7-29  
 interespecífica, clases de, 233-234  
 nichos ecológicos y, 261, 264 fig. 8-3
- Competitiva, principio de exclusión, 213, 236, 239 c7-9, 260
- Comunidad(es). Véase *Biomasa, ecosistemas*  
 análisis de, 160-163  
 biótica, 4-5, 7, 154-157  
 clasificación, 158-160, 280  
 clorofila, 61-67, 373  
 corriente de energía, 70 fig. 3-7  
 costera, 388-394  
 de, agua dulce, 333-342, 349-354  
 clímax. Véase *Clímax, comunidad de estuario*, 394-398  
 diversidad de especies, 163-169  
 esquema en las, 169  
 marina, 368-379, 386-388  
 metabolismo de, 93, 156-157, 280-283  
 pleistocénico periodo, 176-178 fig. 6-10  
 terrestres, 403-407, 418-446
- Concentración, factor de, 81  
 para los radionúclidos, 506-507
- Conducta, 274

- Conducta, ciencia de la, 564  
 componentes, 274-276 fig. 8-7  
 efectos del hacinamiento sobre la, 277, 478  
 instintiva (innata), 274, 276  
 social, 218, 277  
 territorial, 218  
 y, comunicación, 277 c8-5  
 control de la población, 36, 218  
 regulación fisiológica, 276
- Coníferas. Véase *Bosques*  
 bioma de bosque de, 423-425  
 ciclos de insectos, 212-213  
 pigmeo, 440
- Conjuntos, teoría y transformación de, 311
- Conservación, de recursos, minerales, 451  
 naturales, 449-451  
 del suelo, 464-465  
 historia de, 565
- Constancia, concepto de, 414
- Consumidores, organismos, 6, 11, 12, 18 c2-2, 75, 92  
 y pirámide ecológica, 86-89
- Contaminación, 15, 93, 268, 476-488, 562. Véase también *Desechos. aprovechamiento de desechos*  
 agrícola, 106, 321, 454, 482, 492, 568  
 clasificación, 478  
 como factor limitativo para el hombre, 447, 468, 476, 512, 561  
 control, 487  
 costo de, 477 fig. 16-1  
 del aire, 24, 34, 101, 107, 478, 487, 490-491  
 efecto de, sobre la, biota del río, 489 fig. 16-6  
 salud humana, 478  
 selección natural, 268  
 energía de sistemas y efectos de las dos clases de, 479, 480 fig. 16-2  
 índices, 166-167, 167, 168, 489  
 magnificación biológica de, 81, 82, 506  
 orgánica, 15, 478-483  
 petróleo, 358, 485  
 por los insecticidas, 81, 491-292  
 radiactiva, 110, 486, 506-515  
 reducción de, en el lago Washington, 484  
 ruido y, 495-496  
 térmica, 514-515  
 tratamiento, 479-483, fig. 16-3, 486 fig. 16-4, 534  
 vigilancia, 487-488  
 y equilibrio atmosférico, 34, 107
- Contaminantes. Véase *Contaminación. Desechos*
- Continental, declive, 365 fig. 12-4  
 plataforma, 365 fig. 12-4  
 teoría del desplazamiento, 363
- Continuo*, 160, 161
- Control territorial, 468, 568
- Controlado, incendio, 149-151 figs. 5-16, 5-17. Véase también *Fuego*
- Copépodos, 337 fig. 11-7A. 340. Véase también *Zooplankton*
- Copperhill, Tennessee, 24, 25 fig. 2-8
- Coprofagia, 32, 72-73 fig. 3-12, 232
- Coral(es), 23  
 arrecifes, 49, 380-386 fig. 12-15B  
 pirámide ecológica, 88 fig. 3-15B  
 productividad primaria, 381  
 estrellamar como depredadora de, 385  
 simbiosis con algas, 113, 381-385 fig. 12-15A  
 y ciclos nutritivos, 381
- Corrientes, acción en agua dulce, 330  
 como factor limitativo, 141  
 del viento, 141  
 en, el mar, 360 fig. 12-1  
 los ríos, 350
- Cosecha. Véase *Optimo, rendimiento, productividad*  
 método de medición de la productividad, 61  
 presión de, en ecosistema, 248
- Cósmicos, rayos, 499
- Costeras, zonas, 389-394. Véase también *Estuario*  
 equivalentes ecológicos, 265 c8-2  
 productividad de, 49 c3-5, 398 c13-1
- Costo, internalización del, para evitar contaminación, 490, 568
- Coweeta, Laboratorio Hidrológico, 16 fig. 2-4
- Crecimiento, forma(s), 203 fig. 7-10  
 de la población, 202-207  
 humana, 567 fig. 21-1  
 en, J, 202, 206 fig. 7-12  
 S, 202, 203, 205 fig. 7-11  
 exponencial, 200 fig. 7-9  
 logística, 203-204, 206  
 sigmoide, 203, 205 fig. 7-11
- Crepuscular, periodicidad, 173
- Criptofitas, 404
- Criptozoos, 409
- Cromosoma, volumen del, sensibilidad de las plantas a la radiación y, 503 fig. 17-3
- Crustáceos entre mareas, 374 fig. 12-10
- Cuadrado, muestreo de, 183
- Cuevas, ecología de, 413
- Cultivo(s). Véase *Agricultura*  
 biológicos, axénicos, 20, 21  
 crecimiento de, levadura en, 205 fig. 7-11, 206  
 de árboles, 455  
 enriquecimiento, 540, 547  
 gnotobióticos, 20  
 producción de, 47 c3-4  
 primaria neta, 57 c3-9  
 sucesión, 292 fig. 9-5  
 técnicas de, para la actividad microbiana, 546
- Cultura humana, 563  
 atrasada, 564  
 de adaptación, 565  
 tecnología, 564  
 y relación con el medio ambiente natural, 562
- Cultural, atraso, 564
- Curie (Ci), 499
- CHAPARRAL, 33, 251, 294, 438-440 fig. 14-17
- Charco, zona de, 332

- Chlorella*, 124, 536  
 en los sistemas auxiliares vitales para la nave-  
 gación espacial, 551, 555
- Chlorobacteriaceae*, 26
- Chloropyta* (algas verdes), 337, 368
- Choque, enfermedad de, 215
- DAPHNIA, 121 fig. 5-2, 202, 339
- DDT, en cadenas de alimentos, 81-82 c3-12  
 y, contaminación mundial, 492  
 envenenamiento de las aves, 81
- Decibel (db), 495
- Deciduos, bosques, biomas de, 427-428
- Demográfico, cociente, 451
- Densidad de la población, 179-183  
 bruta, 179, 182  
 comparación, ecológica y bruta, 182 fig. 7-2  
 de los, mamíferos, 180 fig. 7-1  
 peces, 181 c7-1  
 ecológica, 179, 182  
 en relación con la biomasa y la corriente de  
 energía, 90 c3-14  
 para el hombre, 60  
 óptima, 468  
 técnicas para medición de, 183  
 teorías de los ciclos, 214-216
- Depósito(s). Véase *Embalsamiento*  
 alimentadores de, 364, 372, 511
- Depredación, 125, 234, 244-253  
 en el control de plagas, 493  
 por el hombre, 223, 225-226  
 relación con la diversidad, 166-167
- Depredador y presa, relaciones de, 35 fig. 2-11,  
 212, 215, 270. Véase también *Huésped*  
*y parásitos*  
 modelo de componentes experimentales de, 316  
 fig. 10-3
- Derecho ambiental, 448, 488, 490, 568
- Derrame, 397
- Desagüe, cuenca de. Véase *Vertiente*
- Desalinización, 463
- Desarrollo, de la, levadura en cultivo, 205 fig. 7-11,  
 207 c7-6  
 población, curvas de, 184 fig. 7-3, 200 fig. 7-9,  
 203 fig. 7-10, 205 fig. 7-11, 206 fig.  
 7-12, 208 fig. 7-13, 237 fig. 7-28, 238  
 fig. 7-29, 241 fig. 7-30, 246 fig. 7-33,  
 567 fig. 21-1  
 ecuaciones de, 198-200, 202-205  
 tecnología, 451, 569  
 en los microorganismos, 544-548  
 ritmo de, de la población, 183-185, 186  
 en porcentajes, 184  
 específicos, 184  
 urbano, 452, 466-467, 564
- Descomposición, 10  
 de la hierba de los pantanos, 29 fig. 2-10  
 en la naturaleza, 24-34  
 etapas, 30
- Desecho(s). Véase *Contaminación*  
 agrícolas, 454, 482  
 aguas negras y, 478, 479, 481, 487 fig. 16-5, 489  
 clases de, 478-479  
 eliminación de, método del producto secunda-  
 rio, 569  
 radiactivos, 512-515  
 tres opciones básicas, 483-487  
 estanque de estabilización de, 482  
 estrategia de, 483-487  
 industrial, 31, 478, 484, 533  
 magnificación biológica, 82, 506  
 parque de, aprovechamiento de, 467 fig. 15-5,  
 483-487 fig. 16-4  
 estrategia de, 483-488  
 tratamiento, 467  
 tratamiento, costo de, 482  
 fases de, 479, 481 fig. 16-3  
 riego por rociado en, 483
- Desierto, animales del, 437  
 clases, 434-438 fig. 14-15  
 comunidad, descripción, 156  
 forma de vida de las plantas en, 434  
 hecho por el hombre, 24, 25 fig. 2-8, 296, 429,  
 461, 562  
 irrigación de los, 434  
 lluvia en el, 128  
 producción anual, 436 fig. 14-16
- Desintegradores, 10, 30, 538 fig. 19-1. Véase tam-  
 bién *Descomposición, saprótrofos*
- Detritívoros, 12, 32, 68
- Detritus, agricultura, perspectivas de, 298  
 cadena de los alimentos de, 8, 68, 71 fig. 3-8,  
 114, 282, 298  
 basadas en las hojas de mangle, 76-79 fig. 3-12  
 orgánico, 8, 30, 75, 81, 408, 413  
 burbuja de, 33, 386  
 en, el mar, 369, 386  
 los, estuarios, 397-398  
 ríos, 351
- Día, duración. Véase *Fotoperiodicidad*
- Diatomeas (Bacillariaceae), 337, 368, 371 fig. 12-7  
 bénticas, 395  
 y contaminación del agua, 487 fig. 16-5
- Diel, periodicidad, 172
- Diferenciales, ecuaciones, 198-201, 203-206, 233,  
 313
- Difusión, de, la población, 221-223  
 los autillos, 224 fig. 7-22  
 tipos de, 223 fig. 7-21
- Dimícticos, lagos, 344
- Dinoflagelados, 368, 372 fig. 12-7, 396
- Directo, ciclo mineral, teoría del, 113
- Disclímax, 295
- Dispersión, 221  
 en el seno de la población, 226
- Distribución de los biomas, 418-444  
 al azar, 226  
 amontonada, 227  
 de, la población interna, 227 fig. 7-25

