



UTEQ
UNIVERSIDAD TÉCNICA ESTATAL DE
QUEVEDO

**Carrera:
Ingeniería Ambiental
ECOLOGÍA
APLICADA**



Contenido

Enfoque al Contenido de la Asignatura.....	17
Objetivos de la Asignatura	17
Objetivo General	17
Objetivos Específicos.....	17
Resultado de Aprendizaje de la Asignatura	18
Metodología	18
Unidad 1: Fundamentos de Ecología	19
Enfoque al Contenido de la Unidad	20
Objetivos de la Unidad.....	20
Resultado de Aprendizaje de la Unidad	20
Tema 1: Historia y desarrollo de la Ecología.....	21
Breve historia y evolución conceptual	21
Niveles de organización ecológica	26
Relación de la Ecología con otras ciencias	38
Subdivisiones de la Ecología.....	38
Importancia de la Ecología para el ser humano	42
Tema 2: Autoecología. Conceptos básicos y principios ecológicos	47
Autoecología	47
Tema 3: Factores Abióticos. Importancia y papel ecológico	59
Longitudes de onda de la radiación solar y terrestre	64

Temperatura	72
Ejercicios resueltos.....	89
Tema 4: Ecología de poblaciones.....	91
Parámetros demográficos	91
Ventajas evolutivas que presenta la vida en grupo:	99
Propiedades intrínsecas de las poblaciones	101
Crecimiento poblacional	111
Guía práctica 1 POBLACIONES NATURALES	135
Preguntas de autoevaluación	138
Ejercicios propuestos.....	138
Recursos extras.....	141
Bibliografía.....	141
Unidad 2: Estructura y funcionamiento de los ecosistemas	143
Enfoque al Contenido de la Unidad	144
Objetivos de la Unidad.....	144
Resultado de Aprendizaje de la Unidad	144
Tema 1: Ecología de comunidades.....	145
Interacciones entre los organismos	145
Tema 2: Ecología de comunidades.....	171
Estructura de las comunidades	171
Preguntas de autoevaluación	202

Tema 3: Ecosistemas	203
Evolución del concepto de ecosistema.....	203
Propiedades de un ecosistema	205
Preguntas de autoevaluación	246
Tema 4: Ciclo de nutrientes	247
Ciclo de materia en los ecosistemas	247
Ciclos biogeoquímicos	250
Ciclo del carbono	252
Ciclo del nitrógeno	256
Ciclo del oxígeno	261
Ciclo del azufre	263
Ciclo del fósforo.....	265
Ciclo de metales pesados.....	268
Preguntas de autoevaluación	270
Guías prácticas	271
Ejercicios resueltos.....	273
Ejercicios propuestos.....	275
Recursos extras.....	278
Unidad 3: Ecología del paisaje.....	279
Enfoque al Contenido de la Unidad	280
Objetivos de la Unidad.....	280

Resultado de Aprendizaje de la Unidad	281
Tema 1: Concepto de paisaje	282
Tema 2: Elementos de ecología del paisaje	286
Tema 3: Escala	289
Tema 4: Atributos del paisaje.....	297
Principios Generales de los Paisajes	316
Tema 5: Teoría de biogeografía de islas	317
Preguntas de autoevaluación	323
Guía práctica	324
Ejercicios resueltos.....	326
Ejercicios propuestos.....	328
Unidad 4: Cambio climático y adaptación ecológica.....	331
Enfoque al Contenido de la Unidad	332
Objetivos de la Unidad.....	332
Resultado de Aprendizaje de la Unidad	332
Tema 1: Bases físicas del cambio climático.....	333
Tema 2: Impactos ecológicos del cambio climático	335
Efecto directo sobre las especies	335
Efectos a nivel del ecosistema.....	336
Mecanismos e interacciones.....	337
Efectos sobre ciclos biogeoquímicos	340

Tema 3: Estrategias de adaptación ecológica.....	345
Tema 4: Mitigación del cambio climático.....	347
Preguntas de autoevaluación	349
Guía práctica	349
Ejercicios resueltos.....	351
Ejercicios propuestos.....	352
Bibliografía.....	354

Índice de tablas

Tabla 1 Clasificación de los organismos según el grado de tolerancia a un factor ambiental determinado	56
Tabla 2 Número de ecuatorianos por categoría etaria en el 2025	107
Tabla 3 Clasificación de la abundancia de una especie según el valor de frecuencia de aparición en las unidades de muestreo de un estudio a nivel comunitario.....	183
Tabla 4 Producción primaria neta PPN y biomasa de diversos ecosistemas.....	218
Tabla 5 Contenido medio de energía de diferentes partes de plantas (57 especies)	225
Tabla 6 Producción de diferentes órganos de las plantas.....	227
Tabla 7 Características generales de los atributos ecológicos que pueden depender de la escala de análisis	295
Tabla 8 Características generales de las posibilidades de investigación que pueden depender de la escala de análisis	295
Tabla 9 Cambios observados o proyectados en diferentes sistemas como consecuencia del cambio climático.	342

Tabla 10 Ejemplos de Estrategias y Beneficios para la biodiversidad..... 346

Tabla 11 Estrategias y su Rol en la Mitigación..... 348

Índice de figuras

Figura 1 La Ecología como ciencia aplica el método científico..... 25

Figura 2 Niveles de organización de la materia viva. Fuente: Curtis et al. (2008)..... 26

Figura 3 El origen de la Ecología se pierde en el tiempo junto con el origen del ser humano 28

Figura 4 El antiguo Egipto a través de sus historiadores, describen aspectos relaciones con la Ecología..... 28

Figura 5 Herodoto y Platón en la época primitiva como representantes de la visión conservacionista de la Ecología. 29

Figura 6 Alejandro de Humboldt y Alfred Wallace como algunas de las figuras relevantes en el impulso los conceptos ecológicos a través de la revolución evolucionista..... 31

Figura 7 Línea de tiempo para reflejar el primer enfoque descriptivo y el actual enfoque cuantitativo de la Ecología. 32

Figura 8 A mediados del siglo XX, la Ecología es marginada como resultado del surgimiento de la Biología Molecular. 33

Figura 9 Diferencias entre Ecología y Ecologismo..... 35

Figura 10 Subdivisiones de la Ecología según su objetivo de estudio..... 38

Figura 11 Temas de estudio dentro de la subdivisión Autoecología. 39

Figura 12 Temas de estudio en la subdivisión Demoecología. 41

Figura 13 Temas de estudio a nivel ecosistémico. 42

Figura 14 Extinción (extinciones masivas frente a tasa de extinción de fondo). La extinción del Cretácico-Terciario (KT). Extinción del Cámbrico (500 MYA): se extinguieron el 50% de todas las familias de animales. Extinción del Devónico (345 MYA): se extinguieron.....	44
Figura 15 Gran Exterminio Pleistocénico: hace 20000 años, el ser humano exterminó el 73 % de los géneros de mamíferos y grandes aves que habitaban este continente americano.....	45
Figura 16 Adaptaciones animales	48
Figura 17 Tipos fundamentales de respuestas de los organismos ante presiones ambientales	49
Figura 18 Organismos acuáticos y terrestres	51
Figura 19 Ejemplos de sustrato	52
Figura 20 Clasificación del clima en macroclima, mesoclima y microclima según la escala espacial analizada.....	53
Figura 21 Ejemplo de hábitat para diferentes organismos	53
Figura 22 Demotopo de murciélagos y biotopo arrecifal.....	54
Figura 23 Representación del nicho ecológico según Hutchinson.....	55
Figura 24 Límites de tolerancia ecológica de los organismos	56
Figura 25 Proceso de aclimatación de los organismos a variaciones de los factores ambientales del hábitat que ocupan.....	57
Figura 26 Ejemplos de pares de especies relacionadas que han coevolucionado	58
Figura 27 Mecanismos de intercambio térmico entre un organismo y su ambiente	75
Figura 28 Rangos de tolerancia térmica	76
Figura 29 Organismos más termófilos. Crenobios: organismos que habitan en los manantiales (temperatura óptima 92 °C). Temperaturas 350 °C y presiones de 265 atm.....	78
Figura 30 Especies de latitudes frías y cálidas que ejemplifican la regla de Allen.....	80
Figura 31 Especies de latitudes frías y cálidas que cumplen con la regla de Bergman	81

