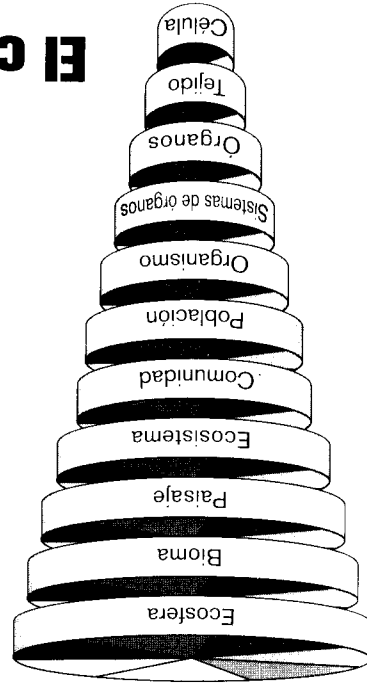


El campo de la Ecología



- 1 La ecología: su historia y relevancia para la humanidad
- 2 Jerarquía de niveles de organización
- 3 El principio de la propiedad emergente
- 4 Funciones trascendentes y procesos de control
- 5 Conexiones ecológicas
- 6 Acerca de los modelos
- 7 Del reduccionismo disciplinario al holismo transdisciplinario

1 La ecología: su historia y relevancia para la humanidad

La palabra *ecología* se deriva del griego *oikos*, que quiere decir "casa", y *logos*, que significa "tratado" o "estudio". Por lo tanto, el estudio del ambiente en el hogar incluye a todos los organismos que en el habitan y a los procesos funcionales que lo hacen funcionar. Literalmente, *ecología* es el estudio de "la vida en casa" haciendo énfasis en "las relaciones de los seres vivos entre sí y con su entorno", por citar una definición estándar de la palabra. Real Academia de la Lengua Española *Diccionario de la Lengua Española*, 22ª edición).

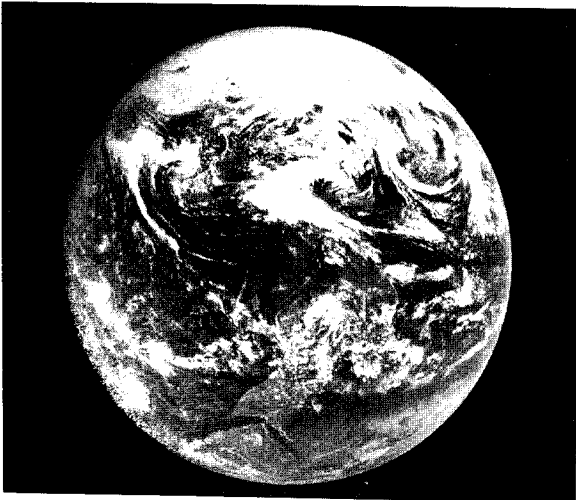
La palabra *economía* también se deriva de la raíz griega *oikos*. Mientras que *oikos* significa "regulación", "gobierno" o "administración", por lo cual *economía* se traduce como "la administración o gobierno de la casa", en consecuencia, la ecología y la economía deben ser disciplinas paralelas. Desafortunadamente, muchas personas consideran a los ecólogos y a los economistas como adversarios con visiones antitéticas. La tabla 1-1 intenta ilustrar las diferencias percibidas entre economía y ecología. Posteriormente, en este libro, consideraremos la confrontación que resulta al abordar cada disciplina su tema desde un punto de vista limitado y, mas importante, describiremos el rápido desarrollo de una nueva disciplina intermedia, la *economía ecológica*, la cual esta comenzando a cerrar la brecha que existe entre la ecología y la economía (Costanza, Cumberland, *et al.*, 1997; Burren y Farina, 2000; L. R. Brown, 2001).

La ecología fue de interés práctico desde comienzos de la historia de la humanidad. En las sociedades primitivas, todos los individuos tuvieron necesidad de conocer su entorno, es decir, entender las fuerzas de la naturaleza, las plantas y animales que los rodeaban, para sobrevivir. El inicio de la civilización coincidió, de hecho, con el uso del fuego y otras herramientas para modificar el ambiente. Gracias a los logros tecnológicos, los humanos parecen depender menos del entorno natural para sus necesidades cotidianas; muchos de nosotros olvidamos nuestra dependencia continua de la naturaleza para obtener aire, agua y, de manera indirecta, alimentos, sin mencionar el control de desechos, la recreación y muchos otros servicios que la naturaleza nos suministra. Además, los sistemas económicos, de cualquier ideología política, valoran aquellas cosas fabricadas por los seres humanos que benefician principalmente al individuo y, sin embargo, conceden menos valor monetario a los bienes y servicios de la naturaleza que nos benefician como sociedad. Hasta que se produce una crisis, los humanos tienden a considerar los bienes y servicios naturales como algo garantizado;

Tabla 1-1 Resumen de las diferencias que se perciben entre la economía y la ecología

Atributo		Economía	Ecología
Escuela de pensamiento	Corneopiana	Neomaltusiana	
Moneda	Dinero	Energía	
Forma de crecimiento	Forma de J	Forma de S	
Presión de selección	Selección r	Selección K	
Método tecnológico	Alta tecnología	Tecnología adecuada	
Servicios del sistema	Servicios suministrados	Servicios suministrados por capital natural	
Uso de recursos	Lineal (desechos)	Circular (reciclaje)	
Regulación del sistema	Expansión exponencial	Capacidad de carga	
Meta a futuro	Exploración y expansión	Sustentabilidad y estabilidad	

Figura 1-1. La Tierra vista desde el Apolo 17 mientras se dirigía hacia la luna. Toma de la ecosfera desde "el espacio exterior".



asumimos que son limitados o de algún modo reemplazables mediante innovaciones tecnológicas, aunque sabemos que cosas necesarias para la vida, como el oxígeno o el agua, quizá sean reemplazables, pero no reemplazables. Mientras consideremos que los sistemas vitales son gratuitos, no tendrían ningún valor en los sistemas actuales del mercado (ver H. T. Odum y F. P. Odum, 2000).

Como todas las fases de aprendizaje, la ecología ha experimentado un desarrollo gradual, aunque espasmódico, en el curso de la historia registrada. Los escritos de Hipócrates, Aristóteles y otros filósofos de la antigua Grecia contienen claras referencias a temas ecológicos. Sin embargo, los griegos carecían de una palabra para referirse a la ecología. El origen de esta palabra es reciente, fue propuesta por primera vez por el biólogo alemán Ernst Haeckel en 1869. Haeckel definió la *ecología* como "el estudio del entorno natural, incluyendo las relaciones mutuas entre los organismos y su entorno" (Haeckel 1869). Antes de esto, durante el renacimiento de la biología en los siglos XVIII y XIX, muchos estudiosos habían contribuido a este campo, aunque aún no se empleaba la palabra *ecología*. Por ejemplo, los primeros años del siglo XVIII, Antoni Van Leeuwenhoek, mejor conocido como el primer microscopista, fue también pionero en el estudio de las cadenas alimenticias y la regulación de las poblaciones, y los escritos del botánico inglés Richard Bradley revelan su comprensión de la productividad biológica. Estos tres temas constituyen áreas importantes en la ecología moderna.

Como un campo reconocido y diferente de las ciencias, la ecología data aproximadamente de 1900, pero sólo en las últimas décadas esta palabra ha entrado a formar parte del vocabulario general. En un principio este campo se dividió de manera bastante rígida según líneas taxonómicas (como ecología vegetal y ecología animal), pero el concepto de comunidad biótica de Frederick E. Clements y Victor E. Shelford, los conceptos de cadena alimenticia y reciclaje de materiales de Raymond Linderman y G. Evelyn Hutchinson, y los estudios de los ecosistemas completos de Edward A. Birge y Chauncy Juday, entre otros, ayudaron a establecer la ecología fundamental para el campo unificado de la ecología general. Los trabajos de estos pioneros se citarán en varias ocasiones los siguientes capítulos.

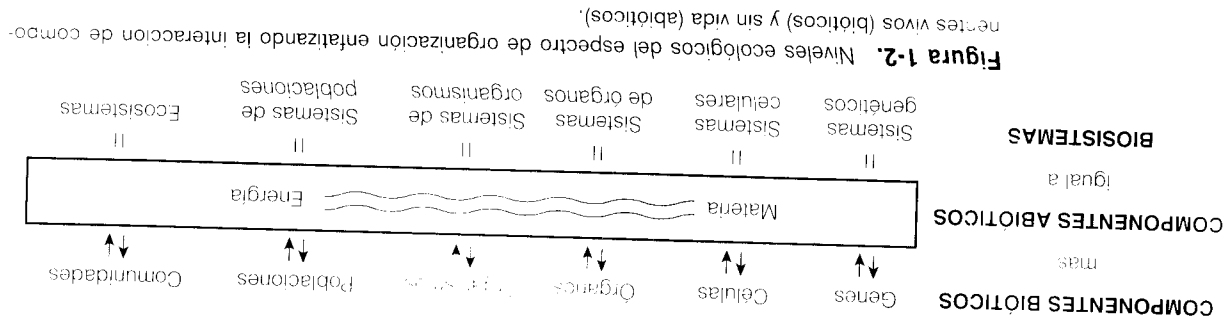
Lo que puede describirse mejor como el despertar del movimiento mundial de conservación ambiental, apareció en escena desde 1968 hasta 1970, tiempo en el cual los astrónomos tomaron las primeras fotografías de la Tierra vista desde el espacio exterior. Por primera vez en la historia de la humanidad, tuvimos la oportunidad de ver la Tierra como un todo, comprender cuán solitaria y frágil se encuentra mientras flota en el espacio (figura 1-1). Sin embargo, en la década de los setenta del siglo pasado, casi todos comenzaron a preocuparse por la contaminación, las áreas naturales, el crecimiento de la población, el desarrollo

La preocupación ambiental en la prensa. La pasada década de los sesenta se denominó "la década ambiental", esto se inició con la celebración del primer Día de la Tierra el 22 de abril de 1970. Posteriormente, en las décadas de los ochenta y noventa ambientales fueron relegados dentro de los asuntos políticos debido a la acción por situaciones sociales; problemas como la delincuencia, la guerra civil, los presos gubernamentales y el bienestar social se cuentan dentro de las causas. Al iniciar el siglo XXI, la preocupación ambiental ha adquirido nueva relevancia, porque el abuso de la Tierra por parte de la humanidad sigue en aumento. Esperamos que en esta ocasión, empleando una analogía médica, nuestro énfasis sea en la prevención por encima del tratamiento y que la ecología según se persigue en la presente obra, pueda contribuir, con mucho, a la ecología para la prevención y salud del ecosistema (Barrón, 2001).

El aumento de la atención por parte del público, ejerció un efecto profundo en la ecología académica. Antes de 1970 la ecología era considerada principalmente como una subdisciplina de la biología. Los ecólogos trabajaban en los departamentos de biología y los cursos de ecología en general sólo se impartían como parte del programa de ciencias biológicas. Aunque la ecología conserva fuertes raíces en la biología, ha surgido desde ella como una disciplina en esencia nueva, de manera integral, que relaciona los procesos físicos y biológicos y constituye un puente entre las ciencias naturales y las ciencias sociales (H. P. Odum, 1977). La mayoría de las universidades ofrece en la actualidad cursos de ecología en todos sus *campus* y tiene licenciaturas, departamentos, escuelas, centros o institutos de ecología. Aunque el campo de la ecología se está expandiendo, se ha intensificado el estudio de como los organismos interactúan y las especies se enfrentan y utilizan los recursos. La aproximación multidisciplinaria en la siguiente sección me los presentamos, solamente "evolutivo" y "sistemático" nos vislumbra que han tendido a dividirse este campo durante los últimos años.

2 Jerarquía de los niveles de organización

Quizá la mejor manera para definir la ecología moderna sea considerando el concepto de **niveles de organización**, visualizados como una gama ecológica (figura 1-2) y como jerarquía ecológica extendida (figura 1-3). La palabra **jerarquía** significa "gradación de personas, valores o dignidades". (Real Academia de la Lengua Española, *Diccionario de la Lengua Española*, 22ª edición, 2001). La interacción con el entorno físico (materia y energía) en cada nivel produce sistemas funcionales característicos. La definición estándar y energía) en cada nivel produce cosas que relacionadas entre si ordenadamente contribuyen a determinado objeto". Así, pues, un sistema consta de componentes recurrentes interactivos e interdependientes que consti-



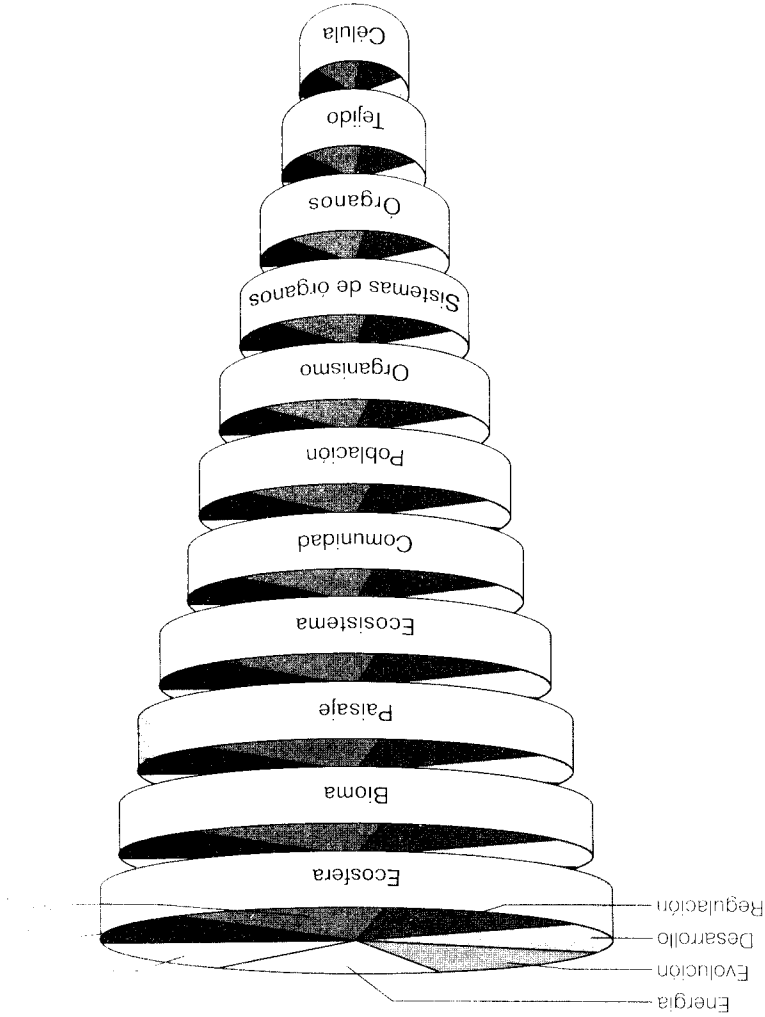
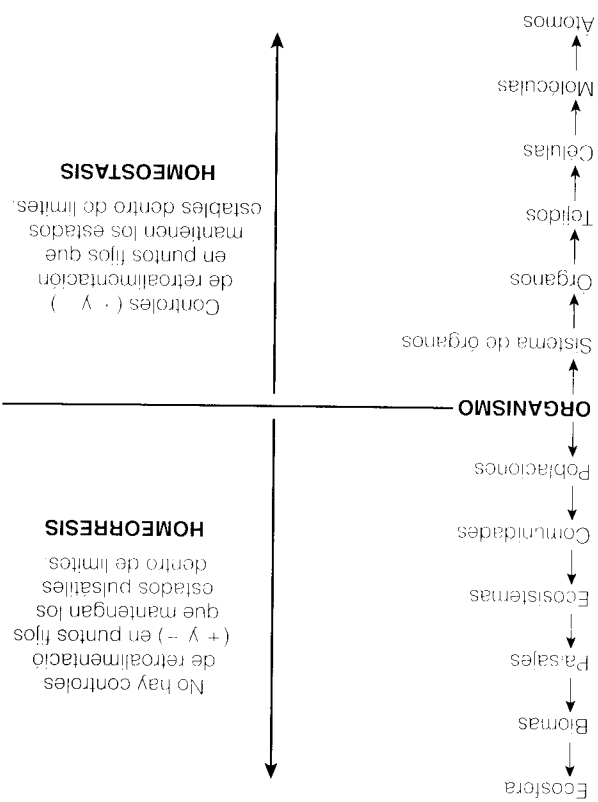


Figura 1-3. Niveles ecológicos dentro de la jerarquía organizacional; siete procesos trascendentes o funciones integrales de once niveles integrales de organización (según Barrett et al. 1997).

Luyen un todo unificado" (*ubiquitous*). Los sistemas que contienen componentes vivos (bióticos) y sin vida (abióticos) constituyen *biosistemas* y van desde sistemas genéticos hasta sistemas ecológicos (figura 1-2). Esta gama puede ser concebida o estudiarse desde cualquier nivel, como se ilustra en la figura 1-2, o en cualquier posición intermedia conveniente o práctica para el análisis. Por ejemplo, los sistemas anfitrión-parásito (hospedero-parásito) o un sistema de dos especies de organismos relacionados mutuamente (como la sociedad entre hongos y algas que constituye un líquen) dan lugar a niveles intermedios entre población y comunidad. La ecología se preocupa en gran parte, aunque no en su totalidad, de los niveles más altos del organismo (figuras 1-3 y 1-4). En ecología el término **población**, originalmente empleado para denotar un grupo de personas, se ha empleado para incluir grupos de individuos de cualquier tipo de organismo. De manera similar, una **comunidad**, en el sentido ecológico (en ocasiones designada "comunidad biótica", incluye todas las poblaciones que ocupan un área determinada. La comunidad y el entorno sin vida funcionan de manera conjunta como un sistema ecológico o **ecosistema**. La *biocenosis* y la *biogeocenosis* (hierarchicalmente, "vida y Tierra funcionando juntas"), son términos que se emplean con frecuencia en la literatura europea y rusa, y equivalen aproximadamente a comunidad y ecosistema de manera respectiva. Haciendo referencia de nuevo a la figura 1-3, el siguiente nivel de la jerarquía ecológica es el

Figura 1-4. En comparación con los fuertes controles de los organismos, la regulación de la actividad del organismo y por debajo de él, la organización, el funcionamiento a nivel de población, y por encima de ella, se encuentran regulados de manera mucho menos estricta y experimentan un mayor comportamiento pulsátil y fluctuante. Sin embargo, son controlados por retroalimentación negativa y negativa de tipo alterno; en otras palabras, presentan *homeostasis*, en contraste con *homeorresis*. El fallo en conocer esta diferencia en cibernética ha dado lugar a mucha confusión sobre el balance en la naturaleza.



El concepto de paisaje, un término que originalmente se refiere al ambiente pictórico y que define "extensión de terreno que se ve desde un sitio" (*ibidem*). En ecología, la palabra **paisaje** se define como un "area heterogenea compuesta de un grupo de ecosistemas que interaccionan y se repiten de manera similar en toda su extension" (Forman y Godron 1986). Una *cuenca* es una unidad a nivel de paisaje conveniente para el estudio y la administración a gran escala, porque generalmente tiene límites naturales identificables. *Biotopo* es un término ampliamente usado para definir un sistema regional o subcontinental grande que se caracteriza por un tipo principal de vegetación o algún otro aspecto asociado al paisaje; como son, por ejemplo, el biotopo de la selva caducifolia templada o el biotopo costero. Una *región* es un área geológica o política grande que contiene más de un biotopo; por ejemplo, las regiones del Medio Oeste de Estados Unidos, las montañas Apalache o la costa del Pacífico. El sistema biológico más grande y casi autosuficiente se designa, a menudo, como **ecosistema**, que incluye a todos los organismos vivos de la Tierra que interactúan con el entorno físico, creando un todo, para mantener un estado pulsante poco controlado y autoajutable (describiremos el concepto de "estados pulsantes" de manera más amplia después en este mismo capítulo).

La teoría de jerarquías da un marco conveniente para subdividir y examinar situaciones complejas o gradientes existentes, pero es algo más que una simple clasificación por rango y orden. Constituye un método heurístico para comprender y tratar con situaciones complejas y consiste en un análisis de niveles inferiores (Vahl y Allen 1996).

Hace más de 50 años, Novikoff (1945) señaló que, dentro de la evolución del universo, existe tanto comunidad como discontinuidad. El desarrollo puede verse como un continuo, pero también es discontinuo porque pasa a través de una serie de niveles de organización, como discutimos en el capítulo 3, el estado organizado de la vida es mantenido por un flujo

de energía continuo pero gradual. Por lo tanto, la división gradual o jerárquica en componentes se realiza en muchos casos de manera artificial, pero en ocasiones las subdivisiones se sustentan en discontinuidades naturales. Como cada nivel del espectro de la organización de niveles se encuentra "integrado" o es interdependiente de otros niveles, no pueden existir límites bien definidos o rupturas en el sentido físico, pero la distinción entre el organismo y la población. Por ejemplo, el organismo individual no puede sobrevivir durante mucho tiempo sin la población, del mismo modo que un organismo no puede sobrevivir mucho tiempo de manera auto sustentable sin el organismo que lo conecta. De manera similar, la comunidad no puede existir sin el ciclo material y el flujo de energía en el sistema. Esic argumento es aplicable a la noción equivocada antes mencionada de que la organización humana puede existir separada del entorno natural.

Es muy importante enfatizar que las jerarquías de la naturaleza se encuentran *unidades*, es decir, cada nivel está constituido por grupos de unidades de nivel inferior. En contraste, las jerarquías usadas por la humanidad como gobiernos, cooperativas, universidades, etc. no están *unidades* (por ejemplo, los sargenos no están compuestos por grupos de soldados rasos). En consecuencia, las jerarquías usadas por los seres humanos suelen ser medidas y están separadas de manera más precisa en comparación con los niveles de la organización natural. Para encontrar mas datos sobre la teoria jerarquica, ver T.F.H. Allen y Stuart (1982) y Noth et al. (1986) y Ahl y Allen (1996).

3 El principio de la propiedad emergente

Una consecuencia importante de la organización jerárquica es que los componentes o subconjuntos se combinan para producir "todos funcionales" de mayor tamaño, en los cuales emergen nuevas propiedades que no estaban presentes en el nivel inferior. En consecuencia, una **propiedad emergente** de un nivel ecológico o unidad no puede predecirse al estudiar los componentes de dicho nivel o unidad. Otra manera de expresar ese mismo concepto es mediante la **propiedad irreducible**: es decir, una propiedad del todo que no puede reducirse a la suma de las propiedades de sus partes. Aunque las observaciones realizadas a cualquier nivel ayudan a estudiar el siguiente, nunca explican de manera completa los fenómenos que ocurren en ese siguiente nivel, el cual debe ser estudiado, de manera independiente, para comprender el cuadro.

Dos ejemplos, uno del entorno físico y otro del ecológico, bastarán para ilustrar las propiedades emergentes. Cuando el hidrógeno y el oxígeno se combinan en una determinada proporción, la figuraación molecular se obtiene agua: un líquido con propiedades totalmente distintas de las de sus componentes en estado gaseoso. Cuando ciertas algas y cefneriados se combinan para dar lugar a un coral, se produce un mecanismo eficaz para el recambio de nutrientes que permite que ese sistema combinado mantenga una elevada tasa de productividad en aguas con un contenido muy bajo de nutrientes. De este modo, la fauna se perpetúa y la diversidad de los arrecifes de coral constituyen propiedades emergentes únicamente a nivel de la comunidad de arrecifes.

Salt (1979) sugirió lo conveniente de efectuar una distinción entre las propiedades emergentes, como se definieron con anterioridad, y las **propiedades colectivas**, las cuales constituyen una suma del comportamiento de los componentes. Aunque son propiedades del todo, pero las propiedades colectivas no incluyen características nuevas o singulares resultantes del

[illegible]

4

Funciones trascendentes y procesos de control

ción, de manera que no podamos encontrar soluciones al desarrollo excesivo de la contaminación y otros tipos de trastornos sociales y ambientales. Es necesario, por lo tanto, un cambio de actitud y al reducir el valor al holismo y al reduccionismo, y esto debe ser de manera simultánea, no en forma de separación, como la ecología busca la síntesis, no la separación, la reducción de las disciplinas holísticas se debe, quizá en parte, a la insatisfacción de los científicos con los científicos especializados que no pueden responder a problemas a gran escala y requieren de atención urgente (se recomienda la lectura del ensayo escrito por el historiador Lynn White "The Ecology of Our Science" ("La ecología de Nuestra ciencia") escrito en 1957, en el cual se expone este punto de vista mas ampliamente). En consecuencia, discutiremos los principios ecológicos a nivel del ecosistema, prestando atención adecuada a los subconjuntos de organismos, poblaciones y comunidades, así como a los supraconjuntos de paisaje bioma y ecosfera. Esta constituye la base filosófica en la organización de los capítulos del presente libro.

Afortunadamente, en los últimos 10 años los avances tecnológicos han permitido a los humanos tratar de manera cuantitativa con sistemas mas amplios y complejos, como los ecosistemas y los paisajes. La metodología de marcadores, la química de masas (espectrometría colorimétrica, cromatografía), el seguimiento automatico, los sensores remotos, los modelos matemáticos, los sistemas de información geográfica (SIG) y la tecnología computarizada nos están proporcionando las herramientas. Por supuesto, la tecnología constituye un arma de doble filo; puede ser el medio para entender que los humanos y la naturaleza constituyen un todo, o puede destruir este todo antes de que lo comprendamos.

Mientras podemos esperar que cada nivel, dentro de la jerarquía ecológica, tenga propiedades emergentes y colectivas únicas, existen funciones fundamentales que operan a todo nivel. Algunos ejemplos de estas **funciones trascendentes** son el comportamiento, el desarrollo, la diversidad, la energía, la evolución, la integración y la regulación (ver mas detalles en la figura 1-3). Algunos de ellos (por ejemplo, en la energética) funcionan igual a traves de la jerarquía, pero otros difieren en su *modus operandi* a distintos niveles. Por ejemplo, la evolución por selección natural incluye mutaciones y otras interacciones genéticas directas a nivel del organismo, pero procesos coevolutivos indirectos, así como procesos de selección grupal a niveles mas altos.

Es de gran importancia enfatizar que los controles, tanto por retroalimentación positiva como negativa, son universales y van desde el organismo hacia abajo; el control es el *punto de inicio*, ya que incluye todos los controles exactos de tipo genético, hormonal y neuronal, para el crecimiento y desarrollo, conduciendo así a lo que puede llamarse **homocostasis**. Como se observa en el lado derecho de la figura 1-4, no hay controles de punto de inicio por encima del nivel de organismo (no hay quimiosíntesis o termosíntesis en la naturaleza). En consecuencia, el control por retroalimentación es mucho menos exacto y da lugar a estados pulsantes, vez de estables. El término **homocorectis** proviene del griego *homos*, "igual", y *corra*, "mantener el flujo" ha sido sugerido para este control pulsante. En otras palabras, el equilibrio a nivel de ecosistema y ecosfera, pero hay *balances* o *equilibrios pulsantes* que existen entre la producción y la respiración o entre el oxígeno y el dióxido de carbono en la atmosfera. El fallo en reconocer esta diferencia en *cibernética* (la ciencia que trata los mecanismos de control o regulación) ha dado lugar a mucha confusión sobre la naturaleza llamado "equilibrio en la naturaleza".

5 Conexiones ecológicas

Como la ecología es una disciplina amplia y de niveles múltiples, posee conexiones de gran utilidad, con disciplinas tradicionales que suelen tener un enfoque menos amplio. Durante la última década se produjo un rápido aumento en los campos interdisciplinarios de estudio, acompañados por nuevas sociedades, revistas, volúmenes, simposios, libros y nuevas carreras. La economía ecológica, uno de los campos más importantes, fue mencionado en la primera sección de este capítulo. Otros que están recibiendo mucha atención, particularmente en el manejo de recursos, son la ecología agrícola, la biodiversidad, la ecología de la conservación, la ingeniería ecológica, la salud del ecosistema, la ecotoxicología, la ética ambiental y ecología de la restauración.

Desde un principio, el esfuerzo de la conexión entrecruza las disciplinas que la conforman. Se establecen líneas de comunicación y se expande la habilidad de los expertos "con entrenamiento exclusivo en cada campo". Sin embargo, para que el conocimiento dentro de la conexión se transforme en una nueva disciplina tiene que aportar algo lo suficientemente novedoso, como un nuevo concepto o tecnología de punta en su ramo. El concepto de bienes y servicios no comerciales, por ejemplo, constituyó un nuevo concepto surgido dentro de la economía ecológica, pero que en un principio los ecólogos tradicionales y los economistas se negaban a incluir en sus libros de texto (Daily 1997; Mooney y Ehrlich 1997).

A lo largo de este libro haremos referencia al capital natural y al económico. El **capital natural** se define como los beneficios y servicios aportados a las sociedades humanas por los ecosistemas naturales o suministrados "sin costo" por sistemas naturales no administrados. Estos beneficios y servicios incluyen la purificación del agua y de la atmósfera mediante procesos naturales, la descomposición de desechos, la preservación de la biodiversidad, el control de plagas e insectos, la polinización de cosechas, la mitigación de inundaciones y el aporte de belleza y recreaciones naturales, entre otros (Daily 1997).

El **capital económico** se define como los bienes y servicios suministrados por la humanidad o su fuerza de trabajo, expresados de manera típica como producto interno bruto. El **Producto Interno Bruto** (PIB) constituye el valor monetario total de todos los bienes y servicios suministrados en un país durante el curso de un año. El capital natural típicamente se cuantifica y se expresa en unidades de energía, mientras que el capital económico se expresa en unidades monetarias (tabla 1-1). Solo en los últimos años se ha realizado un intento por dar valor a los servicios de los ecosistemas mundiales y al capital natural en términos monetarios. Costanza, d'Arge, et al. (1997) estimaron que este valor se encontraba en el intervalo de 16 a 54 billones de dólares estadounidenses al año por toda la biosfera, con un promedio de 33 billones de dólares estadounidenses al año. De este modo, es conveniente proteger los ecosistemas naturales, tanto desde el punto de vista ecológico y económico, como por los bienes y servicios que suministran a las sociedades humanas, como se ilustrará en los siguientes capítulos.

6 Acerca de los modelos

Si la ecología debe ser discutida a nivel de ecosistema, por los motivos antes indicados, ¿cómo podremos tratar ese nivel tan complejo y formidable de sistemas? Comenzaremos describiendo versiones simplificadas que abarcan únicamente las propiedades y funciones más fundamentales o más importantes. Porque en la ciencia las versiones simplificadas del mundo real se denominan *modelos* es adecuado introducir el concepto en este momento. Un **modelo** (por definición) es una formulación que simula un fenómeno del mundo real y a través del cual se pueden realizar predicciones sobre dicho fenómeno. En su forma más

sencilla, los modelos pueden ser verbales o gráficos (*informales*). Sin embargo, a ulteriores los modelos deben procurar ser estadísticos y matemáticos (*formales*) para que sus conclusiones cuantitativas puedan ser consideradas razonablemente buenas; por ejemplo, una simulación matemática que simule cambios numéricos en una población de insectos y prediga el número de componentes de la población en determinado momento se consideraría como un modelo útil desde el punto de vista biológico. Si la población de insectos en cuestión contiene alguna plaga, el modelo podría tener una aplicación de importancia económica.

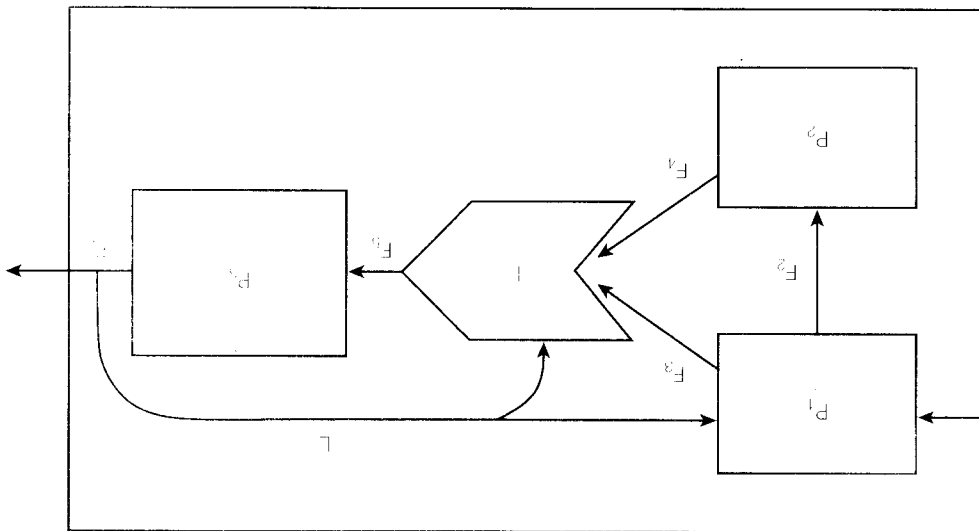
Los modelos simulados por computadora permiten predecir posibles resultados a medida que se modifican los parámetros en el modelo, se agregan nuevos parámetros o se retiran parámetros antiguos. De este modo, una formulación matemática a menudo puede refinarse mediante operaciones de computadora para mejorar su acoplamiento al fenómeno en el mundo real. Por encima de todo, los modelos resumen lo que se entiende acerca de la situación planteada y por lo tanto delimitan aspectos que requieren datos nuevos, mejores o nuevos principios para su mejor aplicación. Cuando un modelo no es funcional (cuando su simulación no se acopla a las leyes del mundo real) las operaciones por computadora a menudo suministrarán indicios de los refinamientos o cambios necesarios. Una vez que se comprueba que el modelo constituye una simulación útil las oportunidades para experimentar se hacen ilimitadas porque es posible introducir nuevos factores o perturbaciones y ver como afectarían el sistema que se estudia. Incluso cuando el modelo simula de manera incorrecta el mundo real, lo cual es frecuente en las primeras etapas de desarrollo, sigue siendo una herramienta de consistencia e investigación de gran utilidad, si revela componentes e interacciones clave que requieren de atención especial.