- Distribución, de, Poisson, 228  
 efecto de, sobre la competición, 242 fig. 7-31  
 espacial, de arácnidos y almejas, 228 c7-7  
 estadística de, 229
- Distróficos, lagos, 346
- Diurno(a) (s), 173  
 curva, método de, para medición de producción de oxígeno, 62
- Diversidad, 163-173, 250, 261, 267, 283-284  
 bioquímica, 279 c9-1, 284  
 componente de, uniformidad, 159 c6-1C, 164  
 variedad, 159 c6-1C, 164  
 del esquema, 170  
 de las especies, 163, 283-284  
 en, el, desarrollo del ecosistema, 279 c9-1, 283-284  
 sere de bosque, 284 fig. 9-3  
 los tejidos de alimentos, 172  
 relación con la, depredación, 167  
 estabilidad, 166, 284  
 índice(s). Véase *Índices de diversidad*  
 de Shannon, 159 c6-1C, 164, 167
- DNA (ácido desoxirribonucleico), 9, 179, 539, 545  
 y sensibilidad a la radiación, 502
- Domesticación, 48, 269-271
- Doméstico(s), ámbito, 232  
 animales, efecto global, 60. Véase también *Ganado, domesticación*
- Dominancia ecológica, 158-160  
 índice de, 158, 159 c6-1
- Dominio y diversidad, curvas de, 261 fig. 8-1
- Dulce, agua, biota de, 333  
 ecología de, 326  
 organismos, clasificación ecológica de, 331
- Duplicación, tiempo de, 201
- Duración del día. Véase *Fotoperiodicidad*
- Eco, resonador de, 388
- Ecología, aplicada, cambio de acento, 447  
 preparación para la, 448  
 del, agua dulce, 326-357  
 estuario, 388-400  
 vuelo espacial, 548-561  
 de la, población, 178-259  
 radiación, 497-515  
 definiciones, 3  
 humana. Véase *Humana, ecología*  
 marina, 357-388  
 microbiana, 533-548  
 relación con otras ciencias, 1-4 fig. 1-1  
 sistemas de. Véase *Sistemas de ecología*  
 subdivisiones, 6  
 tendencias recientes, VII, 447  
 terrestre, 400-446
- Ecológicas, edades, 194  
 bumerang, 450. Véase también *Retocesos ecológico*  
 eficiencias, 82, 83 c3-13  
 indicadores, 153-154  
 nicho. Véase *Nicho ecológico*  
 pirámides, 87, 88 fig. 3-15  
 repercusiones, 270, 321  
 reveses, 454, 478, 491  
 sistema. Véase *Ecosistemas*  
 sucesión. Véase *Sucesión ecológica*
- Economía y, derecho, 488, 490  
 ecología, 40, 60, 448, 476
- Ecosfera, 3
- Ecosistemas, 3 fig. 1-2, 6-23  
 administración de, 15, 447-449, 562  
 agrícolas, estabilidad de, 296  
 apreciación holística, 93  
 características termodinámicas de, 37-38  
 carga resultante de contaminación en, 93  
 circuitos de energía de, 8, 68-69  
 diagramas, 92 fig. 3-17, 322 fig. 10-7  
 comparación de densidades en los acuáticos y los terrestres, 18 c2-2  
 componentes de, 6, 8  
 conservación, 449-451  
 costeros, 392-393  
 de, agua dulce, 326-357  
 campo viejo. Véase también *Campo viejo, ecosistema*  
 estuario, 92 fig. 3-17, 388-400  
 tierra y agua contrastados, 16-19  
 desarrollo de. Véase *Sucesión*  
 energía del, 281 fig. 9-2  
 estrategia del, 278-292  
 homeostasia, 285  
 importancia para el hombre, 296-300, 488  
 paralelos con desarrollo de la sociedad humana, 300  
 y acciones recíprocas negativas, 234-235  
 diagramas de corrientes, 69-73 figs. 3-6, 3-7, 3-8, 3-9, 80 fig. 3-12A, 95 fig. 4-1, 9 fig. 4-3, fig. 4-5, 108 fig. 4-8, 115, fig. 4-11, 157 fig. 6-1, 172 fig. 6-8  
 energía de, 92-93 fig. 3-17  
 evolución, 300-303  
 marinos, 357-388  
 mínimo del hombre, 549, 558  
 modelado matemático, 5, 306-324  
 modelos de compartimento, 77 fig. 3-11, 80 fig. 3-12B  
 pérdidas de energía, 45  
 producción y respiración, 49 c3-5  
 productividad, 44-60  
 quimiosintéticos, 557  
 que reciben radiación solar, 41-44  
 sensibilidad a distancia como instrumento para 515-533  
 subsidio de energía, 45, 47, 48, 322  
 tipo de nivel de agua fluctuante, 297, 389, 396, 451  
 terrestres, 400-446
- Ecotipos, 120, 334
- Ecotonos, 174-175  
 en, la pradera y el bosque, 145 fig. 5-13  
 los montes, 444

- Ectocrinas, 32, 36
- Ecuaciones, de, competición, 235, 238  
 diferencia, 313  
 fotosíntesis, 25, 61  
 Lotka-Volterra, 233, 245  
 producción y evaporación, 416  
 del crecimiento de la población, 198-199, 202-206  
 diferenciales, 201, 203-206, 233, 313  
 logísticas, 204, 239, 324  
 para ecosistema quimiosintético, 557  
 relaciones de energía en los microorganismos, 543
- Edad(es), clase dominante, 196 fig. 7-7  
 distribución de, 193-198  
 pirámides de la, 195 fig. 7-6. Véase también  
*Pirámides*  
 para el hombre, 197 fig. 7-8
- Edáfico, climax. Véase *Climax, comunidad de*
- Efecto de borde, 174-175, 457
- Eh, escala, 379
- Eléctrico, modelo, análogo. Véase *Modelos eléctricos análogos*
- Electromagnética, radiación, aspecto de, 131 fig. 5-6
- Embalsamientos, 347  
 acuicultura, 458-461  
 comparación entre los grandes y los pequeños, 460 c15-1  
 consecuencias perjudiciales, 451  
 distribución en peces, 171 fig. 6-7  
 en vertiente no protegida, 474 fig. 15-6  
 sucesión, 291
- Emigración, 221
- Encostrado, suelo, 143  
 efecto sobre la vegetación, 295 fig. 9-7
- Endotermos, 276
- Energético, ambiente, 41-44
- Energía, circuito en los ecosistemas de, 8, 68  
 diagramas de, 92 fig. 3-17, 322 fig. 10-7  
 conceptos fundamentales, 37-41  
 corriente de, 41, 68, 90  
 auxiliar, 47, 48  
 de la población, 223-226  
 diagramas de, 69 fig. 3-6, 71 fig. 3-8  
 en, el ecosistema de la soja, 52 c3-6  
 relación con la biomasa y la densidad, 90 c3-14  
 modelo universal de, 73 fig. 3-90  
 sensores remotos en, 529, 531 fig. 18-10  
 del microcosmo, 281-282  
 de la contaminación, 480 fig. 16-2  
 ecológica, 92-93 fig. 3-17. Véase también *Energía, corriente*  
 eficacia de transferencia, 83 c3-13  
 en los sistemas ecológicos, 37-93  
 pérdida de, en las presiones climáticas, 45  
 pirámide de, 87  
 relaciones entre, y animales y vegetales en la percepción remota, 518  
 subsidio de, en ecosistemas, 45, 47, 48, 322  
 unidades de, 40 c3-1
- Enfermedadse. Véase *Parasitismo*  
 y, acciones recíprocas entre poblaciones, 244, 247  
 la contaminación, 477 fig. 16-13
- Enquitraeidos, números y biomasa, 408 c14-1
- Ensilaje, 298
- Entropía, 38, 39
- Eólico, depósito, 143
- Epifauna, 370
- Epifitas, 404, 416, 427  
 en bosque de lluvia, 442 fig. 14-20
- Epilimnio, 342
- Epilimnion, 63
- Erosión del suelo, 25 fig. 2-8, B
- Erupciones, 212  
 de las poblaciones de, venados, 245  
 plagas, 220 fig. 7-20  
 ungulados, 245
- Escarabajos (coleópteros). Véase *Harina escarabajos de la*  
 acuáticos, 336 fig. 11-6, 338  
 competición, 239  
 coprafagia, 32  
 terrestres, 407, 409  
 velocidad de crecimiento, 201 c7-5
- Espacial, distribución, de, almejas, 228 c7-7  
 arácnidos, 228 c7-7  
 estadística de, 229  
 navegación, ecología de, 548-561  
 ambiente extrabiótico, 560  
 como ecosistema, 22  
 peso y recursos, regeneración, relaciones, 550  
 fig. 20-2  
 sistemas auxiliares vitales, 548-561  
 vehículo, economía del, 569
- España, pantano de, presupuesto de energía, 56 c3-8
- Especiación, 267-268
- Especies, acción recíproca entre dos, clases de, 233, 236  
 diversidad de, 163-169, 178, 283-284. Véase también *Diversidad*  
 índices, 159 c6-1, 165 fig. 6-5, 163-169 c6-2  
 modelos de abundancia de, en comunidades, 164  
 fig. 6-4, 166 fig. 6-6, 164
- Esquema en las comunidades, 169-173
- Estabilidad, principio de, 39  
 en relación con la diversidad, 166, 284
- Estable, estado, 61  
 en sistemas microbianos, 546-547
- Estanques, 348-349  
 cadenas de alimentos, 76  
 ciclo en, de elementos nutritivos, 102  
 como ecosistema, 10-14  
 de, brazo muerto, 348  
 castor, 349  
 granja, 349  
 molino, 349  
 esbilización de desechos, 482  
 metabolismo del oxígeno, 15 c2-1  
 modelo de compartimiento, 77 fig. 3-11  
 oxidación de, 480