Figura 32 Muestra de la fauna edáfica	82
Figura 33 Plantas halófitas (mangle, fanerógamas marinas) y sus adaptaciones que las hacen tolerantes a la salinidad elevada	85
Figura 34 Especies de mangle con distribución en un orden específico según la tolerancia a la salinidad.	86
Figura 35 Diferentes figuras históricas que marcaron el inicio de los estudios demográficos tomando como modelo al hombre.....	92
Figura 36 Interrelación entre tres ciencias con alta relevancia en términos de biológicos y ambientales.....	93
Figura 37 Ejemplos de organismos unitarios	94
Figura 38 Ejemplos de organismos modulares	96
Figura 39 Un organismo modular fragmentado, da lugar a dos organismos genéticamente iguales.....	97
Figura 40 La colonia clonal Pando, en Utah, es considerada el más grande y más viejo organismo viviente. Tiene 50 000 tallos en 40 ha, 6615 t y aproximadamente 80 000 años de antigüedad.	97
Figura 41 Varios conceptos de especie y sus puntos débiles	99
Figura 42 Relación entre densidad poblacional y peso corporal en 350 especies de mamíferos (rojos) y 552 especies de aves (azules) (escala logarítmica).....	102
Figura 43 Parámetros demográficos que afectan la abundancia de organismos en las poblaciones.....	102
Figura 44 Curvas de supervivencia de las poblaciones.....	105
Figura 45 Mecanismos de dispersión de las poblaciones.....	106
Figura 46 Pirámides etarias	107
Figura 47 Pirámide etaria de Ecuador en el 2025	108

Figura 48 Organismos muy longevos presentes en la actualidad.....	109
Figura 49 Patrón de distribución espacial de los organismos dentro de una población.....	110
Figura 50 Tendencia de crecimiento acelerado de la población humana mundial	113
Figura 51 Tasa anual de crecimiento de la población humana (%)	114
Figura 52 Cambios densodependientes en la tasa de crecimiento por cabeza (R). Al aumentar mucho la densidad poblacional (N) se produce una disminución de R como consecuencia de la competencia por alimento u otros recursos, la acción más intensa de patógenos o dep	115
Figura 53 Ejemplos de una población natural en equilibrio (a), y otra sujeta a fluctuaciones violentas (b). Datos tomados de Ehrlich, P. y L. Gilbert (1973) Biotrópica 5(2):69-82 y Schwerdtfeger, A., en G. Varley (1949) J. An. Ecol. 18: 117-122.	116
Figura 54 Capacidad de aumento de la población (r) en condiciones totalmente óptimas... .	117
Figura 55 Especies con potenciales bióticos extremos.....	118
Figura 56 Esta curva representa una de las formas generales de crecimiento de las poblaciones denominada crecimiento en iota.....	118
Figura 57 Densidad disparada o crecimiento en J, independiente de la densidad de individuos.	119
Figura 58 Control ambiental sobre el crecimiento de las poblaciones de patos	120
Figura 59 La capacidad de carga depende directamente de las condiciones ambientales, por lo que el crecimiento poblacional no es ilimitado	121
Figura 60 Otra de las formas generalizadas de crecimiento poblacional denominada crecimiento sigmoideo	122
Figura 61 Variantes de la curva logística simple de crecimiento poblacional.....	124
Figura 62 Crecimiento sigmoideo denotando sus fases	124
Figura 63 Resumen de la interpretación ecológica de las formas de crecimiento poblacional	125

Figura 64 Resumen de los factores que influyen sobre la natalidad y mortalidad dependientes o no de la densidad.....	128
Figura 65 Resumen de la selección r o K.....	130
Figura 66 Ejemplos de estrategas r y K	131
Figura 67 Relaciones interespecíficas básicas	146
Figura 68 Agrupación de las relaciones interespecíficas antagónicas y no antagónicas	146
Figura 69 Competencia o competición es la más conocida de las relaciones interespecíficas y sobre su base fue originalmente explicada la evolución de la vida por Darwin.	147
Figura 70 Modelo de Lotka y Volterra para explicar la competencia interespecífica entre dos especies.....	150
Figura 71 Ley de Gause propuesta por Gause en 1935, después de experimentar con tres especies de Paramecium.....	151
Figura 72 Ejemplos de especies con segregación del nicho para evitar la competencia	152
Figura 73 Diversidad de anfibios con segregación acústica entre los cantos	153
Figura 74 Profundidad del pico del pinzón, una característica clave en los pinzones de Darwin. Es un rasgo crucial en el que influye la selección natural, sobre todo en respuesta a los cambios en la disponibilidad de alimento.....	154
Figura 75 Clasificación de los depredadores	155
Figura 76 Importancia de la depredación como fuente de mortalidad. Crecimiento descontrolado de la población de mejillones por la eliminación de las estrellas de mar.	157
Figura 77 Clasificación arbitraria de las relaciones no antagónicas que se abordarán en el curso.	160
Figura 78 Evolución de las relaciones no antagónicas que se manejarán en el curso.	161

Figura 79 Ejemplos de relaciones de comensalismo en la naturaleza. En los nidos de las aves existe una fauna asociada (comensales) de organismos coprófagos y detritívoros. En un solo nido de cigüeña se pueden encontrar más de 90 especies de coleópteros.....	162
Figura 80 Ejemplos de relaciones mutualistas de protección entre las especies.....	163
Figura 81 Ejemplo de relación mutualista de limpieza entre especies marinas.....	164
Figura 82 Ejemplo de relación mutualista de pastoreo entre especies marinas.....	165
Figura 83 Relación de simbiosis entre algas y animales. Caso: alga dentro de hidra. Alto reciclaje de nutrientes en los arrecifes coralinos.....	167
Figura 84 Blanqueamiento de corales en la Gran Barrera Australiana. Han sufrido por segundo año consecutivo un blanqueo provocado por el aumento de las temperaturas, y no tienen alguna posibilidad de recuperarse.....	168
Figura 85 Propuesta teórica de la endosimbiosis serial durante la evolución de la célula eucariota.....	170
Figura 86 Puntos de vista opuestos de Clemens y Gleason sobre el concepto de Comunidad	173
Figura 87 Adiciones de Whittaker al concepto de comunidad.	174
Figura 88 Las relaciones que se establecen entre los organismos de diferentes especies han permitido que las comunidades desarrollen funciones y tengan propiedades emergentes....	174
Figura 89 Definición de comunidades a diferentes escalas	175
Figura 90 Ejemplos de comunidades cerradas.....	176
Figura 91 Ejemplos de comunidades abiertas.....	176
Figura 92 Ecotono o comunidad limítrofe entre comunidades.	177
Figura 93 Riqueza de especies de una comunidad y riqueza de especies observadas en un estudio	178
Figura 94 Presencias y ausencias verdaderas en los conteos	179

Figura 95 Composición sistemática es otro de las propiedades que caracterizan a cada comunidad y las individualizan.....	180
Figura 96 Mientras haya mayor equitatividad en la distribución de las abundancias en una comunidad, habrá mayor diversidad.	181
Figura 97 Diferencias entre la abundancia de una especie en una población y una comunidad	182
Figura 98 Diversidad de especies hace referencia a la variedad y es diferente a Biodiversidad.	184
Figura 99 Tipos de diversidad de especie según la escala de análisis	186
Figura 100 Factores que se plantean como determinantes de los patrones de diversidad de especies en el planeta.	187
Figura 101 Criterios para definir gremios y grupos funcionales en los estudios ecológicos	192
Figura 102 Preguntas comunes para comprender las reglas de ensamblaje de las comunidades biológicas	193
Figura 103 Representación de las cadenas tróficas.....	194
Figura 104 Definición de sucesión ecológica	198
Figura 105 Ejemplo de sucesión degradativa o heterotrófica	199
Figura 106 Evolución del concepto de ecosistema	204
Figura 107 Definición de ecosistema.....	205
Figura 108 Resumen de características de un ecosistema.....	207
Figura 109 Energía como factor común entre los sistemas biológicos.....	209
Figura 110 Teoría metabólica propuesta por Eugene P. Odum	209
Figura 111 Flujo de energía en un ecosistema.....	211
Figura 112 Principales productores primarios en ecosistemas terrestres.....	212

Figura 113 Principales productores primarios en ecosistemas acuáticos.....	212
Figura 114 Representación de la producción primaria bruta y la producción primaria neta.	214
Figura 115 Ejemplos de algas con diferente productividad.	214
Figura 116 Tendencia de disminución de la productividad primaria neta con la edad de los bosques.	217
Figura 117 Factores que limitan la productividad primaria.	221
Figura 118 Patrones espaciales de productividad primaria mundial.....	222
Figura 119 Factores que limitan la productividad primaria en los ecosistemas marinos.....	223
Figura 120 Procesos de escurrimientos y afloramientos en los océanos.	224
Figura 121 Ejemplificación del método de las botellas claras y oscuras para medir la producción primaria en los ecosistemas marinos	230
Figura 122 Esquema representativo de la producción secundaria.	231
Figura 123 Modelo generalizado de la estructura trófica y el flujo de energía en una comunidad terrestre.....	232
Figura 124 Esquema de eficiencia de consumo.	233
Figura 125 Esquema de eficiencia de asimilación.	234
Figura 126 Esquema de eficiencia de producción.....	235
Figura 127 Pirámides de biomasa y energía	236
Figura 128 Cadenas alimentarias en ecosistemas acuáticos y terrestres.....	239
Figura 129 Complejidad de las tramas tróficas.	241
Figura 130 Esquematización del proceso de bioacumulación.	242
Figura 131 Esquema del proceso de biomagnificación.....	243
Figura 132 Diferencias entre el proceso de bioacumulación y biomagnificación.	244