En contraste con la opinión de muchos escépticos respecto a simular modelos sobre la naturaleza y su complejidad, la información acerca de un número relativamente pequeño de variables constituye, con frecuencia, base suficiente para elaborar modelos eficaces debido a los factores clave, o las propiedades emergentes y otras propiedades interactivas, como se discutió en las secciones 2 y 3, que a menudo dominan o controlan un alto porcentaje de lo que entendemos por acción natural. Watt (1963), por poner un ejemplo, tras sus investigaciones dijo: "No necesitamos una cantidad abundante de información sobre las muchas variables para construir modelos matemáticos que pongan al alcance datos importantes". Aunque los aspectos matemáticos de los modelos constituyen un tema de textos mas avanzados, revisaremos, no obstante, los primeros pasos en la construcción de dichos modelos.

La elaboración de modelos suele iniciarse con la construcción de un diagrama o "modelo gráfico", el cual es a menudo un diagrama de recuadros o comparativos, como se ilustra en la figura 1-5. En ellas se muestran dos propiedades, P_1 y P_2 , que interactúan, I , para producir o afectar una tercera propiedad P_3 , cuando el sistema cuenta con una fuente de energía, E . Cinco vías de flujo, F , se incluyen en el diagrama. F_1 representa la alimentación y F_6 la producción del sistema como un todo. Así, como mínimo, hay cinco ingredientes o componentes en un modelo funcional que describen una situación ecológica: (1) una fuente de energía o alguna **función de fuerza**, E , externa; (2) propiedades llamadas **variables de estado**, $P_1, P_2, \dots, P_n$; (3) vías de flujo, $F_1, F_2, \dots, F_n$, que indican en que sitios los flujos de energía o transferencia de material conectan sus propiedades entre sí y con las fuerzas; (4) **funciones de interacción**, I , en los sitios donde las fuerzas y las propiedades interactúan para modificar, amplificar, controlar flujos o crear nuevas propiedades "emergentes" y (5) **ciclos de retroalimentación**, L .

La figura 1-5 podría servir como modelo de la producción de esmog o neblumo fotoquímico en la atmósfera sobre la Ciudad de Los Ángeles. En este caso, P_1 representaría los hidrocarburos y P_2 los óxidos de nitrógeno, dos productos emitidos por un escape automotor. Bajo la fuerza impulsora de la luz solar E , estos interactúan produciendo el esmog P_3 . En este caso, P_3 es un contaminante mas grave para los humanos que P_1 o P_2 por sí solos.

Figura 1-5. Diagrama de compartimentos que muestra los cinco componentes básicos de interés primario en los modelos de sistemas ecológicos. E = fuente de energía (función de fuerza; P_1 , P_2 , P_3 = variables de estado; F_1 – F_6 = vías de flujo; I = función de interacción; L = ciclo de retroalimentación.



De manera alterna, la figura 1-5 podría ilustrar el ecosistema de una pradera, donde P_1 representaría las plantas verdes que transforman la energía solar E en alimento; P_2 podría representar un animal herbívoro que se alimenta de estas plantas y P_3 , un animal omnívoro que se alimenta ya sea de herbívoros o plantas. En este caso, la función de interacción I podría representar varias posibilidades. Podría ser un interruptor sin preferencia, en caso de que la observación del mundo real indicara que el omnívoro P_3 se alimenta de P_2 o P_4 según la disponibilidad. O bien, I podría especificarse como un valor porcentual constante, si se determina que la dieta de P_3 esta compuesta de 80% de plantas y 20% de materia animal, sin importar el estado de P_2 o P_4 . O bien, I podría ser un interruptor estacional si P_3 se alimenta de plantas durante cierta parte del año y de animales durante otras estaciones. O I podría ser un interruptor umbral si P_3 prefiere considerablemente el alimento animal y solo consume plantas cuando P_2 se encuentra a nivel muy bajo.

Los ciclos de retroalimentación son características importantes de los modelos ecológicos porque representan mecanismos de control. La figura 1-6 constituye un diagrama simplificado de un sistema que ilustra un ciclo de retroalimentación, en el cual la producción controla-riciente, o una parte de la misma, se retroalimenta o recicla para afectar o controlar com-poneles corriente arriba. Por ejemplo, el ciclo de retroalimentación podría representar la depredación por organismos contraerriente C, los cuales reducen y por lo tanto tienden a controlar el desarrollo de herbívoros corriente arriba o plantas B y A en la cadena alimenticia. A menudo, estos ciclos de retroalimentación promueven el desarrollo o la supervivencia de

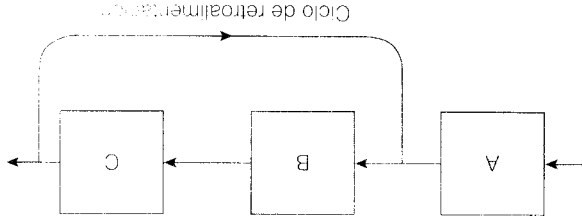


Figura 1-6. Modelo de compartimentos con ciclo de retroalimentación o control que transforma un sistema lineal en un sistema parcialmente cíclico.

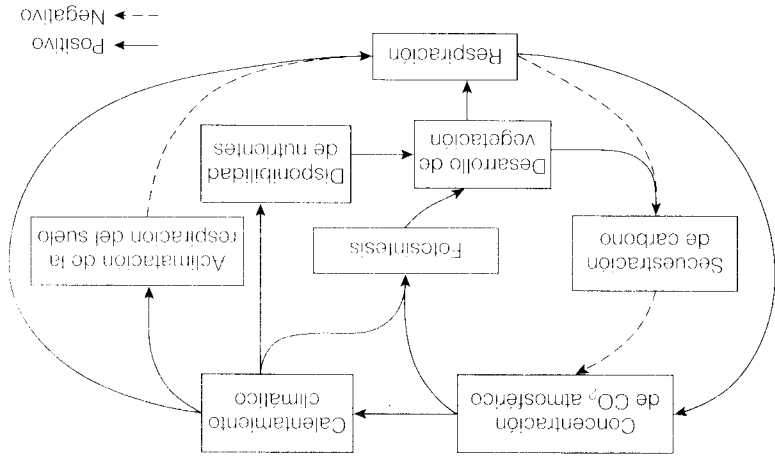


Figura 1-7. Interacción entre retroalimentación positiva y negativa en la relación entre el CO₂ atmosférico, el calentamiento climático, la disponibilidad de nutrientes, el desarrollo de la vegetación, la fotosíntesis, la respiración del suelo y la concentración de carbono modificado según Liao *et al.* (2001).

algun componente contracorrente, como un herbívoro que favorece el desarrollo de plantas (una "retroalimentación de recompensa", podríamos llamarla).

La figura 1-6 también podría representar un sistema económico descentralizado, en el cual los recursos A son transformados a bienes y servicios útiles B, con producción de desechos C, los cuales son reciclados y se emplean de nuevo en el proceso de conversión (A → B), reduciendo así la producción de los desechos en el sistema. En general, los sistemas naturales suelen tener un diseño de retroalimentación circular o cíclica, en lugar de una estructura lineal. La retroalimentación y la cibernética, la ciencia de los controles, se discuten en detalle en el capítulo 2.

En la figura 1-7 se ilustra la manera en que la retroalimentación positiva y negativa puede interactuar en su relación, entre una concentración atmosférica de CO₂ y el calentamiento climático. Un aumento de CO₂ produce un efecto de invernadero positivo sobre el calentamiento mundial y el desarrollo de las plantas. Sin embargo, el sistema del suelo se adapta a este calentamiento, de modo que la respiración del suelo no provoca el aumento de dicho calentamiento. Esta adaptación da como resultado una retroalimentación negativa sobre la concentración del carbono en el suelo, reduciendo así la emisión de CO₂ hacia la atmósfera, de acuerdo con un estudio de Liao *et al.* (2001).

Los modelos de compartimiento se mejoran mucho si se emplea la forma de una caja, para indicar el funcionamiento general de la unidad. En la figura 1-8 se ilustran algunos de los símbolos del lenguaje energético de H. T. Odum y E. P. Odum (1982; H. T. Odum 1996) según se emplean en la presente obra. En la figura 1-9 se utilizan estos símbolos en el modelo de un bosque de pinos ubicado en La Florida. También en este diagrama, estimados del flujo de energía que pasa a través de las unidades son mostrados como indicadores de la importancia relativa de las funciones en la unidad.

Para resumir, un modelo con buena definición debe incluir tres dimensiones: (1) el espacio que se considera (como se delimita el sistema); (2) los subsistemas (componentes) mismos que se consideran importantes en el funcionamiento general; y (3) el intervalo a ser considerado. Una vez que se ha definido y limitado de manera correcta el ecosistema, la situación ecológica o el problema, se desarrolla una hipótesis o series de hipótesis, las cuales podrán ser rechazadas o aceptadas, al menos de manera tentativa, hasta que se realice una experimentación o un análisis más amplio. Para encontrar más datos sobre modelos ecológicos, ver Patten y Jørgensen (1995), H. T. Odum y E. C. Odum (2000) y Gunderson y Holling (2002).

En los siguientes capítulos, los párrafos encabezados por la palabra **declaración** o **definición** sitúan, en efecto, modelos verbales del principio ecológico en cuestión. En muchos casos, también se incluyen modelos gráficos y, en algunos, formulaciones matemáticas simples. En

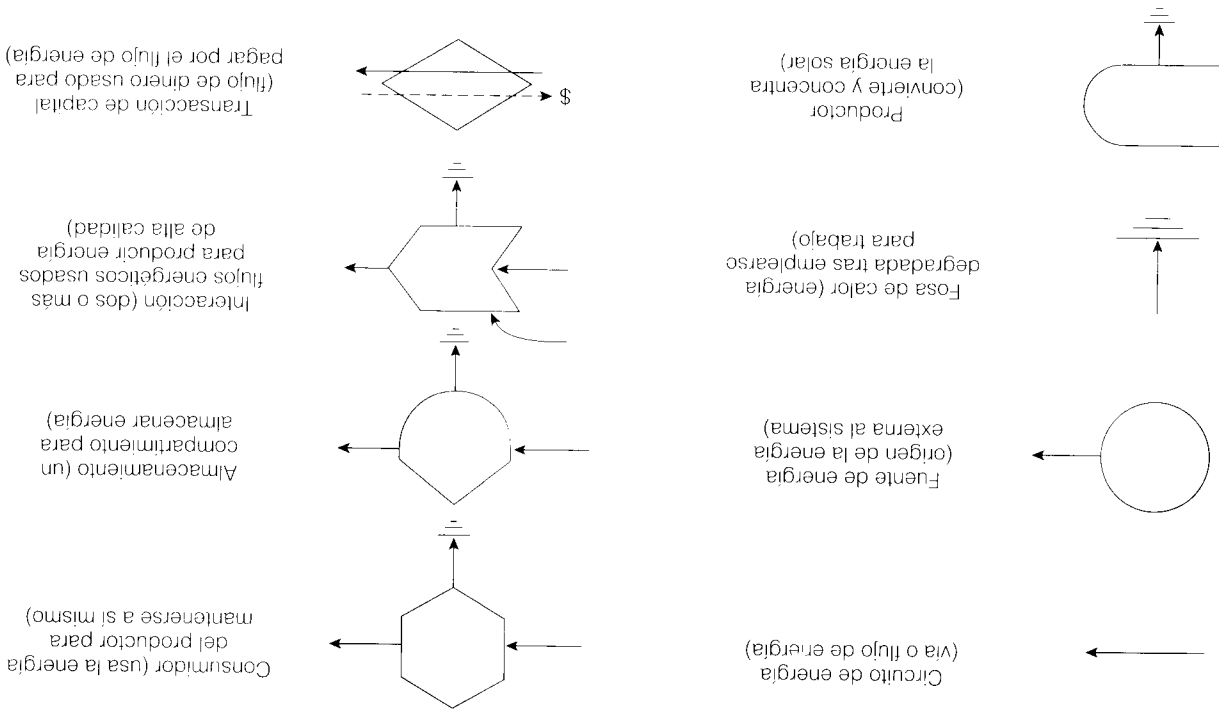


Figura 1-8. Símbolos del lenguaje energético de H.T. Odum que se emplean en los diagramas del modelo del presente libro.

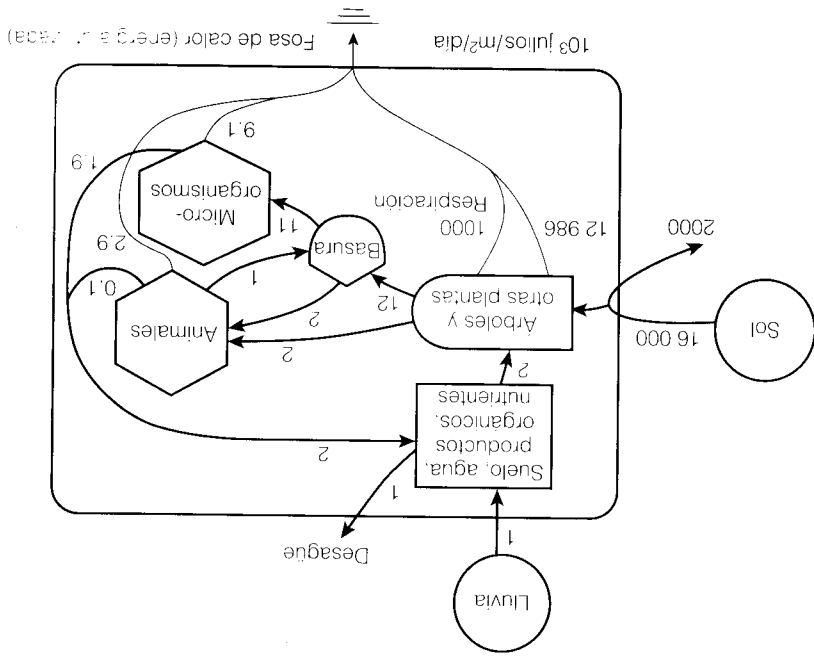


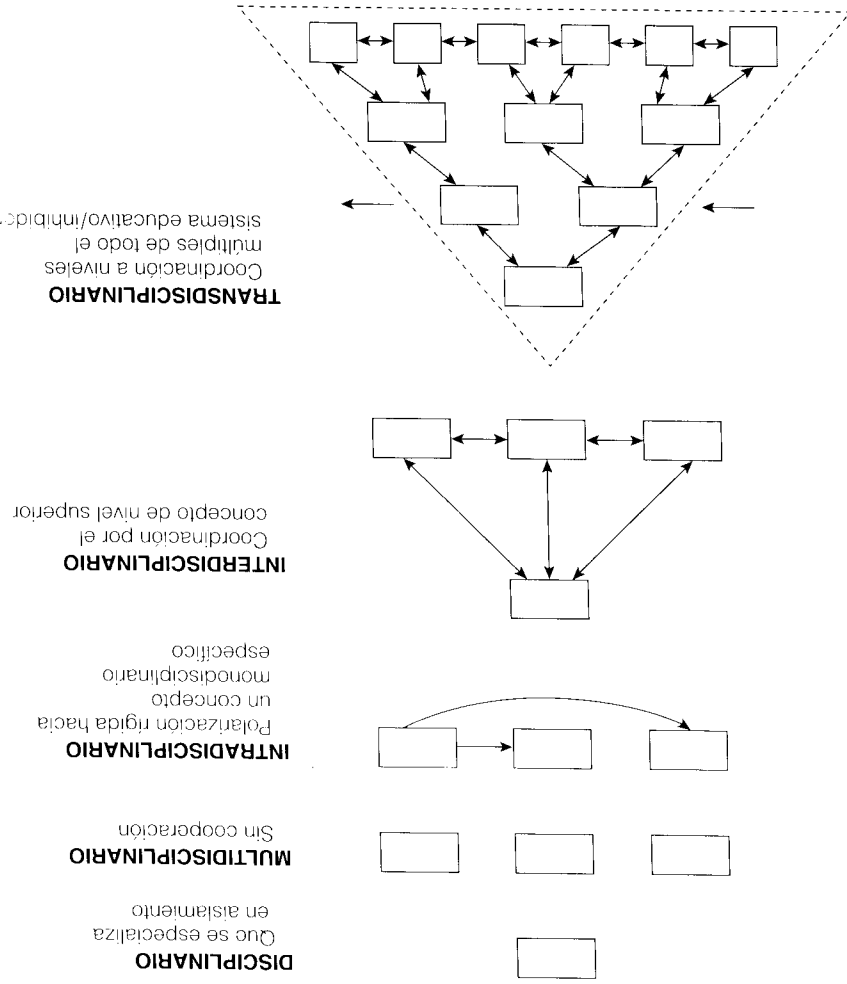
Figura 1-9. Modelo de ecosistema en el cual se emplean símbolos de lenguaje energético y se incluyen las tasas estimadas de flujo de energía para un bosque de pinos de La Flo-rida (cortesía de H. T. Odum).

manera fundamental, este libro tiene la intención de suministrar los principios de simplificaciones, así como las abstracciones que nos es necesario deducir del mundo para poder comprender y tratar con situaciones y problemas, o bien con modelos matemáticos constituidos dentro de aquellos.

7 Del reduccionismo disciplinario al holismo trasdisciplinario

En un artículo titulado "The Emergence of Ecology as a New Integrative Discipline" ("El surgimiento de la ecología como nueva disciplina integral"), E.P. Odum (1977) pudimos observar que la ecología se había transformado en una nueva disciplina holística, pues tenía raíces en las ciencias biológica, física y social, en lugar de constituir simplemente una subdisciplina de la biología. Por esto, una de las metas de la ecología es relacionar las ciencias naturales con las sociales. Es conveniente observar que la mayoría de las disciplinas y las aproximaciones disciplinarias se basan en el aumento de la especialización en el aislamiento

Figura 1-10. Progresión de relaciones entre disciplinas, desde el reduccionismo disciplinario hasta el holismo trasdisciplinario (según Jantsch 1972).



(figura 1-10). La evolución y el pronto desarrollo de la ecología moderna se basó en métodos **multidisciplinarios** (multi, "muchos"), en particular, en las décadas de los sesenta y setenta del siglo XX. Desafortunadamente, los métodos multidis- o multidisciplinarios no lograron instituir un enfoque o cooperación. Para lograr la cooperación y definir metas se necesitan institutos o centros en los campus de varias partes del mundo, por dar un ejemplo, el Instituto de Ecología ubicado en el campus de la Universidad de Georgia. Estos métodos **intradisciplinarios** (cross = intra), figura 1-10) con frecuencia dieron lugar a la polarización hacia un concepto monodisciplinario específico, una unidad administrativa mal organizada o una misión de poca visión. El método intradisciplinario produce con frecuencia sistemas de recompensas polarizados para el personal académico. Las instituciones de nivel superior tradicionalmente fundadas sobre estructuras disciplinarias tienen dificultad para administrar programas y tomar en cuenta problemas ambientales, así como para aprovechar oportunidades a una mayor escala temporal y espacial.

Para tomar en cuenta este dilema, los métodos **interdisciplinarios** (inter, "entre") se aplicaron y dieron lugar a la cooperación como concepto mas alto, problema o pregunta de mayores proporciones. Por ejemplo, el proceso y estudio de una sucesión ecológica natural proporcionó un concepto de nivel mas alto, que dio como resultado el éxito del Savannah River Ecological Laboratory, SRL, (Laboratorio ecológico del río Savannah) durante sus estudios. Los investigadores propusieron que emergieran propiedades nuevas del sistema durante el curso del desarrollo del ecosistema y que principalmente estas darian lugar a las especies y cambios que ocurrirían en forma de desarrollo (E. P. Odum 1969, 1977; ver mas detalles en el capítulo 8). En la actualidad los métodos interdisciplinarios se usan constantemente para resolver problemas a nivel de ecosistema, de paisaje o mundial.

Sin embargo, falta mucho por hacer. Hay cada vez mas necesidad de resolver problemas, promover el conocimiento del entorno y administrar los recursos de manera **transdisciplinaria**. Este metodo de multಿನಿವೇಶ a gran escala incluye sistemas completos, que son a su vez educativos e innovadores (figura 1-10). Este metodo integral para la necesidad de encontrar explicaciones de causa y efecto entre las disciplinas (logrando así una comprensión transdisciplinaria) se ha denominado *conciencia* (E. O. Wilson 1998), *ciencia de la sustentabilidad* (Kates et al. 2001), y *ciencia integrativa* (Barrett 2001). En realidad, el desarrollo continuo de la ciencia de la ecología (el "estudio de la casa" o "el lugar donde vivimos") probablemente evolucione para dar lugar a esa ciencia integral tan necesaria en el futuro. La presente obra tiene la intención de suministrar los conocimientos que servirán de fundamento a aquellos que intenten llenar el vacío educativo y el que existe en los procesos de aprendizaje.



El ecosistema

- 1 Concepto del ecosistema y de la administración del ecosistema
- 2 Estructura trófica del ecosistema
- 3 Gradientes y ecotonos
- 4 Ejemplos de ecosistemas
- 5 Diversidad del ecosistema
- 6 Estudio de los ecosistemas
- 7 Control biológico del ambiente geoquímico: la hipótesis de Gaia
- 8 Producción y descomposición mundial
- 9 Microcosmos, mesocosmos y macrocosmos
- 10 Cibernética del ecosistema
- 11 Tecnoeecosistemas
- 12 Concepto de la huella ecológica
- 13 Clasificación de los ecosistemas

1 Concepto del ecosistema y de la administración del ecosistema

Declaración

Los organismos vivos (bióticos) y su ambiente o entorno sin vida (abiótico) están interrelacionados de manera inseparable e interaccionan unos con otros. Cualquier unidad que incluya a todos los organismos (la *comunidad biótica*) de un área dada que interacciona con su ambiente físico de manera que un flujo de energía conduce a estructuras bióticas definidas con claridad y recitados de materiales entre componentes vivos y sin vida es un **sistema ecológico** o **ecosistema**. Es más que una unidad geográfica (o *corregión*); es una unidad del sistema funcional con entradas y salidas, y límites que pueden ser naturales o arbitrarios.

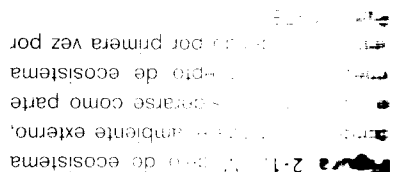
El ecosistema es la primera unidad de la jerarquía ecológica (ver figura 1-3, capítulo 1) que es completa: tiene todos los componentes (biológicos y físicos) necesarios para la supervivencia. En consecuencia, es la unidad fundamental en torno a la cual se organizan la teoría y la práctica de la ecología. Además, a medida que se hacen evidentes los fallos del "modelo" en los métodos tecnológicos y económicos para resolver problemas complejos cada año que pasa, la administración en este ámbito (**administración del ecosistema**) surge como un reto para el futuro. Como los ecosistemas son sistemas abiertos desde el punto de vista funcional, es parte importante de este concepto considerar tanto el ambiente de entrada como el de salida (figura 2-1).

Explicación

La *teoría del ecosistema* fue propuesta por primera vez en 1935 por el ecólogo británico Arthur G. Tansley. (Tansley, 1935). Las alusiones al concepto de unidad de los organismos y su ambiente o entorno (la unidad entre los humanos y la naturaleza) datan desde que surgió la historia escrita; se tiene la curiosidad de estudiar este dato. Pero no fue sino hasta fines de la primera década del siglo XIX que comenzaron a aparecer declaraciones formales, de manera interesante, particularmente a la literatura ecológica estadounidense, europea y rusa. De este modo, Karl Möbius escribió en 1877 (en alemán) acerca de la comunidad de organismos en un arrecife de ostras, denominándola una "biocenosis"; y en 1887 S. A. Forbes, un estadounidense, escribió su ensayo clásico "The Lake as a Microcosm" ("El lago como un microcosmos"). El ruso pionero V. A. Dokuchaev (1846-1903) y su principal discípulo, G. I. Morozov, enfatizaron el concepto de la "biocenosis", término posteriormente expandido por los ecólogos rusos a "geobiocenosis" (Sukachev, 1944).

No solo los biólogos, sino también los científicos físicos y los científicos sociales comenzaron a considerar el concepto de que tanto la naturaleza como la sociedad humana funcionan a manera de sistemas. En 1925, el físico-químico A. J. Lotka escribió en una obra titulada *Elements of Physical Biology* (*Elementos de Biología Física*) que los mundos orgánico e inorgánico funcionan como un solo sistema en grado tal, que es imposible comprender cualquierera de sus partes sin comprender el todo. Es significativo que un biólogo (Tansley) y un científico físico (Lotka) de manera independiente y aproximadamente simultánea, hayan propuesto la idea del sistema ecológico. Como Tansley propuso la palabra *ecosistema* y la comunidad le agradó, el recibió la mayor parte del crédito que quizá debería compararse con Lotka.

En la década de 1930, los científicos sociales desarrollaron el concepto holístico de *ecología humana*, en particular Howard W. Odum, quien empleó indicadores sociales para evaluar la región del sur de Estados Unidos con otras regiones (H. W. Odum, 1936; H. W. Odum y Moore, 1938). Más recientemente, Machlis *et al.* (1997) y Force y Machlis (1997) han expandido el concepto del ecosistema humano, combinando la ecología biológica y las ciencias sociales, como base para el manejo práctico del ecosistema.



No fue sino hasta que Bernaltzy (1950, 1968) y otros desarrollaron la teoría general de sistemas a mediados del siglo xx, que los ecólogos, en particular E. T. Odum (1953), E. C. Evans (1956), Margalef (1958), Watt (1966), Patten (1966), Van Dyne (1969) y H. T. Odum (1971), comenzaron a desarrollar el campo cuantitativo definitivo de *ecología del ecosistema*. El grado en el cual los ecosistemas funcionan en realidad como sistemas generales y el grado en el cual están unificados son aspectos de investigación y debate comunes, como se mencionará más adelante en este capítulo. La utilidad del modelo de ecosistemas o sistemas para resolver problemas ambientales del mundo real recibe en la actualidad atención seria.

Algunos otros términos que se han empleado para expresar el punto de vista holista, pero que no son necesariamente sinónimos del *ecosistema*, incluyen *biosistema* y *biocenosis* (Vegetal, 1967; y también Koestlin, 1909). Igual que en el caso de todos los demás niveles de biología, los ecosistemas son sistemas abiertos que intercambian energía y salen a ellos e ingresan a ellos. Los ecosistemas también se caracterizan por ser dinámicos y estar sujetos a cambios de estado. En la figura 2-1, un modelo gráfico del concepto de sistema abierto, se ilustra el flujo de energía y la salida de la materia. Los ecosistemas, al igual que todos los sistemas biológicos, no son llamados ambiente de entrada o ambiente de salida.

La energía constituye una alimentación para los organismos que viven en el sistema, como el sistema, o una cordillera con animales que se alimentan entre ellos. En un sentido amplio, la energía puede ser entendida como la capacidad de hacer algo. La energía es una propiedad física que se manifiesta en muchos fenómenos naturales, como la biología sin embargo, hay algunos tipos de energía que son imposibles de medir directamente, como la energía potencial y la energía cinética. En muchos ecosistemas, por ejemplo, la energía fluye de agua o los combustibles fósiles (la principal fuente energética en las sociedades modernas). Además, la energía sale del ecosistema en forma de calor y gases de escape transformados o procesados, como materia orgánica (alimentos y desechos) y compuestos gaseosos. El agua, el aire y los nutrientes necesarios para la vida, junto con todo tipo de materia adicional, entran y salen del ecosistema en forma constante. Y, por supuesto, los organismos y sus medios de dispersión (semillas o esporas) y otras etapas reproductoras emigran o salen de él (emigran).

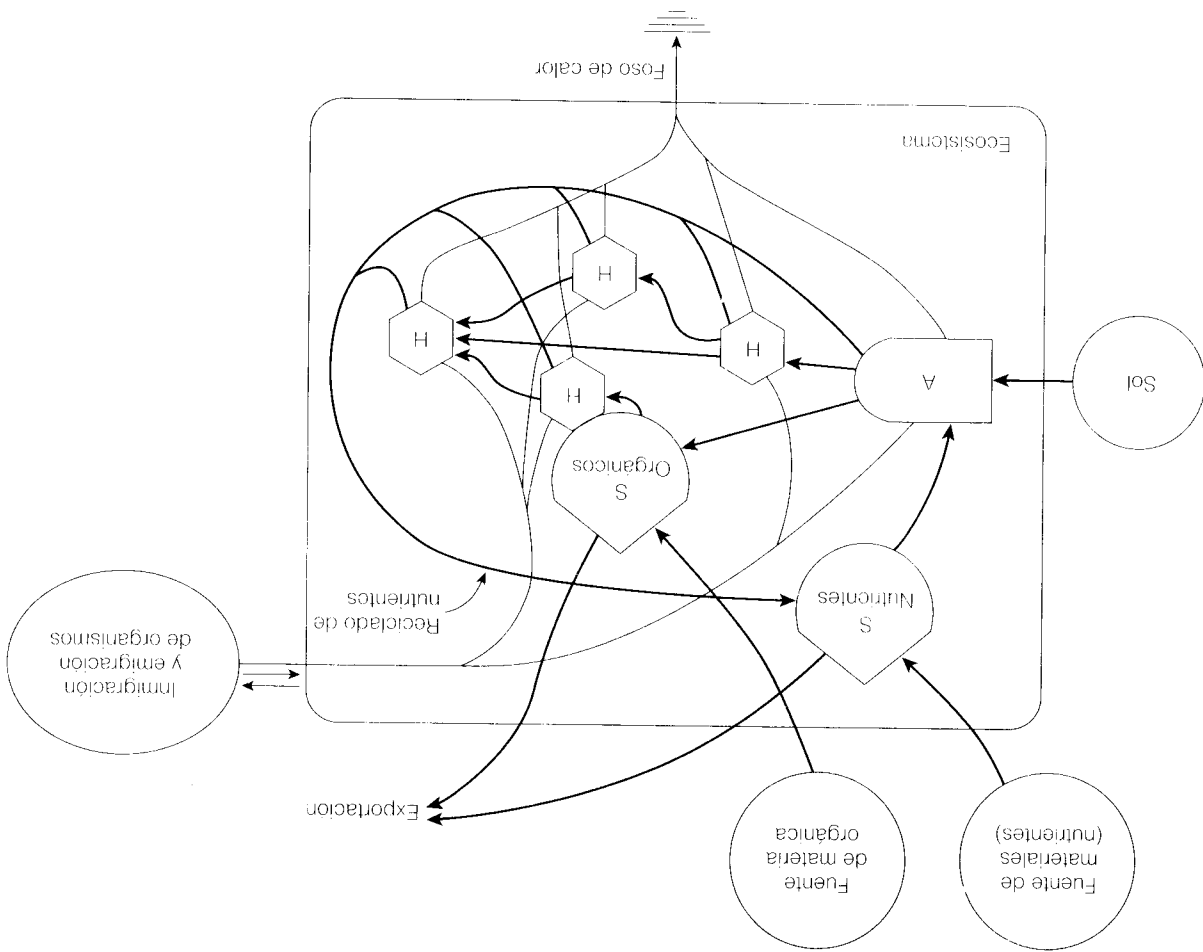


Figura 2-2. Diagrama funcional de un ecosistema, en el que se subraya la dinámica interna incluyendo flujo de energía y ciclos de materiales. S = almacenamiento; A = autótrofos; H = heterótrofos.

En la figura 2-1, se muestra la parte de sistema del ecosistema como una *caja negra*, definida por los modeladores como una unidad y cuyo papel o función puede evaluarse sin especificar su contenido interno. Sin embargo, desearíamos examinar el interior de esta caja negra para ver como está organizada internamente y determinar lo que ocurre con todas esas entradas. En la figura 2-2 se muestra el supuesto contenido de un modelo de ecosistema.

En la figura 2-2 se muestra el supuesto contenido de un modelo de ecosistema. Las interacciones de los componentes fundamentales se describen en la comunidad, 2) el

Las interacciones de los tres componentes fundamentales —es decir, 1) la comunidad, 2) el flujo de energía y 3) el reciclaje de materiales— se caracterizan como un modelo de comparación simplificado, incluyendo las características señaladas discutidas en el capítulo anterior. El flujo energético es unilatera: parte de la energía solar que entra se transforma y su calidad se mejora (es decir, se transforma en materia orgánica, una forma de energía de calidad más alta que la luz solar) por la comunidad, pero la mayoría de la energía que entra se degrada y pasa a través del ecosistema saliendo de él como energía calórica de baja calidad (foso de calor). La energía puede ser almacenada y después "retroalimentada" o exportada, como se muestra en el diagrama, pero no puede ser reutilizada. Las leyes físicas que rigen el comportamiento de la energía se consideran en detalle en el capítulo 3. En contraste con la energía, la materia prima, incluyendo los nutrientes necesarios para la vida (como carbono, nitrógeno

y fósforo) y el agua, se emplean una y otra vez. La eficiencia de reciclado y la magnitud de importaciones y de las exportaciones de los nutrientes varían ampliamente según el tipo de ecosistema.

Cada "caja" del diagrama (figura 2-2) tiene una forma diferente que indica su función general de acuerdo con un "lenguaje energético", como se mencionó en el capítulo 1 (figura 1-8). La comunidad se ilustra como una *red alimenticia* de autótrofos, A, y heterótrofos, H, enlazados entre sí mediante flujos adecuados de energía, ciclos de nutrientes y biomacronutrientes. Si

En el capítulo 3 discutiremos las redes alimenticias.