- Estanques, peces, 76-79, 181 c7-1, 183, 458-459  
temporal, 348 fig. 11-11  
tipos de, 327 fig. 11-1
- Estenotermal, 119
- Estenoecio, 119
- Estenofágico, 119
- Estenohalino, 119
- Estenohídrico, 119
- Estereoexplorador, microscopio electrónico, 537
- Estival (estación), 173
- Estratificación, en las comunidades, 170  
término en los lagos, 342-344
- Estroncio y calcio, relación, 110
- Estroncio-90 (estroncio radiactivo), 111  
acumulación en la biosfera, 511  
en el tejido de alimentos de un pequeño lago,  
507 fig. 17-5
- Estuario, 47, 388  
biota de, 394-398  
como, aposento para niños, 394  
ecosistema de nivel oscilante de agua, 389  
medio de uso múltiple, 400  
contaminación, 393  
cuña salina, 391  
desarrollo inapropiado de viviendas en un,  
475 fig. 15-6  
ecosistema energético de, 92 fig. 3-17, 391-393  
estratificado, 391  
hipersalino, 391  
muros de contención en, 399 fig. 13-6  
potencial de producción de alimentos, 398-400  
productividad de, 393-398  
productores de, 395  
subsistemas, 400  
tipo(s), 388-394  
de isla de barrera, 390 fig. 13-1
- Eufótica, zona 14, 332, 364
- Euriecio, 119
- Eurifágico, 119
- Eurihalino, 119
- Eurihídrico, 119
- Euritermal, 119
- Eutroficación, cultural, 15, 63, 95, 118  
de los mares, 24, 299  
invertida, 282, 487 fig. 16-5
- Eutróficos, lagos, 345
- Evapotranspiración, 48, 136, 137 fig. 5-9. Véase  
también *Transpiración*  
y producción primaria neta, 416
- Everglades, Florida, 15, 297
- Evolución. Véase *Coevolución*  
de, ecosistema, 300-303  
la, atmósfera, 300-302  
biosfera, 301 fig. 9-9  
mala hierba, 268  
efecto del hombre sobre, 268  
por selección, artificial, 269-271  
de grupo, 304-305  
natural, 267-268
- Excesivo, pastoreo. Véase *Pastoreo*
- Exobiología, 548, 559
- Exocrina, 31
- Exotermos, 276
- Exóticos, elementos, introducción de, 458
- Experimentales, componentes, modelo de tipo de.  
Véase *Modelos*
- FACTOR(ES), acción recíproca, 118  
compensación de, 119
- Fagótrofos, 9, 331
- Fanerofitas, 404
- Fase, diagramas de, 283, 316 fig. 10-3
- Fauna, 405. Véase también *Biota*  
intersticial, 371
- Fermentación, 27
- Feromonas, 33  
en el control de los insectos, 493
- Fertilizantes, aumento de, en agricultura, 454 fi-  
gura 15-2
- Fidelidad, 414
- Filtrado, alimentación de, 372
- Filtro, comedores de, 332, 463
- Finito, índice, de crecimiento, 201
- Fiordos, 389
- Físicos, factores, revisión, 128-151
- Fisión, productos de, 500, 510
- Fitoplancton, 11, 12, fig. 2-2, 70, 76, 339  
en el mar, fig. 12-7 368, 371 fig. 12-7  
modelo de producción, 367-368 fig. 12-5  
pulsaciones, mecanismo, 340 fig. 11-8
- Flagelados, 123. Véase también *Dinoflagelados*  
marinos, importancia de, 366  
mutualismo con termites, 256
- Flora, 405. Véase también *Biota*
- Floraciones en los ecosistemas, 50, 67, 200, 281,  
290, 334, 367, 487 fig. 16-5  
fitoplancton, mecanismo de, 339-340 fig. 11-8
- Fluorescencia, microscopía de, 366
- Fondo, radiación del, 499, 503
- Formación de las plantas, 418. Véase también  
*Biomás*
- Fórmulas. Véase *Ecuaciones*
- Fortuita(s), distribución, 226-229  
variaciones, 214
- Forzantes, funciones, en análisis de sistemas, 309
- Fosfatos y contaminación del agua, 100, 102, 117,  
487 fig. 16-5
- Fósforo, ciclo de, 96 fig. 4-3, 100  
renovación en los animales, 105, 114  
circulación del, en lagos, 102, 103 c4-1  
como factor limitativo, 102, 140  
compartimiento de circulación del, diagrama, 105  
fig. 4-7  
en las marismas, 105 fig. 4-7  
radiactivo, 65, 102-103, 172, 509
- Fósil(es), combustibles, y cantidades de CO<sub>2</sub> en la  
atmósfera, 107  
polen, 176
- Fotografía en administración del ecosistema, 517

- estereoscópica, 525 fig. 18-5  
 hemisférica, 524 fig. 18-3  
 Fotogrametría, 520, 523  
 Fotoperiodicidad, 127-128, 173, 272  
 Fotos, interpretación de, 520-521, 522 fig. 18-2  
 Fotosíntesis, 24-27. Véase también *Producción primaria*  
 afectada por la contaminación del aire, 491  
 bacteriana, 26  
 ecuaciones de, 25, 61  
 en sistemas auxiliares de navegación espacial, 554  
 límite superior de, 55  
 velocidad de, medición, 8, 14, 17 fig. 2-5, 60-67  
 Fotosintéticas, bacterias, 26  
 Franja(s), cultivo en, 469 fig. 15-6  
 Frío, drenaje de aire, 531 fig. 18-10  
 Fuego (factor ecológico), 145-151  
 acción recíproca con los antibióticos, 251, 253  
 clímax, 427 fig. 14-12, C, 429, 439 fig. 14-17  
 como, desintegrante, 30, 407  
 instrumento de aprovechamiento, 149 fig. 5-16, 151 fig. 5-17, 461  
 de incendio controlado, 149 fig. 5-16  
 en, chaparral, 33, 251-253, 439 fig. 14-17  
 la, pradera, 150, 429, 432  
 sabana tropical, 332-334  
 los bosques, 427 fig. 14-12, C  
 tipos de, 149  
 y aprovechamiento de la fauna, 151 fig. 5-17  
 Fusión, energía, 453, 514  
 reacción de, 510
- GALÁPAGOS, 267**  
 Islas de, 267  
 Gamma, radiación. Véase *Ionizante, radiación*  
 Ganado, equivalente de población, 59  
 intensidad de pastoreo del, 462-463 c15-2  
 Gases. Véase *Bióxido de carbono, oxígeno*, etc.  
 atmosféricos (como factores limitativos), 138-140  
 evolución de, 300-302  
 volcánicos, 99, 106, 107, 301  
 Gause, principio de, 238  
 Genética, retroalimentación, y regulación de la población, 218, 245, 303  
 y domesticación, 269-271  
 Geobiocoenosis, 7  
 Geofitas, 404  
 Geografía, animal, 402  
 humana, 561-563  
 vegetal, 402  
 Geogramos, 108, 109, fig. 4-9  
 Geológicos, periodos, 176-178, 301, fig. 9-9, 302  
 Geoquímica, 94  
 Germinación en el desierto, 128  
 Glucosa, descomposición de, 28 fig. 2-9  
 Gnotobióticos, cultivos, 20 fig. 2-6 II  
 Golfo, corriente del, 359  
 Goteo, filtro de, sistema de tratamiento de desechos de, 480
- Gradiente, análisis de, 160, 162 fig. 6-3, 163  
 de, distribución de la población, 161-162 figuras 6-2, 6-3, 302-303 fig. 9-10  
 diversidad de especies, 178, 261, 284  
 mareas, 249 fig. 7-36  
 radiación, 532 fig. 18-11  
 sucesión (sere), 287 c9-2, 289 fig. 9-4, 290-292  
 temperatura, 152 fig. 5-18  
 y ecotipos, 120  
 Grupo, selección de, 304-305
- HÁBITAT, 259**  
 de, agua dulce, 326-331  
 estuario, 388-394  
 marino, 358-362  
 método de, 325  
 terrestre, 401  
 Hadal, zona, 364  
 Halófito, 403  
 Hamaca, 428  
 Hardy, registro del plancton de, 367  
 Harina, escarabajos de la (*Tribolium*), 229  
 competición interespecífica en, 239 c7-9  
 natalidad, 188 c7-2  
 velocidad del aumento natural, 201 c7-5  
 Haya y arce, bosques de, 293, 428  
 Hemicriptofitas, 404  
 Herbicidas, 493-494  
 Herbívoros, 12, 11 fig. 2-2, 68, 69 fig. 3-6. Véase también *Pastoreo, herbívoros de peces*, 76-79 c3-11  
 regulación de población, 250  
 Heterotrófica, sucesión, 280, 280, fig. 9-1  
 Heterótrofos (componente heterotrófico), 6, 8, 10, 26, 30, 52, 71 fig. 3-8. Véase también *Respiración heterotrófica*  
 Hidra, conducta alimenticia de, 276  
 Hidroclimógrafos, 363 fig. 12-3  
 Hidrófito, 403  
 Hidrógeno, bacterias del (*Hidrogenomonas*), 26, 557  
 radiactivo. Véase *Tritium*  
 sulfuro de ( $H_2S$ ), en, el ciclo de azufre, 99 fig. 4-5, 100  
 la fotosíntesis bacteriana, 26  
 los sedimentos anaerobios, 27, 379  
 Hidrológico, ciclo, 106 fig. 4-8, 134-136. Véase también *Agua*  
 Hierba(s), 123, 124, 268, 403, 422, 433, 436, 493.  
 Véase también *Pradera, pastos*  
 clímax, 432 fig. 14-13  
 ecotipos e, 120  
 tipos de, 429  
 Hierro como macronutrientes, 126, 141  
 Higiene ambiental, 476-479  
 Hipolimnio, 342  
 Hipolimnion, 63  
 Histidina, 33  
 Histórico; enfoque, de la ecología humana, 562-565