Figura 133 Consecuencias de la contaminación de ecosistemas acuáticos sobre la salud de las personas por consumo de animales que almacenan químicos sintéticos y metales pesados en sus tejidos.	245
Figura 134 Flujo de energía. El flujo de la energía se muestra con flechas amarillas y rojas. El amarillo indica energía utilizable, y el rojo energía perdida en la forma de calor no utilizable. Las flechas verdes muestran el reciclaje continuo de los nutrientes químicos	247
Figura 135 Numero de nutrientes elementales para la vida.	248
Figura 136 Flujo de energía a lo largo de la cadena trófica.	248
Figura 137 Componentes químicos elementales para la vida.	252
Figura 138 Ciclo del carbono.	254
Figura 139 Ciclo del carbono en ecosistemas marinos	255
Figura 140 Influencia de las actividades antropogénicas en el ciclo del carbono.	256
Figura 141 Ciclo del nitrógeno.	258
Figura 142 La eutrofización en una salida de aguas residuales en el río Potomac, Washington, D.C. de Alexandr Trubetskoy, CC BY-SA 3.0	260
Figura 143 Afectaciones antropogénicas sobre el ciclo del nitrógeno.....	261
Figura 144 Proporción de gases en la atmósfera.....	262
Figura 145 Ciclo del oxígeno y formación del ozono.....	263
Figura 146 Ciclo del azufre.....	265
Figura 147 Crédito de la imagen: Ciclos biogeoquímicos: figura 6 de OpenStax College, Concepts of Biology, CC BY 4.0; obra original: Aquatic dead zones (Zonas acuáticas muertas) de Robert Simmon y Jesse Allen, NASA Earth Observatory	267
Figura 148 Ciclo del fósforo.	268

Forman y Godron (1986: 11) definen el paisaje como una “área de terreno heterogénea compuesta por un conjunto de ecosistemas interactuantes que se repite a su alrededor de forma similar”. El concepto difiere del concepto tradicional de ecosistema al centrar su atención en grupos de ecosistemas y las interacciones que ocurren entre ellos (Figura 149).	283
Figura 150 Ejemplos de paisajes.....	284
Figura 151 Vista de escala múltiple de un paisaje desde una perspectiva centrada en un organismo. Debido a que el águila, el cardenal y la mariposa perciben sus medios circundantes de modo diferente y a escalas diferentes, lo que constituye un hábitat parche simple para el águila puede constituir un paisaje completo o un mosaico de parche para el cardenal, asimismo un simple hábitat parche para el cardenal puede incluir un paisaje completo para una mariposa que percibe los parches a una escala aún más selecta.	285
Figura 152 Necesidad de considerar a la escala como elemento clave en las investigaciones ecológicas	289
Figura 153 Patrones de distribución espacial de un pulgón que vive en un tipo de árbol, en función de la escala del estudio.....	291
Figura 154 Ejemplo de la percepción de la escala desde el punto de vista de animales con diferente ámbito de hogar.....	291
Figura 155 Escala de operación de diferentes factores ambientales	292
Figura 156 Escala desde el punto de vista geográfico	292
Figura 157 El grano y la extensión definen los límites más altos y bajos de resolución en un estudio, y los límites de cualquier inferencia. No se detectan patrones por encima de la extensión ni por debajo del grano.....	293
Figura 158 Efecto de cambiar la extensión y grano de un estudio.....	294
Figura 159 Ejemplo de análisis de paisaje anidado	297
Figura 160 Paisajes fragmentados.....	300
Figura 161 Los corredores como carreteras en ecosistemas fragmentados provocan el atropellamiento de muchos animales	301

Figura 162 Matriz como elemento de la estructura del paisaje.....	302
Figura 163 Ejes principales de estudio en la Ecología del Paisaje	303
Figura 164 Ejemplo de métricas que se calculan a nivel de parche	304
Figura 165 Ejemplos de métricas que se pueden medir en los corredores.....	305
Figura 166 Estados de creciente fragmentación del hábitat.....	307
Figura 167 Características de la fragmentación de hábitat	308
Figura 168 Proceso de fragmentación del paisaje.....	309
Figura 169 Expresión geográfica y funcional de la fragmentación del paisaje	310
Figura 170 Efectos biológicos del proceso de fragmentación del paisaje	311
Figura 171 Aumento del efecto de borde y el aislamiento entre parches con la fragmentación del paisaje.....	312
Figura 172 Tipos de especies afectadas por la fragmentación del paisaje.....	315
Figura 173 Pregunta clave dentro de la Ecología del Paisaje	317
Figura 174 Teoría de biogeografía de islas	318
Figura 175 Elementos incorporados en la Teoría de Biogeografía de Islas.....	319
Figura 176 Anfibios y Reptiles en el Caribe, Wilson (1989).....	320
Figura 177 Especies de plantas en Islas Galápagos	321
Figura 178 Planteamientos de la Teoría de Biogeografía de Islas	322
Figura 179 Aplicación de la Teoría de Biogeografía de Islas en el contexto de paisajes fragmentados	322

Enfoque al Contenido de la Asignatura

La Ecología Aplicada constituye una disciplina fundamental que aborda la interfaz entre la ciencia ecológica y el manejo del ambiente natural, publicando investigaciones de amplio alcance que conectan los principios teóricos con aplicaciones prácticas. Esta asignatura se estructura bajo un enfoque sistémico que integra los fundamentos básicos de la ecología con la comprensión de procesos complejos que operan a múltiples escalas temporales y espaciales, desde las interacciones entre especies hasta los patrones del paisaje.

El contenido programático enfatiza la importancia de las interacciones entre especies en las dinámicas eco-evolutivas, reconociendo que estas son esenciales para entender la respuesta biológica de las comunidades al cambio climático en curso (Åkesson et al. 2021). La asignatura incorpora marcos conceptuales que integran respuestas rápidas y lentas al cambio climático, aprovechando investigaciones de largo plazo para demostrar cómo los procesos de aclimatación ecológica se desarrollan a través de múltiples escalas temporales (Stemkovski et al. 2025).

La perspectiva del paisaje se aborda mediante conceptos ecológicos del paisaje que actualmente reciben atención en la literatura científica, integrando enfoques paisajísticos con la participación de actores sociales para desarrollar marcos de gobernanza sostenible (Gao et al. 2025). Este enfoque multidisciplinario permite comprender la complejidad de los sistemas ecológicos contemporáneos (Pearson et al. 2024).

Objetivos de la Asignatura

Objetivo General

Analizar las interacciones ecológicas y los procesos funcionales de los ecosistemas desde una perspectiva sistémica, considerando los fundamentos básicos de ecología, la estructura y dinámica de los ecosistemas, los principios de la ecología del paisaje y las implicaciones del cambio climático.

Objetivos Específicos

Analizar los principios y conceptos fundamentales de la Ecología, aplicando el método científico para comprender la dinámica de las poblaciones, comunidades y ecosistemas.

Evaluar la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, identificando los flujos de energía, ciclos biogeoquímicos y relaciones entre los niveles tróficos.

Interpretar la Ecología del paisaje, reconociendo patrones espaciales, procesos ecológicos a distintas escalas y la influencia de la heterogeneidad ambiental en la biodiversidad.

Examinar el impacto del cambio climático sobre los sistemas ecológicos, proponiendo estrategias de adaptación ecológica para la conservación y gestión sostenible de los recursos naturales.

Resultado de Aprendizaje de la Asignatura

Al finalizar esta unidad, el estudiante será capaz de:

Analiza las interacciones ecológicas y los procesos funcionales de los ecosistemas desde una perspectiva sistémica, considerando los fundamentos básicos de ecología, la estructura y dinámica de los ecosistemas, los principios de la ecología del paisaje y las implicaciones del cambio climático.

Metodología

1.- Razonamiento deductivo, fomentando tanto la participación pasiva como activa de los estudiantes. Se promueve un enfoque equilibrado entre el trabajo individual y colectivo, permitiendo así el desarrollo de habilidades tanto independientes como colaborativas.

2.- Valoración de la individualidad de cada estudiante, ofreciendo tutoría académica personalizada para su desarrollo óptimo. Asimismo, se promueve la socialización a través de una variedad de métodos, incluyendo clases magistrales, prácticas, conferencias y aprendizaje cooperativo, para fomentar la interacción y el intercambio de ideas entre los participantes. Además, se enfatiza la interdisciplinariedad mediante enfoques como el aprendizaje basado en problemas, la enseñanza basada en proyectos y simulaciones, que permiten abordar de manera integral y contextualizada la realidad.