Los modelos gráficos (figuras 2-1 y 2-2) enfatizan que un ecosistema completo desde el punto de vista conceptual incluye un ambiente de entradas (AE) y un ambiente de salidas (AS), junto con el sistema (S) con sus límites, o *ecosistema* = AE + S + AS. Este plan resuelve el problema de donde dibujar los límites en torno a la entidad que se desea considerar, porque no importa mucho cómo esté delimitada la porción de la "caja" del ecosistema. Con frecuencia, los límites naturales, como la playa de un lago o el borde de un bosque, o bien los límites políticos, como los límites de una provincia o de una ciudad, constituyen límites convenientes, no obstante los límites también pueden ser arbitrarios, siempre y cuando puedan designarse con exactitud en sentido geométrico. El recuadro no es todo lo que incluye el ecosistema, porque si dicho recuadro fuese un recipiente impermeable, su contenido vivo (lago o ciudad) no sobreviviría mucho de manera aislada. Un ecosistema funcional o del mundo real debe incluir una entrada de vida y en la mayoría de los casos un método para exportar la energía y los materiales procesados.

El contenido de los ambientes o entornos de entrada y de salida varía considerablemente y depende de diversas variables; por ejemplo, 1) el tamaño del sistema (a medida que es más grande, depende menos de factores externos), 2) la intensidad metabólica (a medida que la tasa metabólica es más elevada, las entradas y salidas son mayores), 3) equilibrio entre autótrofos y heterótrofos (a medida que el desequilibrio es mayor, es necesario balancear más cosas externas, y 4) la etapa de desarrollo (los sistemas jóvenes difieren de los sistemas maduros, como se explica en detalle en el capítulo 8). De este modo, una cordillera montañosa y boscosa de gran tamaño tiene ambientes de entrada y de salida mucho menores que un pequeño arroyo o una ciudad. Estos contrastes se revelarán en la discusión de ejemplos de ecosistemas (ver la sección 4 del presente capítulo).

Antes de la revolución agrícola e industrial, los humanos eran principalmente cazadores y recolectores que vivían de los animales que lograban cazar o de las plantas que cosechaban de los sistemas naturales. Los humanos primitivos se adaptaban al modelo del ecosistema de la figura 2-2 como la H terminal (depredador y omnívoro superior). La sociedad urbana e industrial moderna ya no sólo afecta y modifica a los sistemas naturales, sino que ha dado lugar a un arreglo totalmente novedoso al que llamamos *tecnosistema dominado por el hombre*, como se verá y modelará en la sección 11 de este capítulo. Para encontrar revisiones históricas del concepto del ecosistema, consulte Hagen (1992) y Golley (1993).

2 Estructura trófica del ecosistema

Declaración

Desde el punto de vista de la **estructura trófica** (de *trophe* = "nutrición"), un ecosistema tiene dos capas: 1) un **estrato autótrofo** ("que se nutre a sí mismo") superior o "cinturón verde" de plantas que contienen clorofila, y en las cuales predomina la fijación de energía luminosa como el curso de sustancias inorgánicas simples y la acumulación de sustancias orgánicas

complejas, y 2) un **estrato heterotrófico** ("nutrido por otros") inferior o "matriz material" de sustratos orgánicos como constituyentes del ecosistema; 1) **sustratos inorgánicos** (CO_2 , H_2O , N_2 , CO , y otros) que participan en ciclos de materia; 2) **compuestos orgánicos** (proteínas, carbohidratos, lípidos, aminoácidos, etc.) que se relacionan con los compuestos inorgánicos y agua; 3) **ambiente atmosférico, acuático y terrestre** que incluye el régimen climático y otros factores físicos (+ productores (organismos autótrofos)) que sirven para la síntesis de biomoléculas orgánicas.

Explicación

[illegible]

El término **decreto orgánico** (procedente de desintegración, en latín *decreta*, "desintegrar") fue prestado de la geología, donde se usa para denominar una designación a los productos de la desintegración de rocas. Como se utiliza en este libro, el término **decreto** se refiere a la integración de los términos *decreto orgánico* y *decreto inorgánico*. El término *decreto* parece ser el más adecuado de diversos términos sugeridos para designar este conjunto de productos, tanto orgánicos como inorgánicos. Los químicos ambientalmente conscientes han designado con abreviatura para dos productos físicamente distintos: PFO corresponde a *productos de materia orgánica*, y MFO corresponde a *materia orgánica disuelta*. El papel de PFO y MFO en las cadenas alimenticias se describe en detalle en el capítulo 3. También podemos agregar la *materia orgánica volátil* (MOV), la cual funciona como "señales", por ejemplo, la materia de las flores que atrae a los polinizadores.

Los componentes abióticos que limitan y controlan a los organismos se disci-
nente en este capítulo. Como principio general, desde el punto de vista opera-
tión que resulta difícil separarlas; por lo tanto, las clasificaciones operacionales o funci-
les no diferencian estrictamente entre lo biótico y lo abiótico.

La mayoría de los elementos vitales (como carbono, nitrógeno y fósforo) y compues-
orgánicos (como carbohidratos, proteínas y lípidos) no solo se encuentran dentro y fuera de
los organismos vivos, sino que también experimentan un estado de flujo o recambio constan-
te entre estados con vida y sin vida. Sin embargo, algunas sustancias parecen ser exclusivas
de uno u otro estado. El compuesto para almacenamiento de alta energía ATP (*trifosfato de*
adenosina), por ejemplo, solo se encuentra en el interior de las células vivas (o por lo menos
su existencia fuera de ellas es muy transitoria), mientras que el **humus**, que son productos ter-
minales resistentes a la descomposición, nunca se encuentra en el interior de las células y,
sin embargo, constituye un componente importante y característico de todo ecosistema. Otros
complejos bióticos clave, como el ADN (*ácido desoxirribonucleico*) y las clorofilas, se encuen-
tran tanto dentro como fuera de los organismos, pero se transforman en no funcionales
cuando están fuera de la célula.

La clasificación ecológica (productores, flagelotos, saprofitos) se basa en función mas
bien que en especie como tal. Algunas especies ocupan posiciones intermedias y otras pueden
cambiar su modo de nutrición, según las circunstancias ambientales. La separación de los
heterótrofos en consumidores de gran tamaño y pequeños es arbitraria, pero esta justificación
en la práctica por los métodos de estudio tan distintos que se requieren. Los *microcon-*
sumidores heterótrofos (bacterias, hongos y otros) son relativamente inmóviles (generalmente
están embebidos en el medio que se está descomponiendo) y son muy pequeños y tienen ta-
sas de metabolismo de intercambio muy elevadas. Su especialización funcional es más evi-
dente desde el punto de vista bioquímico que morfológico; en consecuencia, generalmente no
se puede determinar su papel en el ecosistema por métodos tan directos como la observación
visual o contar su número. Los organismos designados como *microconsumidores* obtienen su
energía por ingestión heterótrofa de partículas de materia orgánica. Estos son principalmente
"animales" en sentido general. Estas formas más altas suelen estar morfológicamente adaptadas
para obtener alimento de manera activa o son herbívoros, y han desarrollado sistemas com-
plejos sensoriales-neurales, digestivos, respiratorios y circulatorios en sus formas mas
altas. Los microconsumidores o saporitos han sido designados de manera típica como orga-
nismos que descomponen. Sin embargo, parece preferible no designar a ningún organismo
en particular como "que descomponen", sino considerar la **descomposición** como un proceso
que incluye todos los procesos bióticos y abióticos.

Recomendamos a los estudiantes de ecología la lectura de "The Land Ethic" ("La ética de
la tierra") de Aldo Leopold (publicado por primera vez en 1933, e incluido en 1949 en su
best-seller, *A Sand County Almanac: And Sketches Here and There*), el cual constituye un ensa-
yo elocuente a menudo citado y reimpreso sobre la ética ambiental, de particular pertinencia
respecto al concepto de ecosistema (Callison y Freyfogel, 1999 y A. C. Leopold, 2004 pro-
porcionan críticas mas recientes de "The Land Ethic"). También recomendamos la lectura de
Man and Nature por el profeta de Vermont, George Perkins Marsh, quien analizó las causas
de la declinación de las antiguas civilizaciones y predijo un destino similar para las moder-
nas, a menos que se adopte una comprensión "ecosistemática" del mundo. B. L. Turner (1990)
editó un libro que trata de este tema, en una revisión de las transformaciones que ha sufrido
la Tierra a causa de la actividad humana en los últimos 300 años. Desde otro punto de vista,
Goldsmith (1996) argumentó la necesidad de un cambio principal de paradigma, de la cien-
cia reduccionista y la economía de consumo a una consideración mundial del ecosistema que

3 Gradientes y ecotonos

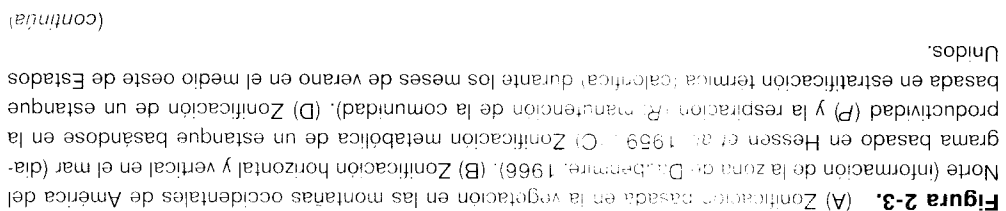
Declaración

La biosfera se caracteriza por una serie de gradientes o *zonificación* de factores físicos. Algunos ejemplos son los gradientes de temperatura del Polo Ártico a los trópicos y de las cimas de las montañas a los valles; los gradientes de humedad que van de lo húmedo y seco a lo largo de los principales sistemas climáticos y los gradientes de productividad que van de las playas hasta el fondo de los cuerpos de agua. Las condiciones ambientales, incluyendo los organismos adaptados a ellas, cambian gradualmente a lo largo de un gradiente, pero a menudo se observan puntos de cambio abrupto conocidos como *ecotonos*. El *ecotono* surge por la yuxtaposición de diferentes *habitats* o *tipos de ecosistemas*. Este concepto supone la existencia de la interacción activa entre dos o más ecosistemas (o partes dentro de los ecosistemas), que da lugar a que el ecotono tenga propiedades que no existen en ninguno de los ecosistemas adyacentes (Nauman y Decamps, 1990).

Explicación y ejemplos

En la figura 2-3 se muestran cuatro ejemplos de zonificación de factores físicos en relación con comunidades bióticas. En los biomas terrestres, la zonificación a menudo puede identificarse y mapearse por la vegetación indígena que se encuentra en mayor o menor equilibrio con el clima regional (figura 2-3A). Los grandes cuerpos de agua (lagos, océanos) donde las plantas verdes son pequeñas y no tienen presencia visualmente conspicua, la zonificación se basa mejor en características físicas o geomorfológicas (figura 2-3B). La zonificación basada en la productividad y en la respiración o en la estratificación térmica en un estuario (figuras 2-3C y D) se discute posteriormente en el presente capítulo.

Un ejemplo de un ecotono como una zona de conexión con propiedades y especies características es una playa marina, en donde la inundación y la acción secular altera de las marcas constituyen una característica singular y los diversos tipos de organismos que allí habitan no se encuentran en la tierra o en mar abierto. Los estuarios, que se encuentran entre la tierra adentro respecto a las playas, son otro ejemplo igual que las zonas de praderas y bosques. Además de procesos externos como las mareas que provocan cambios de productividad en los gradientes, procesos internos como las mareas de sedimentación, cambios de salinidad, condiciones especiales de suelo y agua, productos químicos, productos inhibitorios o activadores (por ejemplo, represas construidas por los castores) suelen mantener al ecotono. El ecotono, diferenciado de las comunidades que limitan con él. Además de contener especies singulares, los ecotonos representan a veces especies (tanto marinas como terrestres) por las especies que constituyen las comunidades de las regiones salvajes habitan de esto como el **efecto del borde** y a menudo recomendar plantar determinadas plantas entre el campo y el bosque, por ejemplo, para aumentar el número de estos animales. Las especies que habitan en estas franjas en la frontera o en el límite suelen llamarse con frecuencia **especies del borde**. Sin embargo, un borde abrupto, como el que existe entre un bosque delimitado o un bosque no talado, quizá sea un habitat poco rico y



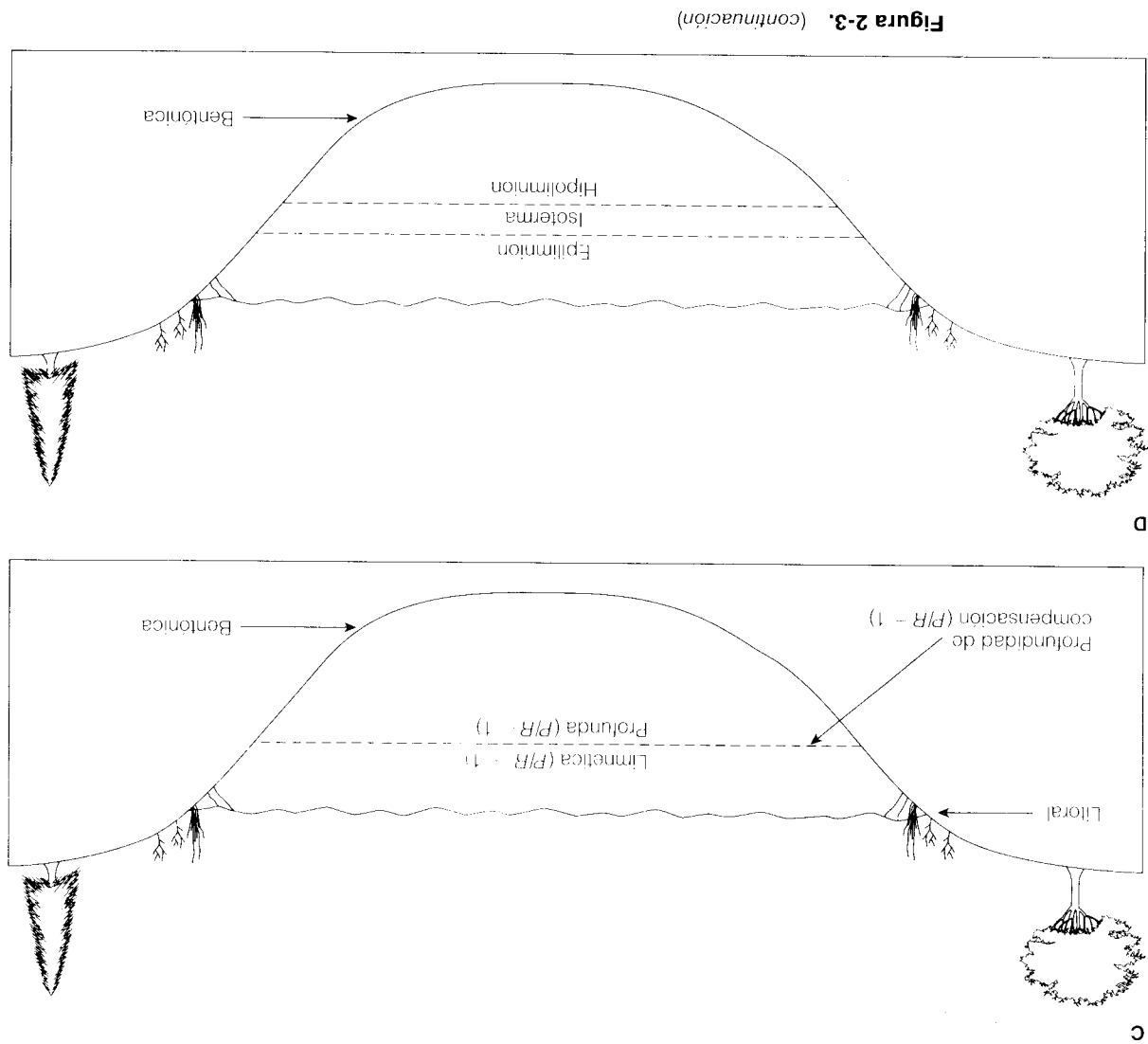


Figura 2-3. (continuación)

gran cantidad del borde en un paisaje fragmentado de tipo doméstico generalmente reduce la diversidad. Como veremos mas adelante, los humanos tienden a fragmentar el paisaje en bloques y tiras bien delimitados, destruyendo con bastante frecuencia los gradientes y ecotonos naturales. Janzen (1987) hablo de esta tendencia denominandola "alfilamiento del paisaje".

4 Ejemplos de ecosistemas

Una manera de iniciar el estudio de la ecología es estudiando un pequeño estanque y un campo viejo o antiguo, en los cuales es posible examinar las características fundamentales de los ecosistemas y contrastar la naturaleza de los ecosistemas acuáticos y terrestres. Un pequeño estanque o un campo viejo son ideales para organizar el estudio de campo a nivel de ecosistema como ejercicio de laboratorio o de campo de un curso universitario. En esta sección

consideraremos cuatro ejemplos, un estancque, un campo de arroz, un cultivo de arroz y un cultivo de arroz en un estancque.

Un estanque y un campo viejo

La inseparabilidad de los organismos vivos y el ambiente sin vida se hace evidente al observar que las plantas, animales y microorganismos no solo modifican la naturaleza que los rodea (o padecen), sino que también modifican la naturaleza que los rodea. De este modo, un frasco de agua, el suelo y el aire que componen el ambiente físico. En este ambiente físico, el agua, el suelo y el aire que componen el ambiente físico, un frasco de agua, el suelo y el aire que componen el ambiente físico.

Sustancias abióticas

Las actividades biológicas en el suelo dependen de organismos y orgánicos, como agua, oxígeno, nutrientes, sales fosforadas, aminoácidos, ácidos del humus y otros. Una pequeña porción de los nutrientes vitales se encuentra disuelta y está disponible de manera inmediata para los organismos; sin embargo, una porción mucho mayor se mantiene como reserva "almacenada" que se muestra en el diagrama funcional de la figura 2-2) como partes de materia y también en los propios organismos. Por ejemplo, en el bosque de New Hampshire, cerca de 90% del nitrógeno está almacenado en la materia orgánica del suelo (70% en la biomasa (madera, raíces, hojas), y solo cerca de 0.5% en forma soluble, rápidamente disponible en el agua del suelo (Bormann *et al.*, 1977).

Organizational

En un estanque o en aguas poco profundas pueden ser de dos tipos principales: (1) plantas flotantes con raíces o de gran tamaño (**macrofitas**) que generalmente crecen en agua poco profunda, y (2) plantas flotantes diminutas, generalmente algas o bacterias verdes o protozoarios llamados **fitoplancton** (de *phyto* = plantas, *plankton* = "flotar"), distribuidos en todo el estanque a profundidades hasta 5 m bajo la luz. Cuando hay fitoplancton en abundancia, el agua adquiere color verdoso debido a que muchos de estos productores no son visibles y el observador casual no sospecha su presencia. Sin embargo, en estanques grandes y lagos más profundos

La producción de alimentos básicos para el consumo humano en el campo viejo o padatera y en las plantaciones terrestres en general, ocurre en un promedio de 100 días, a partir de la siembra hasta la cosecha. En el campo viejo o padatera y en las plantaciones terrestres en general, ocurre en un promedio de 100 días, a partir de la siembra hasta la cosecha.

1. *Conduct a literature review* to identify existing research on the topic.

[illegible]

(C) 1997 by Cambridge University Press

Las bacterias, flagelados y hongos no verdes están distribuidos por todo el ecosistema, pero abundan en particular en la conexión o transición de agua del estanque y en la tierra húmeda y un suelo de la pared o ecosistema del campo viejo. Aunque algunos hongos nos ayudan en que el organismo sea provechoso enfermedad, la mayoría sobre todo después de que el organismo sufre cambios importantes de microorganismos también forman asociaciones beneficiosas con plantas y otras estructuras vegetales (ver capítulo 7). Cuando las condiciones de temperatura y de humedad son propicias, las primeras etapas de descomposición ocurren con rapidez. Los organismos no verdes no retienen su integridad por mucho tiempo, sino que pronto son desmenuados por la acción combinada de microorganismos que se alimentan de detritos y procesos físicos. Algunos de sus nutrientes se liberan para ser reutilizados. La abrasión resistente del detrito, como la celulosa, la lignina (de la madera) y el humus, perdura e imparte estructura esponjosa al suelo y a los sedimentos, contribuyendo a un hábitat de calidad para las raíces de las plantas y muchos otros organismos. Algunos de estos últimos transforman el nitrógeno atmosférico en productos útiles para las plantas (fijación de nitrógeno; ver capítulo 4), o realizan otros procesos para su propio beneficio, pero también para el beneficio de todo el ecosistema.

Medición del metabolismo de la comunidad

La estratificación parcial en una zona de producción superior y una zona inferior se describe como un cambio en la composición/regeneración de nutrientes puede ilustrarse midiendo los cambios en el

oxígeno en la columna de agua de un estanque. Puede aplicarse una técnica de "los frascos claros y oscuros" para medir el metabolismo de toda la comunidad acuática. Se colocan varias de agua procedentes de dismuta profundidad en pares de frascos, uno de ellos (el frasco oscuro) se tapa con cinta negra o papel aluminio para excluir toda la luz. Antes de hacer descender con la cuerda el par de botellas hasta el punto deseado en la columna de agua, se determina la concentración original de oxígeno en el agua a la profundidad elegida. Ya sea por un método químico o de manera manual, se envía una sonda electrónica de oxígeno. Veinticuatro horas después se retiran las botellas y se determina la concentración de oxígeno en cada uno y se calcula el cambio de concentración original. La distribución de oxígeno en el frasco oscuro representa la respiración de los productores y consumidores (la comunidad total) en el agua. El frasco claro representa el cambio de oxígeno en el frasco claro refleja el resultado neto del oxígeno producido por la fotosíntesis. Al sumar la respiración en el frasco oscuro y la producción neta en el frasco claro, P , se obtiene un cálculo de la fotosíntesis. La producción primaria bruta en ese período, siempre y cuando ambos frascos estén a la misma concentración de oxígeno inicialmente.

Con el experimento del frasco oscuro y el claro en el estanque, se puede profundizar un día soleado y cálido, podría haber un exceso de oxígeno en la columna de agua en los 2 o 3 metros superiores del estanque, pero en la zona profunda la concentración de oxígeno en el frasco claro sería superior del estanque, ya que la producción es mayor que la respiración ($P/R > 1$). Se denomina **zona limnetica** a la zona de agua de 3 metros, la intensidad de la luz en un estanque fértil suele ser demasiado baja para que se efectúe la fotosíntesis, de modo que solo ocurre respiración en el agua del fondo. La zona del fondo del estanque donde la respiración es mayor que la producción ($P/R < 1$) se denomina **zona profunda**. El punto del gradiente luminoso en el cual las plantas logran equilibrar la producción de alimentos con el uso (cambio igual a cero en el frasco claro) se denomina **profundidad de compensación** y marca un límite funcional conveniente entre el estado autótrofo y el estado heterótrofo, donde $P/R = 1$ (figura 2-3C).

Una producción cotidiana de 3 a 10 g (C)/m² (3-10 ppm) de exceso de producción de oxígeno respecto a respiración, indicaría que el ecosistema se encuentra en condición saludable porque se está produciendo un exceso de alimento que queda disponible para los organismos del fondo y para todos los organismos cuando las condiciones de luz y temperatura no son tan favorables. Si el estancamiento hipotético se continuara con materia orgánica, el consumo de O_2 (respiración) excedería considerablemente la producción de O_2 , dando como resultado agotamiento de oxígeno. En caso de que el desequilibrio continúe, tarde o temprano prevalecerán las condiciones **anaerobias** (ausencia de oxígeno). Lo cual eliminará a los peces y a la mayoría de los animales. Para la mayoría de organismos que nadan libremente (*nekton*), como los peces, las concentraciones de oxígeno inferiores a 4 ppm provocan efectos nocivos en la salud. Al determinar la "salud" de un cuerpo de agua no solo es necesario medir la concentración de oxígeno entre la producción y el uso en el ciclo diario y anual. Por tanto, el seguimiento de las concentraciones de oxígeno permite convenientemente "tomar el pulso" de un ecosistema acuático. Medir la *demanda biológica de oxígeno* (BOD) de muestras de agua incubadas en el laboratorio a 20°C, para un método rápido para probar si hay contaminación, pero no permite medir la tasa de metabolismo de la comunidad.

El metabolismo comunitario de frascos que fluyen en forma de arroyo puede calcularse por los cambios diurnos corrientes arriba y corriente abajo de oxígeno de manera muy similar al método de los frascos claros y oscuros. El cambio nocturno equivaldría al que se produce en el frasco "oscuro", mientras que el cambio durante 24 horas correspondería al frasco "claro". La

Aunque los ecosistemas acuáticos y terrestres tienen la misma estructura básica en las opciones similares, la composición química y el tamaño de sus componentes tróficos difieren.

los frascos en el pro-deque-los m-los pro-plancion primarios secundarios y otros organismos que viven en el agua y en el suelo. Los frascos oscuros y claros se utilizan para medir la producción y la respiración de la comunidad acuática. El frasco oscuro se tapa con cinta negra o papel aluminio para excluir toda la luz. Antes de hacer descender con la cuerda el par de botellas hasta el punto deseado en la columna de agua, se determina la concentración original de oxígeno en el agua a la profundidad elegida. Ya sea por un método químico o de manera manual, se envía una sonda electrónica de oxígeno. Veinticuatro horas después se retiran las botellas y se determina la concentración de oxígeno en cada uno y se calcula el cambio de concentración original. La distribución de oxígeno en el frasco oscuro representa la respiración de los productores y consumidores (la comunidad total) en el agua. El frasco claro representa el cambio de oxígeno en el frasco claro refleja el resultado neto del oxígeno producido por la fotosíntesis. Al sumar la respiración en el frasco oscuro y la producción neta en el frasco claro, P , se obtiene un cálculo de la fotosíntesis. La producción primaria bruta en ese período, siempre y cuando ambos frascos estén a la misma concentración de oxígeno inicialmente.

Tabla 2-1

Comparación de la densidad (números/m²) y de la biomasa (gramos de peso seco/m²) de los organismos en los ecosistemas acuáticos y terrestres de productividad moderada comparable.

Estanque				Prado o campo viejo			
Componente ecológico	Ensamblaje	No./m ²	g de peso seco/m ²	Ensamblaje	No./m ²	g de peso seco/m ²	
Productores	Algas del fitoplancton	10 ⁸ -10 ¹⁰	5.0	Angiospermas	10 ³ -10 ⁴	500.0	
Consumidores en la capa autotrófica	Crustáceos y rotíferos del zooplancton	10 ⁵ -10 ⁷	0.5	Insectos y arañas	10 ³ -10 ⁴	1.0	
Consumidores en la capa heterotrófica	Insectos bentónicos, moluscos y crustáceos*	10 ⁵ -10 ⁶	4.0	Artropodos del suelo, anélidos y nematodos	10 ³ -10 ⁴	4.0	
Consumidores de gran tamaño	Peces	0.1-0.5	15.0	Aves y mamíferos	0.01-0.03	0.3 ³ -15.0 ³	
Microorganismos consumidores (saprofitos)	Bacterias y hongos	10 ¹³ -10 ¹⁴	1-10**	Bacterias y hongos	10 ¹⁴ -10 ¹⁵	10-100.0**	

*Incluyendo animales hasta del tamaño de los ostrácosos.

¹Incluyendo animales hasta el tamaño de pequeños nemátodos y garrapatas del suelo.

*Incluyendo únicamente aves pequeñas (paserinos) y pequeños mamíferos (roedores, musarañas).

⁴Incluyendo dos o tres mamíferos herbívoros de gran tamaño por hectárea.

^{**}Biomasa basada en la aproximación de 10^{11} bacterias 1 gramo de peso seco.

[illegible][illegible]

El **recambio** puede definirse de manera general como la proporción de crecimiento de un cultivo en un determinado tiempo. El recambio puede expresarse convenientemente en función de tasa o un "tiempo de recambio", el cual es el recíproco de la tasa. El flujo de energía productiva como el rendimiento y la productividad se expresan de manera semejante y el peso seco/m² en la tabla 2-1) como el contenido. Se sabe que el recambio y el grado de crecimiento de un cultivo son directamente proporcionales al recambio para el recambio de una tasa fotosintética bruta comparable de 2.7 g/m² y día.

siempre sería 5/5, o 1, y el tiempo de recambio sería un día. En contraste, la tasa de recambio para la pradera sería 5/500, o 0.01, y el tiempo de recambio sería 100 días. De este modo, las diminutas plantas del estanco pueden reemplazarse a sí mismas en un día en que el metabolismo del estanco se encuentra en su máximo, mientras que las plantas terrestres tienen vida mucho más prolongada y un recambio mucho más lento (quizá de 100 años para un bosque de gran tamaño). En el capítulo 4 el concepto de recambio será de particular utilidad para calcular el intercambio de nutrientes entre los organismos y el ambiente.

Tanto en los ecosistemas terrestres como en los acuáticos, gran parte de la energía solar se disipa por la evaporación del agua, y sólo una pequeña parte, generalmente inferior a 1 por ciento, se fija por la fotosíntesis anualmente. Sin embargo, el papel de esta evaporación en el desplazamiento de los nutrientes y en mantener la temperatura difiere en los ecosistemas terrestres y acuáticos. Por cada gramo de CO_2 que se fija en el ecosistema de la pradera o del bosque, es necesario desplazar hasta 100 gramos de agua del suelo a través de los tejidos de la planta y por transpiración (evaporación de la superficie de la planta). No hay un uso masivo de agua de este tipo asociado con la producción de fitoplancton u otras plantas sumergidas.

El concepto de la cuenca

Aunque los componentes biológicos del estanco y del prado parezcan ser autónomos, en realidad son sistemas abiertos que forman parte de sistemas más amplios denominados cuencas. Su funcionamiento y estabilidad relativa con el transcurso de los años se determina en gran parte por la tasa de flujo de entrada o de salida de agua, materia prima y organismos de otras partes de la cuenca. El flujo de entrada de materia prima ocurre cuando los cuerpos de agua son pequeños, cuando el flujo de salida se restringe o cuando se le agrega agua negra o aguas de desecho industrial. En ese caso, el estanco se llena y se transforma en pantano, el cual puede mantenerse por sequías periódicas o incendios que retiran parte de la materia orgánica acumulada. De lo contrario, el cuerpo de agua se transforma en un ambiente terrestre. La frase **culturización cultural** ("culturización cultural") se emplea para denotar la contaminación orgánica resultante de actividades humanas. La erosión del suelo y la pérdida de nutrientes de un bosque perturbado o un campo de cultivo mal manejado no sólo emborronan estos ecosistemas, sino que ese tipo de flujo de salida probablemente ejerza un impacto cuantitativo o de otro tipo (verénte abajo). Por tanto, *toda la cuenca de drenaje - no sólo el cuerpo de agua o la zona de captación - debe ser considerada como la unidad mínima del ecosistema* para lo que respecta a componentes biológicos y manejo de recursos. La unidad de análisis para la administración práctica debe ser una cuenca de drenaje, pero cada cuenca puede subdividirse en subcuencas. Por ejemplo, la zona de drenaje de un río puede subdividirse en subcuencas de drenaje de 2,471 acres ($= 2.471 \text{ acres}$) de agua por debajo de las cascadas. Naturalmente, la proporción entre la superficie de agua y la superficie terrestre depende de la topografía. En de la cantidad de lluvia, la estructura de la cuenca y la topografía. En otras palabras, los campos, los bosques, las zonas de drenaje y las unidades relacionadas por un arroyo o sistema de ríos o en una red de drenaje. Para un estudio como para su administración interaccionan como una unidad integrada. Para su estudio como para su administración, esta unidad integral o cuenca debe ser denominada simplemente **cuenca**. También se define como el área de ambiente que está drenada por determinado arroyo o río, medir la entrada y salida de productos químicos y retención de estos productos químicos (se discutirá más ampliamente el tema de retención y retención de estos productos químicos en el capítulo 4). En la figura 2-4 se muestra una ilustración de una cuenca manipulada y seguida para el estudio experimental.

El concepto de la cuenca ayuda a poner muchos de nuestros problemas y conflictos en perspectiva. Por ejemplo, la causa y la solución de la contaminación del agua no pueden en-

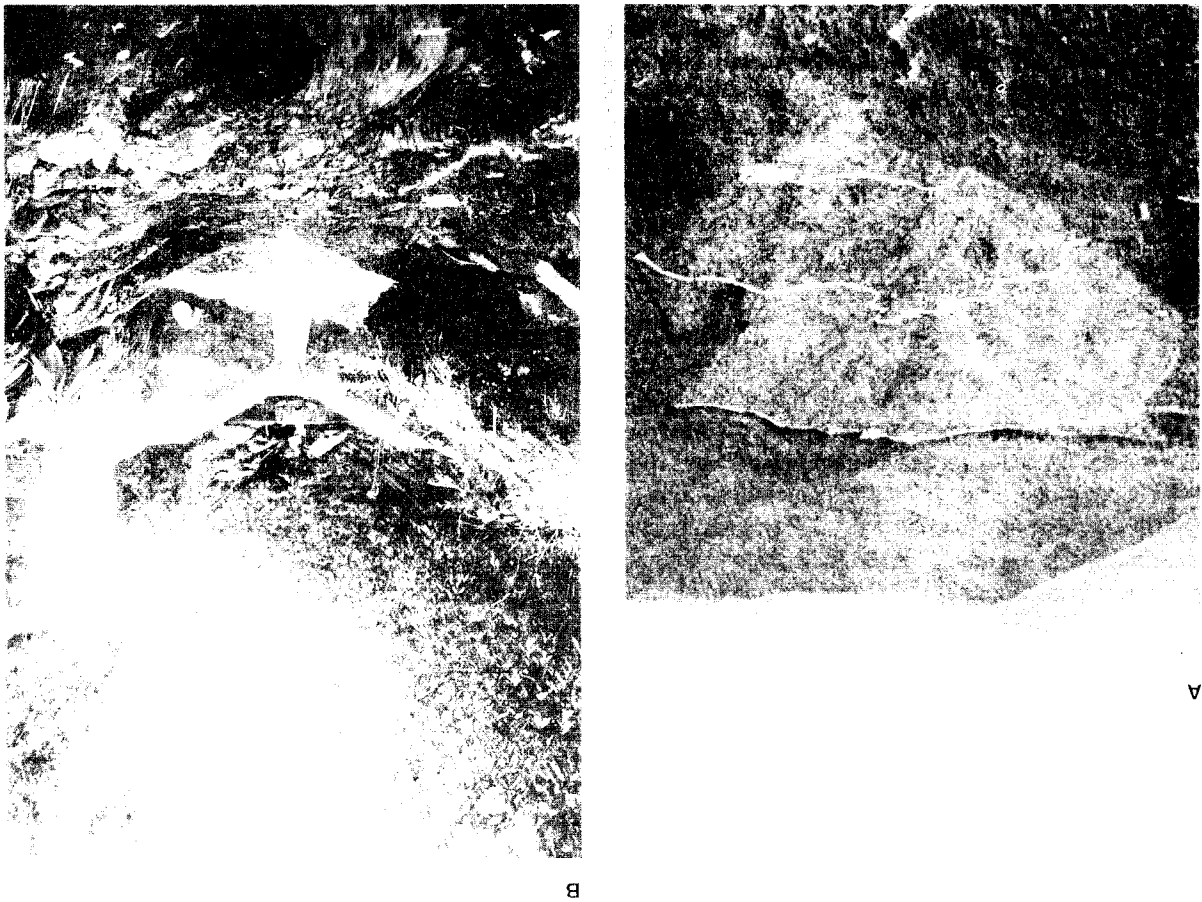


Figura 2-4. (A) Cuenca claramente delimitada de tipo experimental en el Laboratorio Hidrológico de Coweeta en las montañas Carolina del Norte (sitio donde se realizaron programas de investigación experimental a largo plazo (por sus siglas en inglés: LTER), patrocinados por la National Science Foundation. Todos los árboles fueron talados de la cuenca en 1977 (centro de la fotografía) y se han seguido los procesos de recuperación en los últimos 27 años. (B) Fotografía que muestra el vertedero en forma de V y el equipo de registro empleado para medir la cantidad de agua que fluye en la salida de cada cuenca.