- Histórico, enfoque del estudio de las biomas, 444
- Hivernal (estación), 173
- Hoja(s), en relación con la biomasa de las plantas, 55, 71 fig. 3-8, 416 c14-6  
 índice de superficie de, 51 fig. 3-2, 416 c14-6
- Hojarasca, bolsa de, 412  
 caída de, en los bosques, 410 fig. 14-5
- Holístico, método. Véase *Holológico, método*
- Holológico, método del estudio ecológico, 21, 22, 37
- Holomíticos, lagos, 346
- Holoplancton, 341, 370
- Hombre. Véase *Humana, ecología*  
 atributos culturales, 564  
 como, agente geológico, 37, 326, 561  
 depredador prudente, 248, 250-251  
 densidad óptima, 468  
 dependencia ecológica, 23, 302, 564  
 dominación del, 565  
 espacio vital óptimo del, 562, 567  
 función dual en los ecosistemas, 23, 155  
 pirámides de edad, 197 fig. 7-8  
 población del, ecología de la, 568-569  
 ritmo de aumento, 201 c7-5  
 territorialidad, 233  
 y, desarrollo del ecosistema, 296-300  
 medio ambiente conflicto entre, 296  
 modelo de compartimiento, 298  
 totalidad, 569
- Homeostasia, 4, 35-37 fig. 2-11. Véase también *Cibernética, retroalimentación*  
 del desarrollo del ecosistema, 285  
 en las relaciones entre huésped y parásito, 245 fig. 7-33
- Homeotermos, 276
- Hongos, 9 fig. 2-1, 538 fig. 19-1  
 como, componentes de líquenes, 258 fig. 7-40  
 saprófitos, 6, 9, 12, 18 c2-2  
 micorrizas, 52, 113, 254-255, figs. 7-39, 258  
 papel en la descomposición, 31, 405
- Horizontes del suelo, 142
- Hormigas, 231, 257, 303-304
- Hormona(s), ambiental, 32, 276. Véase también *Ectócrinos, sustancias aleloquímicas*  
 juveniles, 493
- Huésped y parásito, relaciones de, 256  
 evolución de la homeostasia, 246 fig. 7-33, 258 fig. 7-40  
 modelo de componentes experimentales de acción recíproca entre, 316 fig. 10-3
- Humana, ecología, 5, 37, 447-449. Véase también *Hombre*  
 aplicada, 448, 561-569  
 resumen histórico, 561-565  
 teoría del desarrollo del ecosistema para la, 296-300  
 y, aprovechamiento del suelo, 464-476  
 contaminación, 476-497  
 recursos naturales, 449-463  
 población, crecimiento de la, 566-568  
 densidad, mundial, 207  
 óptima, 59, 60, 468  
 en relación con la producción de alimentos, 56-60  
 ritmo de crecimiento, 201 c7-5
- Humedad, 133, 138
- Humificación (en suelos), 142, 406
- Humus (sustancias húmicas), 9, 30, 107  
 en suelos, 129-131  
 estructura molecular de, 406
- ILUMINISCENCIA, relación con la irradiación, 44
- Imposición, nueva orientación de procedimientos de, 490, 568
- Imprinting, conducta de, 276
- Indicadores, ecológicos. Véase *Ecológicos, indicadores; índices*  
 sociales, 563-564
- Indices, de abundancia relativa, 179  
 contaminación, 165 fig. 6-5H, 166 fig. 6-6B, 168, 489  
 diversidad de las especies, 159 c6-1C, 163  
 la calidad del agua, 487 fig. 16-5  
 predominio relativo, 158, 159 c6-1, A 160  
 similitud, 159 c6-1B
- Industrial, melanismo, 268
- Infaua (bentos), 370
- Infrarrojo, 130, 131 fig. 5-6  
 componente de la radiación solar, 41, 42 fig. 3-1  
 en la sensibilidad a distancia, 517, 518, 531, 532 c18-4  
 fotografía en el Frontispicio del libro
- Inhibidores. Véase *Antibiosis*
- Inmigración, 221
- Inminente, principio del patógeno, 559
- Insecticidas, 491-493. Véase también *Pesticidas*  
 clases de, 491  
 contaminación por, 492  
 y animales del suelo, 411
- Insectos, competición, 233-240, c7-9  
 acciones recíprocas entre huésped y parásito, 219, 246 fig. 7-33, 316 fig. 10-3  
 control, 491-493  
 índice de crecimiento, 201 c7-5  
 interrupciones de población, modelo, 220 fig. 7-20  
 natalidad, 188 c7-2, 193 c7-4  
 parásitos, 169, 247, 493  
 sociales, 231  
 y la sucesión de las dunas, 287 c9-2
- Instantáneo, principio del patógeno, 244, 247
- Instinto. Véase *Conducta*
- Integrado, control, de las plagas, 493
- Integrantes, teoría de los niveles, 4, 307
- Interacciones, negativas, 235, 244-253  
 positivas, 235, 253-259
- Intercambiable, poso (de elementos nutritivos), 94
- Internacional, Programa Biológico, 19, 432
- Intrínseco, índice, de aumento natural, 198-202
- Invaciones bióticas, 125, 267-268
- Inventario por sensibilidad a distancia, 526

- Invernadero, efecto de (del CO<sub>2</sub> atmosférico), 34, 42
- Inversiones. Véase *Temperatura, inversiones*
- Ionizante, radiación, 130, 497-515. Véase también *Radionúclidos*
- circunstancias rodeantes, 498, 503
  - clases de, 498 fig. 17-1
  - de los desechos atómicos, 512-515
  - dosis, agudas, 502
  - crónicas, 502
  - efecto(s) de, 497-499, 498 fig. 17-1
  - sobre el ecosistema, 504-506, 505 fig. 17-4
  - en el control de las plagas, 457, 493
  - mediciones, 499
  - neutrones, 498
  - partículas, alfa, 498
  - beta, 498
  - rayos, cósmicos, 499
  - gamma, 498-499
  - sensibilidad diferencial, 502-504
- Irradiación, relación con la iluminiscencia, 44
- Irrigación, 47, 60, 135
- de los desiertos, 434
  - y eliminación de los desechos, 483, 484, 486 fig. 16-4
- Irrupciones. Véase *Erupciones*
- Islas, colonización de, 285
- y, especiación, 267
  - teoría de la competición, 243
- J, CURVA DE crecimiento en forma de, 202, 206 fig. 7-12
- Jerárquica, organización, en los ecosistemas, 307
- social, 231, 277
- Juveniles, hormonas, en el control de los insectos, 493
- K, SELECCIÓN, 285
- Kineses, 275
- Krill, 386
- LAGARTOS, conducta reguladora de, 277
- Lagos, 341-348
- artificiales. Véase también *Embalsamientos*
  - clasificación, 345
  - ciclos de elementos nutritivos, 102
  - estratificación termal, 342-344 fig. 11-9
  - eutróficos, 345
  - geográfica, distribución, 344
  - oligotróficos, 345
  - proporción entre la biomasa y la intensidad diaria de producción primaria, 346 c11-1
  - recuperación con respecto a la contaminación, 485
  - tipos de circulación del agua en los, 344
  - zonas principales de, 332
- Langley, 40 c3-1, 43 c3-2, 44
- Langostas. Véase *Saltamontes*
- Larvas de bentos marino, 373 fig. 12-8
- Láser, profilómetro de, 516
- Legumbres, ecosistema de la soja, conducción de energía en, 52 c3-6
- nitrificantes, 51, 97-98, 99, 128
  - nódulos radiculares, 97 fig. 4-4
- Lemmings, 75, 215
- ciclo de población, 212
- Levaduras, 27, 31, 267
- crecimiento de, 205 fig. 7-11, 207 c7-6
- Liberador, conducta y, 276
- Liebig, ley del mínimo, 61, 116-117
- Liebres, ciclos de abundancia, 197, 211 fig. 7-16
- Limitativos, factores, 116-154
- concepto combinado, 120-122 fig. 5-3
  - en el medio, de agua dulce, 326
  - marino, 357, 362
  - terrestre, 402
  - expresión cuantitativa, 125
  - y control de población, 179-181, 216-218
- Límites de tolerancia, 118-119
- Limnética, zona, 332, 339
- Limo (sedimentos marinos), 386
- Líquenes, 74, 421
- evolución de, mutualismo en, 258 fig. 7-40
- Lisímetros, 136
- Litoral, zona, 332
- Loess (depósito eólico), 143
- Logística, ecuación, 203-204, 239, 314
- modelo de población, representación como circuito eléctrico, 324
- Longevidad, 189
- Lóticos, 326, 349
- Lotka-Volterra, ecuaciones, 238, 245
- Lux, 44
- Luz, 37, 41, 126. Véase también *Radiación, foto-periodicidad*
- como factor limitativo, 130
  - curvas de, fotosíntesis y, 130, 132 fig. 5-7
  - distribución espectral, 42 fig. 3-1, 131 fig. 5-6
  - nivel de compensación, 14, 332, 333 fig. 11-4
  - penetración del agua, 14, 54, 328
  - producción en el mar, 388
  - saturación, 131
  - y, clorofila, relaciones entre, 65-67 fig. 3-5
  - productividad primaria, 46-47 c3-3, 3-4, 68-69 fig. 3-6, 71 fig. 3-8, 77 fig. 3-11, 83 c3-13
- LLUVIA, en bosque. Véase *Bosque*
- sombra de, 133
- MACROALIMENTOS, 140
- Macrobiota en los suelos, 408
- Macroplancton, 366
- Madera, operación de corte y transporte de, 135, 470 fig. 15-6, C, D 471 fig. 15-6, F
- Mala hierba, 403, 429, 437