3.- Plataformas y aplicaciones educativas impulsadas por Inteligencia Artificial.

Unidad 1: Fundamentos de Ecología

Enfoque al Contenido de la Unidad

La Unidad 1, “Fundamentos de la Ecología”, está diseñada para proporcionar al estudiante una comprensión sólida de los principios básicos y conceptos clave que sustentan el estudio ecológico. Se abordan desde las definiciones y evolución del campo hasta la organización jerárquica de la vida, factores ecológicos y flujos de materia y energía. El enfoque prioriza la integración de conocimientos teóricos con casos prácticos y actuales, contextualizando el aprendizaje en los retos ambientales que enfrenta la humanidad y resaltando la importancia de la Ecología como ciencia de referencia para la sostenibilidad y la gestión ambiental.

Objetivos de la Unidad

1. Identificar los conceptos fundamentales de la Ecología, sus niveles de organización y su campo de estudio.
2. Analizar los factores abióticos y bióticos que condicionan la vida y la distribución de los organismos.
3. Reconocer la evolución histórica y las principales escuelas del pensamiento ecológico, así como su relevancia actual.
4. Relacionar los principios ecológicos con los problemas ambientales contemporáneos y su abordaje científico

Resultado de Aprendizaje de la Unidad

Al finalizar esta unidad, el estudiante:

- Explica los fundamentos teóricos de la Ecología y los niveles de organización en la naturaleza.
- Analiza críticamente los factores ecológicos y sus efectos en los organismos, poblaciones y ecosistemas.
- Integra conceptos ecológicos para interpretar fenómenos ambientales y plantear soluciones desde una perspectiva sistémica.
- Valora la importancia de la Ecología como disciplina científica clave para la sostenibilidad y la gestión ambiental responsable.

Tema 1: Historia y desarrollo de la Ecología.

Breve historia y evolución conceptual

A partir de hoy comenzaremos el estudio de una de las ciencias más jóvenes y a la vez de raíces más antiguas que ha desarrollado el hombre: la **Ecología**. En el contexto mundial actual, donde los desastres ambientales se suceden intercalados entre guerras injustas y políticas económicas opresoras e insostenibles, el término Ecología representa, posiblemente, una de las disciplinas científicas de uso más generalizado fuera de los ámbitos académicos y que mayor interés o preocupación despierta en la sociedad moderna. Si bien, efectivamente, nos encontramos en un siglo caracterizado por un acelerado desarrollo tecnológico, los problemas de la destrucción del medio ambiente y las búsquedas de vías sostenibles para poder sobrevivir al lado de la naturaleza son un sello distintivo de nuestra actualidad.

El desarrollo de la ciencia y la tecnología nos ha permitido saber que existimos en un universo de escalas astronómicas en el cual, la vía láctea, con sus cien mil millones de estrellas, es apenas una de las tantas. La tierra es solo un pequeño punto perdido en un remoto sistema estelar y se formó hace 4000 a 5000 millones de años. Sus condiciones especiales de tamaño, temperatura y composición química permitieron que ocurriera el increíble suceso del origen de la vida, hace alrededor de 3 500 millones de años, sin embargo, no siempre fue el planeta azul que todos conocemos. Desde su aparición los seres vivos comenzaron a interactuar con el ambiente físico e inorgánico que los sustentaba. El clima global ha dependido desde entonces de delicados y a la vez robustos balances en las poblaciones de seres vivos –animales, plantas y microorganismos-, en las corrientes de aire y de agua, en la composición química de los gases de su atmósfera y en la temperatura superficial, balances mantenidos por la vida y que han determinado, a su vez, la distribución biogeográfica de los biomas y las poblaciones vivas sobre el planeta en un equilibrio autorregulador. La vida ha seguido desde entonces un proceso gradual de cambios y transformaciones que denominamos evolución biológica y que fue produciendo seres cada vez más complejos y organizados en su relación con el ambiente. En fin, el resultado actual de todo este complejo proceso es el planeta Tierra que conocemos y su extraordinaria diversidad de paisajes, y de formas vivas, con una belleza intrínseca que desafía la propia comprensión humana.

Sin embargo, hace relativamente poco tiempo en esta escala histórica que les narré, surge la especie Homo sapiens, es decir, el ser humano. Esta es una especie social que hizo su aparición en África, y no tardó en dispersarse por todo el mundo. Gracias a sus peculiares capacidades mentales y físicas, lograron escapar a las restricciones medioambientales que limitaban a otras especies, tener un crecimiento demográfico casi ilimitado y alterar el medio ambiente a gran escala para adaptarlo o explotarlo según sus necesidades. El resultado de su actividad y de una posición irrespetuosa ante el resto de los seres vivos, ha puesto en peligro el equilibrio que durante la evolución se había alcanzado entre los componentes vivos y no vivos.

Ahora bien, el raciocinio y la habilidad de comprender del ser humano, unido al desarrollo de la actividad científica han puesto en nuestras manos la capacidad de revertir esta situación, para lo cual se impone un cambio radical en la forma en que se ve la naturaleza. Y a la cabeza de esta transformación se encuentra el conocimiento científico que aporta la ciencia que comenzamos a estudiar hoy, la **Ecología**, ya que es imposible proteger o conservar lo que no se conoce. Por esta razón, cae sobre los que desarrollan estas ciencias de la vida, la responsabilidad de garantizar este conocimiento para lo cual es indispensable el desarrollo de habilidades para adquirir información e interpretarla adecuadamente. Y para eso están Uds. aquí. Para dotarse de estas herramientas y luchar por la recuperación del equilibrio natural, que, al fin y al cabo, será el que decida la supervivencia de nuestra propia especie.

La disciplina **Ecología**, que comienzan Uds. con esta asignatura que inicia hoy, comprende las bases teóricas y metodológicas para la realización de investigaciones a nivel de individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas, que permiten al profesional el estudio de las características, procesos, principios y leyes propias de estas unidades biológicas centradas en la relación “unidad biológica”-“ambiente”. Los principios científicos de la Ecología brindan amplias posibilidades en la práctica social por su contribución a la solución de algunos de los problemas más graves del mundo contemporáneo que tienen un componente ecológico esencial.

Desde el punto de vista práctico, perseguimos con esta asignatura que Uds. sean capaces de explicar los objetivos y el desarrollo de la Ecología, así como la necesidad de métodos de investigación multidisciplinaria en este campo, que sean capaces de describir el ambiente desde el punto de vista fisicoquímico y explicar las relaciones que tienen los factores abióticos entre sí y sobre los organismos. Y finalmente que puedan analizar y explicar las características de las poblaciones y comunidades desde el punto de vista de sus estructura, propiedades y componentes.

Hoy vamos a comenzar el fascinante estudio de esta ciencia, la Ecología, la ciencia de moda que relaciona de una forma complicada a la Zoología y la Botánica, la Historia Natural, el desarrollo económico y los acuciantes problemas ambientales que amenazan actualmente la supervivencia humana. Ahora bien, ¿acaso no es un campo demasiado amplio y ambicioso para una sola ciencia? ¿es que realmente es eso lo que estudia la Ecología? Nuestras concepciones acerca del término provienen del bombardeo de información mediática que recibimos a diario por la prensa, televisión o por algunos libros. Antes de sumergirnos en el estudio de una disciplina debemos ser capaces de delimitarla y conocer su objetivo. De igual manera, el conocimiento acerca de la naturaleza viva y sus interrelaciones es algo antiguo en la historia del hombre, entonces... ¿Dónde podemos ubicar en la historia el surgimiento de esta disciplina? ¿Cómo se relaciona con otras ciencias naturales y físicas? Esas y otras será las interrogantes que daremos respuesta en nuestra clase de hoy, en la cual tenemos el objetivo de lograr que Uds. sean capaces de *definir en que consiste la Ecología y su objeto de estudio, así como que sean capaces de analizar su desarrollo histórico y puedan argumentar la importancia de su estudio en el contexto actual.*

El primer uso registrado de la palabra Ecología fue en una carta que le escribe Henry Thoreau, naturalista norteamericano conocido como el filósofo de los bosques, a un primo el 1ero de enero de 1858: “El Sr. Hoar está aún en concord ocupado en la botánica, ecología, etc.” pero no llegó a definirla. Su definición se debe a Ernest Haeckel, zoólogo alemán, que en un trabajo publicado en la década de los 70 formuló el concepto de Ecología como el “conjunto de relaciones de los seres vivos con su medio ambiente orgánico e inorgánico”. La primera definición planteaba exactamente:

“Entendemos por Ecología el conjunto de conocimientos referentes a la economía de la naturaleza, la investigación de todas las relaciones del animal tanto en su medio inorgánico como orgánico, incluyendo sobre todo su relación amistosa u hostil con aquellos animales y plantas con los que se relaciona directa o indirectamente. En una palabra, la ecología es el estudio de todas las complejas interacciones a las que Darwin se refería como las condiciones de la lucha por la existencia. La ciencia de la ecología, a menudo considerada equivocadamente como Biología en un sentido restringido, constituye desde hace tiempo la esencia de lo que generalmente se denomina Historia Natural”.