1. *Introduction*
 2. *Methodology*
 3. *Results and Discussion*
 4. *Conclusion*
 5. *References*
 6. *Appendix*
 7. *Notes*
 8. *Abstract*
 9. *Keywords*
 10. *Biography*
 11. *Correspondence*
 12. *Conflict of Interest*
 13. *Acknowledgments*
 14. *References*
 15. *Appendix*
 16. *Notes*
 17. *Abstract*
 18. *Keywords*
 19. *Biography*
 20. *Correspondence*
 21. *Conflict of Interest*
 22. *Acknowledgments*
 23. *References*
 24. *Appendix*
 25. *Notes*
 26. *Abstract*
 27. *Keywords*
 28. *Biography*
 29. *Correspondence*
 30. *Conflict of Interest*
 31. *Acknowledgments*
 32. *References*
 33. *Appendix*
 34. *Notes*
 35. *Abstract*
 36. *Keywords*
 37. *Biography*
 38. *Correspondence*
 39. *Conflict of Interest*
 40. *Acknowledgments*
 41. *References*
 42. *Appendix*
 43. *Notes*
 44. *Abstract*
 45. *Keywords*
 46. *Biography*
 47. *Correspondence*
 48. *Conflict of Interest*
 49. *Acknowledgments*
 50. *References*
 51. *Appendix*
 52. *Notes*
 53. *Abstract*
 54. *Keywords*
 55. *Biography*
 56. *Correspondence*
 57. *Conflict of Interest*
 58. *Acknowledgments*
 59. *References*
 60. *Appendix*
 61. *Notes*
 62. *Abstract*
 63. *Keywords*
 64. *Biography*
 65. *Correspondence*
 66. *Conflict of Interest*
 67. *Acknowledgments*
 68. *References*
 69. *Appendix*
 70. *Notes*
 71. *Abstract*
 72. *Keywords*
 73. *Biography*
 74. *Correspondence*
 75. *Conflict of Interest*
 76. *Acknowledgments*
 77. *References*
 78. *Appendix*
 79. *Notes*
 80. *Abstract*
 81. *Keywords*
 82. *Biography*
 83. *Correspondence*
 84. *Conflict of Interest*
 85. *Acknowledgments*
 86. *References*
 87. *Appendix*
 88. *Notes*
 89. *Abstract*
 90. *Keywords*
 91. *Biography*
 92. *Correspondence*
 93. *Conflict of Interest*
 94. *Acknowledgments*
 95. *References*
 96. *Appendix*
 97. *Notes*
 98. *Abstract*
 99. *Keywords*
 100. *Biography*
 101. *Correspondence*
 102. *Conflict of Interest*
 103. *Acknowledgments*
 104. *References*
 105. *Appendix*
 106. *Notes*
 107. *Abstract*
 108. *Keywords*
 109. *Biography*
 110. *Correspondence*
 111. *Conflict of Interest*
 112. *Acknowledgments*
 113. *References*
 114. *Appendix*
 115. *Notes*
 116. *Abstract*
 117. *Keywords*
 118. *Biography*
 119. *Correspondence*
 120. *Conflict of Interest*
 121. *Acknowledgments*
 122. *References*
 123. *Appendix*
 124. *Notes*
 125. *Abstract*
 126. *Keywords*
 127. *Biography*
 128. *Correspondence*
 129. *Conflict of Interest*
 130. *Acknowledgments*
 131. *References*
 132. *Appendix*
 133. *Notes*
 134. *Abstract*
 135. *Keywords*
 136. *Biography*
 137. *Correspondence*
 138. *Conflict of Interest*
 139. *Acknowledgments*
 140. *References*
 141. *Appendix*
 142. *Notes*
 143. *Abstract*
 144. *Keywords*
 145. *Biography*
 146. *Correspondence*
 147. *Conflict of Interest*
 148. *Acknowledgments*
 149. *References*
 150. *Appendix*
 151. *Notes*
 152. *Abstract*
 153. *Keywords*
 154. *Biography*
 155. *Correspondence*
 156. *Conflict of Interest*
 157. *Acknowledgments*
 158. *References*
 159. *Appendix*
 160. *Notes*
 161. *Abstract*
 162. *Keywords*
 163. *Biography*
 164. *Correspondence*
 165. *Conflict of Interest*
 166. *Acknowledgments*
 167. *References*
 168. *Appendix*
 169. *Notes*
 170. *Abstract*
 171. *Keywords*
 172. *Biography*
 173. *Correspondence*
 174. *Conflict of Interest*
 175. *Acknowledgments*
 176. *References*
 177. *Appendix*
 178. *Notes*
 179. *Abstract*
 180. *Keywords*
 181. *Biography*
 182. *Correspondence*
 183. *Conflict of Interest*
 184. *Acknowledgments*
 185. *References*
 186. *Appendix*
 187. *Notes*
 188. *Abstract*
 189. *Keywords*
 190. *Biography*
 191. *Correspondence*
 192. *Conflict of Interest*
 193. *Acknowledgments*
 194. *References*
 195. *Appendix*
 196. *Notes*
 197. *Abstract*
 198. *Keywords*
 199. *Biography*
 200. *Correspondence*
 201. *Conflict of Interest*
 202. *Acknowledgments*
 203. *References*
 204. *Appendix*
 205. *Notes*
 206. *Abstract*
 207. *Keywords*
 208. *Biography*
 209. *Correspondence*
 210. *Conflict of Interest*
 211. *Acknowledgments*
 212. *References*
 213. *Appendix*
 214. *Notes*
 215. *Abstract*
 216. *Keywords*
 217. *Biography*
 218. *Correspondence*
 219. *Conflict of Interest*
 220. *Acknowledgments*
 221. *References*
 222. *Appendix*
 223. *Notes*
 224. *Abstract*
 225. *Keywords*
 226. *Biography*
 227. *Correspondence*
 228. *Conflict of Interest*
 229. *Acknowledgments*
 230. *References*
 231. *Appendix*
 232. *Notes*
 233. *Abstract*
 234. *Keywords*
 235. *Biography*
 236. *Correspondence*
 237. *Conflict of Interest*
 238. *Acknowledgments*
 239. *References*
 240. *Appendix*
 241. *Notes*
 242. *Abstract*
 243. *Keywords*
 244. *Biography*
 245. *Correspondence*
 246. *Conflict of Interest*
 247. *Acknowledgments*
 248. *References*
 249. *Appendix*<

Agroecosistemas

La **energía** es la capacidad de realizar un trabajo. En el mundo natural, la energía se manifiesta en muchas formas: la energía solar, la energía eólica, la energía hidráulica, la energía geotérmica, etc. En el mundo humano, la energía se manifiesta en formas como la energía eléctrica, la energía mecánica, la energía química, etc. La energía es una propiedad fundamental de la materia y está presente en todos los sistemas físicos.

cambios climáticos y las plagas. Aproximadamente 10% del área terrestre libre de hielo mundialmente son tierras agrícolas obtenidas principalmente de praderas y bosques naturales, pero también de desiertos y pantanos. Otro 20% del área de la tierra es para pastura, y esta diseñada para producción animal más bien que vegetal. Por tanto, cerca de 30% de la superficie terrestre está dedicada a la agricultura en un sentido más amplio. Recientes análisis más completos de la situación alimenticia mundial subrayan que la mejor tierra (es decir, la tierra que se cultiva más fácilmente con la tecnología actual) se encuentra actualmente en producción. Las prácticas agrícolas recientes han cambiado respecto a las prácticas agrícolas convencionales haciendo énfasis en el rendimiento de las cosechas y basándose en aumento de subsidios, mediante agricultura alternativa (o sustentable), con énfasis en la agricultura sustentable de baja alimentación, que producen menor erosión del suelo y presencia mayor diversidad (ver National Research Council [NRC] 1989).

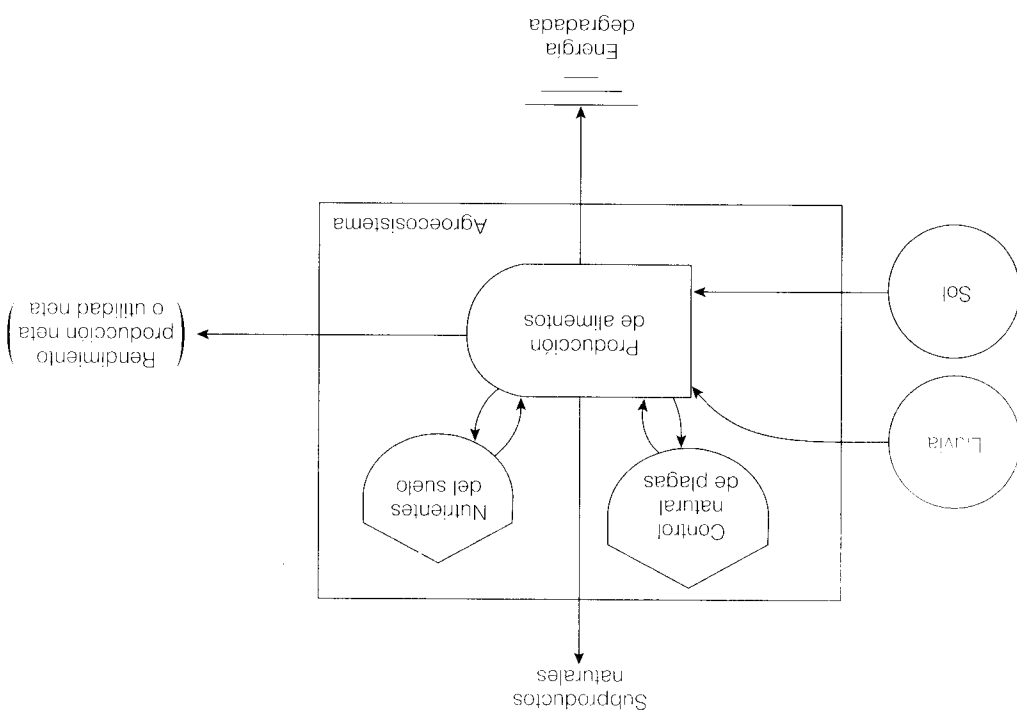
Con el riesgo de simplificar de manera excesiva los agroecosistemas pueden dividirse en tres tipos generales (ver los modelos en la figura 2.5).

1. **Agricultura preindustrial:** Autosuficiente y con mano de obra intensiva (el subsidio energético proviene de mano de obra humana y animal) suministra alimentos al granjero y a la familia y para vender o intercambiar en los mercados de la localidad, pero no rinde un gran exceso para exportación (figura 2-5A).
2. La agricultura intensiva mecanizada y subsidiada con combustible llamada **agricultura convencional** o **industrial** (la maquinaria y los productos químicos suministran el subsidio de energía) produce alimentos en exceso a las necesidades locales y para exportación y comercio, convirtiendo así los elementos en un artículo comercial y una fuerza importante de mercado en la economía, más bien que suministrar bienes y servicios para el sustenimiento de la vida (figura 2-5B).
3. Agricultura sustentable de menor alimentación (LISA), llamada con frecuencia **agricultura alternativa** (NRC, 1989), hace énfasis en sostener los rendimientos y utilidades de las cosechas reduciendo la alimentación de combustible fósil, pesticida y los subsidios de fertilizante (figura 2-5C).

El 90% de las tierras cultivables del mundo se encuentra dentro de la categoría presentada en una gran proporción de las mismas en países menos desarrollados de Asia.



A



B

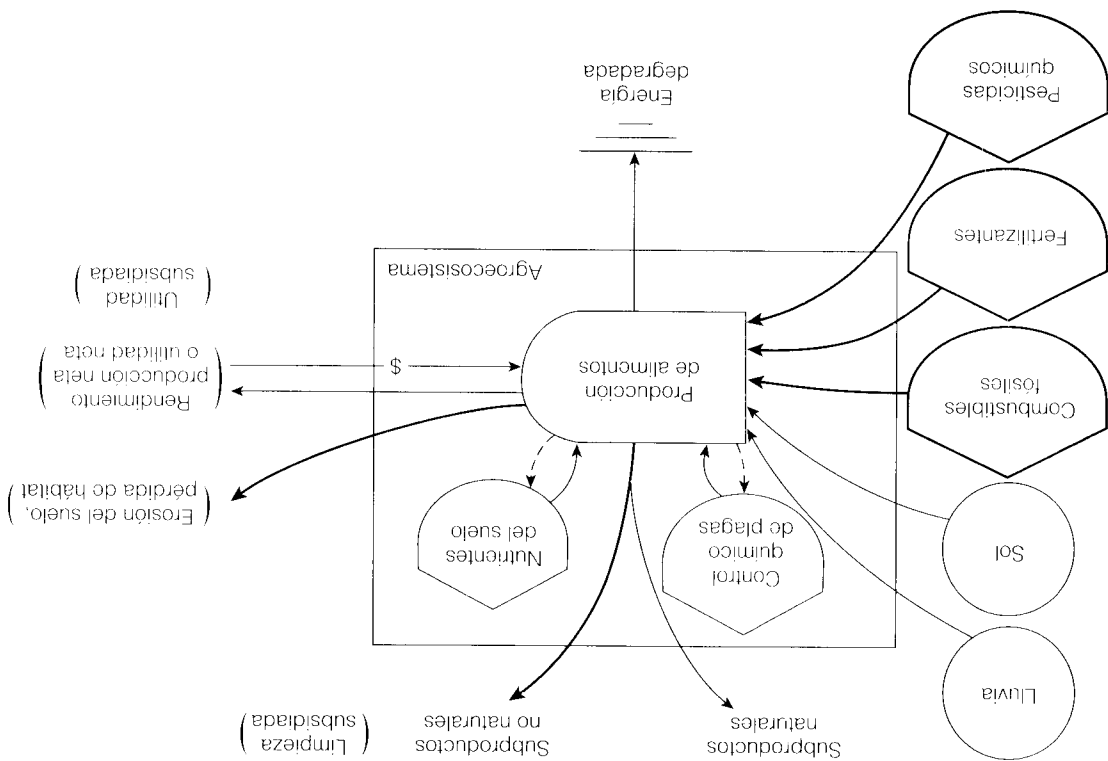
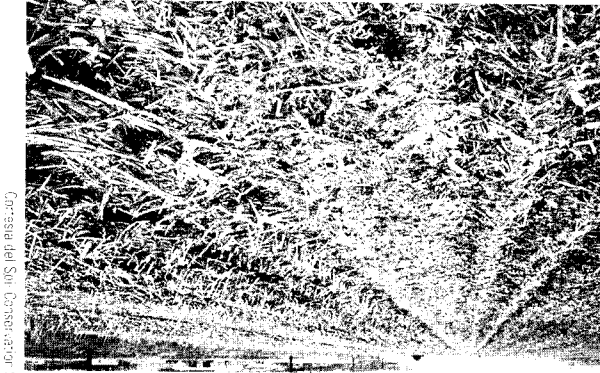


Figura 2-5A-B. (A) Diagrama que ilustra un agroecosistema preindustrial que funciona con energía solar sin subsidios y de tipo natural (según Barrett *et al.*, 1990). (B) Diagrama que ilustra un agroecosistema preindustrial que funciona con energía solar subsidiado por humanos (según Barrett *et al.*, 1990).

Figura 2-5C-E. (C) Ejemplo de agroecosistema sustentable de baja alimentación. (D) Ejemplo de cultivo convencional (arado) en Iowa. Este campo también puede cultivarse con una aradora de disco varias veces antes de plantarlo, dando como resultado una pérdida extensa del suelo por erosión a causa del viento y de la lluvia. (E) Ejemplo de cultivo conservacionista en Iowa. Las soyas se plantaron en los residuos abonados de la cosecha de maíz del año pasado sin necesidad de arar.

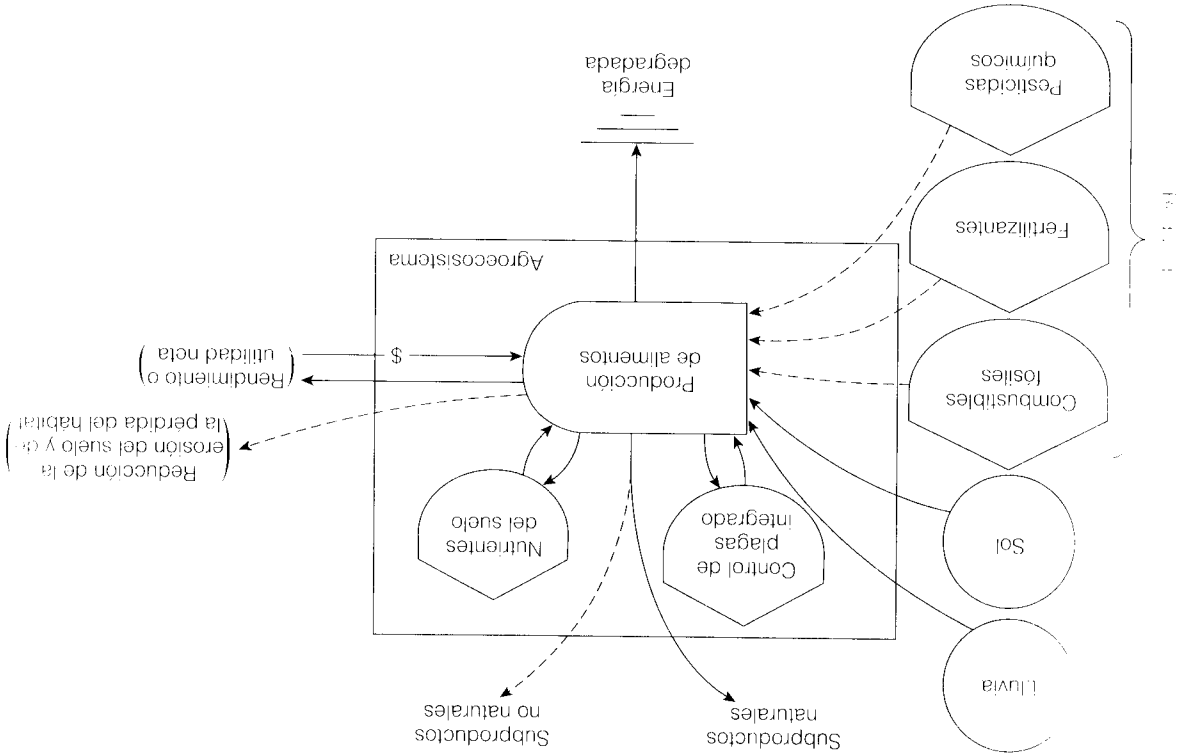


Cortesia de Nicholas Rodenhouse



E

D



C

Tabla 2-2

Historia del desarrollo de la agricultura intensiva en el medio oeste de Estados Unidos.

Periodo	Tipo de agricultura
1833-1934	Aproximadamente 90% de praderas, 75% de humedales y la mayor parte del bosque sobre suelos de buena calidad transformados a tierra de cultivo y a pastura, dejando la vegetación natural restringida principalmente a la tierra con mucha pendiente y a los suelos infértiles poco profundos.
1934-1961	Intensificación de la agricultura asociada con subsidios de combustible y químicos, mecanización e incremento en especialización de cultivos. La superficie total cultivada disminuyó y la cubierta de bosque aumentó en 10% a medida que se logró cosechar más alimento sobre menos acres.
1961-1980	Incremento del subsidio energético, el tamaño de la granja y la intensidad de la agricultura sobre los mejores suelos, con énfasis en el cultivo continuo de cosechas productoras de efectivo consistente en granos y soja (con reducción en la rotación de cultivos y en el barbecho). Gran parte del cultivo de grano para exportación. Aumento de pérdidas de tierras laborales por la urbanización y la erosión del suelo. También hay reducción en calidad del agua a causa del escurrimiento excesivo de fertilizantes y de pesticidas.
1980-2000	Aumento en la eficiencia energética, uso de residuos de cosechas como abono y ensilaje, cultivos múltiples, agricultura sustentable con menor alimentación, control de plagas de tipo ecológico y prácticas agrícolas que conservan el suelo, el agua y los combustibles costosos y reducen la contaminación ambiental y del agua. Desarrollo de cosechas especiales de carbohidratos para la producción de alcohol para combustible.

Fuente: Datos de 1980-2000 basados en NRC (1989, 1996a, 1996b, 2000b).

África y América del Sur que cuentan con grandes poblaciones humanas. Una gran variedad de tipos se ha adaptado al suelo, el agua y las condiciones climáticas, pero para fines de discusión general, predominan tres tipos: 1) sistemas *pastoriles*; 2) agricultura de *desplazamiento o corte y quema*; y 3) sistemas *irrigados por inundación* y otros sistemas no mecanizados.

El **pastoreo** involucra reunir en manadas el ganado u otros animales domésticos en regiones áridas y semiáridas (en particular la sabana y las regiones de pastizales del África), concludidas por personas que subsisten de productos derivados del ganado, como leche, carne y cuero. La **agricultura de desplazamiento** antes común en todo el mundo, aun se practica ampliamente en las áreas boscosas de los trópicos. Después de talar cierta zona del bosque y quemar los desechos (o en ocasiones dejarlos sobre el suelo como protección y abono), los sembradíos son cultivados durante algunos años hasta que los nutrientes del suelo se agotan y se lixivian. Después el sitio es abandonado para que sea rejuvenecido por el bosque al retornar. La agricultura permanentemente no mecanizada ha persistido durante siglos en el sudeste de Asia y en otros sitios, alimentando a millones de personas. Los agroecosistemas más productivos se subsidian mediante **irrigación por inundación**, ya sea naturalmente por inundación-nes estacionales a lo largo de los ríos y en los deltas fértiles o por inundaciones artificialmente controladas, como en la antigua cultura de cultivo de arroz en canales irrigados.

Sin embargo, los sistemas preindustriales (inclusive los bien adaptados, permanentes y eficientes respecto a energía) no producen suficiente exceso de alimentos para abastecer a las enormes ciudades. En el pasado, la agricultura mecanizada aprovechaba la disponibilidad de combustible relativamente económico, fertilizantes y productos químicos agrícolas (los cuales requieren de gran cantidad de combustible en su fabricación) y, por supuesto, tecnología avanzada no sólo en los aspectos de genética, procesamiento de alimentos y comercialización. En una época increíblemente breve (en relación con el amplio panorama

de historia agrícola), la agricultura en Estados Unidos (tabla 2-2) y otros dos cambio de pequeñas granjas con un gran porcentaje de personas que cultiva zonas cada vez más grandes y que producen alimentos sobre menos tierra. El rendimiento de los agroecosistemas con sistemas de tierras cultivables del mundo permite un aumento de 40% de las tierras cultivables de la población humana y producción de alimentos, esta carrera de desarrollo con terminar mal, ya que el costo de los subsidios aumenta y cada vez mayor de países que ya no pueden sostenerse a sí mismos se ve obligado a salir de países como Estados Unidos que tienen un exceso para exportar. En la figura 2-5 muestra un campo ubicado en Iowa cultivado con arado, con equipo de gran tamaño, rastro de disco varias veces antes de plantarlo, lo cual da lugar a pérdida extensa de suelo debido a erosión por el viento y la lluvia. Por otra parte, en la figura 2-5f se ilustra la labranza conservacionista, la cual reduce considerablemente la erosión del suelo, promueve mayor diversidad biológica en el suelo, y aumenta el reciclado de nutrientes (detritos).

Mientras que el número de granjeros en el mundo desarrollado ha declinado dramáticamente, la cantidad de animales de granja no ha disminuido, y la intensidad de producción de animales ha aumentado de manera paralela a la de las cosechas. De este modo, el ganado alimentado con granos ha reemplazado al ganado alimentado con pasto, y los pollos se reproducen y matan como si fueran máquinas para producción de carne y huevos, concentrados en jaulas de alambre y bajo luz artificial y alimentados con mezclas para promover el crecimiento y la carne. En Estados Unidos, la mayor parte de la cosecha de maíz (y otros granos y soja) se emplea para alimentar animales domésticos, que a su vez sirven para alimentar (de manera quizá excesiva) a las personas opulentas del mundo (ver el artículo especial de *Science*, el 7 de febrero de 2003, intitulado "Obesity" para más detalles).

Al pensar sobre la presión de la población (en la actualidad hay más de 6 mil millones de humanos) sobre el ambiente y los recursos, es necesario no olvidar que no solo hay muchos más animales domésticos que personas en el mundo, sino que estos animales también consumen aproximadamente una cantidad cinco veces mayor de calorías que las personas. Es decir, la biomasa de los animales domésticos (bovinos, equinos, porcinos, ovinos, aves) es aproximadamente cinco veces mayor que los humanos en equivalencia de la población, cantidad que se basa en el número de calorías consumidas por el humano promedio. Esto no incluye otros animales domésticos sin uso alimenticio, como perros y gatos, que también consumen gran cantidad de alimento.

Para resumir, la agricultura industrial ha aumentado considerablemente el rendimiento de alimentos y fibra por unidad de tierra. Esic es el lado positivo de la tecnología, pero tiene dos aspectos oscuros: 1) muchas granjas pequeñas han dejado de funcionar en el mundo, y estas familias gravitan hacia las ciudades, en donde se transforman en consumidores en vez de productores de alimentos; 2) la agricultura industrial ha aumentado considerablemente la contaminación dispersa y la pérdida del suelo. Para contrarrestar esto último, se emplea cada vez más la nueva tecnología llamada **agricultura sustentable de baja alimentación** (LISA) (figuras 2-5c, y f.). Para encontrar más datos sobre ecología de agroecosistemas, ver Edwards *et al.* (1990), Barten (1992), Soule y Piper (1992), W.V. Collins y Qualls (1999), Ekbohm *et al.* (2000), NRC (2000a), Gliessman (2001) y Ryszkowski (2002).

5 Diversidad del ecosistema

Declaración

La **diversidad del ecosistema** puede definirse como la diversidad genética, la diversidad de las especies, la diversidad de los hábitats y la diversidad de los procesos funcionales.

mantienen sistemas complejos. Es un reconocer dos componentes de la diversidad: (1) el **componente de riqueza o variedad**, el cual puede expresarse como el número de "tipos" de organismos (por ejemplo, especies, variedades genéticas, categorías de uso de suelo y procesos biológicos) por unidad de espacio; y (2) el **componente de abundancia relativa o distribución de unidades** individuales entre los distintos tipos. El hecho de que se mantenga diversidad de moderada a alta es importante no solo para asegurar que todos los nichos funcionales estén operando, sino en particular para mantener redundancia y elasticidad en el ecosistema en otras palabras, para protegerlo contra períodos de tensión (por ejemplo, tormentas, incendios, enfermedades o cambios de temperatura) que ocurran tarde o temprano.

Explicación

El motivo por el cual es importante considerar la abundancia relativa y también el componente de riqueza es que dos ecosistemas pueden tener la misma riqueza pero ser muy distintos, porque la distribución de los tipos es diferente. Por ejemplo, las comunidades de los distintos tipos de ecosistemas podrían tener cada una 10 especies, pero una comunidad podría tener aproximadamente el mismo número de individuos (por ejemplo, 10 individuos) de cada especie (gran *uniformidad*), mientras que la mayoría de los individuos de la otra comunidad podrían pertenecer únicamente a una especie dominante (baja *uniformidad*). La mayoría de los paisajes naturales tienen uniformidad moderada, con algunas especies comunes (**dominantes**) en cada nivel trófico o grupo taxonómico, y numerosas especies poco comunes. En general, las actividades humanas aumentan de manera directa o indirecta la dominación y reducen la uniformidad y la variedad.

Hanski (1982) llamó la atención hacia la asociación entre distribución y abundancia. Proponso la **hipótesis de especies *saiçitíc* e internas** para explicar esta relación, observando que las especies **internas** son comunes y están diseminadas en su distribución, mientras que las especies ***saiçitíc*** son poco frecuentes y de distribución local. Según esta hipótesis, la distribución de las frecuencias de las categorías de tamaño debe tener un máximo para las especies internas que ocupen grandes áreas y un segundo pico para especies *saiçitíc* que ocupen pequeñas áreas. Algunos datos demuestran este tipo de distribución con dos picos de las categorías de tamaño (Korcelli y Simberloff, 1987), pero la mayoría de los datos no son congruentes con la hipótesis de especies internas y *saiçitíc* (Nee et al., 1991).

La diversidad puede compararse estadísticamente de dos maneras fundamentales: (1) calculando índices de diversidad basados en la proporción de partes respecto al todo o n/N , en donde n es el número o porcentaje de *valores de importancia* (por ejemplo, números, biomasa, área basal, productividad) y N es el total de todos los valores de importancia; y (2) graficando perfiles semi-logarítmicos llamados **curvas de dominación contra diversidad**, en los cuales el número o porcentaje de cada componente se grafica de manera secuencial, desde el más abundante hasta el menos abundante. A medida que la curva tiene mas pendiente, la diversidad es menor.

Ejemplos

Las especies o la diversidad biológica puede dividirse en componentes de riqueza y de distribución (figura 2-6A). El número total de especies por unidad de área, por ejemplo, es el índice de *diversidad de Margalef* son dos ecuaciones simples que se emplean para calcular la riqueza de especies. El índice de *Shannon*, *H* (Shannon y Weaver, 1949) y el índice de *uniformidad de Pielou*, *e* (Pielou, 1960), son dos índices que se emplean con frecuencia para calcular la distribución de las especies.

La estructura por especies y el uso de índices de diversidad se ilustra por la comparación de una pradera de pastos altos en la que no han pastado animales, y un campo de mijo

Tabla 2-3

Comparación de la estructura por especies de la vegetación en una pradera natural (A) y un campo de cultivo de grano (B).

(A) Estructura por especies de la vegetación en una pradera de pasto alto que no ha sido empleada como pastura en Oklahoma.

Especies	Porcentaje de cosecha en pie ¹
<i>Sorghastrum nutans</i> (pasto indio)	24
<i>Panicum virgatum</i> (pasto clavija)	12
<i>Andropogon gerardii</i> (tallo azul grande)	9
<i>Silphium laciniatum</i> (silfo)	9
<i>Desmanthus illinoensis</i> (mimosa de la pradera)	6
<i>Bouteloua curtipendula</i> (avenilla)	6
<i>Andropogon scoparius</i> (tallo azul pequeño)	6
<i>Helianthus maximiliani</i> (girasol silvestre)	6
<i>Schrankia nuttallii</i> (planta sensitiva)	6
20 especies adicionales (un promedio de 0.8% cada una)	16
Total	100

Fuente: Rice, 1952, basado en cuarenta muestras de cuadrados de 1 m².

(B) Estructura por especies de la vegetación en un campo de mijo cultivado en Georgia.

Especies	Porcentaje de cosecha en pie ¹
<i>Panicum ramosum</i> (mijo)	93
<i>Cyperus rotundus</i> (castañuela)	5
<i>Amaranthus hybridus</i> (bledo)	1
<i>Digitaria sanguinalis</i> (pasto cuaresma)	0.5
<i>Cassia fasciculata</i> (Sicklepod)	0.2
6 especies adicionales (un promedio de 0.05% de cada una)	0.3
Total	100.0

Fuente: Barrett, 1968, basado en veinte muestras de cuadrados de 0.25 m² tomadas a fines de julio.

* En términos de porcentaje de cobertura del total de cobertura de área de 34% de superficie del terreno por la vegetación.

¹ En términos de porcentaje de peso seco de biomasa de plantas por encima del suelo.

fertilizado, cultivado, pero no tratado con herbicidas (tablas 2-3 y 2-4). La configuración de algunas especies comunes y muchas relativas poco frecuentes en la pradera de pasto alto (tabla 2-3A) es típica de la mayoría de las comunidades naturales de plantas. Esa diversidad tan alta contrasta notablemente con la dominación de una especie en el campo de cultivo cultivado. Si no se utilizan herbicidas u otros procedimientos para el control de la productividad probablemente haya algunas especies de hierbas en este último (tabla 2-3B). Dos índices de distribución muy empleados se calculan para estos dos ecosistemas (2-4). El índice de Simpson incluye sumar el cuadrado de cada relación de probabilidad

Tabla 2-3

Comparación de la variedad, de la dominación y de la diversidad de las especies en la vegetación de una pradera natural y de un campo de maíz cultivado.