- Malezas, como forma de vida vegetal, 403  
 del desierto, 434-436 fig. 14-15  
 Malthus, teorías de, de la población, 447, 566  
 Mamíferos, densidad de biomasa de, 164, 180 figura 7-1  
 herbívoros, 265, 417, 431, 433  
 Manantiales, 355-357. Véase también *Silver Springs, fla*  
 metabolismo de comunidades, 48, 156 fig. 6-1  
 Manganese como micronutrientes, 106  
 Mangles, 380, 382-383 fig. 12-4  
 cadenas de alimentos, 80 fig. 3-12  
 Manto (componente del suelo), 142  
 descomposición de, 412 fig. 14-6  
 Marcado y nueva captura, métodos de, 183  
 Mareas, 359  
 en estuarios, 389, 392, 396  
 muertas, 359-361  
 rojas, 396  
 subsidio de energía, 47, 50, 93  
 Mares. Véase *Marinas*  
 capas profundas de dispersión, 388  
 características, ecológicas principales, 358-361  
 geológicas del fondo, 365 fig. 12-4  
 como protectores de la biosfera, 24  
 corriente(s), 360 fig. 12-1  
 de sedimentos, 110 c4-2  
 depósitos minerales, 358  
 detritus, 386  
 difusión del sonido, 387 fig. 12-16  
 eutroficación, 299  
 fotos de animales bénticos, 377 fig. 12-12  
 mareas, 47, 49, 93, 359, 388, 391, 396  
 productividad, 55  
 salinidad, 362  
 zonación, 364  
 Maricultura, 55  
 en estuarios, 398-391  
 Marina(o)(s), algas, 86 fig. 3-14, 368  
 biota, 364, 369 fig. 12-6  
 comunidades, 368-369  
 hierbas, 79, 394, 395, 397  
 medio ambiente físico, 357-364  
 perfil de un sedimento, 379 fig. 12-13  
 pesquerías, 378, 460  
 zonación, 365 fig. 12-4  
 Marisma(s), 390 fig. 13-1, *B*  
 circulación de fósforo en ecosistema de, 105 figura 4-7  
 corriente de energía de la población y, 223-226  
 zonación, 396 fig. 13-4  
 Marte, posibilidad de vida en, 559  
 Matemáticos, modelos. Véase *Modelos matemáticos*  
 Matricial, álgebra, 311-312  
 Media vida de los radionúclidos, 500, 501 c17-1  
 Medicina ambiental. Véase *Ambiental, higiene*  
 Medio ambiente. Véase *Ecosistemas*  
 control biológico del, 23  
 cuantificación por percepción a distancia, 527  
 energía, 41-43  
 extrabiosférico, 560  
 Mercurio (elemento), 110  
 Merológico, método, del estudio ecológico, 22, 22, 37  
 Meromícticos, lagos, 344, 346  
 Meroplancton, 341, 370  
 Merriam, zonas de vida de, 418  
 Mesobiota en los suelos, 407 fig. 14-3, 408 c14-1  
 Mesófito, 403  
 Metabolismo. Véase *Comunidad, metabolismo, energía, corriente, fotosíntesis, respiración*  
 y tamaño de los individuos, 84-86 fig. 3-14, 90 c3-14, 91 c3-15, 93 fig. 3-18  
 Metano, bacterias del, 27  
 Metereológica, modificación, 463  
 Métodos sin parcelas, 183  
 Micorrizas, 52, 113, 257  
 clases de, 254-255 fig. 7-39  
 papel en la recirculación mineral, 257  
 Microartrópodos, 407 fig. 14-3  
 números y biomasa, 408 c14-1  
 papel en la descomposición, 32, 412 fig. 14-6  
 Microbiana, descomposición, 27, 34, 405-407  
 y enriquecimiento en proteínas, 29 fig. 2-10, 79, 80  
 ecología, 533-548  
 Microbiota en los suelos, 407  
 Microclimas, 125, 151  
 Microconsumidores, 6. Véase también *Saprótrofos*  
 Microcosmo. Véase *Microecosistema*  
 compensación de temperatura, 121 fig. 5-2  
 derivado, 20 fig. 2-6  
 energía de, 281-282  
 gnotobiótico o definido, 20 fig. 2-6  
 sucesión, 281-282 fig. 9-2, 536 c9-2  
 terrestre de laboratorio, 21 fig. 2-7B, 412  
 material de, medición de flujos en, 412-413  
 Microecosistema(s), 19-22 fig. 2-7, 291. Véase también *Microcosmo*  
 Microflagelados, 368, 372 fig. 12-7  
 Microhábitat, 262 fig. 8-1  
 Micromedio, 151-153  
 Micronutrientes, 140-141  
 en las conchas de almejas, 106  
 Microorganismos. Véase *Algas, bacterias, hongos, saprótrofos*  
 en el suelo, 91 c3-15, 405-406  
 identificación, 539  
 medición, de, biomasa, 537  
 la(s), actividad(es), 540, 544-548  
 en tiempos de renovación, 542  
 nitrificantes, 51, 98  
 números de, en agua de mar, 535 c19-1  
 papel en el ecosistema, 18-19, 27-34, 533-548  
 relaciones de energía, 542  
 sucesión en el microcosmo derivado, 536 c19-2  
 técnicas de cuenta, 534  
 Microplancton, 366  
 Migración, 221, 222-223  
 de, las aves, 416-418

- los ungulados africanos, 417
- Milicurie (mCi), 499
- Milirrad (mrad), 499
- Mina(s), de franja, área reforestada de una anti-  
gua, 472 fig. 15-6  
desagüe de ácido incontrolado de una, 472 figu-  
ra 15-6  
y agotamiento de recursos minerales, 452 fig. 15-1
- Minerales, aprovechamiento de recursos, 451-453
- Mineralización, del humus, 406
- de la materia orgánica, 32  
en el suelo, 142
- Mínimo, ley del. Véase *Liebig, ley del mínimo*
- Mixobacterias, 405
- Modelo(s), 5-6, 306  
análogo de los eléctricos, 92 fig. 3-17, 321, 322  
fig. 10-7  
construcción de, métodos de desarrollo, 317-324  
instrumentos matemáticos básicos en, 311-314  
de, compartimiento, 74, 317. Véase también *Eco-  
sistemas, modelos de compartimiento*  
irrupciones de población, 220 fig. 7-20  
producción del fitoplancton, 366-368 fig. 12-5  
productividad. Véase *Productividad*  
rendimiento óptimo, 248  
del tipo de componentes experimentales, 316, 317,  
318  
matemáticos, 198-199, 203-204, 307-324  
objeto de la construcción de, 307  
universal de corriente de energía ecológica, 73  
fig. 3-9
- Molibdeno, 97  
factor limitativo, 141
- Monocultivo, sistema del, 248  
inconveniente del, 248, 321, 455
- Monomícticos, lagos, 344
- Montaña(s), bosque de lluvia de, 443  
lluvia y, relación entre, 133 fig. 5-8  
zonación en, 444-446 fig. 14-21
- Mortalidad, 188-193  
índice de, específica de la edad, 193 c7-4
- Mosquitos, 209, 222
- Muestreo de supresión, 183
- Múltiple, estrategia de uso, 297, 401, 449, 455
- Mundo. Véase *Biosfera*  
biomas, 419 fig. 14-7  
clases de suelo primario, 146 fig. 5-14  
densidad del hombre y de animales domésticos,  
54, 59 c3-7  
rendimiento de alimentos, 58 c3-7
- Mutualismo, 234, 256, 258  
y domesticación, 269-270
- máxima y alcanzada, comparaciones entre, 188  
c7-2
- Natural, selección. Véase *Selección natural*
- Necton, 332  
de agua dulce, 338, 340  
marino, 376-378
- Negativa, retroalimentación. Véase *Retroalimenta-  
ción*
- Negra, caja, concepto, 21, 115, 308 fig. 10-1 315  
fig. 10-2
- Nematodos, números y biomasa en el suelo, 408  
c14-1
- Nerítica, zona, 364, 375 fig. 12-11
- Neto(a), índice, de reproducción, 193, 198  
productividad, de la comunidad, 44  
primaria, 44
- Neuston, 332
- Neutralismo, 233
- Neutrones, 498
- Nicho, climático, 264 fig. 8-4  
cuantificación, 260  
de hipervolumen, 260, 264 fig. 8-3  
ecológico, 259-263  
espacial, 260, 263  
fundamental, 260  
realizado, 260  
trófico, 260  
y competición, 261, 264 fig. 8-3
- Niebla, 425, 464
- Nieve, liebre de la, cambios de abundancia, 211  
fig. 7-16
- Nitrógeno, bacterias del, 26, 97-98  
ciclo de, 96 fig. 4-2  
en bosques, 415 c14-5  
fijación, 51, 98, 128  
fotoquímica de, 98  
óxidos de, y contaminación del aire, 101, 490, 491
- Niveles de organización, 3-4  
espectro de, 3 fig. 1-2
- Nocturnos, 173
- Noosfera, 37
- Nucleares, armas, 510  
precipitación radiactiva de, 510  
conceptos, resumen de, 497-501
- Nutritivos, elementos, 94, 126, 140-141  
ciclos de. Véase *Biogeoquímico, ciclo*  
orgánicos, 111-112  
ciclo de, 111  
regeneración, en el mar, 114  
por microbios, 378  
renovación, 34, 115 fig. 14-11  
trampa de, concepto, 391 fig. 13-2
- NACIONES. Véase *Países*
- Nannoplankton, 366
- Nanocurie (nCi), 499
- Natalidad, 185-188, 566. Véase también *Índice de  
natalidad*  
dependiente de la densidad, 219 fig. 7-9
- OCEÁNICA, región, 364
- Oceano. Véase *Marina, mares*
- Oceanografía, 358
- Oligomícticos, lagos, 344
- Oligotróficos, lagos, 345
- Optica, densidad, en fotografía, 522, 524 fig. 18-4