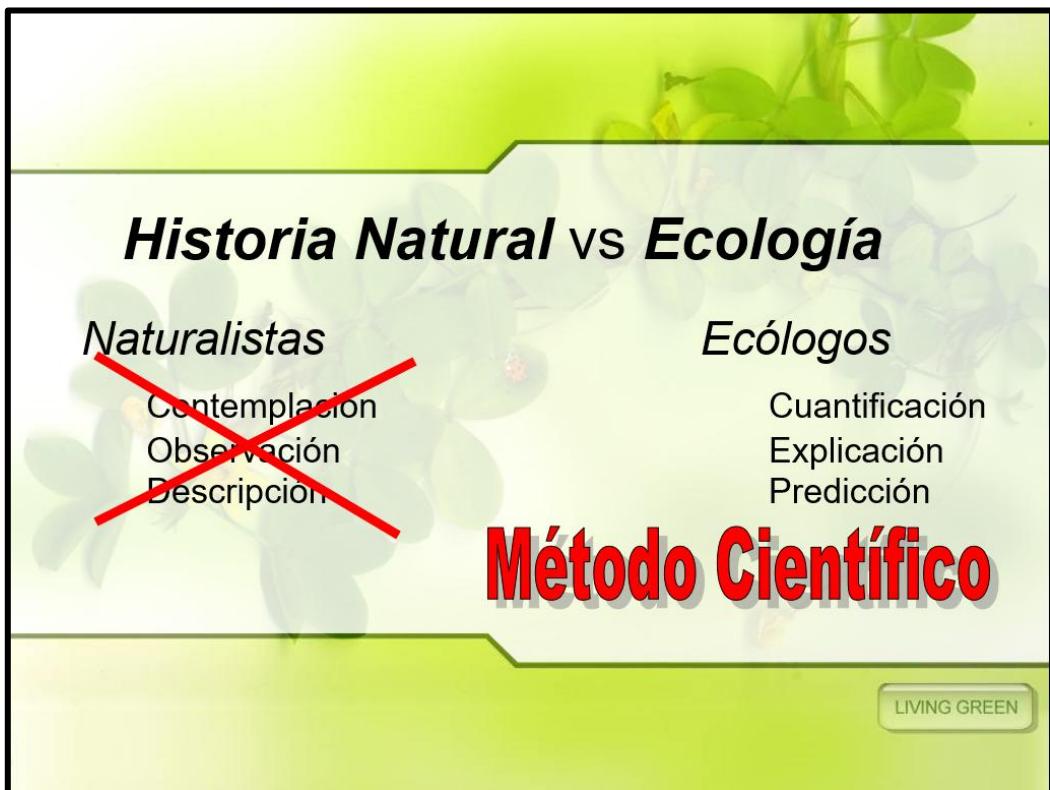
"La Ecología es la Historia Natural estudiada científicamente"

La historia natural, esa disciplina placentera que fue tan propia de amateurs acomodados (Felipe Barbarroja, Maximiliano de Habsburgo, Carlos Darwin, etc.) es básicamente la observación y descripción de los seres vivos en su medio natural: sus alimentos y modos de obtenerlos, la conducta reproductiva (cortejos, anidación, cuidados paternales, etc.), la estructura social de sus poblaciones, sus competidores, enemigos naturales y "aliados"; en fin, aquellas características físicas del medio que les son favorables (clima, suelo, etc.), son la materia de estudio de la historia natural.

Es interesante hacer notar que los mejores historiadores naturales han sido en buena medida amateurs, esto es, enamorados de la naturaleza. Un contacto prolongado y estrecho con lo que podríamos llamar de manera sencilla "áreas verdes" (sean estas selvas, bosques, desiertos, praderas, jardines e incluso terrenos baldíos) es una condición importante en el desarrollo de un historiador natural. No en balde los campesinos de todo el mundo son con frecuencia los mejores conocedores de la historia natural de sus regiones.

Sin embargo, a la historia natural le falta un componente para poder ser llamada propiamente ecología. Este componente es el método científico. En esencia, este método es la integración de la teorización (abstracción, conceptualización, proposición de modelos, generalización) y la observación (registro, descripción, experimentación). La ciencia propiamente dicha no es una mera recolección ciega de datos ni tampoco es la contemplación y análisis de entelequias (Figura 1). El quehacer científico es la reflexión sobre las observaciones y la obtención de nuevas observaciones como consecuencia de la reflexión. El objeto de la reflexión son los datos, pero las nuevas observaciones son muchas veces sugeridas por la reflexión previa, y no adquieren significado sino en el contexto formado por las observaciones y los conceptos que las anteceden. La integración de datos y teoría no se alcanza plenamente sino por la actividad colectiva de la comunidad científica.

Figura 1 La Ecología como ciencia aplica el método científico.



La palabra, etimológicamente, proviene del griego Oikos que significa “Casa”, “residencia”, y Logos, “tratado” o “estudio”. Esta definición es muy sencilla, pero a la vez demasiado abarcadora y algunos autores llegaron a decir que, si eso era Ecología, había muy poco que no lo fuera. Por ejemplo, dijo Richards en 1939: “*La definición “La Ecología es la rama de la biología que se ocupa de las relaciones entre los organismos y su ambiente “podría servir de título de una enciclopedia, pero no delimita una disciplina científica”*”. Margalef dijo: “la Ecología es aquello que le queda a la cuando todo lo importante ha recibido ya algún nombre”. Haeckel, sin embargo, tiene el gran mérito de haber hecho notar que existía un campo de estudio aún no cubierto adecuadamente por ninguna de las ciencias particulares que ya tenían nombre, a pesar de que él no trabajaba en nada directamente relacionado con esta materia.

Odum la define como “el estudio de la forma y función de la naturaleza”, lo cual es relevante al enfatizar la idea de “*forma y función*”, pero aún es incompleta. Otra definición bastante más clara la da Andrewartha (1961): “la Ecología es el estudio científico de la distribución de los organismos”. Sin embargo, esta definición es estática, no es dialéctica ya que excluye el importante concepto de las relaciones. Krebs en 1972 define la Ecología del modo siguiente:

“Ecología es el estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos”

Ya esta definición es lo suficientemente completa, por lo que la tomaremos de base para el inicio de este curso.

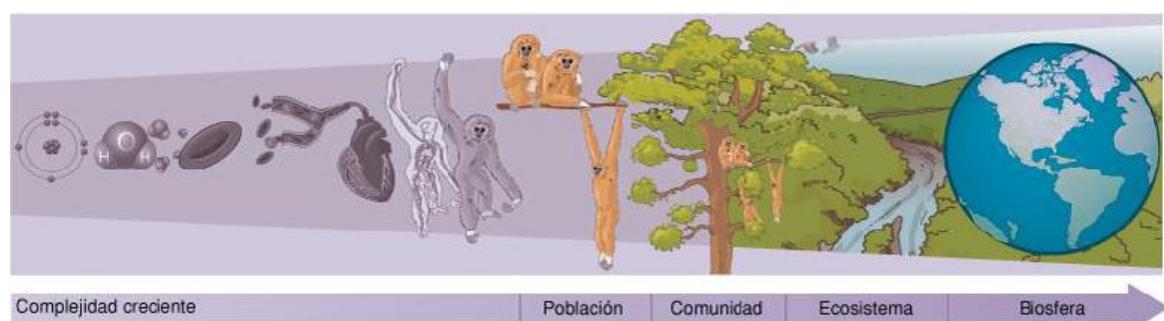
Si queremos determinar cuál es el campo de acción o tema central de la Ecología, sin embargo, no podemos restringirnos a este concepto que nos conduce a las básicas preguntas de: ¿dónde están? ¿Cuántos hay? ¿Por qué están allí? Sino que tenemos que también que incluir la importantísima pregunta de ¿y qué pasaría si...?

Niveles de organización ecológica

La Ecología en general tiene cuatro niveles de interés básico (Figura 2):

- el *organismo* individual
- la *población*, formada por organismos de una misma especie
- la *comunidad*, formada por un número más o menos alto de poblaciones
- y el *ecosistema*, formado por la interacción entre las comunidades y el ambiente

Figura 2 Niveles de organización de la materia viva. Fuente: Curtis et al. (2008)



Aquí vamos un momento a recordar los conceptos de población y comunidad que ya Uds. conocen desde sus estudios previos.

Población: *conjunto de organismos de una misma especie que viven en un área determinada y en un momento dado.*

Comunidad: *conjunto de poblaciones de diferentes especies en mutua interacción y que viven en una determinada área, en un tiempo dado.*

Cuando posteriormente se define el término de **ecosistema** como el *conjunto de comunidades y ambiente no vivo*, se acuñó la unidad superior de trabajo de la Ecología. Según Margalef (1974): “la Ecología es la biología de los ecosistemas”.