Habitat	Número de especies	Dominación (índice de Simpson)	Diversidad (índice de Shannon)
Pradera natural	29	0.13	0.83
Campo de maíz cultivado	11	0.89	0.06

Fuente: Basada en los datos de la tabla 2-3.

El índice de Simpson abarca de 0 a 1 y los valores altos indican fuerte dominación y baja diversidad. El índice de Shannon, H , incluye transformaciones logarítmicas como sigue:

$$H = - \sum p_i \log p_i$$

en donde p_i es la proporción de individuos que pertenecen a la i -ésima especie. En este índice, a medida que el valor es más alto, la diversidad es mayor. El índice de Shannon se deriva de teoría informativa y representa un tipo de formulación ampliamente utilizado para evaluar la complejidad y contenido de información de todos tipos de sistemas. Como se muestra en la tabla 2-4, la pradera es un ecosistema con baja dominación y alta diversidad en comparación con el campo de cosecha.

Una vez calculada H , se puede calcular la uniformidad, e , dividiendo el log del número de especies entre H . El índice de Shannon también es razonablemente independiente del tamaño de la muestra y tiene una distribución normal, siempre y cuando los valores de N sean enteros (Hutcheson, 1970), de modo que se pueden aplicar métodos estadísticos rutinarios para comprobar la significación de las diferencias entre las medias. La biomasa o productividad, que a menudo suele ser más apropiada en ecología, puede emplearse cuando se desconoce el número de individuos por especie.

En la figura 2-6b se ilustra el uso de perfiles de diversidad comparando la diversidad de árboles en cuatro bosques, en un gradiente desde montañas templadas a regiones tropicales. La importancia relativa de cada especie se grafica de manera secuencial, desde más abundante hasta menos abundante. Conforme la curva es más aplastada, la diversidad es mayor. Este método gráfico revela tanto la riqueza como el componente de abundancia relativa. (Observe que el número de tipos de árboles va desde menos de 10 en el bosque de montañas altas hasta más de 200 en bosque tropical perennifolio. La mayoría de las especies de los bosques más diversos es poco frecuente: constituyen menos de 1% de los valores porcentuales de importancia total (biomasa o producción).

De 1940 a 1982, la diversidad de las cosechas (uno de los diversos tipos de usos del suelo) declinó en la región rural de Ohio central, aunque el número de tipos de uso de suelo permaneció sin cambio (Barrett *et al.*, 1990). A medida que la variedad de las cosechas cultivadas declinó, los campos de cosechas aumentaron de tamaño, en particular por lo que respecta a cosechas de maíz y soya, incrementando en consecuencia la dominación y reduciendo la diversidad general según el índice de Shannon (tabla 2-5). Este consistió en un ejemplo de cambio en el componente de diversidad sin cambio en el componente de variedad a escala de paisaje.

Figura 2-6. (A) Diagrama que ilustra la relación entre la riqueza de las especies y la distribución de las curvas de diversidad en dos bosques tropicales y en dos bosques templados. Los valores de importancia para los bosques de Costa Rica son del área basal de la curva transversal de todos los taxones de una especie dada; los valores de importancia del bosque del Amazonas pasan en la biomasa sobre el suelo (según Hubbell, 1979).

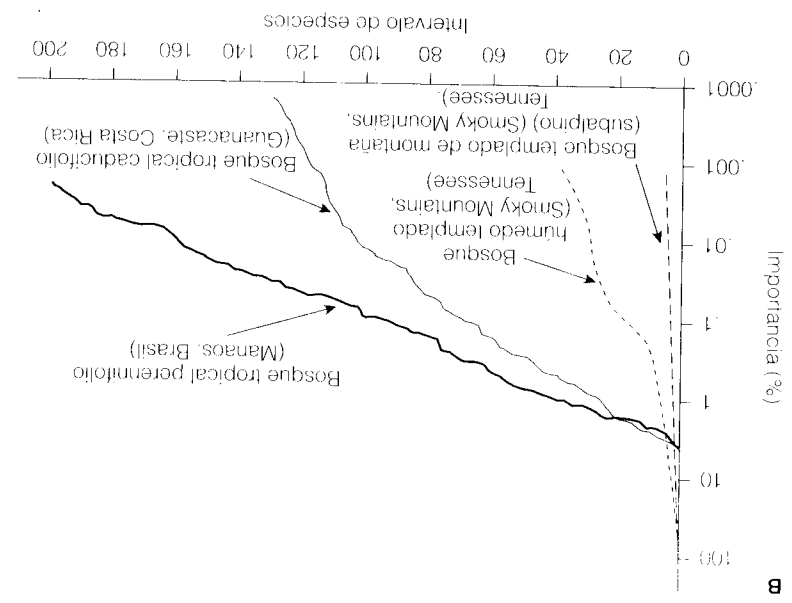
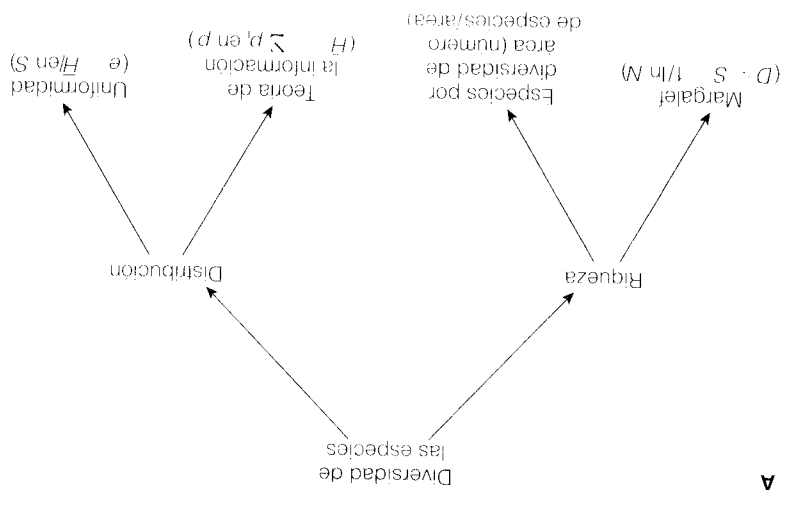


Tabla 2-5

Diversidad del paisaje en la región rural de Ohio central.

Componente	1940	1982	Variedad (número, tipos)	Diversidad (índice de Shannon)
Cosechas	18	9	0.80	0.60
Paisajes	6	6	0.61	0.48

Fuente: Datos de Barrett et al., 1990.

6 Estudio de los ecosistemas

Declaración

En el pasado los ecólogos intentaron el estudio de grandes ecosistemas como lagos y bosques, de dos maneras: 1) por el método **holológico** (de *holos* = "todo", en el cual se miden las entradas y salidas; se evalúan las propiedades colectivas y enterares del todo (como se discute en el capítulo 1), y después se investigan las partes componentes según se requieran; y 2) por el método **microológico** (de *micro* = "parte", en el cual primero se estudian las partes principales y después se integran en el sistema como un todo). Ninguno de los métodos permite obtener todas las respuestas, por lo cual en la actualidad se está empleando un método de multiniveles que incluyen métodos alternados de "arriba-hacia-abajo" y de "abajo-hacia-arriba" basados en la teoría jerárquica. Las técnicas de modelos experimentales y sistemas de información geográfica (SIG) se están empleando cada vez más para probar hipótesis a diversos niveles de organización.

Explicación y ejemplos

En su ensayo de 1964 "The Lacustrine Microcosm Reconsidered" ("Reconsideración del microcosmos lacustre"), el eminente ecólogo estadounidense G. E. Hutchinson habló sobre los ecosistemas hológicos. Birge concierne su estudio en medir las entradas y salidas de energía al lago y de él, en vez de enfocarse en lo que ocurre en el lago. Hutchinson contrastó este método de estudio con el método de componentes o microológico de Siphon A. Forbes en su artículo clásico de "The Lake as a Microcosm" ("El lago como microcosmos") publicado en 1887, en el cual Forbes se concentró en partes del sistema e intentó construir el todo a partir de ellas.

Mientras los debates entre los científicos continuaban enfocándose en cuanto puede explicarse acerca del comportamiento de sistemas complejos por el comportamiento de sus partes sin recurrir a niveles de organización más altos, los ecólogos alegan que los métodos contrastantes holísticos (holológicos) y reduccionista (microológico) son complementarios y no antagonistas (ver E. P. Odum, 1977; Ahl y Allen, 1996). Es imposible distinguir a los componentes si no hay un "todo" o "sistema" para abstraerlos de él, y no puede haber un todo a menos que haya partes constituyentes. Cuando los constituyentes se acoplan fuertemente, es probable que las propiedades que surgen solo se revelen a nivel del todo. Estos atributos serán pasados por alto si solo se adopta el método microológico. Para una discusión más amplia de métodos de "arriba hacia abajo" y de "abajo hacia arriba", ver Hume y Price (1992), Power (1992), S. R. Carpenter y Kitchell (1993), y Vanni y Layne (1997).

Por encima de todo, un organismo dado puede comportarse de manera bastante distinta en los diversos sistemas, y esta variabilidad se relaciona con la manera en que el organismo interactúa con otros componentes. Por ejemplo, muchos insectos son plagas destructivas en el hábitat agrícola, pero no en su hábitat natural, donde los pastos, los copuladores, los depredadores o los inhibidores químicos los mantienen bajo control. Una manera eficaz para lograr comprender un ecosistema es experimentar con él (es decir, perturbarlo de algún modo, esperando que la respuesta aclare hipótesis que se han deducido por observación). En los últimos años, la *ecología de estresores* o *ecología de perturbación* = "perturbar" se ha transformado en un campo de investigación importante como se discute más adelante en este capítulo). Además de manipular la cosa real, también se pueden obtener datos manipulando modelos, como se discute brevemente en el capítulo 1. Recomendamos al lector que a medida que lea el libro busque ejemplos de todos estos métodos.

7 Control biológico del ambiente geoquímico: la hipótesis de Gaia

Declaración

Los organismos individuales no solo se adaptan a su ambiente físico sino que, mediante acción concertada en el ecosistema también adaptan el ambiente geoquímico a sus necesidades biológicas. El hecho de que la química de la atmósfera, el ambiente físico tan fuertemente amortiguado de la Tierra, y la presencia de diversa vida aeróbica sea totalmente distinto de las condiciones en cualquier otro planeta solar condujo a la hipótesis de Gaia, la cual dice que los organismos, y en particular los microorganismos, han evolucionado junto con su ambiente físico para dar lugar a un sistema de control complicado y autorregulado que mantiene las condiciones favorables para la vida sobre la Tierra (Lovelock, 1979).

Explicación

Aunque la mayoría de nosotros sabe que el ambiente abiótico (los factores físicos) controla las actividades de los organismos, no todos reconocemos que los organismos influyen en su ambiente abiótico y lo controlan de muchas maneras importantes. La naturaleza física y química de los materiales inertes se modifica de manera constante por organismos, en particular bacterias y hongos, que devuelven ambos compuestos y fuentes energéticas al ambiente. Las acciones de los organismos marinos determinan de manera importante el contenido del mar y sus reanadores en el fondo del mismo. Cuando crecen plantas sobre una duna de arena dan lugar a un suelo radicalmente diferente del sustrato original. Un arrecife de coral del sur del Pacífico constituye un ejemplo notable de la manera en que los organismos modifican el ambiente abiótico. A partir de simple materia prima en el mar, las islas surgen como resultado de la actividad de animales (corales) y de plantas (figura 2-7). Los organismos controlan hasta la composición de la atmósfera que nos rodea.

La extensión del control biológico mundial constituye la base de la hipótesis de Gaia propuesta por James Lovelock (este nombre se deriva de *Gaia*, nombre griego de la diosa de la

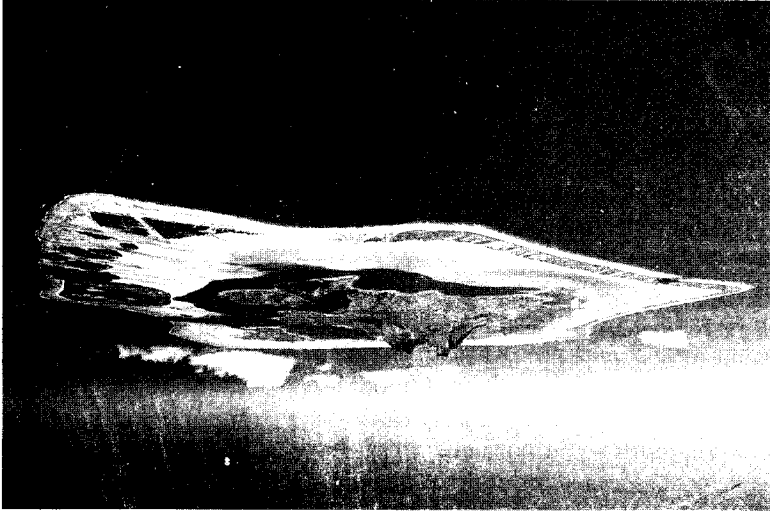
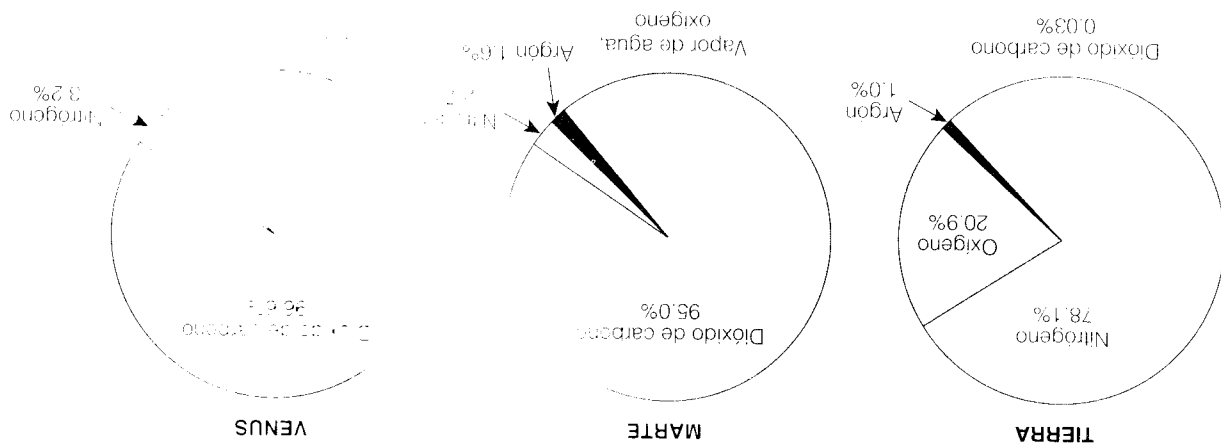


Figura 2-7. Un atolón del Pacífico del coralino con forma de

Figura 2-8. Comparación de los componentes principales de la atmósfera de la Tierra, Marte y Venus. Los porcentajes representan el número de moléculas (moles), no los pesos moleculares. Los elementos sin valores están presentes en cantidades mínimas.



Tierra). Lovelock, un científico físico, ingeniero y filósofo, inventó el concepto de la Tierra como un organismo vivo. En la figura 2-8 se contrasta la atmósfera de la Tierra con las atmósferas de Marte y Venus donde, si hay vida, ciertamente no ha asumido el control. En otras palabras, la atmósfera de la Tierra no se desarrolló simplemente por una interacción aleatoria de fuerzas físicas para dar lugar a unas condiciones que sustenten y autorregulen la vida, y que, posteriormente, evolucionó para adaptarse a estas condiciones. En vez de ello, los organismos desempeñaron un papel importante en el desarrollo y control de un ambiente geocímico favorable a ellos mismos desde los comienzos. Lovelock y Margulis visualizan una red de microorganismos vivos operando en un "cinturón marrón" como un sistema de control complicado que funciona para mantener un equilibrio homeostático. Este sistema de control celular, que de la Tierra un sistema cibernético complejo, pero unificado. Todo esto constituye una hipótesis o simple metáfora para muchos científicos, aunque la mayoría acepta que hay una fuerte influencia biológica sobre la atmósfera. Lovelock admite que la "búsqueda de vida" ha sido prolongada y difícil porque sin duda hay cientos de procesos involucrados en un mecanismo de control integral de tal magnitud.

Por supuesto, los humanos más que cualquier otra especie, intentan modificar su ambiente físico para cubrir sus necesidades inmediatas, pero cada vez lo hacen de manera más múltip-

Los científicos biológicos necesitan para nuestra existencia fisiológica se están destruyendo y los organismos están comenzando a perturbarse y a modificarse, proceso que suele llamarse **cambio climático mundial**. Como el hombre es un heterótopo que se desarrolla mejor fuera del extremo de cadenas alimenticias y energéticas completas, depende de su ambiente natural, sin importar qué tan compleja sea su tecnología. Las ciudades pueden considerarse como "parásitas" de la biosfera, si tomamos en cuenta lo que hemos designado como **recursos de apoyo vital**; es decir, aire, agua, combustible y alimentos. A medida que las ciudades son más grandes y más avanzadas desde el punto de vista tecnológico, demandan más del ambiente inmediato y hay mayor peligro de que dancen el capital natural (para encontrar datos sobre los beneficios que los ecosistemas naturales aportan a la sociedad humana, consulte Daily *et al.*, 1997).

Ejemplos

Uno de los artículos clásicos que sugerimos que lean los estudiantes de ecología es el ensayo resumido de Alfred Redfield "The Biological Control of Chemical Factors in the Environment" ("El control biológico de los factores químicos del ambiente") publicado en 1958. Redfield reunió evidencia para demostrar que el contenido de oxígeno y el contenido de nitratos del mar, se producen y controlan en gran parte por la actividad de los organismos y, además, las cantidades de estos componentes vitales en el mar son determinadas por los biociclos del fósforo. Este sistema está organizado de manera intrínseca como un reloj fino, pero a diferencia del reloj, este regulador marino no fue construido por ingenieros y, hablando en forma comparativa, se entiende someramente. Los libros de Lovelock amplían la hipótesis de Redfield a una escala mundial. Ver también "The Self-Organizing Universe" ("El universo auto-

La cuenca del cobre, en Copperhill, Tennessee y un área similar devastada en las cercanías de Sudbury, Ontario, Canadá (Gunn, 1995), ilustran a pequeña escala como sería la Tierra en ausencia de vida. En estas áreas las fumarolas de ácido sulfúrico procedentes de las fundiciones de cobre y níquel exterminaron todas las plantas con raíces en áreas suficientemente grandes como para apreciarse desde el espacio a manera de cicatrices sobre el rostro de la Tierra. El tipo de fundición llamado "roasted" hace que se quemen grandes pilas de mineral, madera verde y coque. Estas pilas se mantienen ardiendo continuamente al rojo vivo a manera de carbón y desprenden humo ácido que erosiona el suelo. En este sitio dejaron un "desierto espectacular" que se asemeja a un paisaje de Marte. Aunque las actividades de minería se han detenido, la recuperación natural de la región ha sido sumamente lenta. En Copperhill, la reforestación artificial que implica fertilización intensiva con minerales o lodo de aguas negras ha tenido algo de éxito. Las semillas de pino inoculadas con hongos simbióticos en las raíces que ayudan al árbol a extraer nutrientes del suelo empobrecido han logrado sobrevivir por sí solas gracias al suministro de fertilizante en abundancia (E. P. Odum y Biever, 1984). Este tipo de experimentos demuestra que los ecosistemas dañados localmente pueden ser restaurados en cierto grado, pero solo con gran esfuerzo y considerable inversión.

El monte Santa Elena demuestra el impacto de una perturbación natural seguida de una rápida recuperación o proceso de restauración (figuras 2-9A y B; ver en el capítulo 8 información adicional respecto al desarrollo del ecosistema). La **ecología de restauración** es una ciencia relativamente nueva dirigida a la administración de las comunidades, los ecosistemas y los paisajes que han sido dañados por la contaminación, la invasión de especies exóticas y las perturbaciones humanas. La *prevención de la contaminación, de las especies invasoras o de las perturbaciones humanas es, por supuesto, mejor que la cura*. Por este motivo la ciencia de **salud del ecosistema** debe ser una compañera cercana de la ecología de la restauración (ver capítulo 10).

Progenio
3.2%

Venus.
Los planetas sin

micro-

os y li-

clock

de la

las

activ-

ada y

que

minero

lavo-

el pH

trans-

ecus-

dar

vida

mon

ellos

svi-

una

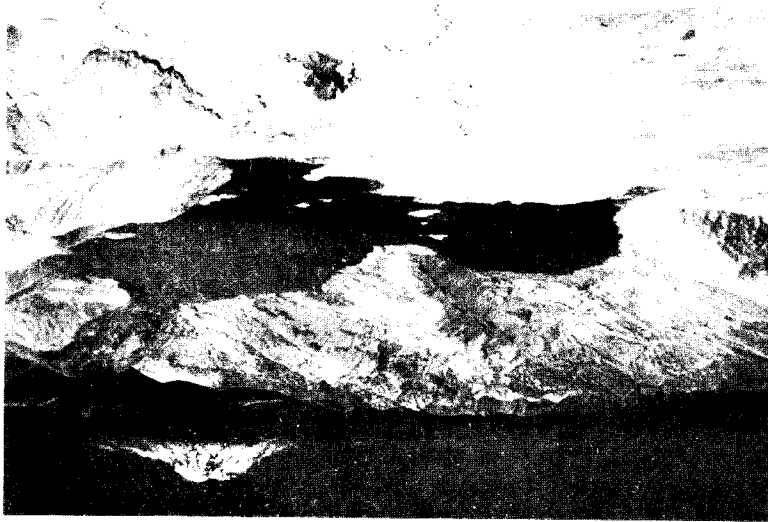
ha

sa-

ten-

pe-

Figura 2-9. (A) Monte Santa Elena, suroeste de Washington, después de haber erupción el 18 de mayo de 1980. Un bosque exuberante de abetos Douglas cubría esta área antes de que la erupción (disturbio natural) removiera toda la vegetación. (B) La misma área 16 meses después. Este ecosistema mostró una tasa alta de recuperación, después de este disturbio natural, comparada con la tasa baja de recuperación después de un disturbio humano (tóxico).



A



B

humana y el control de las enfermedades. Para encontrar lecturas adicionales al respecto ver también W. R. Jordan *et al.* (1987) y Kappert *et al.* (1998).

8 Producción y descomposición mundial

Declaración

Cada año, los organismos fotosintéticos producen aproximadamente 10^{17} g (cerca de 100 000 millones de toneladas) de materia orgánica sobre la Tierra. Una cantidad aproximadamente equivalente es oxidada de nuevo hasta CO_2 y H_2O durante el mismo intervalo de tiempo como resultado de la actividad respiratoria de los organismos vivos. Sin embargo, este equilibrio no es exacto.

Durante la mayor parte del tiempo ecológico, desde el inicio del periodo precámbrico hasta el presente, la materia orgánica producida fue descompuesta en su totalidad. La materia orgánica producida fue descompuesta en su totalidad y se fosilizó sin experimentar respiración o descomposición. Es probable que este exceso de producción orgánica haya contribuido a una reducción en el CO_2 y a una acumulación de oxígeno en la atmósfera, hasta alcanzar los elevados niveles de las eras geológicas, aunque la formación de roca caliza, que retira CO_2 de la atmósfera durante periodos prolongados, probablemente haya sido importante en este proceso. En cualquier caso, las altas concentraciones de O_2 y las bajas concentraciones de CO_2 hicieron posible que evolucionara y continuara la supervivencia de las formas de vida superiores.

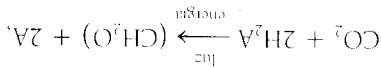
Hace aproximadamente 300 millones de años, un exceso de producción formó los combustibles fósiles que hicieron posible la Revolución Industrial. Durante los últimos 60 millones de años, los cambios en los balances bióticos acoplados con las variaciones de la actividad volcánica, de la meteorización de las rocas, de la sedimentación y de la energía solar han dado lugar a proporciones atmosféricas de CO_2 / O_2 oscilantes. Las oscilaciones del contenido atmosférico de CO_2 se han asociado, y probablemente, han ocasionado calentamientos y enfriamientos climáticos alternos. Durante la última mitad del siglo pasado las actividades agroindustriales humanas incrementaron de manera significativa la concentración atmosférica de CO_2 . En 1997, jefes de Estado tuvieron una junta en Kyoto, Japón, para intentar encontrar métodos para reducir las emisiones de CO_2 , puesto que su potencial de alteración climática actualmente plantea un problema mundial muy grave.

La materia prima orgánica producida fuera del ecosistema se denomina alimentación **alóctona** (del griego *chlōnos*, "de la Tierra" y *allos* "otros"); la fotosíntesis que ocurre dentro del ecosistema se llama producción **autóctona**. En las siguientes subsecciones intentaremos prestar la misma atención a los detalles de producción y descomposición orgánica. El balance (o la falta del mismo) entre la producción y la respiración (proporciones P/R) local, mundial y en las secuencias del desarrollo de los ecosistemas (ver capítulo 8) junto con el balance entre los costos de producción y el mantenimiento en los ecosistemas humanos quizá sean las cantidades más importantes que es preciso conocer para poder comprender y tratar con el mundo actual y futuro.

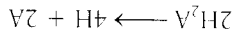
Explicaciones

Tipos de fotosíntesis y organismos productores

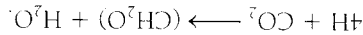
Desde el punto de vista químico, el proceso fotosintético incluye almacenamiento de una parte de la energía solar como energía potencial o "de enlace" en los alimentos. La ecuación general de esta reacción de oxidación-reducción puede escribirse como sigue:



la oxidación es



y la reducción es



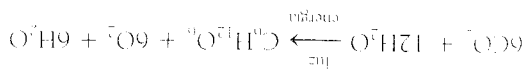
Para las plantas verdes en general (bacterias verdes, algas y plantas superiores), A es el oxígeno, es decir, el agua se oxida con la liberación del oxígeno gaseoso y el dióxido de carbono se reduce a carbohidratos (CH_2O), con la producción de agua. Hace algunos años, empleando marcadores radiactivos se descubrió que el oxígeno de la siguiente ecuación proviene de la alimentación de agua y la ecuación balanceada de la fotosíntesis es como sigue:

Courtesy of Gary W. Barlett



Courtesy of Gary W. Barlett

000 000
tiempo
amen-
equili-



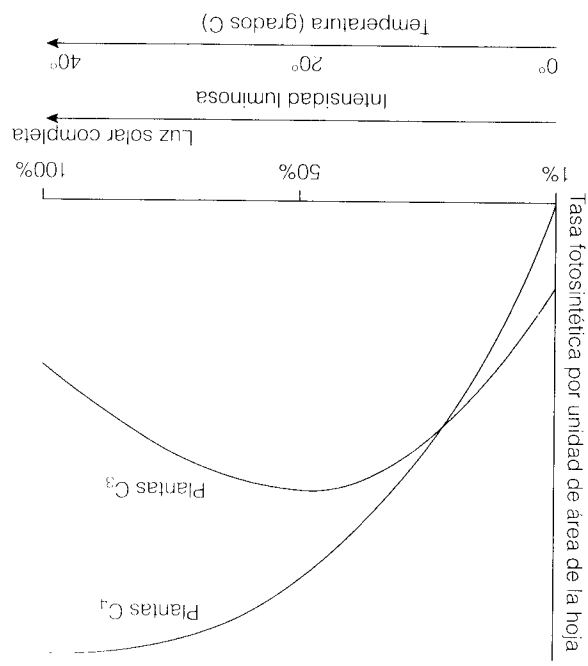
Por otra parte, en algunos tipos de fotosíntesis bacteriana el H_2A (el *reductor*) no es el agua sino un compuesto inorgánico sulfuroso como el sulfuro de hidrógeno (H_2S) en las bacterias sulfurosas verdes y las sulfurosas púrpuras (*Chlorobacteriaceae* y *Thiorhodaceae*, respectivamente), o un compuesto orgánico, como en las bacterias no sulfurosas púrpuras y en las no sulfurosas marrones (*Albithorhodaceae*). En consecuencia, no se libera oxígeno en estos tipos de procesos bacterianos.

Las **bacterias fotosintéticas** que liberan oxígeno como subproducto son principalmente las **cianobacterias** acuáticas (marinas y de agua dulce) y en la mayoría de los casos desempeñan un papel menor en la producción de materia orgánica. Sin embargo, pueden funcionar en condiciones desfavorables y realizan ciclos de ciertos minerales en los sedimentos acuáticos. Por ejemplo, las bacterias sulfurosas verdes y las de color púrpura son importantes en el ciclo del azufre. Son **anaerobios obligados** (capaces de funcionar únicamente en ausencia de oxígeno) y se encuentran en la capa limitante entre las zonas oxidada y reducida de los sedimentos o del agua, donde la luz es de baja intensidad. Las plantas de todo de la zona de las marcas constituyen buenos sitios para observar a estas bacterias porque a menudo forman capas de color rosado o púrpura justo por debajo de las capas verdes superiores de algas del todo (en otras palabras, en el borde muy superior de la zona anaerobia o reducida donde se dispone de luz, pero no de mucho oxígeno). En contraste, las bacterias fotosintéticas no sulfurosas generalmente son **anaerobios facultativos** (capaces de funcionar con o sin oxígeno). También funcionan como heterótrofos en ausencia de la luz, igual que muchas algas. La fotosíntesis bacteriana puede ser útil en aguas contaminadas eutólicas y por tanto se está estudiando cada vez más, pero no constituye un sustituto para la fotosíntesis "normal", que genera oxígeno y de la cual depende el mundo.

Las diferencias en las vías bioquímicas para la reducción de dióxido de carbono (la porción de reducción de la ecuación) en las plantas superiores tienen implicaciones ecológicas importantes. En la mayoría de las plantas, la fijación de dióxido de carbono sigue el **ciclo de Calvin** o ciclo de la **penósa fosfato** C_3 , el cual durante muchos años constituyó el esquema aceptado para la fotosíntesis. En la década de 1960 los fisiólogos vegetales descubrieron que ciertas plantas reducen dióxido de carbono de distinto modo, por el **ciclo del ácido dicarboxílico** C_4 . Estas plantas C_4 tienen cloroplastos de gran tamaño en las cubiertas que rodean a las venas de las hojas, característica morfológica distintiva que había sido observada un siglo antes, pero que no se había sospechado que constituía un indicador de una característica fisiológica principal. Lo más importante es que las plantas que utilizan el ciclo del ácido dicarboxílico responden de distinto modo a la luz, la temperatura y el agua. Con objeto de discutir las implicaciones ecológicas de lo anterior, a estos dos tipos de plantas fotosintéticas se les denomina **plantas C_3 y C_4** .

En la figura 2-10 se contrasta la respuesta de las plantas C_3 y C_4 a la luz y la temperatura. Las plantas C_3 suelen alcanzar el máximo de tasa fotosintética (por unidad de superficie de la hoja) a intensidades luminosas y temperaturas moderadas y tienden a inhibirse a temperaturas altas y cuando la luz solar alcanza su máximo de intensidad. En contraste, las plantas C_4 están adaptadas a la luz brillante y a altas temperaturas y exceden considerablemente la producción de las plantas C_3 en estas condiciones. También emplean el agua de manera más eficiente y en general requieren menos de 400 gramos de agua para producir 1 gramo de materia seca, en comparación con el requisito de 400 a 1000 gramos de agua de las plantas C_3 . Además, las plantas C_4 no se inhiben ante concentraciones altas de oxígeno, a diferencia de las especies C_3 . Un motivo por el cual las plantas C_4 son más eficientes con abundante luz y temperatura alta es que tienen poca fotorespiración; es decir, el fotosíntesis de la planta no se desprende con la respiración a medida que la intensidad luminosa aumenta. Se ha reportado

Figura 2-10. Respuesta fotosintética comparativa de las plantas C_3 y C_4 al aumento de la intensidad luminosa y de la temperatura. La tasa de fotosíntesis de las plantas C_3 alcanza un máximo a una intensidad luminosa y a una temperatura moderadas mientras que las plantas C_4 prosperan en condiciones de luz brillante y de alta temperatura.



que algunas plantas C_4 son más resistentes al rozamiento de los insectos (Caswell, *et al.*, 1973), quizá porque suelen tener un contenido proteico más bajo. Por otra parte, Hanson y Hanson (1979) reportaron que el detrito formado a partir de plantas C_4 era una fuente de alimento más rica para los consumidores de una marisma, que el detrito que se origina a partir de plantas C_3 .

Las especies con fotosíntesis tipo C_4 son particularmente abundantes en la familia de los pastos (Gramineae). Como sería de esperarse las especies C_4 son la vegetación que predomina en desiertos y praderas en climas cálidos y tropicales, pero son poco frecuentes en los bosques y las latitudes nubladas del norte, donde predominan la luz de intensidad baja y las bajas temperaturas. En la tabla 2-6 se ilustra cómo aumenta la proporción de especies C_4 a lo largo del gradiente que abarca desde las praderas frescas y húmedas de la región del medio oeste de Estados Unidos hasta los desiertos cálidos y secos del suroeste y también como difieren las proporciones C_4/C_3 según las estaciones del año en los desiertos templados. No resulta sorprendente que el pasto cuatresma (*Digitaria sanguinalis*), una legendaria plaga de los prados domésticos, resulte ser una especie C_4 como otras "hierbas" diversas que se desarrollan bien en espacios abiertos de tipo cálido fabricados por el hombre.