- Óptimo, rendimiento, en modelos matemáticos, 248
- Ordenación, 160, 162
- Orgánico(a)(s), desechos, tratamiento, 479-483 figura 16-3
- detritus. Véase *Detritus*
- materia. Véase *Biomasa, detritus, humus*
- descomposición, 27-34, 542-548
- disuelta, 33
- en los bosques, 112-113 fig. 4-10
- ríos, 351
- suelos, 144-145
- producción, 44-51
- Osmorregulación, 331 fig. 11-3
- Ostras, maricultura de, 398-400
- y desechos orgánicos, 124
- Otoñal (estación), 173
- Outwelling, 359
- Ovejas, población de, crecimiento de la, 208 figura 7-13
- Oxidación, estanques de, 480
- Oxidos de nitrógeno. Véase *Nitrógeno, óxidos*
- Oxígeno, como factor limitativo, 138-139, 330, 343, 344
- medición de agua, 14
- pandeo de, 330, 489
- regeneración en la navegación espacial, 552
- y, control de la contaminación, 14, 63, 330, 486 fig. 16-4, 487, 489 fig. 16-6
- evolución atmosférica, 107, 300-301
- medición de la productividad, 15 c2-1, 13 figura 2-3, 62-63, 381
- Ozono (O<sub>3</sub>), 41, 301, 491
- PAÍSES, desarrollados, 56, 60
- subdesarrollados, 56, 60
- Paja, empleo de bolsas de, 30
- Paleoecología, 175-178
- Pantano. Véase *España. pantano de; Everglades; Marisma*
- Parámetros en las ecuaciones matemáticas, 309
- Parasíticos, insectos, 169, 247
- en el control de las plagas, 493
- Parasitismo, 234, 244, 245, 247, 258, 493
- Parásitos. Véase *Huésped y parásito, relaciones*
- cadenas de alimentos, 79
- pirámides de números de, 91
- Pastoreo, cadena de alimento del, 68, 69, 71 figura 3-8, 114, 172, 282, 298
- efecto de, sobre la pradera, 250, 431, 462-463, 464
- en los microcosmos, 20 fig. 2-6 II
- herbívoros de, 68, 417, 431, 433
- equivalencia ecológica, 265
- modelo de intensidad, 462 c15-2
- por el zooplancton, 367
- Pastos, aprovechamiento, 461-463
- extensión y factores limitativos, 124
- rotación de, 417
- Peces, comerciales. Véase *Pesquerías*
- de, agua dulce, 459
- estuario, 79, 394
- forraje, 459
- mar, 379
- distribución de, edades, 196 fig. 7-7
- en profundidad, en embalsamientos, 170, 171 fig. 6-7
- en, las cadenas de alimentos, 77 fig. 3-11 77, 80 fig. 3-12
- los ríos, 354-355 c11-2
- estanques. Véase *Estanques*
- osmorregulación, 331 fig. 11-3
- producción, 77, 78 c3-11
- Pelágico, 364
- Percebes, modelo de población de, 250 fig. 7-36
- Percepción. Véase *A distancia, percepción*
- Perifiton, 332
- Periodicidad(es), comunidad y, 170
- diel, 172
- estacionales, 173
- y relojes biológicos, 272-274
- Permafrost, 420
- Permanente, masa, 86-89
- multitud, 45. Véase también *Biomasa*
- plantel, 181
- Permeantes, 19, 416
- Peroxiacetilo, nitrato de (PAN), 491
- Pesquería(s), ciencia de la, 458
- de, agua dulce, 459
- estuario, 79
- mar, 378, 460
- fracaso de, 251
- y embalsamientos, 171 fig. 6-7, 290
- Pesticidas. Véase *Insecticidas*
- aumento de, en agricultura, 454
- tres generaciones de, 491
- Petróleo, formación de, 34
- tratamiento de residuos de, 485 fig. 16-4
- pH, 379
- como factor limitativo, 140
- método de medición de la productividad, 64
- Phaeophyta* (algas pardas), 368
- Picocurie (pCi), 499
- Pinos, plantación, 456. Véase también *Bosques*
- producción de, 49 c3-5
- Pinzones de Darwin, 267
- Piñón y junipero, bosque de, 440
- Pirámides de edades, 195-198
- ecológicas, 87-92 fig. 3-15
- Piroheliómetros, 44
- Piscicultura, 78 c3-11, 77, 181 c7-1, 459
- Plagas, control, 51, 81, 220, 454
- integrado, 493, 504
- visión conjunta, 491-493
- Plancton, 332. Véase también *Fitoplancton, zooplancton*
- estudio cuantitativo, 365-367
- redes de, 366

- Plantas, 6, 8, 17, 23, 26, 404. Véase también *Algas*, *autótrofos*, *bosques*, *praderas*, *fitoplankton*, *vegetación*, etc.  
 como absorbentes de ruido, 496  
 formación de, 418. Véase también *Biomás*  
 residuos de. Véase *Detritus*
- Pleistoceno, comunidades de plantas, 176-178
- Plomo, 110
- Población(es), 3, 5, 6, 178, fig. 1-2  
 acciones recíprocas, clases de, 245 7-8C  
 análisis de gradiente de, 161-163  
 control de, 249  
 corriente de energía, 223-226  
 crecimiento, 184-185, 202-208. Véase también *Crecimiento*, *forma de*, *crecimiento*, *curvas*  
 densidad, 179-183. Véase también *Densidad*  
 dispersión, 221-223  
 distribución de edades en, 193-198  
 doméstica, 270  
 erupciones, 245  
 equivalentes de, en animales, 59  
 feral, 270  
 humanas. Véase *Humana*, *población*  
 interespecíficas, 233-259  
 irrupción de, 220, fig. 7-20  
 oscilaciones cíclicas, 208-216  
 propiedades de los grupos de, 178  
 regulación, 216-221  
 tipos de distribución interna, 226-229
- Poikilitermos, 276
- Poisson, serie de, 228
- Polares, lagos, 347
- Polen fósil, perfiles de, en sedimentos de lagos, 177  
 fig. 6-10
- Poliaxénicos, cultivos, 21
- Polimícticos, lagos, 344
- Políticas y ecología, 450, 466, 476, 484, 489, 564
- Popular, cultura, 564
- Populación, 447
- Porte, capacidad de, 202
- Pozo alimenticio, 94, 95 fig. 4-1
- P/R (producción/respiración), razón, 73, 280, 280  
 fig. 9-1, 485 fig. 16-4A, 488
- Pradera(s), aprovechamiento de, como pasto, 321,  
 461-463  
 biomas de, 429-434 figs. 14-13, 14-14  
 clímax edáfico, 296  
 ecosistema de, 15-19  
 modelo de, compartimiento, 317, 318, fig. 10-4  
 simulación, 317 fig. 10-5  
 fuego en, 150, 429, 432  
 invasión de, por arbustos, 252 fig. 7-38  
 pastoreo excesivo, 71, 250, 431, 461-463  
 pirámide ecológica, 88 fig. 3-15A  
 productividad de, 54, 55  
 recursos, 461-463  
 sequía en, 118, 290  
 sucesión ecológica, 290  
 suelos de, 144 fig. 5-2, 145 fig. 5-13  
 templadas, 429-432  
 tropicales, 432-433
- Prado como ecosistema, 15-19
- Precipitación, 108  
 pluvial, 132-138  
 en relación con, altitud, 133 fig. 5-8  
 comunidades bióticas, 132-134  
 evotranspiración, 137 fig. 5-9  
 productividad terrestre, 415-416, 436 figura 14-16  
 temperatura, 136-138  
 radiactiva, 510-512
- Prevernal (estación), 173
- Primario(a)(s), productividad (producción), 44-67  
 de, la(s), biosfera, 54 c3-7  
 praderas, 54 c3-7  
 los, bosques, 49 c3-5, 53 fig. 3-3, 415 c14-5,  
 416 c14-6  
 cultivos, 47 c3-4, 51 fig. 3-2, 52 c3-6, 57  
 c3-9, 58 c3-10, 321  
 distribución mundial, 54 c3-7, 55 fig. 3-4  
 en, el mar, 54-55  
 distribución vertical, 53 fig. 3-3  
 los lagos, 346 c11-1  
 zonas áridas, 346 fig. 14-16  
 medición, 60-67  
 relación con la absorción de energía solar, 46  
 c3-3, 47 c3-4, 83 c3-13  
 utilización por el hombre, 56-59  
 tratamiento, de desechos, 479
- Productividad (ritmo de producción), 44-45  
 bruta, 44, 45, 56  
 en, el desarrollo (sucesión) del ecosistema, 279  
 c9-1, 280  
 relación con la descomposición, 24-26  
 método aerodinámico de medición, 63-64  
 modelos, 46 c3-3, 51 fig. 3-2, 319 fig. 10-5, 322  
 fig. 10-7  
 neta de la comunidad, 44, 50, 53  
 primaria, 44. Véase también *Primaria*, *productividad*  
 neta, 44, 45-60  
 secundaria, 44-45, 76, 78 c3-11
- Productores, organismos, 6, 11, 12, 18, 334, 368,  
 413. Véase también *Autótrofos*
- Profunda, capaz de dispersión, 388  
 zona, 332  
 comunidades de, 341
- Promedio, tiempo, de generación, 200
- Protocooperación, 234
- Protozoos, como desintegradores, 29 fig. 2-10B, 32  
 competición, 241  
 del suelo, 405, 406  
 sucesión en cultivos de laboratorio, 292 fig. 9-5
- Psammon, 371
- Psamolitoral, hábitat, 339
- Psicrómetro, 134
- Pública, salud. Véase *Ambiental*, *higiene*
- Pulso, estabilidad del, en ecosistemas, 297