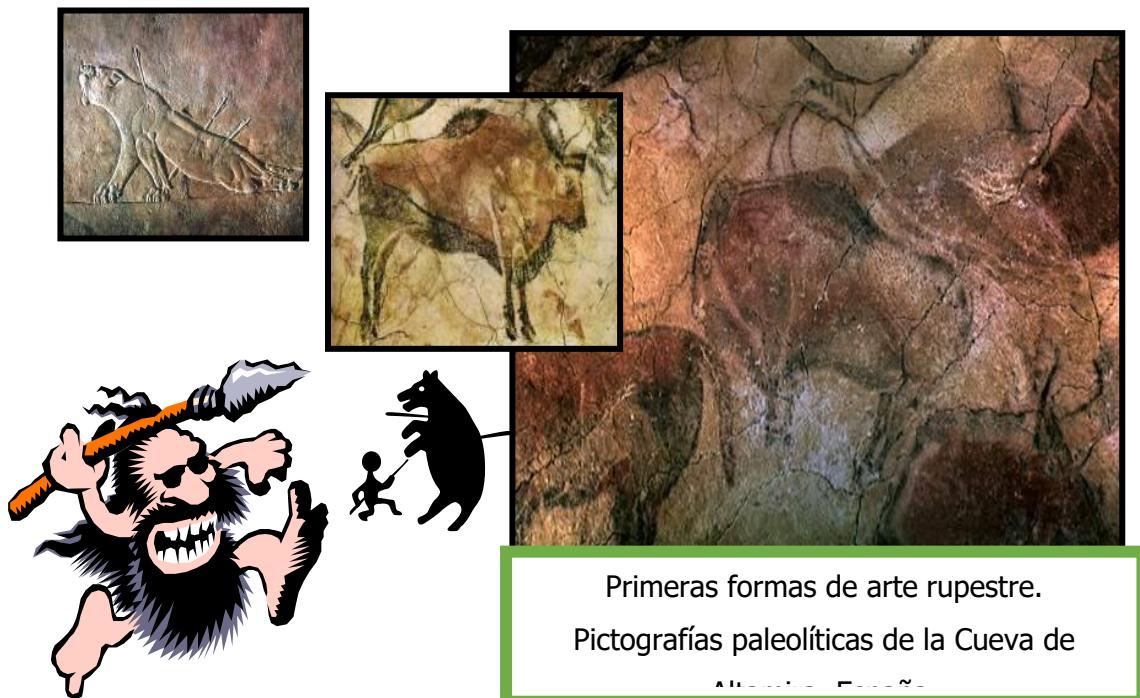
La **Biosfera**, finalmente, es el conjunto de ecosistemas del planeta, que asumidos globalmente nos induce la fantástica, pero real, idea de que el planeta entero es una *unidad biológica* dentro del universo cósmico, y de que en última instancia la Ecología es la ciencia que estudia la estructura y función de la Biosfera.

Los invito a buscar información acerca de la **Hipótesis Gaia** (*el espíritu de la tierra*).

Antes de continuar hablando de la ciencia de la Ecología vamos a hacer un poco de historia para ver cómo fueron surgiendo las bases de esta disciplina.

La Ecología, como mencionábamos, al inicio es posiblemente la más antigua de las ciencias (Figura 3), ya que su origen se pierde en el tiempo junto con el origen del ser humano. Las tribus más primitivas dependían de la caza, la pesca y la recolección de los alimentos por lo que necesitaban y fueron adquiriendo un conocimiento detallado de donde y cuando podrían ir a buscar sus presas. Este conocimiento quedó reflejado en las primeras formas de arte rupestre, como las pictografías paleolíticas de la Cueva de Altamira en España. Luego con el desarrollo de la agricultura y la domesticación de los animales aumentó la necesidad de aprender la ecología de estos organismos.

Figura 3 El origen de la Ecología se pierde en el tiempo junto con el origen del ser humano



Los espectaculares movimientos o brotes de organismos como plagas, animales migratorios, etc. llamaron la atención al hombre desde muy temprano. Los primeros historiadores describían esto como originados por intervención divina. En el Libro del Éxodo (7: 14-12:20) se describen las plagas que Dios mandó sobre los egipcios (Figura 4).

Figura 4 El antiguo Egipto a través de sus historiadores, describen aspectos relaciones con la Ecología



Se pueden buscar los orígenes de cualquier disciplina entre los antiguos filósofos griegos, en la sabiduría China, o en la Biblia, según prefieran. Platón defendía la idea de la existencia de una armonía en la naturaleza, como un principio básico para la comprensión de esta. En los escritos de Herodoto y Platón se dejaban implícitos los términos de “equilibrio de la naturaleza” o “ecología providencial”, en que la naturaleza se dedicaba a proteger y beneficiar a cada uno de sus organismos vivos (Figura 5).

Figura 5 Herodoto y Platón en la época primitiva como representantes de la visión conservacionista de la Ecología.



Heráclito indicó la existencia de una relación general en la naturaleza viva, su movilidad y variabilidad: “Todo es un continuo flujo y reflujo... nadie entra dos veces en el mismo río, puesto que sus aguas fluidas, continuamente cambian...nuestros cuerpos fluyen al igual que las aguas y la materia se remueve en ellos eternamente, como el agua en el torrente.”

Aristóteles en el siglo IV a.n.e. intentó explicar las plagas de ratones y langostas explicando que la alta tasa de reproducción de los ratones podía producir más ratones de los que podía eliminar sus enemigos naturales. Nada tenía éxito apuntaba Aristóteles, excepto... la lluvia. Después de un aguacero los ratones desaparecían como por arte de encantamiento.

Hubo muy poco avance conceptual en la Ecología anterior al siglo XVIII, sin embargo, muchos famosos o incógnitos exploradores y naturalistas, durante los tiempos del descubrimiento de las

fronteras del mundo, fueron acumulando todo un enorme conocimiento de la naturaleza que luego fue la base para el desarrollo de esta ciencia.

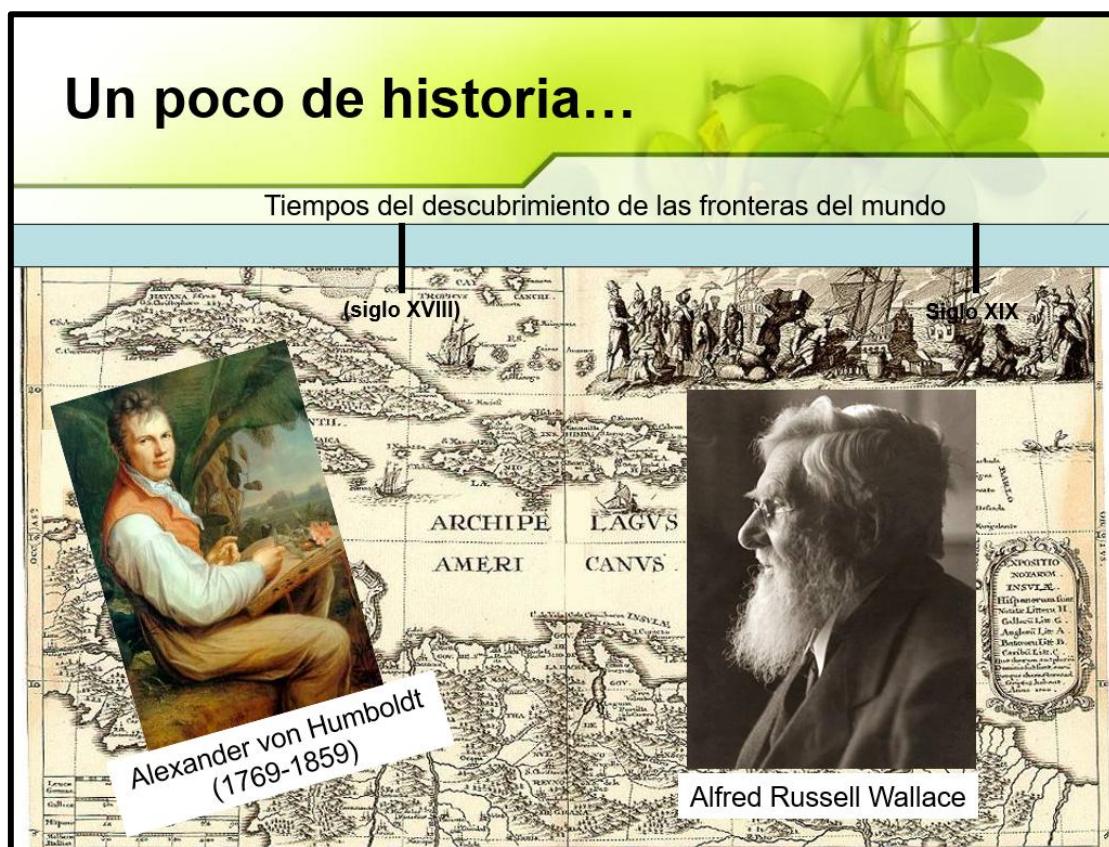
Los primeros avances teóricos vienen por parte de estudiosos de Ecología humana: Graunt, el padre de la demografía (1662) comienza a describir las poblaciones humanas y a reconocer por primera vez parámetros poblacionales muy importantes como la natalidad, la mortalidad, la relación por sexos y la estructura de edades.