A pesar de su eficiencia fotosintética interior a nivel de las hojas, las plantas C_4 dan lugar a la mayor parte de la producción fotosintética mundial, posiblemente porque son más competitivas en comunidades mixtas en las cuales se producen efectos de sombreado y donde de la luz y la temperatura son promedio, más bien que extremas (observe en la figura 2-10 que las plantas C_3 se desempeñan mejor que las plantas C_4 en condiciones de luz y temperatura bajas). Este parece constituir otro buen ejemplo del principio que dice que "el todo no es la suma de sus partes". En el mundo real no siempre sobrevive aquella especie que es superior simplemente desde el punto de vista fisiológico en condiciones óptimas, sino más bien aquellas especies que son superiores en cultivos múltiples en condiciones variables que no siempre son las óptimas. Para expresarlo de otro modo, lo que es eficiente de manera aislada, no necesariamente es eficiente en un ecosistema en el cual la interacción entre las especies y el ambiente abiótico es vital para la selección natural.

Las plantas de las cuales los humanos dependen en la actualidad para alimento, como trigo, arroz, papa y la mayoría de las verduras, son en su mayoría plantas C_3 , porque casi todas las cosechas adecuadas para agricultura mecanizada se desarrollaron en la zona templada del norte. Las cosechas de origen tropical, como maíz, sorgo y caña de azúcar son plantas C_4 . Por supuesto, es necesario desarrollar más variedades C_4 para uso en los desiertos irrigados y en los Trópicos.

Otro modo de fotosíntesis particularmente adaptado a los desiertos es el **metabolismo del ácido crasuláceo**, MAC (CAM, en inglés). Varias plantas suculentas del desierto, incluyendo los cactus, cierran sus estomas durante las horas calidas del día y los abren durante las horas frescas de la noche. El dióxido de carbono absorbido a través de las aperturas de las hojas se almacena como ácidos orgánicos (de ahí el nombre de este proceso) y no se "fija" hasta el siguiente día. Esta *photosynthesis reversada* reduce considerablemente las pérdidas de agua en el transcurso del día, aumentando en consecuencia la capacidad de la planta suculenta para mantener su equilibrio de agua y reserva de agua almacenada.

Los microorganismos llamados **bacterias quimiosintéticas** se denominan **quimiotrofos** porque obtienen su energía para asimilar dióxido de carbono a componentes celulares no por la fotosíntesis sino mediante la oxidación química de compuestos inorgánicos simples; por ejemplo, amoníaco a nitrato, nitrato a nitrato, sulfuro a azufre y hierro ferroso a hierro férrico. Son capaces de crecer en la oscuridad, aunque la mayoría requiere de oxígeno. La bacteria sulfurosa *Thiobacillus*, que suele abundar en los manantiales sulfurosos y las diversas bacterias nitrógenadas que son importantes en el ciclo del nitrógeno constituyen algunos ejemplos.

En su mayoría, los quimiotrofos participan en la recuperación del carbono más bien que en la producción primaria, porque su fuente energética en último término es la materia orgánica producida por la fotosíntesis. Sin embargo, en 1977 se descubrieron ecosistemas singulares en las profundidades del mar, los cuales se basan totalmente en bacterias quimiotrofos que no dependen de una fuente de fotosíntesis. Estos ecosistemas están ubicados en áreas totalmente oscuras donde el fondo del mar se encuentra en expansión y da lugar a ventallas hidrotermales de las cuales escapa agua sulfurosa rica en minerales y caliente. En ese sitio, ha evolucionado toda una red alimenticia de organismos marinos principalmente **quimiosintéticos** (es decir, especies que no se encuentran en otros sitios). La cadena alimenticia se inicia con bacterias que obtienen su energía para fijar carbono y producir materia orgánica oxidando el sulfuro de hidrógeno (H_2S) y otros productos quimicos. Los caracoles y otros herbívoros se alimentan de los lapidos bacterianos de las partes más frías de la estructura de la ventalla hidrotermal, extratas almefas de 30 centímetros de largo y gusanos tubulares de 3 metros de longitud han evolucionado en una relación mutualista con las bacterias quimiosin-

Porcentaje de especies C_4 en una sección transversal de este a oeste de praderas y desiertos de Estados Unidos

Ecosistema		Porcentajes de especies C_4
Pradera de pastos altos	50	
Pradera de pastos mixtos	67	
Pradera de pastos cortos	100	
Plantas anuales de verano del desierto	100	
Plantas anuales de invierno del desierto	0	

Fuente: Segun E. P. Odum, 1983.

Tabla 2-6

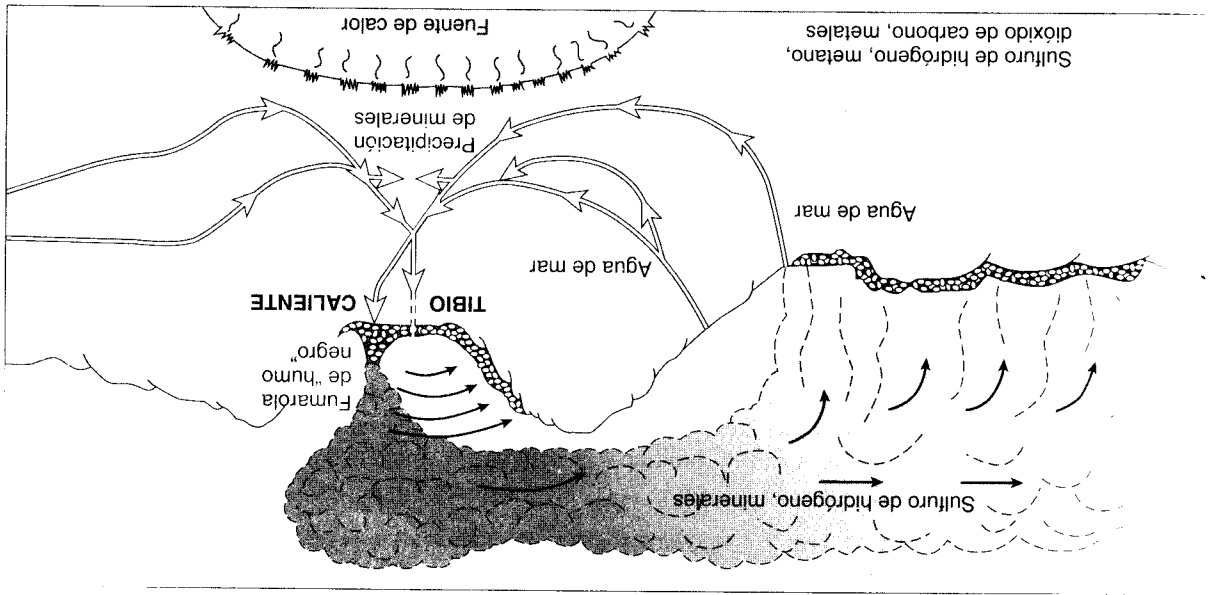


Figura 2-11. Diagrama de una ventila hidrotermal en las profundidades del mar. Las ventilas volcánicas en las cordilleras de la parte media del océano producen columnas de "humo negro", rico en sulfuro de hidrógeno y minerales. La fumarola de la ventila está cubierta de lapas, gusanos del fondo del mar (como poliquetos) y grandes gusanos tubulares. Los cangrejos y los mejillones también tienen su hogar entre los ricos depósitos (cortesía de V. Tunnicliffe).

ricas que viven en sus tejidos, y también hay allí cangrejos y peces depredadores. Estas comunidades de las ventilas hidrotermales constituyen en realidad un ecosistema muy antiguo que funciona con energía geotérmica, ya que el calor del centro de la Tierra da lugar a compuestos reducidos de azufre que constituyen la fuente energética para este ecosistema. En la figura 2-11 se muestra un diagrama de la estructura de las ventilas hidrotermales. Para comparar revisiones e ilustraciones de algunos de estos animales véase Tunnicliffe (1992).

En el mundo, entre las formas de vida multicelulares, la diferencia entre autótrofos y heterótrofos es muy clara y el oxígeno gaseoso es fundamental para la supervivencia de la mayoría de los heterótrofos. No obstante, entre los microorganismos (las bacterias, hongos, algas y protozoos más primitivos) muchas especies y variedades no están tan especializadas. Mas bien están adaptadas para vivir o desplazarse entre la condición autótrofa y la heteró-

Tipos de descomposición y de organismos que descomponen

En el mundo a gran escala los procesos heterotrofos de descomposición (catabolismo) se equilibran de manera aproximada con el metabolismo autótrofo (anabolismo), como se indicó en la declaración de la presente sección, aunque este equilibrio varía mucho localmente. Si se considera en sentido amplio la descomposición como "una oxidación biótica que produce energía", entonces varios tipos de descomposición son aproximadamente paralelos a los tipos de fotosíntesis al considerar los requerimientos de oxígeno.

- Tipo 1. La *respiración aerobia*, en la cual el oxígeno gaseoso (molecular) es el aceptor de electrones (oxidante).
- Tipo 2. La *respiración anaerobia*, en la cual no participa el oxígeno gaseoso. Un compuesto inorgánico distinto del oxígeno con compuesto orgánico es el aceptor de electrones (oxidante).

rio, como
que casi to-
templada
plantas C₃
rigidos y
bolismo del
luyendo
las horas
hojas se
esta el si-
za en el
para man-
químico-
elulares
los sim-
so a hic-
eno. La
s diver-
n algu-
s bien
materia
sistemas
sumio-
picados
lugar a
En ese
frecuente
para se
gánica
los otros
una de
s de 3
mosin-

- Tipo 3. *Fermentación*, que también es anaerobia, pero el compuesto orgánico oxidado es además el aceptor de electrones (*oxidante*).

La **respiración aerobia** (Tipo 1) es el inverso de la fotosíntesis: es el proceso por el cual la materia orgánica ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) se descompone nuevamente a CO_2 y H_2O con liberación de energía. Todas las plantas y animales superiores y la mayoría de las moneras y de los protistas obtienen su energía para mantenimiento y formación de material celular de este modo. La respiración completa rinde CO_2 , H_2O , y material celular, pero el proceso puede realizarse de manera incompleta dejando compuestos orgánicos que contienen energía y pueden usarse posteriormente por otros organismos. La ecuación de la respiración aerobia se escribe de manera típica como sigue:



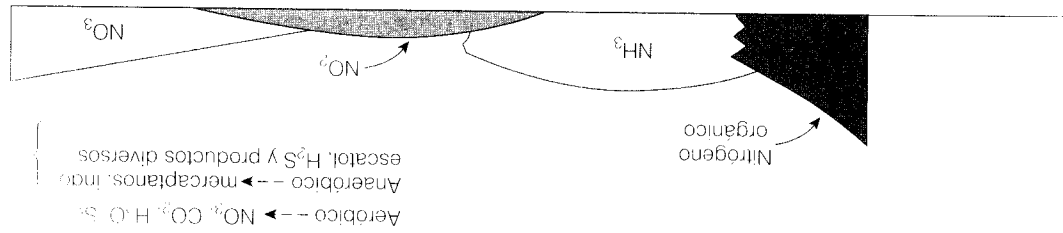
Como recordara el lector, durante la fotosíntesis la energía solar se captura y almacena en los enlaces de alta energía en los carbohidratos y se libera oxígeno en el proceso. El carbohidrato (como un azúcar monosacárido, $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) se emplea por el autótrofo o se ingiere por el heterótrofo. La energía contenida en el carbohidrato se libera durante la respiración mediante la glucólisis y el ciclo de Krebs; también se libera el dióxido de carbono y agua. Prácticamente en todos los ecosistemas los autótrofos fotosintéticos suministran energía para el sistema total. Por tanto, la fuente de energía en último término para este tipo de sistemas es el Sol.

La respiración en ausencia de O_2 (**respiración anaerobia**) se encuentra restringida principalmente a los saprofitos, como bacterias, levaduras, mohos y protozoos; aunque ocurre como un proceso dependiente en ciertos tejidos de los animales superiores (por ejemplo, en la contracción muscular). Las **bacterias productoras de metano** son ejemplos de anaerobios obligados que descomponen los compuestos orgánicos produciendo metano (CH_4) por reducción de carbono orgánico o mineral (carbonatos), empleando así ambos tipos de meta-bolismo anaerobio. En los entornos acuáticos como los pantanos y ciénagas de agua dulce, el gas metano, a menudo conocido como "gas de los pantanos", se eleva a la superficie donde puede ser oxidado o si se incendia, ¡puede ser reportado como un ovni (objeto volador no identificado)! Las bacterias productoras de metano también participan en la descomposición del forraje en la panza del ganado y de otros rumiantes. A medida que el hombre agote los suministros de gas natural y de otros combustibles fósiles, quizá considere la posibilidad de domesticar estos microbios para producir metano a gran escala a partir de estiércol u otras fuentes orgánicas.

Desulfurobacterio y otras variedades de bacterias reductoras de sulfatos, son casos de respiración anaerobia (Tipo 2) importantes desde el punto de vista ecológico, porque reducen el SO_4 en sedimentos profundos y en aguas sin oxígeno, como el Mar Negro, a H_2S gaseoso. El H_2S puede elevarse a los sedimentos poco profundos o aguas superficiales en donde puede ser oxidado por otros organismos (por ejemplo, las bacterias sulfurosas fotosintéticas). De manera alternativa, el H_2S puede combinarse con Fe y Cu y muchos otros minerales. Quizá hace millones de años la producción microbiana de minerales haya sido responsable de muchos de nuestros depósitos más valiosos de minerales metálicos. El aspecto negativo es que las bacterias reductoras de azufre provocan daños de miles de millones de dólares al año por la corrosión de los metales a causa del H_2S que producen. Las *levaduras*, por supuesto, son ejemplos bien conocidos de organismos que realizan la **fermentación** (Tipo 3). No sólo son importantes desde el punto de vista comercial, sino que también abundan en el suelo, donde ayudan a descomponer los residuos de las plantas.

Como ya indicamos, muchos tipos de bacterias son capaces de realizar respiración tanto aerobia como anaerobia, pero los productos finales de estas dos reacciones difieren y la cantidad de energía liberada es muy inferior en condiciones anaerobias. Por ejemplo, la misma especie de bacteria, *Aerobacter*, puede cultivarse en condiciones anaerobias y aerobias

DESCOMPOSICIÓN DE MATERIA ORGÁNICA NITROGENADA



DESCOMPOSICIÓN DE MATERIA CARBONOSA

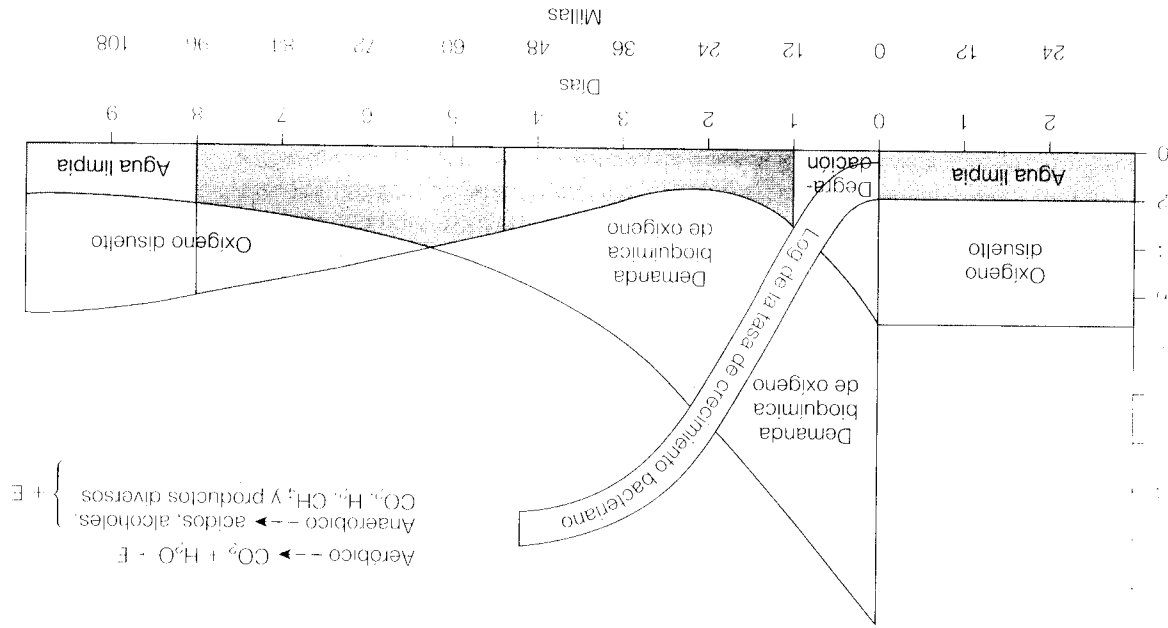


Figura 2-12. Diagrama que ilustra los productos finales de los metabolismos aerobio y anaerobio cuando entra a un arroyo una dosis excesiva de lodo que contiene materia nitrogenada y carbonosa. Este suministro de nutrientes provoca con rapidez demanda bioquímica en el sistema.

empleando glucosa como fuente de carbono. Cuando hay oxígeno presente casi toda la glucosa se transforma en biomasa bacteriana y CO_2 , pero en ausencia de oxígeno la descomposición es incompleta, una porción mucho menor de la glucosa termina como carbono celular y se libera al ambiente una serie de compuestos orgánicos (como etanol, ácido fórmico, ácido acético y butanodio). Se requieren especialistas bacterianas adicionales para oxidar estos compuestos más ampliamente y recuperar energía adicional. Cuando la tasa de suministro del entorno orgánico al suelo y los sedimentos es alta, las bacterias, hongos, protozoarios y otros organismos crean condiciones anaerobias usando el oxígeno con más rapidez de la que puede difundirse hasta el suelo. La descomposición no se detiene en ese momento sino que continúa a menudo a una tasa más lenta, con tal que este presente una diversidad adecuada de tipos metabólicos microbianos anaerobios.

da lugar a una **demanda biológica de oxígeno** (DBO) causada por la respiración bacteriana durante la descomposición de los productos de desecho. De este modo, el sistema del arroyo se hace mas anaerobio como resultado del proceso de descomposición, lo que se caracteriza por una reducción del contenido de oxígeno y de la diversidad biológica. Debe tenerse presente que los productos finales del metabolismo anaerobio contienen ácidos, alcoholes y compuestos que podrían dañar la vida acuática del arroyo.

Aunque los organismos que descomponen anaerobios (tanto eubios como facultativos) son componentes inconspicuos de la comunidad, sin embargo, son importantes dentro del ecosistema, porque solo ellos pueden respirar o fermentar la materia orgánica a oscuras, en las capas de suelo sin oxígeno y sedimentos acuáticos. De este modo, "rescatan" la energía y los materiales temporalmente perdidos en el derribo de suelos y sedimentos.

El mundo anaerobio de la actualidad quizá constituya un modelo claro del mundo primitivo, porque se cree que las primeras formas de vida fueron procariontes anaerobios. Rich (1978) describió la evolución de la vida en los dos pasos siguientes: Primero, la vida del precámbrico evolucionó a medida que aumento la energía libre debido a que se alargó la cadena de transporte de electrones (la *calidad* de la energía disponible para los organismos aumento). En el segundo paso, el reino de la evolución multicelular convencional, el valor energético de una unidad de materia orgánica se fijo (aceptar de electrones en último término — oxígeno) y la vida evolucionó en respuesta a la *cantidad* de energía disponible para los organismos.

En el mundo de la actualidad los compuestos inorgánicos y orgánicos reducidos producidos mediante procesos microbianos sirven como reservorios de carbono y energía fijada por la fotosíntesis. Cuando se exponen posteriormente a condiciones aerobias, estos compuestos sirven como susstratos para los heterótrofos aerobios. En consecuencia, ambos estilos de vida están íntimamente acoplados y funcionan de manera conjunta para beneficio mutuo. Por ejemplo, un sistema de disposición de aguas negras que es un subsistema de descomposición producido por ingeniería humana, depende de la sociedad entre organismos que descomponen anaerobios y aerobios para alcanzar la eficiencia máxima.

La descomposición: generalidades

La descomposición se debe a procesos tanto abióticos como bióticos. Por ejemplo, los incendios de las praderas y forestales no sólo constituyen factores importantes de control (como discurremos adelante) sino que también "descomponen" el derribo, liberando grandes cantidades de CO_2 y otros gases a la atmósfera y minerales al suelo. El fuego es un proceso importante e inclusive necesario en los ecosistemas que dependen de los *incendios* (dependencias de alguna perturbación) en los cuales las condiciones físicas son tales que los microbios que descomponen no están a la par con la producción orgánica. La acción de mollicida del agua que se congela y se descongela y el flujo de la misma también descomponen en parte la materia orgánica reduciendo el tamaño de las partículas. Sin embargo, a larga los microorganismos heterótrofos o saprofitos actúan en última instancia sobre los cuerpos muertos de las plantas y de los animales. Por supuesto, este tipo de descomposición es el resultado del proceso por el cual las bacterias y los hongos convierten alimento para sí mismas. En consecuencia, la descomposición ocurre a través de transformaciones de energía dentro de los organismos y entre ellos y es una función absolutamente vital. Si no ocurriera ese proceso todos los nutrientes pronto quedarían atrapados en cuerpos muertos y no se podría producir vida nueva. Dentro de las células bacterianas y los microbios hongos se encuentran las enzimas necesarias para llevar a cabo reacciones químicas específicas. Cuando estas enzimas se secretan sobre la materia muerta, algunos de los productos de la descomposición se absorben en el interior del organismo como alimento, mientras que otros productos quedan en el ambiente o se excretan por las células. Ninguna especie única de saprofito puede

SECTION 8

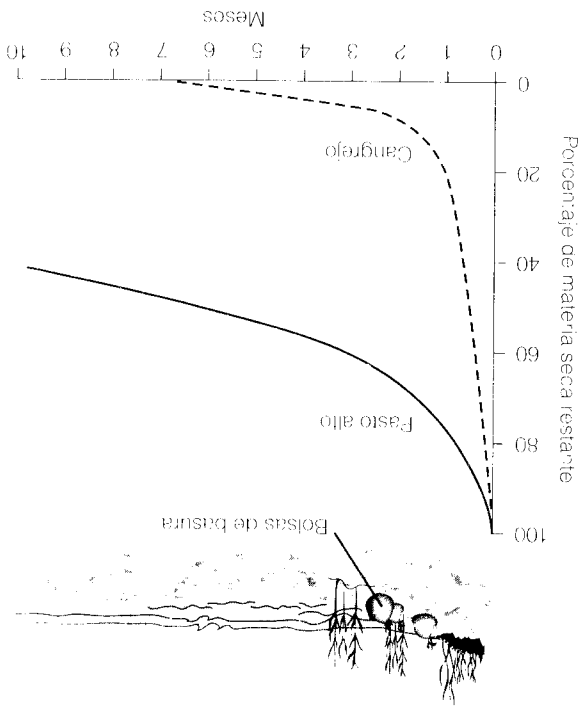
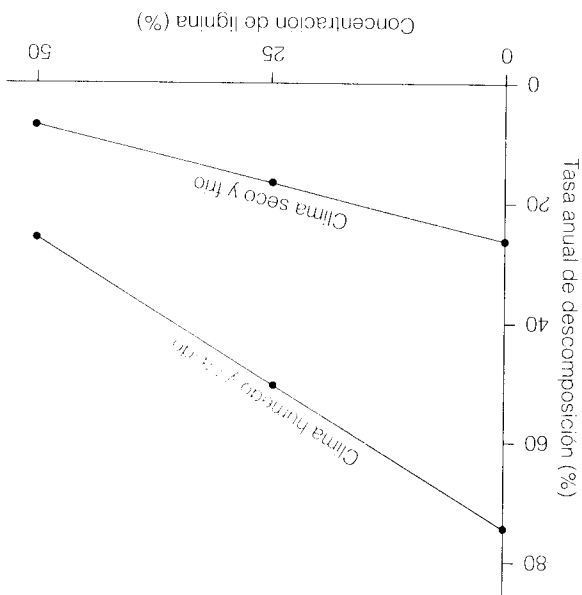


Figura 2-13. Ejemplo de la descomposición en un pan-tal de Georgia. Las tasas de descomposición en términos porcentuales del pasto alto (*Spartina alterniflora*) y de arborescencias de la *Uca pugnax* muertos que quedan en las bolsas para basura de malla de nailon colocadas en el pantano en donde estuvieron sometidas a una inundación por la marea.

descomponer en su totalidad un cuerpo muerto. Sin embargo, las poblaciones de saprofitos que prevalecen en la biosfera consisten de muchas especies que por su acción sucesiva son capaces de descomponer un cuerpo en su totalidad. No todas las partes de los cuerpos de plantas y de animales se descomponen a la misma velocidad. Las grasas, los azúcares y las proteínas se descomponen fácilmente, mientras que la celulosa vegetal, la lignina de la madera, la quitina de los insectos y los huesos de animales se descomponen muy lentamente. En la figura 2-13 se muestra la comparación de la tasa de descomposición de pasto muerto de los pantanos y campos violistas colocados en "bolsas de basura" de malla de nylon en una marisma de Georgia. Observe que la mayor parte de los restos de animales y cerca del 25% del peso seco de pasto de pantano, se descompusieron en cerca de dos meses, pero 75% restante del pasto, consumido principalmente por celofanos, se descomponió de manera que después de 10 meses aún quedaba 40% del pasto, pero todos los restos de campos violistas habían desaparecido de la bolsa. A medida que el dentro se divide más finamente y los capar de la bolsa las actividades saprofitas se aceleran y por lo tanto se aceleran la descomposición de los materiales que se acumulan en el pantano. El modelo gráfico de la figura 2-14 muestra los organismos que se acumulan en el pantano, enriqueciendo y protegiendo el organismo así mismo un uso oportuno de los organismos que se acumulan en el pantano. Observe que la actividad saprofitas se aceleran y por lo tanto se aceleran la descomposición de los materiales que se acumulan en el pantano. Observe que la actividad saprofitas se aceleran y por lo tanto se aceleran la descomposición de los materiales que se acumulan en el pantano.

1. **El agua:** El agua es el elemento más esencial para la vida. Sin ella, no habría vida en la Tierra. El agua es necesaria para todos los seres vivos, desde las plantas hasta los animales y los humanos. El agua también es esencial para muchos procesos industriales y agrícolas.

Figura 2-14. Descomposición de la hojarasca del bosque en función del contenido de lignina y del clima (según Van Soest y Meentemeyer, 1978).



3) la *producción* relativamente rápida de humus y la liberación de productos orgánicos adicionales solubles por los saprofitos; y 4) la *mineralización* más lenta del humus. La **mineralización** es la liberación de nutrientes enlazados orgánicamente de forma inorgánica disponible para plantas y microbios.

La lentitud de la descomposición de las sustancias del humus es un factor en el retraso de la descomposición y de la acumulación del oxígeno en un ecosistema que ha estado bajo tensión. En su apariencia general el humus es una sustancia oscura, coloidal o amorfa, a menudo de color marrón amarillento, difícil de caracterizar químicamente. No hay grandes diferencias en las propiedades físicas o la estructura química del humus de los distintos ecosistemas terrestres, pero los estudios sugieren que los materiales del humus marino tienen un origen distinto y por tanto, su estructura difiere. Esta diferencia se relaciona con el hecho de que no hay plantas lenosas ricas en lignina en el mar, de modo que los componentes del humus se derivan de compuestos químicos de las algas menos aromáticos.

En términos químicos, las sustancias del humus son condensaciones de compuestos aromáticos (fenoles) combinados con productos de descomposición de proteínas y polisacáridos. Un modelo de la estructura molecular del humus derivado de la lignocelulosa se muestra en la figura 2-15. Los anillos fenólicos del benceno y el enlace de cadena lateral hacen que estos compuestos sean recalcitrantes a la descomposición microbiana. Irónicamente, muchos de los materiales tóxicos que los humanos agregan en la actualidad al ambiente, como los herbicidas, pesticidas y efluentes industriales, son derivados del benceno y provocan grandes problemas por su baja capacidad para degradarse y su toxicidad.

El presupuesto energético general de un ecosistema refleja un balance entre las entradas y los gastos (es decir, un equilibrio entre producción y descomposición) del mismo modo que la fotosíntesis de las plantas verdes (autótrofos) y el transporte de materia orgánica procedente de fuentes externas hacia el ecosistema. Ditemos más al respecto de este equilibrio entre la producción, *P*, y la descomposición, *R*, en el capítulo 3.

El detrito, el humus y otras materias orgánicas que experimentan descomposición, son importantes para la fertilidad del suelo. Estos materiales suministrarán una textura favorable al suelo para el desarrollo de las plantas. Cualquiera jardinero sabe que cuando se agrega materia

La actividad biológica en el suelo húmedo, aumenta considerablemente la actividad del fardín para producir verduras y flores! Además, muchos productos orgánicos forman complejos con minerales, afectando así considerablemente la disponibilidad de estos últimos. Por ejemplo, la **quelación** (de *chela* = "garras" refiriéndose a "agarrarse") es la formación de complejos con iones metálicos, mantiene al elemento en solución y sin toxicidad en comparación con las sales inorgánicas del metal. Como los desechos industriales están llenos de metales tóxicos, es afortunado que la quelación de los productos de descomposición natural de la materia orgánica funcione mitigando los efectos tóxicos para los organismos. Por ejemplo, la toxicidad del cobre para el fitoplancton se correlaciona con la concentración de ion (Cu^{++}) libre, no con la concentración total de cobre. En consecuencia, una cantidad dada de cobre es menos tóxica en un ambiente marino costero que sea orgánicamente rico en comparación con el mar abierto, donde hay menor cantidad de materia orgánica para formar complejos con el metal.

Los suelos están constituidos por una combinación variable de minerales, materia orgánica, agua y aire. Las definiciones recientes de suelo (Coleman y Crossley, 1996) incluyen la frase "con sus organismos vivos". Por tanto, el suelo fértil y saludable está vivo y compuesto de componentes bióticos y abióticos que tienen diversas interacciones (ver en el capítulo 5 más detalles respecto a la ecología del suelo).

Numerosos estudios han demostrado que los animales pequeños (como protozoarios, garrapatas del suelo, colémbolos, nemátodos, ostrácosos, caracoles y lombrices de tierra) son muy importantes para la descomposición y para mantener la fertilidad del suelo. Cuando se retira selectivamente esta microfauna la descomposición del material muerto de plantas, se hace mucho más lenta, como se resume en la figura 2-16. Aunque muchos animales que se alimentan de detritos (*detritívoros*) no son capaces de digerir las sustancias que contienen lípidos, pero que obtienen su energía alimenticia principalmente de la microflora del material, aceleran la descomposición de los desechos de plantas de diversas maneras indirectas: 1) descomponiendo el detrito o **materia orgánica de partículas finas** (MOPB) en pedacitos más pequeños, aumentando así el área superficial disponible para la acción microbiana; 2) agregando proteínas u otras sustancias (a menudo en las excreciones de animales), las cuales estimulan el desarrollo microbiano; 3) estimulando el crecimiento y la actividad metabólica de estas poblaciones microbianas al consumir algunas de las bacterias y hongos. Además, muchos detritívoros son **coprófagos** (de *kopros* = "estercor"), es decir, regularmente ingieren pastillas fecales después de que estas han sido contrahecidas por los hongos y la actividad microbiana del ambiente. En el mar, los unicelulares pelágicos se alimentan filtrando la

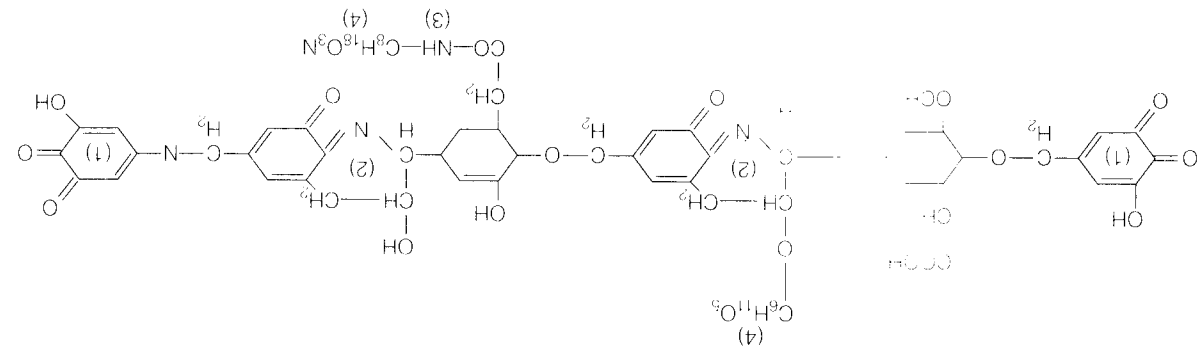
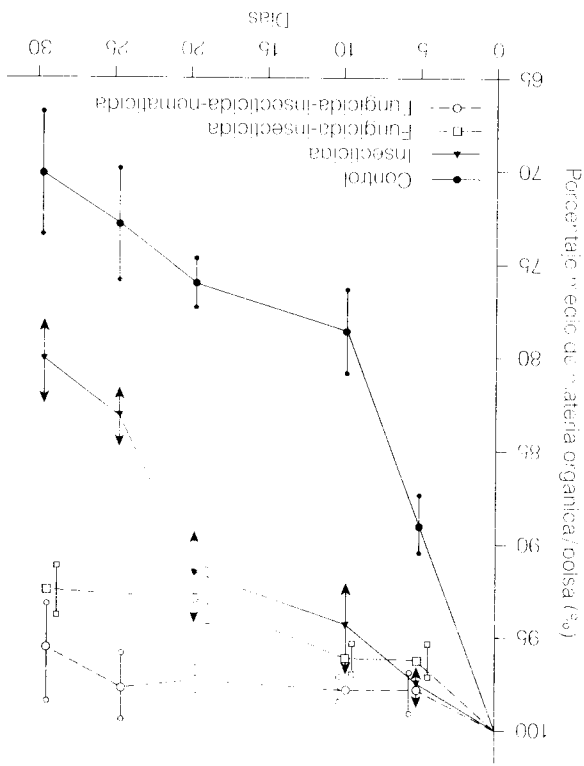


Figura 2-15. Modelo de una molécula de humus, donde se ilustran (1) los anillos aromáticos o fenólicos de benceno; (2) los anillos cíclicos de nitrógeno; (3) las cadenas laterales nitrogenadas y (4) los residuos de carbonatos, todos los cuales hacen que el humus sea difícil de descomponer.