- QUELACIÓN, 31, 258
- Quimiosintético(a)(s), bacterias, 26, 413  
sostén de vida, sistemas de, en ecología del vuelo espacial, 557
- Quimioestado, 20 fig. 2-6, 546
- Quironómidos, 77 fig. 3-11, 335 fig. 11-7C, 341, 343 fig. 11-9
- R, SELECCIÓN, 285
- Rad, 499
- Radar en la percepción a distancia, 517, 519
- Radiación, como base física para la percepción a distancia, 517-518  
del fondo, 499, 503  
de la luz, 38, 130-132. Véase también *Fotoperiodicidad*  
distribución espectral, 42 fig. 3-1, 131 fig. 5-6  
ecología de la, 497-515  
electromagnética, 131 fig. 5-6, 498, 516  
esterilización por, en control de insectos, 493, 504, 505  
infrarroja, 41-42, 130-132, 517-518  
ionizante. Véase *Ionizante, radiación*  
neta, 44  
solar, 41-44, 46 c3-3, 47 c3-4, 56, 77 fig. 3-11  
térmica, 41-43  
ultravioleta, 41, 301
- Radiactivos, desechos, 82, 512-515  
isótopos (radioisótopos). Véase *Radionúclidos*  
trazadores. Véase *Radionúclidos trazadores*
- Radio, 503
- Radiómetros, 44
- Radionúclidos, 500-501  
de importancia ecológica, 500, 501 c17-1  
destino de, en el medio ambiente, 506-509  
en, el hombre, 111, 511-512  
la(s), cadenas de alimentos, 111, 507-508 figura 17-5, 510  
precipitación, 108, 510-512  
los desechos atómicos, 111, 512-515  
trazadores, 29 fig. 2-10, 82, 108, 172, 508  
determinación de productividad con, 65  
en cadenas de alimentos, medición, 508, 509 fig. 17-6  
medición de la actividad microbiana con, 542, 543
- Radiosensibilidad comparada, 502-504
- Radiotransmisores para, el control de las temperaturas del cuerpo, 519  
rastrear animales, 519
- Raíces y renuevo, proporciones en la vegetación, 414-415
- Raunkaier, formas de vida de plantas terrestres de, 404 fig. 14-2
- Razonamiento inductivo, 6
- R/B (respiración/biomasa), razón, 39, 73
- Reactores, nucleares, 499, 506, 513-514  
regeneradores, 453, 514
- Recirculación, biogeoquímica. Véase *Ciclos biogeoquímicos*  
de, elementos nutritivos. *Ciclos biogeoquímicos*  
la población de aves y mamíferos, 214, 215, 216  
periodicidad. Véase *Periodicidad*  
de, insectos coníferos, 212-213 fig. 7-18  
los lemmings, 212  
del linco y la liebre de la nieve, 211-212  
figura 7-18  
en densidad, 200-216  
del agua, 481 fig. 16-3, 482  
de los minerales, 452, 453  
objetivos en ecología humana, 568-569
- Recursos, 449-476  
aprovechamiento de. Véase *Ecosistema, aprovechamiento*  
modelo de, 289 fig. 10-6  
del ciclo vital, 23, 296  
de la fauna, 456-458  
forestales, 455  
minerales, 451-453  
recirculación, 481 fig. 16-3, 482, 569  
renovación de ciclos, 95, 300
- Red, plancton de, 366
- Redox, potencial, 379
- Reductoras, 431, 461
- Reflejos, 276
- Regionalismo, concepto del, 564
- Reinos, florales, 402 fig. 14-1  
taxonómicos, 9 fig. 2-1
- Relativa, abundancia, índices de, 179  
humedad, 134
- Remansos, zonación acuática de, 351
- Rendimiento, 45. Véase también *Producción*  
de alimentos para el hombre, 56-60 c3-9, c3-10, 454 fig. 15-2  
óptimo sostenido, concepto, 248
- Renovación, 17-18, 39, 163  
de ciclos, del agua, 95  
mecanismos, 109  
objetivos para la sociedad, 95, 114, 300  
en, bosques, 53, 416 c14-16  
el mar, 53  
poblaciones microbianas, 541-542  
tiempo de, 18, 102  
velocidad, 18, 102
- Reotaxia, 354
- Reproductor, reactor. Véase *Reactores nucleares*
- Residencia, tiempo de, 102
- Respiración, 14, 27  
aerobia, 27  
anaerobia, 27  
autotrófica, 50  
de, la comunidad, 15 c2-1, 24, 93 fig. 3-18, 157 fig. 6-1, 280 fig. 9-1  
los ecosistemas terrestres, 412 c14-3  
del suelo, 410-413, 411 c14-2  
en, las cadenas de alimentos, 69-73 figs. 3-6 a 3-9, 92 fig. 3-17, 157 fig. 6-1

- los ecosistemas, 49 c3-5  
heterotrófica, 49, 50
- Retroalimentación, genética, 218, 246 fig. 7-33, 303  
negativa, 36  
positiva, 35  
sistema de, 315 fig. 10-2
- Rhodophyta (algas rojas), 368
- Ríos, 329, 330, 349-356  
adaptación de los organismos, 352-354  
contaminación, 165 fig. 6-5C, 489 fig. 16-6  
estudio de, 350  
relación con la vertiente, 329, 350  
sucesión longitudinal en los 354-355  
tejido alimenticio para organismos de la comunidad de un, 75 fig. 3-10, 76  
zonas principales, 332
- Ritmo. Véase *Periodicidad; circadiano, ritmo*  
conceptos básicos relativos al, 183-185
- Rizoesférico, medio, 257
- Roble y, castaño, bosque de, 428  
nogal, bosque de, 428  
pino, bosque de, productividad de, 49 c3-5
- Rocío, 136
- Roedores, del desierto, 156, 438  
índice de crecimiento, 201 c7-5  
y pastoreo abusivo, 461
- Roentgen, 499
- Rojas, mareas, 396
- Ruido, contaminación del, 496
- Rumen, como microecosistema, 417  
transformación microbiana de la celulosa en, 544, 545
- Rumiantes, 417
- SABANA**, 133  
tropical, 432-434 fig. 14-14
- Salados, lagos, 346
- Salinidad, 363 fig. 12-3
- Salmón, 109, 181 c7-1, 276, 378
- Saltamontes, corriente de energía de población, 225  
oscilaciones de población entre, 213
- Salud humana, 478
- Sanguijuelas (*Chironomidae*), 76, 77 fig. 3-11, 337  
fig. 11-7C, 341
- Saprófagos, 7, 28
- Saprótrofos (organismos saprotróficos), 9, 11, 12, 331. Véase también *Microorganismos desintegradores*
- Sardina, pesca de, explotación en, 251
- Sargazos, Mar de los, 112, 126
- Schrödinger, proporción de, 39, 163
- Secchi, disco de, 328
- Secundario, tratamiento, de desechos, 479
- Sedimentario, ciclo, 109 fig. 4-9
- Sedimento, corriente hacia el mar, 110 c4-2  
marino, perfil, 379 fig. 12-13
- Selección, artificial, 269-271  
de grupo, 274-275, 300, 304-305  
en el desarrollo del ecosistema, 279 c9-1, 285  
natural, 267-268, 300
- Sensibilidad, análisis de, 316
- Sensores, para la radiación electromagnética, 131  
fig. 5-6  
resolución orbital de, 532 c18-4
- Sequía en, Everglades, ciclo seco-húmedo, 297  
la pradera, 118, 290
- Serales, etapas, 278, 287
- Sere, definición de, 278
- Serotinal, 173
- Shannon, índice de, de diversidad general, 159 c6-1C, 167, 169
- Shelford, ley de tolerancia, 117
- Silver Springs, Fla., estudios, 49, 88 c3-15C, 156-157 fig. 6-1, 310
- Silvestre, medio, aprovechamiento del, 456-458
- Silvicultura. Véase *Bosques*  
cálculo de volumen de madera en, por sensibilidad a distancia, 516  
monocultivo y bosque de uso múltiple en, 455-456 fig. 15-3
- Simbiosis, 236, 256, 259, 381. Véase también *Mutualismo*
- Similitud, índice de, 159 c6-1
- Simpatria, 266-267
- Simpátrica, especiación, 267, 268
- Sinecología, 4, 447
- Sinergismo, 101  
de contaminantes, 491
- Sistema(s), ecología de, 6, 306-324, 448  
definición, 3  
variables de, 309
- Smog fotoquímico, 101, 491
- Social(es), conducta, 229-231, 277  
y regulación de la población, 218  
indicadores, 563  
jerarquía, 277  
repercusión, de la revolución verde, 321, 454-456
- Solar, constante, 41  
radiación. Véase *Radiación solar*
- Solarímetros, 44
- Sones, 495
- Soja, ecosistema del cultivo de, presupuesto anual de, 52 c3-6
- Sucesión ecológica, 278-292  
alogénica, 282  
autogénica, 282  
de las poblaciones de aves, 288 c9-3  
en, aguas litorales, 290  
cultivo de infusión de heno, 291  
estanques temporales, 348 fig. 11-11  
las praderas, 290  
microcosmo de laboratorio, 281 fig. 9-2  
poblaciones de artrópodos, 169 c6-2  
heterotrófica, 280  
modelo, 312  
tabular, 279 c9-1  
primaria, 286, 287 fig. 9-2