Leeuwenhoek, el padre de la protozoología e inventor del microscopio, estudió parámetros poblacionales en gorgojos, moscas y piojos y fue el precursor del estudio de las cadenas alimenticias.

Buffon en 1756 abordó muchos problemas ecológicos y reconoció que las poblaciones humanas, animales, y vegetales estaban sujetas a los mismos procesos. La primera formulación matemática sobre el crecimiento de la población y su limitación se desarrolló por matemático belga Pierre-Francois Verhulst en 1838. Sus ecuaciones aun forman un pilar importante de la Ecología de poblaciones.

Alejandro de Humboldt, Alfredo Wallace, Charles Darwin, y otros muchos famosos naturalistas en sus obras producidas en el marco de la “revolución evolucionista” adelantan a mediados del siglo pasado numeroso conceptos básicos de la Ecología (Figura 6). La propia teoría evolucionista de Darwin, por la selección natural, es una teoría ecológica basada en observaciones ecológicas. El propio Darwin trabajó además en muchos aspectos básicos de Ecología, como, por ejemplo, sus trabajos sobre La Ecología se definen como ciencia en 1869. Haeckel, un acérrimo defensor de Darwin, en su libro “La morfología de los organismos”, la define como ciencia, pero como habíamos señalado, siete años antes ya había sido empleado el término por Henry Thoreau, conservacionista conocido como el filósofo de los bosques, en una de sus cartas personales. En esta época, los conceptos clásicos de “ecología providencial” y “equilibrio de la naturaleza” eran sustituidos por “lucha de la supervivencia” y “selección natural”.

Figura 6 Alejandro de Humboldt y Alfred Wallace como algunas de las figuras relevantes en el impulso los conceptos ecológicos a través de la revolución evolucionista



Muchos de los progresos iniciales de la Ecología vinieron de los campos aplicados a la agricultura, pesca y medicina. La lucha contra las plagas de insectos fue una fuente importante de ideas.

Desde 1776, ya se aplicaban conocimientos de forma positiva: desde la isla de Mauricio, por ejemplo, se introdujo el pájaro *Sturnus cristatellus* en la India para combatir las plagas de langostas, que 8 años después ya no eran un problema. Con la investigación médica de la epidemiología de la Malaria, Ross (1890) describió la dependencia de factores como la infección, número de personas, frecuencia de enfermos y capacidad de infección de los mosquitos por medio de dos ecuaciones diferenciales simultáneas, siendo este el primer caso en que un proceso ecológico se representaba con un modelo matemático. Este modelo fue uno de los primeros intentos de Análisis de Sistemas.

Para analizar el desarrollo de la Ecología no sólo basta enumerar los aportes independientes de tantas personas, sino que hay que analizar globalmente el proceso. A pesar de su antigüedad y de sus bases la ciencia de la Ecología no ha tenido una trayectoria continua.

La Ecología inicial era fundamentalmente descriptiva, los pioneros pasaban la mayor parte de su tiempo describiendo, pormenorizando y clasificando diferentes elementos ecológicos. Este punto de vista coincide básicamente con la Historia natural y tiene la limitación de que uno puede perderse en él: podría escribirse decenas de libros “describiendo” un único bosque.

Sin embargo, por supuesto, la ciencia no se detuvo aquí, sino que a finales del siglo pasado y principios de este se elaboró todo un marco teórico y se establecieron los conceptos fundamentales. Pero de cualquier modo la *Ecología adolecía de cierta falta de coherencia interna*, lo que se tradujo en un desarrollo desigual de sus distintas ramas, por ejemplo, la ecología acuática se anticipó en desarrollar conceptos dinámicos relacionados con el funcionamiento de los ecosistemas.

El proceso descriptivo anterior a esto fue esencial antes de que la Ecología moderna pudiera desarrollarse ya con teoría generales de valor predictivo (Figura 7). Los ecólogos modernos quieren comprender y explicar el origen y los mecanismos de las interacciones de los organismos entre si y con el mundo no vivo, para lo cual son ampliamente utilizados modelos matemáticos teóricos que generan predicciones comprobables, de modo que si el modelo falla es corregido o descartado y se busca otra explicación al fenómeno.

Figura 7 Línea de tiempo para reflejar el primer enfoque descriptivo y el actual enfoque cuantitativo de la Ecología.



La gran complejidad de los procesos ecológicos requiere el uso de casi tanta matemática como biología para comprender el funcionamiento de la naturaleza. Este *enfoque básico funcional* de

la Ecología es importante, pero debe tenerse cuidado para evitar la tendencia a ir más allá de la realidad sin tener un conocimiento biológico detallado.

A partir de 1930 se hace evidente el inicio de una consolidación y madurez en la ciencia, pero en los años 50 surge con una fuerza *pujante* la Biología Molecular, que, junto a la bioquímica, marginalizan totalmente a la Ecología y a otras ramas, consideradas “menos importantes” (Figura 8).

Sin embargo, avanzada la década de los 60 la correlación de fuerzas entre estas disciplinas biológicas comienza a cambiar. El continuo aumento de la población humana y la creciente destrucción del medio ambiente con plaguicidas y contaminantes despiertan la conciencia pública, y la Ecología deja entonces los marcos puramente académicos para trascender a todos los ámbitos de la sociedad.

Figura 8 A mediados del siglo XX, la Ecología es marginada como resultado del surgimiento de la Biología Molecular.



Un papel decisivo lo tuvo el libro “Primavera silenciosa” (“Silent Spring”) de Rachel Carson, obra pionera del cambio de la forma de pensar hacia la naturaleza. Este libro describe crudamente la destrucción de la vida silvestre, y principalmente las aves, por el uso de plaguicidas y por la acción irresponsable de las industrias. Durante más de un año este libro permaneció entre los primeros *best-sellers* americanos, lo cual fue algo extraordinario no tratándose de una novela ni de un libro histórico. Nunca un libro científico ha tenido tal acogida; algunos grandes personajes de la época dijeron que era “el documento más importante del siglo en pro del futuro de la raza humana”. Por supuesto que tuvo muchos detractores y enemigos acérrimos, sobre todo entre los industriales y grandes agricultores. Norman Borlang (capitalista de la época) dijo sobre él:

“La campaña viciosa e histérica contra el uso de productos químicos en la agricultura, montada por ambientalistas irresponsables y causantes de miedo, ha tenido raíces en el libro de gran venta “Primavera silenciosa”, novel mitad ciencia mitad ficción. Este ponzoñoso y poderoso libro escrito por la talentosa científica Rachel Carson sembró semillas para el torbellino de propaganda y el circo de prensa, radio y TV que ha sido apoyado a nombre de la conservación por el movimiento ambientalista, pero que va en detrimento de la sociedad moderna”.

Recomendamos la lectura del libro, pero hay que reconocer y tener en cuenta que la autora mantiene un tono pesimista y no ofrece en ningún caso soluciones alternativas a los problemas.

Ya en la actualidad la Ecología y el Medio Ambiente son cuestiones de primer orden en la vida de la humanidad. Podemos ver la continua preocupación mundial por la protección de la naturaleza. En 1992, los ambientalistas y conservacionistas tuvimos un logro muy importante con la celebración de la Cumbre de Río o Cumbre de la Tierra, que ha sido la mayor reunión internacional en toda la historia de la humanidad, con el mayor número de jefes de estado y de participantes en general, precisamente para tratar la cuestión de la conservación de la naturaleza.

Por desgracia también hay mucho *sensacionalismo y oportunismo*: los términos se utilizan sin comprender su significado y muchas veces erróneamente. Se puede notar la proliferación del prefijo **Eco-** (ecoturismo, ecopesquería, ecoquímica...) que muchas veces solo busca impactar en la mente de las personas o consumidores, sin amparar verdaderas tecnologías ambientalmente seguras (lo cual no quita que estas existan, por supuesto).

También ha aumentado *el grave problema del extremismo* que se da en algunos grupos ecologistas, y aquí vamos a detenernos a ver la diferencia entre ecologistas y ecólogos. Un ecólogo es la persona que trabaja o estudia la ecología, mientras que un ecologista es cualquier persona que defienda o abogue por la conservación de la naturaleza (Figura 9). La diferencia más radical no existe en los objetivos, que en ambos casos son o deben ser comunes, sino en los conocimientos y en los métodos que se emplean para esta defensa del medio ambiente.