Figura 2-16. La pérdida de materia orgánica en bolsas de materia orgánica en una pradera se hace mucho más selectiva cuando se retiran selectivamente los microartrópodos, los nematodos (según Santos *et al.*, 1981). Es decir, los hongos y los hongos en la descomposición de la materia orgánica del suelo.



microflora del agua y producen grandes pastillas fecales que se ha demostrado constituyen una fuente alimenticia importante para otros animales, incluyendo los peces. En las praderas, los hongos también presentan con frecuencia comportamientos coprológicos (ingiriendo sus propias pastillas fecales).

La importancia del tamaño de partícula se revela mediante una comparación de agricultura con y sin labranza. En la labranza convencional que incluye arado profundo o una o más veces al año, los residuos orgánicos se descomponen en pequeños pedacitos, originando una cadena alimenticia de detritos basada en las bacterias. Cuando la labranza se reduce o se elimina (labranza limitada o ausencia de la misma), predomina una cadena alimenticia basada en hongos, porque estos son más eficaces para descomponer partículas de gran tamaño que las bacterias. Los detritívoros, como las lombrices de tierra, abundan más cuando se reduce la labranza (Hendrix *et al.*, 1986). Varios estudios también indican que los lagartos pueden y de hecho aceleran la descomposición de las aguas negras (Ver NCR, 1996b). Use el Reclaimed Water and Shaded in Food Crop Production ("Uso de agua de desecho y fodo para la producción de cosechas alimenticias"), para detalles respecto a los costos y beneficios de usar fodo de aguas negras y aguas de desecho en los agroecosistemas para producción de cosechas).

Aunque la mineralización de la materia orgánica que suministra nutrientes para las plantas se ha superado como la función primaria de la descomposición, esta función ha recibido más atención por parte de los ecólogos. Además de la importancia de los saprofitos como alimento para otros organismos, las sustancias orgánicas que liberan al ambiente durante la descomposición que ejercen efectos profundos sobre el desarrollo de otros organismos en el ecosistema. Judian Huey sugirió en 1935 el término "horizontes de difusión externa" para referirse a aquellas sustancias químicas que ejercen una acción de retroalimentación sobre el sistema vía el medio externo. Sin embargo, los términos **metaoligos secunarios** o **com-puestos secunarios** son los que se emplean con mayor frecuencia para las sustancias excre-

Las excreciones de este tipo suelen llamarse **sustancias alelopáticas** (de *alleion* = "de cada uno", y *pathy* = "sufrimiento"). Las algas liberan sustancias que ejercen efectos importantes sobre la estructura y el funcionamiento de las comunidades acuáticas. Las excreciones inhibitorias de las hojas y de las raíces de las plantas superiores también son importantes al respecto. Los nogales americanos negros (*Juglans nigra*), por ejemplo, son conocidos por producir juglona, un químico alelopático que interfiere con la capacidad de otras plantas para establecerse en las cercanías. Se ha demostrado que los metabolitos alelopáticos interactúan de manera compleja con los incendios para controlar la vegetación del desierto y de los chaparales. En los climas secos este tipo de excreciones tiende a acumularse y por tanto ejerce mayor efecto que en las condiciones de lluvia. Whitaker y Fenny (1971), Rice (1974), Harborne (1982), Gopal y Gopal (1993), y Seigler (1996) han descrito en detalle el papel que representan las excreciones bioquímicas en el desarrollo y en la estructura de las comunidades.

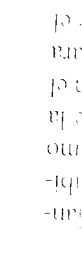
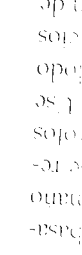
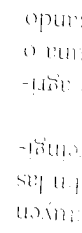
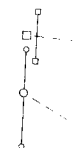
Para resumir, la degradación de materia orgánica es un proceso prolongado y complejo que incluye muchas especies y secuencias químicas; *una biodiversidad que es sumamente importante mantener*. La descomposición controla varias funciones importantes del ecosistema. Por ejemplo, (1) recicla nutrientes a través de mineralización de materia orgánica muerta; (2) que la y compleja nutrientes minerales; (3) recupera microbiológicamente nutrientes y energía; (4) produce alimento para una sucesión de organismos de la cadena alimenticia derivativa; (5) produce metabolitos secundarios que pueden ser inhibidores o estimuladores y a menudo son reguladores; (6) modifica materiales inertes sobre la superficie de la tierra para producir, por ejemplo, el complejo terreno singular llamado "suelo"; (7) mantiene una atmósfera que permite la vida de aerobios de gran biomasa, como los humanos.

Nuevos métodos moleculares para estudiar la descomposición

El estudio de las comunidades microbianas que participan en la descomposición se ha visto gravemente limitado hasta hace poco por nuestra incapacidad para identificar o discriminar entre las diversas especies de bacterias que en ella participan. Con excepción de algunas especies morfológicamente inusuales, todas las bacterias tienen apariencia similar para los humanos cuando se ven al microscopio. Las células que tienen apariencia idéntica, no obstante, quizás lleven a cabo procesos muy distintos. Recientemente los métodos de tinción de células con sondas específicas de ADN como han permitido identificar bacterias en suelos, sedimentos y agua, e inclusive determinar si una célula individual posee o no algún gen para descomposición de compuestos específicos. Estas técnicas moleculares también parecen prometedoras para indicar si un gen está "funcionando" o no en la célula. Dichas técnicas harán posible describir como funcionan las comunidades de saprofitos con el mismo detalle que los ecólogos han proporcionado respecto a las comunidades de organismos superiores.

Balances mundial entre la producción y la descomposición

A pesar de la amplia gama y diversidad de funciones en la naturaleza, la clasificación simple en autótrofos-heterótrofos-saprofitos es buena como herramienta de trabajo para describir la estructura ecológica de una comunidad biótica. La *producción*, el *consumo* y la *descomposición* son términos útiles para describir funciones generales. Estas y otras categorías ecológicas se



El retraso en el uso y descomposición favorece la producción de los productos del metabolismo animal. El ecosistema puede ajustarse con rapidez a las condiciones cambiantes.

En 1966, los microorganismos suministraron un grado de estabilidad y sustentabilidad que pueden vivir sin lo que Laxton (1966) llama en cierta ocasión "los microbios amistosos". Las transformaciones biológicas de los seres humanos y otros organismos superiores son más metabólicas, pero colectivamente estos inferiores son muy vegetales y realizan funciones metabólicas y algunas pueden estar bastante especializadas hasta el punto de que una especie participe en más de una función básica. Los especies individuales de plantas y animales no necesariamente a especies como tales, ya que una población particu-

lar de plantas o animales puede ser importante en la sociedad por su producción de combustibles fósiles se acumularon en el suelo y el oxígeno en la atmósfera debido a dicho retraso. Es muy importante comprender que la actividad humana es una actividad poco inteligente pero muy rápida, esta acelerando esa descomposición. 1) quemar la materia orgánica almacenada en los combustibles fósiles; 2) mediante prácticas agrícolas que aumentan la tasa de descomposición del humus y 3) por la deforestación y la quema de madera muerta (la cual constituye aún la principal fuente energética para las dos terceras partes de las personas que viven en las naciones menos desarrolladas del mundo). Toda esta actividad libera a la atmósfera CO_2 almacenado en el petróleo y en el carbón, en los árboles y en el humus de los suelos de las profundidades del bosque. Aunque la cantidad de CO_2 que se difunde a la atmósfera a causa de las actividades agroindustriales aun es pequeña en comparación con la cantidad total en circulación, la concentración de CO_2 en la atmósfera ha aumentado significativamente desde 1900. En el capítulo 4 examinaremos las posibles consecuencias de esto para la modificación del clima.

9 Microcosmos, mesocosmos y macrocósmos

Declaración

Los pequeños mundos autónomos, o **microcosmos**, en frascos u otros recipientes, como acuarios, permiten simular en miniatura la naturaleza de los ecosistemas. Dichos recipientes pueden considerarse como *microecosistemas*. Los grandes tanques experimentales o estanques en el exterior llamados **mesocosmos** (mundos de tamaño intermedio) constituyen modelos experimentales más realistas, porque están sujetos a factores ambientales que fluctúan de manera natural, como la luz y la temperatura y pueden contener organismos más grandes con historias de vida más complejas. El planeta Tierra, las grandes cuencas o los paisajes naturales denominados **macrocósmos** (el mundo natural o "gran mundo"), son sistemas naturales que se emplean para realizar medidas básicas o de "control".

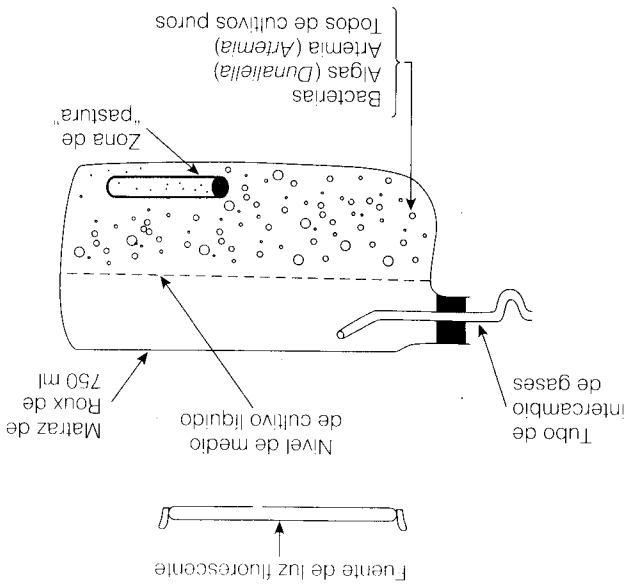
El mesocosmos autónomo que incluya humanos, llamado *Biosfera-2*, se inició por primera vez para construir una zona bio-regenerativa como la que podría construirse algún día en la Luna o en planetas cercanos. Las naves y estaciones espaciales que permanecen en la actualidad no son autónomas y sólo pueden permanecer en el espacio por periodos breves, a menos que reciban suministros frecuentes de la Tierra. Las características y los procesos de la biosfera que han evolucionado de manera natural deben aunar a la "biosfera" industrial diseñada por el hombre (Severinghaus *et al.*, 1994) con objeto de poder diseñar sistemas que simulen la sustentabilidad del ecosistema.

Explicación y ejemplos

Es posible diferenciar dos tipos fundamentales de microcosmos en el laboratorio: 1) microecosistemas derivados directamente de la naturaleza por sembrado múltiple de medios de cultivo con muestras del ambiente; 2) sistemas constituidos al ir agregando especies de cultivos (libres de otros organismos vivos) hasta obtener las combinaciones deseadas. Los sistemas derivados representan una naturaleza "reducida" o "simplificada" que incluye aquellos organismos capaces de sobrevivir y funcionar juntos por periodos prolongados dentro de los límites del recipiente, del medio de cultivo y del ambiente de luz y de temperatura que impone el experimentador. Por tanto, dichos sistemas suelen destinarse a simular alguna situación específica del exterior. Por ejemplo, el microcosmos que se muestra en la figura 2-17 se deriva de un estanque de aguas negras; en el ejemplo de la figura 2-18 se ilustra un **microcosmos acuático típico** (MAT) según Taub (1989, 1993, 1997). Un problema que surge con los microecosistemas derivados es lo difícil que resulta determinar su composición exacta, especialmente de bacterias. El uso ecológico de sistemas derivados o "de sembrado múltiple" fue empleado de manera pionera por H. T. Odum y sus estudiantes.

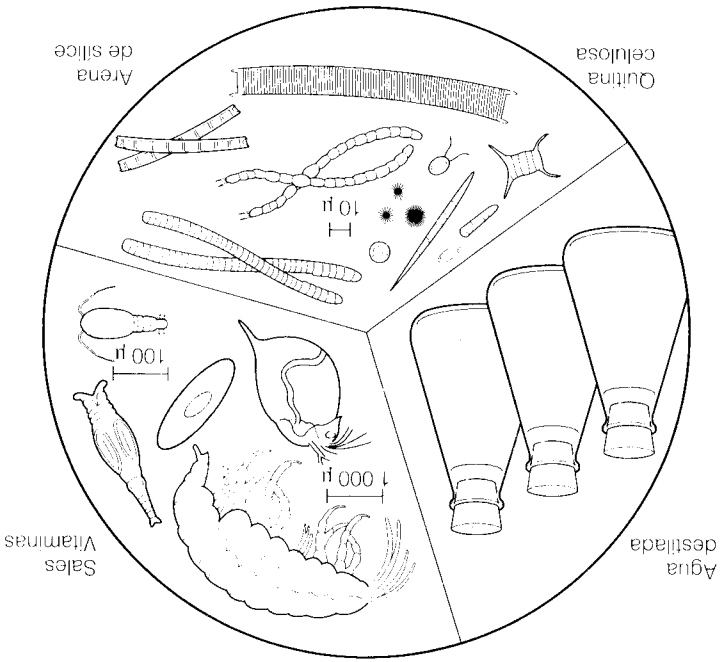
En el método del cultivo puro se construyen sistemas definidos agrupando componentes previamente aislados y estudiados con cuidado (figura 2-17). Los cultivos resistentes suelen llamarse **gnorobioticos** porque se conoce su composición exacta, incluyendo la presencia o la ausencia de bacterias. Los cultivos gnorobioticos se han usado principalmente para estudiar la nutrición, biogénesis y otros aspectos de especies unicelulares o cepas o para estudiar las interacciones entre las especies, pero los ecólogos han experimentado con mezclas de cultivos somados completos para diseñar comunidades (Taub, 1989, 1993, 1997; Taub *et al.*, 1998). Estos métodos son similares con el microecosistema del laboratorio son paralelos a los métodos complicados con ambientes propiamente ecológicos y microbiológicos mediante los cuales los ecólogos han intentado estudiar las leyes y otros sistemas de gran tamaño del mundo real. Para una revisión de los primeros trabajos ecológicos con microcosmos y una discusión de la controversia del acuario equitativo, ver Beyers, Ver Beyers (1984, 1980), Beyers y Odum (1995), y Taub (1993, 1997).

Figura 2-17. Microcosmos gnotobiótico que contiene tres especies de cultivos puros. El tubo suministra un área en la cual las algas pueden multiplicarse libremente sin ser ingeridas por las artemias para evitar su consumo excesivo (según Nixon, 1969).



Nixon, 1969).

Figura 2-18. Diagrama de un montaje de microcosmos acuático tipificado (MAT) (tomado de Taub, F. B., 1989. Desarrollo y pruebas con microcosmos acuáticos estandarizados. En *Aquatic toxicology*, vol. 2 ed. A Boudou y F. Ribeyre, 47-92. Boca Raton, Florida: CRC Press. Reproducido con autorización.)



Existe un concepto erróneo común acerca del acuario "equilibrado" para peces. Es posible lograr un balance adecuado de gases y de alimento en un acuario cuando se mantiene una proporción baja de peces respecto a la de agua y plantas. En 1851, Robert Warington "estableció ese balance maravilloso y admirable entre los reinos animal y vegetal" en un acuario de 12 gdlones, empleando algunos peces dorados, caracoles y muchas valisnerias (*Vallisneria*) y también una diversidad de microorganismos asociados (Warington, 1851). No solo reconoció con claridad el papel recíproco de peces y plantas, sino que también observó correctamente la importancia de los caracoles detritívoros "para descomponer la vegetación y el mucus" convirtiéndolo así lo que de lo contrario actuaría como agente venenoso en un pabullo rico y fructífero para el desarrollo vegetal". La mayoría de los intentos de balancear los acuarios falla porque éstos contienen demasiados peces respecto a los recursos disponibles (un caso elemental de sobrepoblación). Para lograr la autosuficiencia total, un pez de tamaño mediano requiere de muchos metros cúbicos de agua y organismos alimenticios en ella. Como el "observar a los peces" suele ser la motivación usual para mantener acuarios en el hogar, en la oficina o en la escuela, se requieren subsidios de alimento y limpieza periódica para permitir el agrupamiento de gran número de peces en espacios pequeños. En otras palabras, el piscicultor aficionado debería establecer acuarios basados en la ciencia del ecosistema. ¡Los peces (y los seres humanos) requieren de más espacio de lo que uno podría pensar!

Los grandes tanques en el exterior y los canales de descarga de agua en sistemas acuáticos y diversos tipos de recipientes para sistemas terrestres, representan **mesocosmos** experimentales que se emplean cada vez con mayor frecuencia y son intermedios entre los sistemas de cultivo de laboratorio y los ecosistemas o paisajes naturales. En la figura 2-19 se muestra una serie de tanques experimentales que sirven como mesocosmos acuáticos. El fondo del tanque se llena de sedimentos y se le agrega agua y organismos basándose en los aspectos que se desea investigar. Estos mesocosmos permiten seguir los cambios estacionales que ocurren con gran claridad y de manera natural en el comportamiento de los organismos y el metabolismo de la comunidad (producción y respiración). Los modelos de mesocosmos tanto en

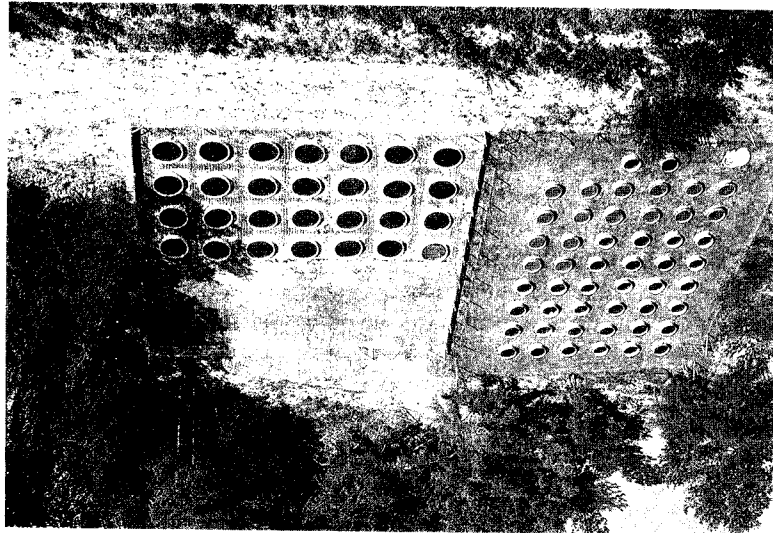


Figura 2-19. Mesocosmos acuático experimental ubicado en el Savannah River Ecology Laboratory (SREL Labo- ratory) de Ecología del Río Savannah (Savannah River Ecology Laboratory) de Aiken, Carolina del Sur.

microcosmos como en exteriores constituyen herramientas útiles para calcular preliminar o ten- tativamente el efecto de los contaminantes o de las perturbaciones impuestas de manera experimental en relación con la actividad humana. El papel que desempeñan los estudios con mesocosmos en el análisis del riesgo ecológico ha sido resumido por Boyle y Fairchild (1997).

Los diversos tipos de mesocosmos cerrados (figura 2-20) han comprobado su utilidad para evaluar el efecto de los incendios, los pesticidas y el enriquecimiento de nutrien- tes en ecosistemas completos (Barrett, 1968; Crowner y Barrett, 1979; W. P. Carson y Barrett, 1988; Hall *et al.*, 1991; Brewer *et al.*, 1994) y tomar en cuenta problemas y formular hipótesis sobre agroecología y ecología del paisaje (Barrett *et al.*, 1995; R. J. Collins y Barrett, 1997; Piles *et al.*, 1998). Por ejemplo, Barrett (1968) al evaluar los efectos de una tensión aguda por insecticidas en un mesocosmos de pradera, determinó no solo que la aplicación de insecticidas reducía los insectos filófagos "blanco" a corto plazo sino también que la aplicación intentó reducir la tasa de descomposición de los desechos vegetales, retrasaba la rotación de nutrientes y reducía la diversidad de insectos (por ejemplo, *Sigmodon hispidus*), y reducía la diversidad de mamíferos (por ejemplo, *Sigmodon hispidus*).



Figura 2-20. Fotografía aérea de 16 mesocosmos cerrados en el Miami University Ecology Research Center (Centro de Investigación Ecológica de la Uni- versidad de Miami), Oxford, Ohio. En esta foto se ilus- tra cómo puede emplearse el método del mesocosmos para investigar restauración del hábitat (ocho meso- cosmos subdivididos a la izquierda), y los efectos de fragmentación del hábitat (en parches) sobre la di- namica de las poblaciones de mamíferos pequeños (ocho mesocosmos) (ocho mesocosmos a la de- recha). Los mesocosmos (corrales) de la derecha ilus- tran un diseño experimental apareado regular en el cual los corrales se emplean para simular los compo- nentes de paisaje (en parches y matriz) (según R. J. Collins y Barrett, 1997).

Cortés de Gary W. Barrett

Sales
Vitaminas

a largo plazo. De este modo, este método del mesocosmos resulta como la aplicación del insecticida "recomendado" afectaba la dinámica del sistema considerado como un todo. Para más datos sobre el concepto y método del mesocosmos, ver F. F. Odum (1984) y Boyle y Fairchild (1997).

La investigación con micro y meso ecosistemas también ha comparado ser útil para probar diversas hipótesis ecológicas generadas de la observación de la naturaleza. Por ejemplo, los mesocosmos terrestres que se ilustran en la figura 2-20 fueron diseñados para evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat ("parque") sobre la dinámica de la población del ratón de los pantanos (*Microtus pennsylvanicus*) en parches experimentales de paisaje. Los resultados de este experimento indicaron que se encontraba una cantidad significativamente mayor de ratones hembra que de ratones macho en el tratamiento fragmentado de tamaño igual al hábitat total, dando como resultado diferencias en la estructura social de las poblaciones de los ratones de los pantanos (R. J. Collins y Barrett, 1997); las observaciones demuestraron que la fragmentación del hábitat ejerce efectos tanto positivos como negativos sobre determinadas especies. En los siguientes capítulos describiremos de qué manera las investigaciones con microcosmos y mesocosmos han ayudado a establecer y aclarar principios ecológicos fundamentales.

La nave espacial como ecosistema

Una manera de visualizar un modelo de ecosistema es considerando los viajes espaciales. Cuando el hombre abandona la biosfera para explorar el espacio durante varios años, es necesario que lleve consigo un ambiente delimitado y encerrado que cubra todas sus necesidades vitales empleando la luz solar para suministrarle energía en el espacio. En viajes que duran desde algunos días hasta varias semanas, como el viaje a la Luna y de regreso, no se requiere un ecosistema que sea totalmente autosustentable porque es posible almacenar suficiente oxígeno y alimentos y los productos de desecho y el CO_2 pueden fijarse o desintoxicarse durante períodos breves. Sin embargo, en viajes más prolongados como viajes a las plantas o para establecer colonias espaciales, es necesario diseñar una nave espacial regenerativa que incluya todas las sustancias abióticas y los métodos para reciclarlas. También es preciso que se realicen los procesos vitales de producción, consumo y descomposición de manera balanceada y por componentes bióticos o por sustitutos mecánicos. En un sentido muy real, la nave espacial autónoma constituye un *mesocosmos humano*.

Los módulos para sustento vital de todas las naves espaciales con tripulantes lanzadas al espacio hasta ahora han sido del tipo *ultraconfinado*; en algunos casos, el agua y los gases atmosféricos se han regenerado parcialmente por métodos físicos-químicos. Se ha considerado la posibilidad de acoplar a los humanos con microorganismos como algas y bacterias productoras de hidrógeno, pero no se ha logrado que este método funcione. Se necesitarían organismos de gran tamaño (en particular para la producción de alimentos), diversidad considerable y por encima de todo, grandes volúmenes de aire y agua para lograr un ecosistema verdaderamente regenerativo que pudiera sobrevivir por períodos prolongados en el espacio sin suministro de la Tierra (recuerde nuestro comentario breve sobre la gran cantidad de espacio que necesita un solo pez o un humano). En consecuencia, sería necesario incluir algo similar a la agricultura convencional y otras comunidades grandes de plantas.

El problema crítico consiste en suministrar la capacidad de amortiguamiento de la atmósfera y los océanos que estabiliza a la biosfera como un todo. Por cada metro cuadrado de tierra en nuestro planeta, hay disponibles más de 1000 metros cúbicos de atmósfera y casi 10 000 metros cúbicos de océano, mas grandes volúmenes de vegetación permanente que actúan como fosos, como reguladores y como sistemas de reciclamiento. Es evidente que para vivir en el espacio parte de este trabajo de amortiguación tendría que lograrse en forma mecánica empleando energía solar (y quizá energía atómica). La NASA (National Aeronautics and

Space Administration) llegó a la conclusión de que "es debatible que pueda construirse un ecosistema artificial totalmente cerrado a la entrada o salida de masa, con reciclado completo y regulado por completo por sus componentes biológicos" (MacElroy y Averner, 1978). Sin embargo, de 1991 a 1993 se construyó un prototipo de mesocosmos terrestre financiado con fondos privados y totalmente independiente de la NASA. A continuación describiremos de manera breve la historia de la Biosfera-2.

El experimento de la Biosfera-2

Para determinar lo que se requeriría en realidad para sustentar a un grupo de personas en la Luna o en Marte en forma biorregenerativa, se construyó en la Tierra una cápsula llamada **Biosfera-2** (considerando que la Biosfera-1 era la Tierra) en el desierto de Sonora a 50 kilómetros al norte de Tucson, Arizona. En la figura 2-21 se muestra esta región de 1.27 hectáreas (3.24 acres), con atmósfera controlada y cubierta de vidrio y sus estructuras externas de apoyo. En otoño de 1991, ocho personas entraron a esta cápsula, la cual fue sellada, y vivieron ahí durante dos años sin ningún intercambio de materiales con el exterior, aunque se les suministró abundante flujo de energía (como el que requeriría cualquier sistema de apoyo vital) y se les permitió el intercambio de información sin restricciones (incluyendo radio, televisión y teléfono).

Cerca de 80% del interior de la Biosfera-2 está ocupado por media docena de hábitats naturales que comprenden desde el bosque tropical hasta el desierto. Estos hábitats son: nistran una amplia biodiversidad, y se espera que algunas de las especies de la cápsula se desarrollen, mientras que otras quizá no se adapten y desaparezcan. La mayor parte de la zona restante (cerca de 16%, o sea 0.2 hectáreas), está ocupada por cosechas del año agrícola, para alimentar a los humanos y a una pequeña cantidad de animales domésticos (cabras, cerdos y pollos) que suministran leche y un poco de carne para la dieta de habitantes humanos. El hábitat humano, en el cual ocho personas viven, incluye sus habitaciones (lo que podríamos llamar el área urbana) es muy pequeña, pero incluye una gran cantidad de espacio, incluyendo una gran variedad de plantas, animales y hongos, y de entornos: natural, cultivado y desértico. La Biosfera-2 también incluye una gran variedad de minas en el "área desarrollada", así como una gran variedad de hábitats acuáticos, como necesario un ambiente mucho mayor para sustentar a la vida. Para describir estos hábitats e ilustraciones adicionales, vea J. Allen (1991).

En otoño de 1993, los ocho "biosferitas" comenzaron su primer año de dos años aún hablando unos con otros y con mejor salud que al entrar a la cápsula. La compleja maquinaria mantuvo la circulación y el reciclado de gases, agua y calentamiento y el mantenimiento, y por tanto funcionó bastante bien. La vegetación suficientemente suficiente para mantener los jardines de plantas alimenticias que requieren de mano de obra intensa, incluyendo plátanos en tinajas ubicadas en sinas, se dejó a su propia suerte. Sin embargo, la fotosíntesis total no fue suficiente para preservar el balance de oxígeno-dióxido de carbono y en los últimos seis meses fue necesario agregar oxígeno para evitar "el mal de altura". En apartencia, la reducción de luz a causa del nublado, en una inusualmente nublado en el exterior y la tierra orgánica rica que se emplea en el cultivo agrícola se combinaron para reducir la producción y aumentar el consumo de oxígeno más de lo que se había anticipado (Severinghaus et al., 1994).

Algunos científicos criticaron el experimento de la Biosfera-2 indicando que no constituye "algo realmente científico", porque los miembros de la tripulación no eran científicos, sino personas elegidas por su capacidad para trabajar en equipo, cultivar sus propios alimentos y controlar los dispositivos y por su disposición a vivir al nivel de subsistencia durante dos años; por ejemplo, la tripulación tenía que dedicar 45% de sus horas de vigilia aproximadamente al cultivo de alimentos, 25% a mantenimiento y a reparaciones, 20% a comu-

en del in-
do. Para
Boyle y
para pro-
ejemplo,
caluar los
n del ra-
Los re-
tamente
lamano
las pobla-
s demos-
s sobre
s investi-
pios eco-

espaciales.
es neces-
idades
se duran
requiere
s eficiente
recurrirse
plantas
derativa
s prect-
manera
may real.

amos-
de tierra
10 000
necuan
ra vivir
s and

Figura 2-21. Fotografías de la Biosfera-2, un mesocosmos biorregenerativo experimental y sus estructuras de sustentento. A) El espacio cubierto de vidrio y con extensión de 1,3 hectáreas combina sistemas y controles naturales y artificiales. Durante dos años, de 1991 a 1993, ocho personas vivieron en aislamiento dentro de la capsula con suministro de energía (solar y combustibles fósiles) e intercambio de información. Fue necesario suministrarles oxígeno en los últimos seis meses del estudio pues la fotosíntesis total no fue suficiente para mantener el balance de oxígeno y de dióxido de carbono (Severinghaus et al., 1994). B) El recinto del invernadero contiene ambientes de sustento vital, como bosque tropical, sabana/oceano/pantano, desierto, agricultura intensiva y habitat humano.

A



B



nicación y 5% a pequeños proyectos de investigación y les quedaba poca capacidad para la investigación y recreación. Considerado como un ejercicio en ecología humana, el experimento fue todo un éxito. Lo más importante fue que demostró que sería mantener la vida humana en el espacio sin contar con el suministro de los servicios naturales que el ecosistema aporta a la sociedad humana (Daily et al., 2003). Desafortunadamente, el futuro de la Biosfera-2 como instalación experimental de investigación (mesocosmos) aún se encuentra en duda (Mervis, 2003).

Aunque el hombre aún no ha logrado construir un mesocosmos humano (y aun no sabemos si eso sería posible aunque supiéramos cómo construirlo), quienes están a favor de la colonización del espacio predicen que durante el siglo XXI, millones de personas comenzarán a vivir en colonias espaciales sustentadas por biotas cuidadosamente seleccionadas, libres de plagas y de otros organismos indeseables o improductivos contra los cuales los habitantes de la Tierra tienen que luchar. La colonización exitosa de la "alta frontera" (de acuerdo con quienes están a favor de ella), permitiría que el desarrollo y la afluencia continuaran mucho después de que dicho desarrollo dejara de ser posible sobre el planeta Tierra. La energía solar y la riqueza de minerales de las lunas y de los asteroides podrían explotarse para apoyar dicho crecimiento. Sin embargo, los problemas sociales, económicos y políticos dentro de dicho mesocosmos serían verdaderamente formidables. Más adelante en este libro examinaremos el grado en el cual las fuerzas sociopolíticas modelan y limitan la vida humana y el crecimiento sobre la Tierra. En cualquier caso, será más prudente cuidar de la Tierra para el futuro que planificar escapar de la biosfera moribunda para formar colonias espaciales.

10 Cibernética del ecosistema

Declaración

Además de presentar flujos de energía y ciclos de materiales como se describe brevemente en la sección 1 (y en más detalle en los capítulos 3 y 4), los ecosistemas son ricos en redes de información que incluyen flujos de comunicación física y química que conectan a todas las partes y dirigen o regulan el sistema como un todo. En consecuencia, los ecosistemas pueden considerarse como de naturaleza *cibernética* (de *kybernetes* = "piloto" o "gobernador"). Aunque, como se subraya en el capítulo 1, la cibernética por encima del nivel del organismo en una organización difiere mucho de la que tiene lugar a nivel de organismos o dispositivos de control mecánico. Las funciones de control en la naturaleza son internas y difusas (sin puntos fijos de control), más bien que externas y específicas (con puntos fijos de control) como los dispositivos cibernéticos fabricados por el hombre. La falta de controles de punto fijo da lugar a un *estado pulsátil* más bien que un *estado estable*. La variación o grado en el cual se logra la estabilidad es muy diversa y depende del rigor del ambiente externo y de la eficiencia de los controles internos. Es útil reconocer dos tipos de estabilidad: *estabilidad de resistencia* (la capacidad de permanecer "en estado estable" frente a las tensiones) y *estabilidad de elasticidad* (capacidad para recuperarse con rapidez); estas dos pueden relacionarse de manera inversa.