- Sucesión ecológica, secundaria, 286, 289 fig. 9-4  
 teoría ectocrina de, 291  
 y diversidad, 283-284 fig. 9-3  
 Suelo, 142-145  
 aprovechamiento del, 464-468, 469 fig. 15-6  
 clasificación del, 463 fig. 15-4  
 ejemplos del bueno y malo, 469-475 fig. 15-6  
 en las praderas africanas, 433  
 planeación, 466-468, 568  
 artrópodos de, 88, 407 fig. 14-3  
 clasificación, 144-145  
 como subsistema, 407  
 componentes, 408 fig. 14-4  
 conservación y planificación de aprovechamiento del, 464, 465 fig. 15-4  
 de serpiente, 123, 296  
 microorganismos, 91 c3-15, 405. Véase también *Bacterias, hongos*  
 perfil, 143 fig. 5-11  
 regeneración de los elementos nutritivos, 115  
 respiración, 410-413 cs 14-2 y 14-3  
 tipos de, en el mundo, 146 fig. 5-14  
 subsistema del, hojarasca en, 371, 411  
 y retención de minerales, 413  
 y vegetación relaciones entre, 145 fig. 15-13, 147 fig. 5-15  
 Sulfuroso, anhídrido, como contaminante, 101, 491  
 Superior, asíntota. Véase *Asíntota superior*  
 Supervivencia, curvas de, 190, 192 fig. 7-5  
 clases de, 191 fig. 7-4  
 específica de la edad, 193 c7-4
- TAMAÑO y metabolismo, relaciones de, 84, 85, 86 fig. 3-14, 93  
 Taxis, 275  
 Taxonomía de los microorganismos, 539-540  
 Taxonómicas, divisiones, 2, 9-10 fig. 2-1  
 Tecnología y aplicaciones ecológicas, 447-449  
 desarrollo de, 451  
 problemas de la población, de contaminación y, 561, 568  
 Tecnológico, fija-rápido, con un retroceso ecológico, 113  
 Temperatura. Véase *Calor*  
 como factor limitativo, 119, 129-130  
 compensación, 120 fig. 5-2, 121  
 en, agua dulce, 327-328  
 manantiales cálidos, 359  
 medios terrestres, 401, 418  
 micromedios, 151-153  
 un medio marino, 362  
 estratificación en los lagos, 342-344  
 inversiones, 64, 490  
 y humedad, 136-138  
 Terciario, tratamiento, de los desechos, 479  
 Termales, manantiales, 356  
 Térmica(s), contaminación, efectos de, 479, 514-515  
 sondas, en sensibilidad a distancia, 517  
 Termistros, 328  
 Termite y flagelado, mutualismo entre, 256  
 Termoclino, 342, 343  
 Termodinámica, leyes de, 37-39, 72  
 Terofitas, 404  
 Terpenos, 252  
 Terrestres, ecosistemas, 15-19, 400-446. Véase también *Biomasa*  
 comparación con los acuáticos, 18-19 c2-2, 19, 70, 71 fig. 3-8, 92  
 para el tratamiento terciario de los desechos, 483-484  
 Territorialidad, 218, 231-233, 278, 300, 468, 568  
 Thiorhodaceae (bacterias verdes del azufre), 26  
 Tiamina, 33  
 Tierra. Véase *Terrestre, ecosistema*  
 como hábitat, 401  
 ética de la, por Leopold, 564  
 laborable, 60  
 Tigmotaxis, 354  
 Tipo de población máximo, 463  
 Tolerancia, límites de, 118, 119 fig. 5-1  
 Tragedia de los comunes, 271, 400  
 Transferencia, funciones de, 309  
 Transparencia en agua dulce, 328, 487 fig. 16-5  
 Transpiración, 19, 104, 434, 415. Véase también *Evapotranspiración*  
 eficiencia, 134, 434  
 Traza, elementos de. Véase *Micronutrientes*  
 Trazadores radiactivos. Véase *Radionúclidos trazadores*  
 Trébol (*Trifolium*), coexistencia entre poblaciones, 238 fig. 7-29  
 Tribal de ganado, sistema, circuito de energía para, 322 fig. 10-7  
 Trigo, selección artificial, 269 c8-4  
 Trips, población de, 206 fig. 7-12  
 Tritio ( $^3\text{H}$ ), en el ciclo hidrológico, 108  
 y energía nuclear, 500, 514  
 Trófico(a)(s), 6  
 estructura, 86  
 niveles, 68, 72, 75, 82-84, 180, 181  
 Tropicales, bosques. Véase *Bosques*  
 Tropismos, 275  
 Trucha (de arroyo) y fotoperiodos, 128 fig. 5-5  
 Tullgren, embudo de, 407  
 Tundra, 74, 418-423 fig. 14-10  
 producción primaria de, 423 c14-7  
 Turbidostato, 19, 20 fig. 2-6, 36
- ULTRAVIOLETA, radiación, 41, 301  
 Ungulados (mamíferos de pezuña). Véase *Mamíferos, pastoreo*  
 densidades de, en la pradera africana, 417, 433  
 erupciones de, 245  
 Uniformidad, índice de, 159 c6-1  
 Uracil, 33  
 Uranio, 154, 452, 501  
 ciclo de combustible en la generación de energía, 513-514

- productos de fisión, 500
- Urbano, desarrollo. Véase *Ciudades*
  - interdependencia con el desarrollo rural, 23, 258, 468, 563, 569
  - planeado, 466 c15-3, 467 fig. 15-5
  - sin planear, 475 fig. 15-6M
- VAGILIDAD, 221
- Vapor, presión de, déficit de, 134
- Vector del estado del sistema, 310
- Vegetación, 15, 403. Véase también *Biomasa, comunidad, sucesión*
  - como subsistema, 413-416
  - establecimiento de mapas de, por percepción a distancia, 526-531 figs. 18-6 a 18-9
  - y, clima, 136-137 fig. 5-9, 144 fig 5-15, 292-293
  - fuego, 145-151
  - suelo, 144, 147 fig. 5-15, 293-295 figs. 9-6, 9-7
- Verdeazules, algas. Véase *Algas azulverdes*
  - en manantiales cálidos, 356
  - nitrificantes, 98-99, 438
  - y contaminación, 337
- Verdes, algas (Chlorophyta), 337, 368
  - revolución de, 270
  - repercusión ecológica de, 321, 454-455
- Vernal (estación), 173
- Vertebrados, 401, 417. Véase también *Mamíferos, aves, etc.*
  - ciclos de abundancia, 210-212, 214
- Vertiente(s), aprovechamiento, 466
  - biohidrografía de la, 19
  - ciclo de los elementos nutritivos y, 103
  - como ecosistema, 14, 135
  - estuaría, 104
  - experimental, 16 fig. 2-4, 104
  - producción, 19, 102-103
  - radiación solar, 152, 153 fig. 5-19
- Vida, cuadro de, 189, 190, 193 c7-4
  - forma de, 418, 434
  - de Raunkaier, 403, 404
  - origen de la, 301, 559
  - sistemas que posibilitan la, para el vuelo espacial, 549-561
    - biorregenerativos, 554-558, 555 fig. 20-5
    - de especies múltiples, 558-559
    - mecánicos y de quimiorregeneración, 552-554, 553-554 figs. 20-3, 20-4
    - quimiosintéticos, 557
    - tipos, 549, 550 figs. 20-1, 20-2
    - zonas de, de Meeriam, 418
- Viento como factor limitativo, 141
- Vitamina B<sub>12</sub> (cobalaminas), 33
  - ciclo en el mar, 111
- Volcánicos, gases, y ciclo del nitrógeno, 99
  - evolución de atmósfera y, 107, 300-302
  - lagos, 346
- WINKLER, método de, para medición de oxígeno en agua, 14
- X, RAYOS, 499, 502
- Xerófito, 403
- ZONA(s) entre las mareas, especies en las, control de distribución de, 250 fig. 7-36
  - intermedia, 364, 370
  - región rocosa de las, contenido de clorofila en, 373 c12-1
  - tipos de, en región rocosa, 372, 374 figs. 12-9 y 12-10
- Zonación, 160-163, 170-174. Véase también *Gradiente*
  - en, el mar, 364-365
  - las, corrientes, 332
  - montañas, 444-446 fig. 14-21
  - los, lagos, 332
  - mangles, 383 fig. 14-4D
  - pantano salobre, 396 fig. 13-4
  - entre mareas, 373 c12-1, 374 fig. 12-9, 375 fig. 12-11
- Zonificación y planeación del aprovechamiento de la tierra, 299, 468, 561
- Zooneuston, 337 fig. 11-7
- Zooplancton, 12, 70, 248
  - en, agua dulce, 337 fig. 11-7
  - el mar, 370, 386
  - migración vertical, 173
- Zooxanthellae*, 381

Esta obra se terminó de  
imprimir en Octubre de 1997 en  
Prensa Técnica, S.A. de C.V.  
Calz. Chabacano No. 65-A  
Col. Asturias  
Delegación Cuauhtémoc  
C.P. 06850 México, D.F.

**Se tiraron 1,000 ejemplares**