Explicación y ejemplos

En la figura 2-22 se da un modelo de los principios elementales de la *cibernética* comparando A, un sistema de control automático que busca un objetivo y que tiene un control externo específico como ocurre en un dispositivo mecánico, contra B, un sistema no teleológico con regulación de subsistemas difusa. En cualquier caso, el control depende de la *retroali-*

Ortografía de Space Biosphere Ventures



Ortografía de Space Biosphere Ventures

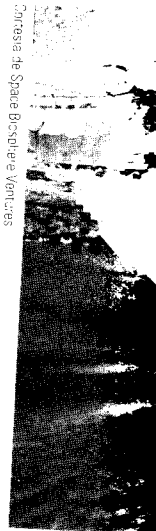
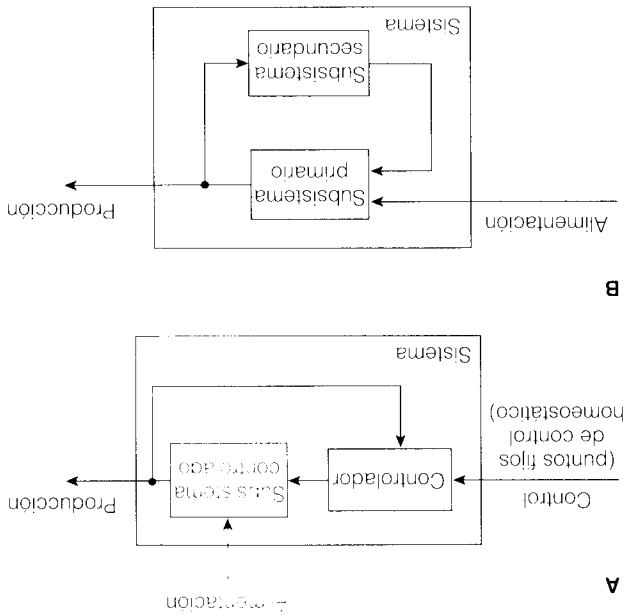


Figura 2-22. Sistemas de control por retroalimentación. (A) Modelo adecuado para sistemas de control automático fabricados por el hombre y los sistemas de los organismos homeostáticos con determinado objetivo. (B) Modelo adecuado para sistemas no teleológicos que abarcan los ecosistemas, en los cuales los mecanismos de control son internos y difusos, e incluyen interacciones entre subsistemas primarios y secundarios (según Patten y Odum, 1981).



mentación, la cual ocurre cuando parte de la salida o producción se retroalimenta como entrada al sistema. Cuando esta entrada de **retroalimentación es positiva** (como el interés compuesto, al que se le permite ser parte del principal), la cantidad aumenta. La retroalimentación positiva acelera la desviación y por supuesto, es necesaria para el crecimiento y la supervivencia de los organismos. Sin embargo, para alcanzar el control (por ejemplo, para impedir el sobrecalentamiento de una habitación o el exceso de crecimiento de una población) también debe haber **retroalimentación negativa**, la cual contrarresta la alimentación que se desvía. La energía que participa en una señal de retroalimentación negativa puede ser sumamente pequeña en comparación con el flujo total de energía a través del sistema, bien se trate de un sistema de calefacción controlado en el hogar, un organismo o un ecosistema. Los organismos de baja energía con efecto de retroalimentación de alta energía muy amplificado constituyen características importantes de los sistemas cibernéticos.

La ciencia de la cibernética, fundada por Norbert Wiener (1948), incluye controles tanto manifiestos como anidados. Los mecanismos de retroalimentación de tipo mecánico suelen ser llamados **servomecanismos** por los ingenieros, mientras que los biólogos usan la frase **mecanismos homeostáticos** para referirse a los sistemas de los organismos. La **homeostasis** (de *homo* = "igual" y *stasis* = "posición") a nivel del organismo es un concepto bien conocido en fisiología y fue descrito en el libro clásico de Walter B. Cannon, *The Wisdom of the Body* (1932). En los servomecanismos y en los organismos, el "controlador" mecánico o anatómico específico tiene un "punto" físico específico (figura 2-22A). Por ejemplo, en un conocido sistema de calentamiento doméstico, un termostato regula la temperatura del horno; en un animal de sangre caliente un centro cerebral específico regula la temperatura del cuerpo y los seres humanos de manera rigurosa el crecimiento y el desarrollo de las células, de los órganos y de los tejidos. En la naturaleza no hay termostatos ni otros aparatos de este tipo; en vez de ellos, los organismos actúan como si controlaran los ciclos de materiales y los flujos de energía junto con las retroalimentaciones de los sistemas en ecosistemas de mayor tamaño genera una **homeostasis autocorrectible difusa** ("difuse" o "pulsante"; figura 2-22B). Waddington (1975) propuso el término *homeostasis* para denotar la estabilidad evolutiva o la preservación del flujo o proceso pulsátil de un sistema como vía de cambio a lo largo del tiempo. La meta de la homeostasis es mantener los sistemas alterándose de la misma manera en que se han alterado en el pasado (Naveh y Lieberman, 1984). Los mecanismos de control que operan a

nivel del sistema incluyen subsistemas de microbios que regulan la nutrición de plantas y animales, para mencionar tan solo algunos ejemplos. Engleberg y Boyarsky, 1979; Patten y Odum, 1981 para encontrar particularmente interesantes los mecanismos de comportamiento y subsistemas que controlan la densidad de la población, para mencionar tan solo algunos ejemplos. Los autores de este libro han estado interesados en la cibernética de la naturaleza y el "equilibrio de la naturaleza". Una dificultad para percibir el comportamiento cibernético a nivel del ecosistema es que los componentes a ese nivel están acoplados en redes a través de diversos mecanismos que son análogos a los sistemas nerviosos u hormonales de los organismos. H. A. Simon (1973) señaló que las "energías de enlace" que mantienen unidos los componentes de un sistema son débiles pero numerosos de energía y tiempo. A escala del ecosistema estos enlaces débiles pero numerosos de energía y tiempo han sido llamados los "alambres invisibles de la naturaleza" (H. A. Simon, 1971), y el fenómeno de que los organismos respondan en forma dramática a concentraciones bajas de sustancias es algo más que simplemente una debil analogía del control hormonal. Las causas de baja energía que producen efectos de alta energía están omnipresentes en las redes del ecosistema (H. T. Odum, 1966); dos ejemplos bastarían para ilustrar lo anterior. Los diminutos insectos llamados himenópteros parásitos realizan tan solo una porción muy pequeña (a menudo menor de 0.1%) del metabolismo total de la comunidad en el ecosistema de una pradera; sin embargo, pueden ejercer un efecto de control muy grande sobre el flujo total primario de energía (producción) por el impacto de su parasitismo sobre los insectos herbívoros. En un modelo de ecosistema frío de primavera, Patten y Auble (1981) describieron un ciclo de retroalimentación en el cual solo 1-4% del suministro de energía al sistema se retroalimenta al sustrato de detritus de las bacterias. En los diagramas de sistemas ecológicos (ver figuras 1-5, 1-6 y 1-7), este fenómeno se muestra de manera común como ciclo inverso en el cual una baja cantidad de energía "corriente abajo" se alimenta de nuevo al sistema "corriente arriba". Este tipo de control amplificado, en virtud de su posición dentro de la red, está muy disminuido y refleja la estructura total intrínseca de retroalimentación de los ecosistemas. En las cadenas alimenticias, los herbívoros y los parásitos - componentes corrientes abajo) a menudo aumentan o promueven el bienestar de sus huéspedes (componentes corrientes arriba) mediante un proceso de retroalimentación llamado **retroalimentación de recompenza** (Dyer et al., 1993, 1995). A lo largo del tiempo evolutivo, este tipo de interacciones ha estabilizado a los ecosistemas cuando "recursos" y "espaldos" de vegetalismo, oscilaciones catastróficas entre depredadores y presas y procesos similares. Aunque, como ya hemos observado, el grado de control y retroalimentación a nivel de la biosfera es un tema controvertido, se deduce naturalmente de los datos conocidos a nivel del ecosistema.

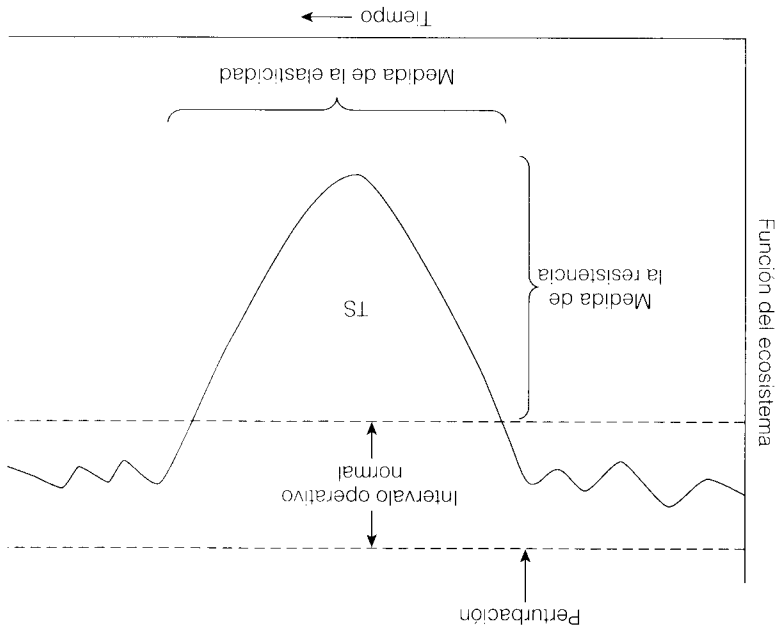
Además del control por retroalimentación, la *redundancia* de componentes funcionales también contribuye a la estabilidad. Por ejemplo, cuando hay presencias diversas especies de autótrofos, cada una con un diferente método operativo de temperatura, la tasa de fotosíntesis de la comunidad como un todo permanece estable a pesar de los cambios de temperatura. C. S. Holling (1973) y Hurd y West (1974) sugirieron que las poblaciones, y por interacción los ecosistemas, tienen más de un estado de equilibrio y a menudo alcanzan un equilibrio distinto tras una perturbación. El CO₂ introducido a la atmósfera por la actividad humana se absorbe en su mayor parte, pero no en su totalidad, por el sistema de carbonato del mar y otras fuentes de almacenamiento de carbono, pero a medida que la alimentación aumenta los nuevos niveles de equilibrio en la atmósfera son más altos. En muchas ocasiones surgen controles reguladores únicamente tras un período de ajuste evolutivo. Los nuevos ecosistemas, como algún nuevo tipo de agricultura o nuevos ensamblajes hospedero-parásito tienden a oscilar con más violencia y tienen más probabilidades de presentar exceso de crecimiento que los sistemas maduros, en los cuales los componentes han tenido la posibilidad de ajustarse de manera conjunta unos a otros.

Producción

Producción

mo en-
es com-
ración
super-
impe-
ram-
que se
suma-
se trate
s com-
co con-
s tanto
suen
trase
cosistas
ocido
Body
autóni-
ocido
en un
sco y
de los
s tipo;
con
la ho-
1975)
n del
a de la
an al-
eran a

Figura 2-23. Estabilidad por resistencia y por elasticidad. Cuando una perturbación (disturbio o tensión) provoca que una función principal del ecosistema se desvíe de su intervalo operativo normal, el grado de desviación es una medida de la estabilidad de la resistencia relativa, mientras que el tiempo necesario para la recuperación es una medida de la estabilidad de la elasticidad. La estabilidad total (ET) puede representarse por el área bajo la curva (según Leffler, 1978).



Parte de la dificultad para tratar con el concepto de estabilidad es de tipo semántico. Por ejemplo, una definición de diccionario del término **estabilidad** es, "la propiedad de un cuerpo que ocasiona que cuando se le perturba de una condición o equilibrio, desarrolle fuerzas o movimientos que restituyan su estado original" (*Merriam-Webster's Collegiate Dictionary*, 10ª edición, véase "stability"). Aunque esto parece bastante sencillo, en la práctica la palabra *estabilidad* toma diferentes significados en las distintas profesiones (por ejemplo, en ingeniería, ecología o economía), en particular cuando se intenta medir y cuantificar. En consecuencia, abunda la confusión en la literatura y una discusión completa acerca de la teoría de la estabilidad se encuentra más allá del alcance de la presente obra. Sin embargo, desde la perspectiva ecológica se pueden contrastar dos tipos de estabilidad, como se muestra en la figura 2-23.

La **estabilidad por resistencia** indica la capacidad del ecosistema para resistir a las perturbaciones y mantener su estructura y su función intactas. La **estabilidad por elasticidad** indica la capacidad de recuperación cuando el sistema ha sido alterado por alguna perturbación. Evidencia cada vez más abundante sugiere que quizá estos dos tipos de estabilidad sean mutuamente exclusivos; en otras palabras, es difícil que se desarrollen de manera simultánea. De este modo un bosque de secuoyas es resistente a los incendios (por su gruesa corteza y otras adaptaciones), pero en caso de que llegue a incendiarse se recuperará con gran lentitud o quizá nunca lo haga. En contraste, la vegetación del chaparral de California se incendia muy fácilmente (tiene baja estabilidad por resistencia) pero se recupera con rapidez en pocos años (alta estabilidad por elasticidad). En general, puede esperarse que los ecosistemas de entornos físicos benignos presenten mayor estabilidad por resistencia y menor estabilidad por elasticidad, mientras que lo opuesto ocurre en entornos físicos inciertos (ver una revisión de la elasticidad ecológica en Gunderson, 2000).

Para resumir, un ecosistema no equivale a un organismo; como no se encuentra bajo el control genético directo, el ecosistema es un nivel de organización arriba del organismo, pero no es un superorganismo ni tampoco se asemeja a un complejo industrial (como una planta de energía atómica). Sin embargo, tiene una cosa en común con los organismos: el comportamiento cibernético incluido (aunque de tipo distinto). Debido a la evolución del sistema nervioso central, el *Homo sapiens* se ha transformado gradualmente en el organismo más po-

deroso, por lo menos en lo que respecta a su capacidad para modificar la operación de los ecosistemas. El cerebro humano sólo requiere de una cantidad muy baja de energía para que surjan de él todo tipo de ideas poderosas. Gran parte de su pensamiento a corto plazo incluye la retroalimentación positiva que promueve la expansión de la potencia, la tecnología y la explotación de los recursos. Sin embargo, a largo plazo la calidad de vida humana y el ambiente probablemente se degraden, a menos que se establezcan controles de retroalimentación negativa de tipo adecuado.

En un famoso ensayo, el crítico social Lewis Mumford (1967) pidió "calidad en el control de cantidad", lo cual indica de manera elocuente el principio cibernético de causas de baja energía que producen efectos de alta energía. Tan importante es el papel que representa la humanidad como un "poderoso agente geológico" que se transforma en lo que Vernadskij (1945) denominó **noosfera** (del griego *noos* = "mente"), o un mundo dominado por la mente humana, que reemplaza gradualmente a la biosfera, el mundo de evolución natural que ha existido durante miles de millones de años. Baren (1983) revisó el concepto del noosistema y sugirió que el noosistema podría servir como unidad básica para la integración de los componentes biológicos, físicos y sociales dentro de los sistemas ecológicos. Aunque el cerebro humano es un "dispositivo" de energía de baja cantidad y alta calidad con gran potencial de control, probablemente aún no haya llegado el tiempo para que surja la noosfera de Vernadskij. Cuando el lector termine de leer esta obra quizá ese de acuerdo con que aún es imposible que manejemos nuestro sistema de sustento vital, especialmente cuando se ha comprobado que los procesos naturales (capital natural) funcionan muy bien (y son tan poco costosos).

11 **Tecnoeconomías**

Declaración

La sociedad urbana-industrial actual no sólo afecta a los ecosistemas que sustentan la vida, sino que han creado ordenamientos totalmente nuevos a los que llamamos **tecnoeconomías**, los cuales compiten con los ecosistemas naturales y los sistemas de los nuevos sistemas industriales sobremanera. En consecuencia, es necesario que los tecnoeconomías formen una conexión con los sistemas naturales de sustento de vida de una manera más positiva o mutualista de la que tienen en la actualidad.

Explicación

Como se mencionó en la sección 1 del presente capítulo, antes de la Revolución Industrial, los humanos eran una parte de los ecosistemas naturales (en vez de estar separados de ellos). En el mundo del ecosistema de la figura 2-2, los humanos son los depredadores y omnívoros superiores (el recuadro terminal 11 de la red alimenticia). La agricultura temprana (como en el caso de la agricultura tradicional o preindustrial aún ampliamente practicada en muchas regiones del mundo) era comparable con los sistemas naturales y a menudo enriquecía el paisaje además de suministrar alimento. Sin embargo, al incrementarse el uso de combustibles fósiles y fisión nuclear (fuentes energéticas con energía muy superior a la de la luz solar) junto con el crecimiento de las ciudades y el aumento de la economía de mercado basada en el dinero, el modelo que se ilustra en la figura 2-2 ha dejado de ser adecuado. Necesitamos crear un modelo para este nuevo **tecnosistema**, término sugerido por un pionero de

pero, Por
en cuer-
lucras
monary,
palabra
agencie-
resuen-
ta de la
la pers-
en la fi-
as per-
sidad
pur-
bilidad
era si-
aruesa
n gran
se in-
rapidez
ecosis-
esta-
er una
ajo el
pero
planta
mpor-
sistema
as po-

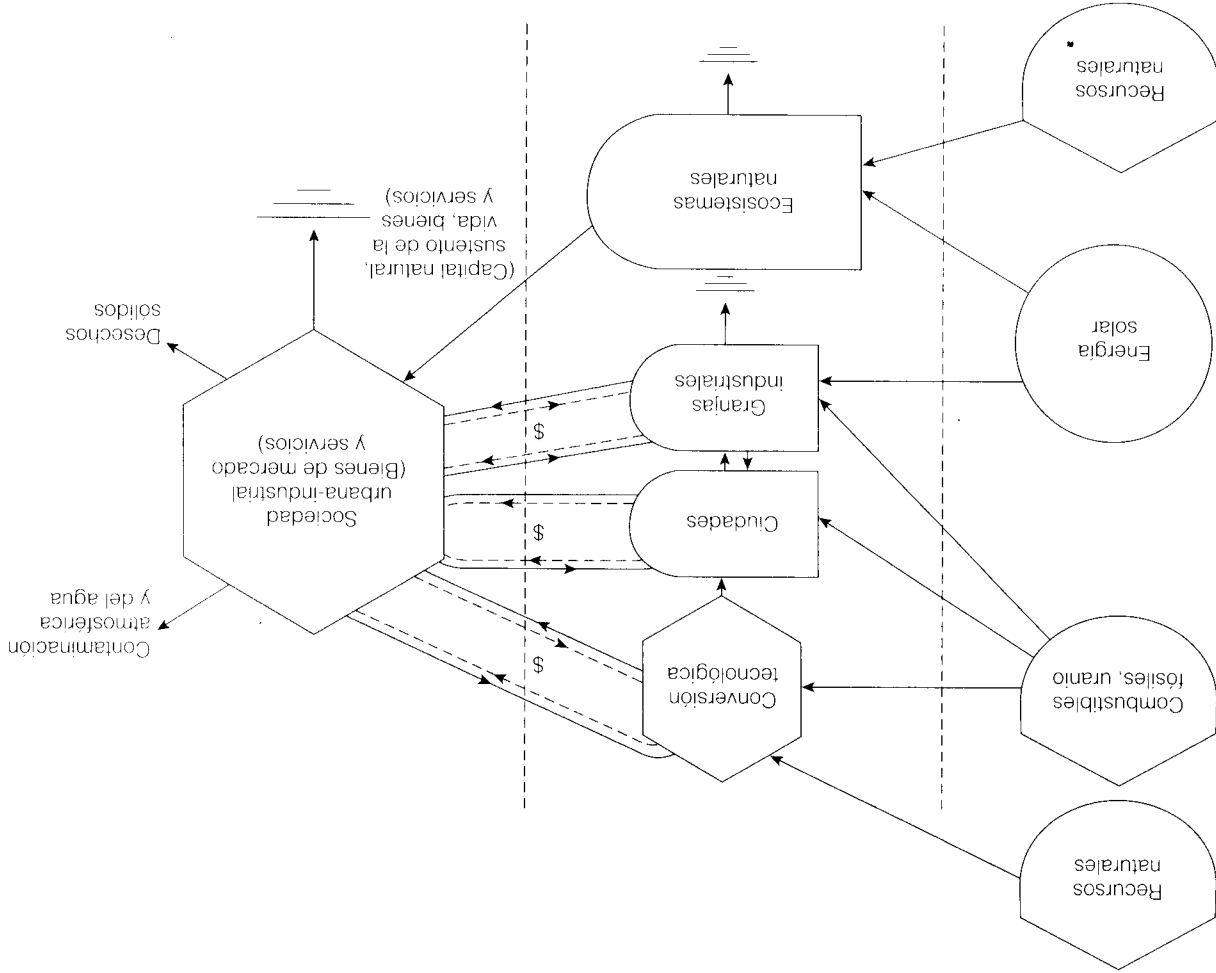


Figura 2-24. Modelo de las relaciones entre los tecnosistemas urbanos-industriales y los ecosistemas naturales que incluye el flujo de dinero. En el modelo se ilustra el hecho de que los tecnosistemas dominados por el hombre necesitan acoplarse a los bienes y servicios (capital natural) suministrados por los ecosistemas naturales para aumentar la sustentabilidad del paisaje.

la ecología del paisaje, Zev Naveh (1982). Mas recientemente, Naveh emplea el término **ecosistema humano total** para describir la relación entre la sociedad industrial y el tecnosistema y la ecosfera total (Naveh, 2000).

En la figura 2-24 se muestra nuestro modelo gráfico para estos nuevos sistemas (en términos de la historia humana). Se indica la alimentación procedente de combustibles fósiles y fuentes de energía de uranio y recursos naturales y el aumento de producción de desechos atmosféricos, acuáticos y sólidos ¡que son mucho mayores y mas tóxicos que cualquier cosa que salga de los ecosistemas naturales! En la figura 2-24 completamos el modelo con ecosistemas naturales que suministran bienes y servicios para el sustento de la vida (respiración, bebida y comida) y mantienen balances totales homeocorricos (sustentabilidad) en la atmósfera, el suelo, el agua dulce y el océano. Observe que el dinero circula como flujo inverso entre la sociedad y los sistemas fabricados por el hombre pero no en los sistemas naturales de tal modo crea así un fracaso grande en el mercado cuando la sociedad no logra pagar los servicios del ecosistema.

Ejemplos

En la ciudad moderna es el principal componente del tecnosistema urbano. La ciudad requiere de una amplia área de campo natural y seminatural para su funcionamiento energético. Las ciudades actuales cultivan poco o ningún alimento y generan un gran torrente de desechos que afecta grandes áreas de paisajes rurales y oceánicos. La ciudad exporta dinero, el cual paga por algunos de los recursos naturales y además suministra muchas instituciones culturales deseables y no disponibles en zonas rurales, como museos y sinfonías. En la figura 2-25 se compara una ciudad humana con un arrecife de coral el cual emplea una cantidad muy inferior de energía pero constituye un análogo natural de la ciudad. Observe que los requisitos energéticos en el tecnosistema urbano son aproximadamente 70 veces mayores que en el ecosistema natural.

Fundamentalmente, las ciudades pueden considerarse como parásitos del campo de baja energía. Como discutiremos en el capítulo 7, los parásitos y los hospederos tienden a coevolucionar para su coexistencia en la naturaleza de lo contrario, si el parásito toma demasiada energía, el hospedero o anfitrión, ambos mueren. John A. Smith (1997) expresó la esperanza de que los ecosistemas naturales y los tecnosistemas logren evolucionar de algún modo para evitar un resultado mortal de ese tipo. Wackernagel y Rees (1990) emplearon el término *huella*

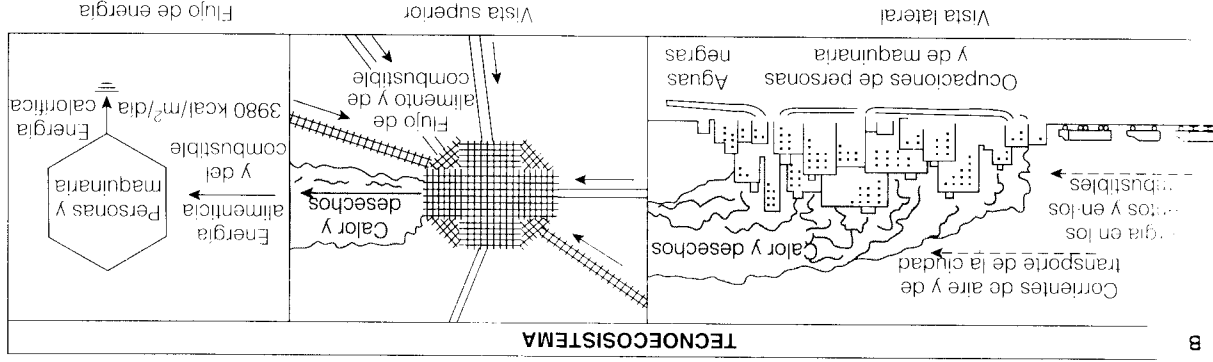
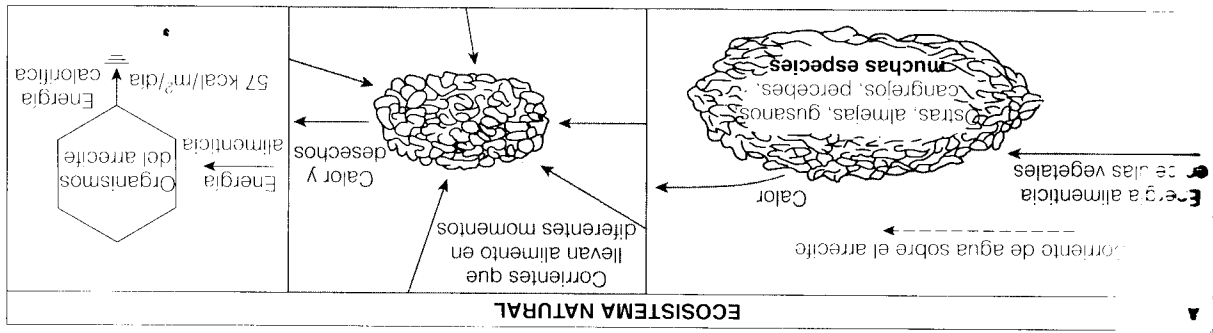


Figura 2-25. Ecosistemas heterotróficos. (A) Una de las "ciudades" de la naturaleza: Arrecife de os tras que depende de la entrada de energía alimenticia de una gran zona del ambiente circundante. (B) Tecnosistema construido por el hombre (ciudad industrializada) y que se mantiene gracias al considerable flujo de entrada de combustibles y de alimentos y que tiene en consecuencia un flujo de salida muy grande de desechos y de calor. Sus requisitos energéticos, por m² de área, son aproximadamente 70 veces mayores que los del arrecife, cercanos a 4000 kcal/m²/día, lo cual equivale aproximadamente a 1.5 millones de kcal al año (según H. T. Odum, 1971).

Estimación
atmosférica
del agua

Los
sistemas

Los ecosis-
temas
estrados por

El eco-
sistema

En tér-
minos de
desechos

En eco-
sistema

En la
naturaleza

En la
naturaleza

En la
naturaleza

En la
naturaleza

ecológica para describir el impacto y los recursos que necesita una ciudad con el fin de suministrar a sus ciudadanos recursos de forma sustentable.

Algo que amenaza en particular a los sistemas mundiales de sustento vital es el desarrollo explosivo de las *megaciudades* en las naciones en desarrollo, provocado en parte por el aumento de dominación de otro tecnosistema, la *agricultura industrializada*, con su consumo a menudo excesivo de agua y su uso de productos químicos tóxicos y que provocan contaminación. Además, estos sistemas no sólo contaminan, sino que fundamentalmente sacan del negocio a los ranchos pequeños del mundo, de modo que esas familias se reubicen en las ciudades, las cuales no logran asimilarlas a la velocidad a que se trasladan a las áreas urbanas. Esta situación refleja lo que el ingeniero y antiguo presidente del Massachusetts Institute of Technology, Paul Gray (1992) describió diciendo: "una paradoja de nuestros tiempos es la bendición mixta de contar con casi todo tipo de desarrollo tecnológico", en otras palabras, la tecnología tiene su lado oscuro además de sus lados brillantes. En el capítulo 11 discutiremos que se puede hacer sobre éste y otros problemas de "desarrollo excesivo".

12 Concepto de la huella ecológica

Declaración

El área de ecosistemas productivos (tierra para cosechas y bosques, cuerpos de agua y áreas naturales subdesarrolladas) que se encuentra fuera de la ciudad y es necesaria para apoyar la vida en la ciudad, se denomina **huella ecológica** de la ciudad (Rees y Wackernagel, 1994; Wackernagel y Rees, 1996).

Explicación

Como observamos al discutir el tecnosistema, las ciudades son sitios críticos que requieren de una alimentación muy amplia de bienes y servicios para el sustento vital y que tienen una producción muy amplia de desechos. El área de la huella ecológica depende de: 1) las demandas de la ciudad (afluencia) y 2) la capacidad del ambiente circundante para cubrir esas demandas.

Ejemplos

Folke *et al.* (1997) y Jansson *et al.* (1999) calcularon que la huella de consumo de recursos y asimilación de desechos de 27 ciudades afluentes que circundan el Mar Báltico era de 500 a 1000 veces el área que abarcaban esas ciudades. Se ha calculado que la huella ecológica de Vancouver, Canadá, ciudad ubicada en una región fértil y bien irrigada, es 22 veces más grande que el área de la propia ciudad. Las huellas ecológicas de otras ciudades en países menos desarrollados son mucho más pequeñas.

Luck *et al.* (2001) citan buen ejemplo de las diferencias en la capacidad de la matriz del ambiente para suministrar servicios al comparar las huellas de agua y alimento de ciudades de Estados Unidos. Las áreas metropolitanas de la ciudad de Nueva York y de Los Ángeles tienen aproximadamente la misma densidad de población humana, pero la huella de agua de Los Ángeles es el doble y la huella de alimentos cuatro veces más grande que la de la ciudad de Nueva York, la cual está ubicada en una región mucho más húmeda. La huella de agua de Phoenix, Arizona, ubicada en el desierto, incluye la mitad de los estados circundantes, si incluimos la demanda de agua para irrigación.

El concepto de huella también puede aplicarse *per cápita*. Por ejemplo, la huella ecológica de un ciudadano individual en Estados Unidos se calcula como de 5.1 hectáreas por persona; para un ciudadano del Canadá es de 4.3 hectáreas por persona y para un ciudadano de la India es de 0.4 hectáreas por persona (Wackernagel y Koss, 1996). Si los países altamente desarrollados redujeran su consumo excesivo de recursos y energía, entonces muy probablemente se reducirían los conflictos internacionales y las amenazas de los terroristas. Por ejemplo, Estados Unidos, con 4.7% de la población humana mundial, consume 25% de los recursos energéticos mundiales. Schumacher (1973) observó que "lo pequeño es bello", y nosotros sugerimos que "las pequeñas huellas ecológicas" también deberían ser percibidas como algo hermoso.

13 Clasificación de los ecosistemas

Declaración

Los ecosistemas pueden clasificarse por sus características *estructurales* o bien por las *funcionales*. La vegetación y las características físicas estructurales de tipo principal constituyen la base para la clasificación tan usada de *bioma* (término que se discute en detalle en el capítulo 10). Un ejemplo de un esquema funcional útil es la clasificación que se basa en la cantidad y calidad del suministro de energía, llamada "función de fuerza" o "función impelente".

Explicación

Aunque la clasificación de los ecosistemas no debe considerarse en sí como una disciplina, a diferencia de la clasificación de los organismos (*taxonomía*), la mente humana parece requerir algún tipo de categorización ordenada para poder entender una amplia variedad de entidades, como la información de una biblioteca. Los ecólogos no han acordado ninguna clasificación para los tipos de ecosistemas ni tampoco lo que constituiría una base adecuada para la misma, sin embargo, hay diversos métodos que sirven para fines útiles.

La *energía* constituye una base excelente para una clasificación funcional, ya que constituye el principal denominador común en todos los ecosistemas tanto naturales como administrados por el hombre. Las macrocaracterísticas *estructurales* conspicuas y omnipresentes constituyen la base de la clasificación en biomas usada tan ampliamente. En los ambientes terrestres la vegetación suele suministrar una macrocaracterística de este tipo, que "integra" virtualmente a la flora y a la fauna con las condiciones de clima, agua y suelo. En los ambientes acuáticos, donde las plantas a menudo suelen ser poco conspicuas, otra característica física dominante, como "agua estancada", "agua corriente", "plataforma continental marina", etcétera, suele suministrar una base para reconocer los principales tipos de ecosistemas.

Ejemplos

La clasificación de los ecosistemas que se basa en la energía se discutirá en detalle después de describir las leyes fundamentales de comportamiento de la energía, en el capítulo 3. La clasificación que se basa en biomas y en tipos mundiales de ecosistemas se ilustrará en el capítulo 10. Estos 21 tipos principales de ecosistemas representan la matriz en la cual los

el fin de su-
el desarrollo
por el aumen-
consumo a
puedan euro-
sacando del
puedan en las
áreas urba-
Instituto
compos es la
palabras,
discutir-

area y áreas
apoyar la
del, 1994;

que requie-
de tienen
del 1) las
para cubrir

recursos y
de 500 a
logica de
recursos más
en países
matriz del
ciudades
s Ange-
ella de
ella de la
andand-

Tabla 2-7

Principales tipos de ecosistemas en la biosfera	
Ecosistemas marinos	Mar abierto (pelágico)
	Aguas de la plataforma continental (aguas costeras) Regiones de corrientes nutricias ascendentes o de corrientes surgidoras (regiones fértiles con pesca productiva) Mar profundo (ventilas hidrotermales) Estuarios (bahías costeras, estrechos, desembocaduras de ríos, marismas)
Ecosistemas de agua dulce	Léntica (agua estancada): lagos y estanques Lótica (agua corriente): ríos y arroyos Humedales: marismas y pantanos
	Tundra: ártica y alpina Bosques boreales de coníferas Bosques templados caducifolio Praderas templadas Praderas tropicales y sabanas tropicales Chaparrales: regiones con lluvia en invierno y sequía en verano Desiertos: hierbas y arbustos Bosque tropical semipereñifolio: estaciones húmedas y secas pronunciadas Bosque tropical perennifolio
Ecosistemas domesticados	Agroecosistema Plantaciones en bosques y sistemas agroforestales Tecnosistemas rurales (corredores de transporte, pequeños pueblos, industrias) Tecnosistemas urbano-industriales (distritos metropolitanos)

humanos embehicieron sus civilizaciones (tabla 2-7). Los ecosistemas marinos se basan en la estructura y en el funcionamiento de los sistemas marinos; los ecosistemas *terrestres* se basan en las condiciones naturales nativas de la vegetación; los ecosistemas *acuáticos* se basan en las estructuras geológicas y físicas; y los ecosistemas *domésticos* dependen de los bienes y servicios que suministran los ecosistemas naturales.