El movimiento ecologista tradicionalmente ha actuado como mensajero de catástrofe al manifestarse siempre en tonos alarmistas, lo cual es dañino incluso para ellos mismos y para el objetivo que se supone deben perseguir ya que el sentimiento de cercanía de una catástrofe

produce un par psicológico impotencia/poder que tiende a manifestarse en agresividad y uso de la fuerza, llegando incluso a términos de dictadura ecológica.

En forma latente o expresa en muchos grupos extremistas también se da la remistificación o sacralización de la naturaleza. Los ecologistas muchas veces se convierten en serios problemas, sociales incluso, y en particular hasta para los mismos ecólogos y para todos los científicos en general, ya que caen en posiciones extremas, bien de “no tocar la naturaleza”, no usar los recursos naturales, o bien de anteponer la conservación de elementos naturales individuales o particulares a intereses científicos o de explotación racional. Por ejemplo, es muy frecuente la oposición de las personas por motivos “humanitarios” al empleo de animales de laboratorio, sin tener en cuenta la necesidad de tal uso para el desarrollo de la ciencia ya que los modelos vivos para experimentar nuevas tecnologías o productos son insustituibles para garantizar la seguridad del propio hombre.

Siempre, y esto es importante, *vale más una vida humana que una vida animal*, aunque claro este es un tema abierto a debate, ya que hay diversas opiniones. Esto cae dentro del campo de los que se conoce como ética científica.

Figura 9 Diferencias entre Ecología y Ecologismo.

Ecología vs Ecologismo

Ecólogo (persona que trabaja o estudia la Ecología)	Ecologista (cualquier persona que defienda o abogue por la conservación de la naturaleza)
---	---

*La posición natural de un ecólogo **no es la de oponerse a las prácticas de uso sino la de garantizar vías ambientalmente seguras para estas, de modo que especies o procesos naturales no sean afectados en conjunto.***

No es tan importante la vida de un individuo como la supervivencia de una especie, por ello no hay que enfrentarse al sacrificio de organismos si la muerte está justificada. Para muchas personas es algo difícil dar muerte a otro ser vivo, pero, aunque no nos guste esa es nuestra

responsabilidad, y tenemos que hacerlo muy frecuentemente en nuestro desarrollo laboral y profesional.

Todo esto está muy bien resumido en este escrito de Di Castri (1983), que dice:

“La Ecología no está reñida con el desarrollo económico. En su contexto moderno pretende dejar de ser la ciencia de las negaciones: no a la contaminación, no a la deforestación, no al desarrollo industrial; para ser la ciencia de las soluciones alternativas, concretas y realistas en materia de desarrollo”.

También deben recordar siempre que, aunque nuestra profesión nos exige defender la naturaleza, hay que hacer muchos sacrificios para defender en primer lugar a la especie humana. Como dijo Fidel Castro en la Cumbre de Río: **“Desaparezca el hambre, no el hombre”**.

CRONOLOGÍA DE LA ECOLOGÍA

Grecia antigua: Aristóteles

Medioevo (siglo XVIII):

- ✓ Conde de Buffon, Alexander von Humboldt
- ✓ Euler (1707-1783), primeros estudios demográficos utilizando modelos matemáticos.
- ✓ 1798: Ensayo sobre el principio de la población (Malthus)

Siglo XIX:

- ✓ Polémica Deterministas vs Evolucionistas
- ✓ Von Liebig (1802-1873) demostró la existencia de los "factores limitantes"
- ✓ 1837: Expedición del Beagle. Darwin
- ✓ Pasteur (1822-1895): Explica la fermentación y la descomposición de la materia orgánica.
- ✓ 1866: Creación del neologismo Ecología
- ✓ 1872-76: Expedición del Challenger (1872-76)
- ✓ 1895: La ecología de las plantas, tratado de autoecología (Warming)
- ✓ 1898: "La geografía de las plantas" (Schimper)
- ✓ 1876: "La distribución geográfica de los animales" (Wallace)
- ✓ 1872: introducción del término "biocenosis" (Moebius)
- ✓ 1895: "El lago Lemman. Monografía limnológica" (Forel) (primer trabajo de limnología)
- ✓ Primeras décadas del XX aparece el análisis funcional (Volterra)
- ✓ Paralelamente se desarrolla el movimiento conservacionista: Berna (1913): primera Conferencia Internacional sobre Protección de la Naturaleza, 1915: se forma la UICN, etc. 1930: "La biología del crecimiento de la población" (Pearl) e investigaciones sobre "nichos ecológicos" (Gause)
- ✓ 1935: Introducción del término ecosistema (Tansley)
- ✓ 1938: 1er glosario de nomenclatura ecológica (Carpenter)
- ✓ "Bio-ecología" (1939), uno de los primeros tratados generales (Clements y Shelford)
- ✓ 1949: 1era Conferencia Técnicas Internacionales para la Protección de la Naturaleza: 1949, Nueva York (ONU, UNESCO y UICN)
- ✓ Década de 1950 definitivamente establecida la ecología como ciencia diferenciada dentro de la biología
- ✓ 1953: "Fundamentos de ecología" (Odum)
- ✓ 1954: "Elementos de ecología" (Clarke)
- ✓ Década de 1960-70: origen del ecologismo
- ✓ 1962: Primavera silenciosa (Rachel Carson)
- ✓ Catástrofes ecológicas: 1967: naufragio del Torrey Canyon, Inglaterra, "enfermedad de Minamata", Japón, 1969: endosulfán en el Rhin, Holanda
- ✓ 1968: Conferencia de la Biosfera (Conferencia Internacional sobre la Utilización Racional y la Conservación de los Recursos de la Biosfera, París)
- ✓ 1972: Publicación del informe del Club de Roma (Los límites al crecimiento) y la carta Mansholt
- ✓ 1971: Programa MAB
- ✓ 1972: La Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Humano, Estocolmo (Declaración de Estocolmo)
- ✓ 1972: Se crea el PNUMA
- ✓ 1992: Cumbre de Río o Cumbre de la Tierra

Relación de la Ecología con otras ciencias

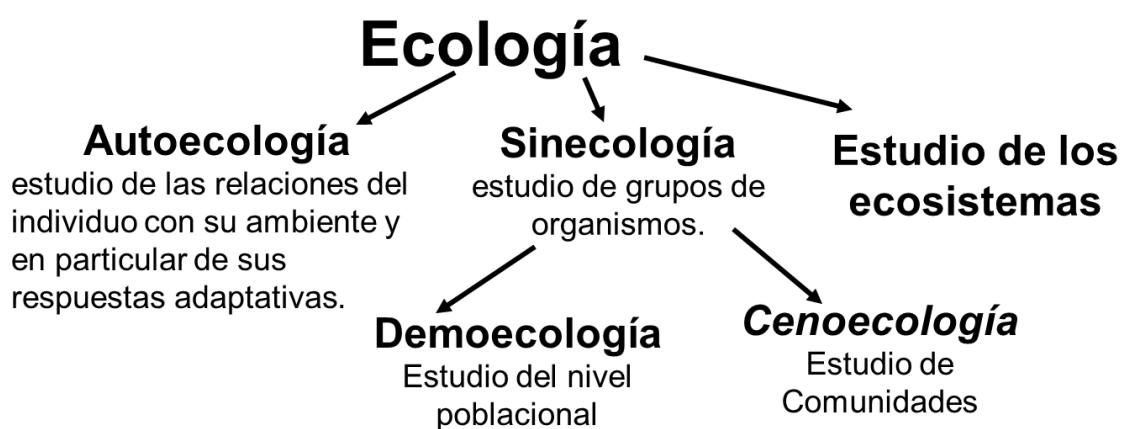
Cuando se analiza la historia de la Ecología, se define muy claramente el hecho de que la Ecología se relaciona con prácticamente todas las demás ciencias naturales. Al unir la gran complejidad del ambiente biótico con la complejidad estructural y funcional del ambiente físico, tenemos un campo muy amplio. Es por tanto una *ciencia de síntesis*, que a partir de materiales de otras disciplinas aplica puntos de vista propios. No es como las demás ciencias analogables a un árbol del que salen muchas ramas (disciplinas menores), sino más bien a un mangle: de muchas raíces que se elevan y confluyen se forma un tronco central.

Sobre esta característica de la Ecología se ha dicho: “debe admitirse que el ecólogo tiene algo de vagabundo reconocido, vaga por los cotos propios del zoólogo, del botánico, del taxónomo, del fisiólogo, del etólogo, del matemático, del meteorólogo, del geólogo, del físico, del químico y hasta del sociólogo”.

Subdivisiones de la Ecología

En dependencia del nivel de interés en que se concentre el estudio la Ecología se ha subdividido en dos ramas principales: la que abarca el estudio del individuo y la que abarca el estudio de grupos de organismos (Figura 10).

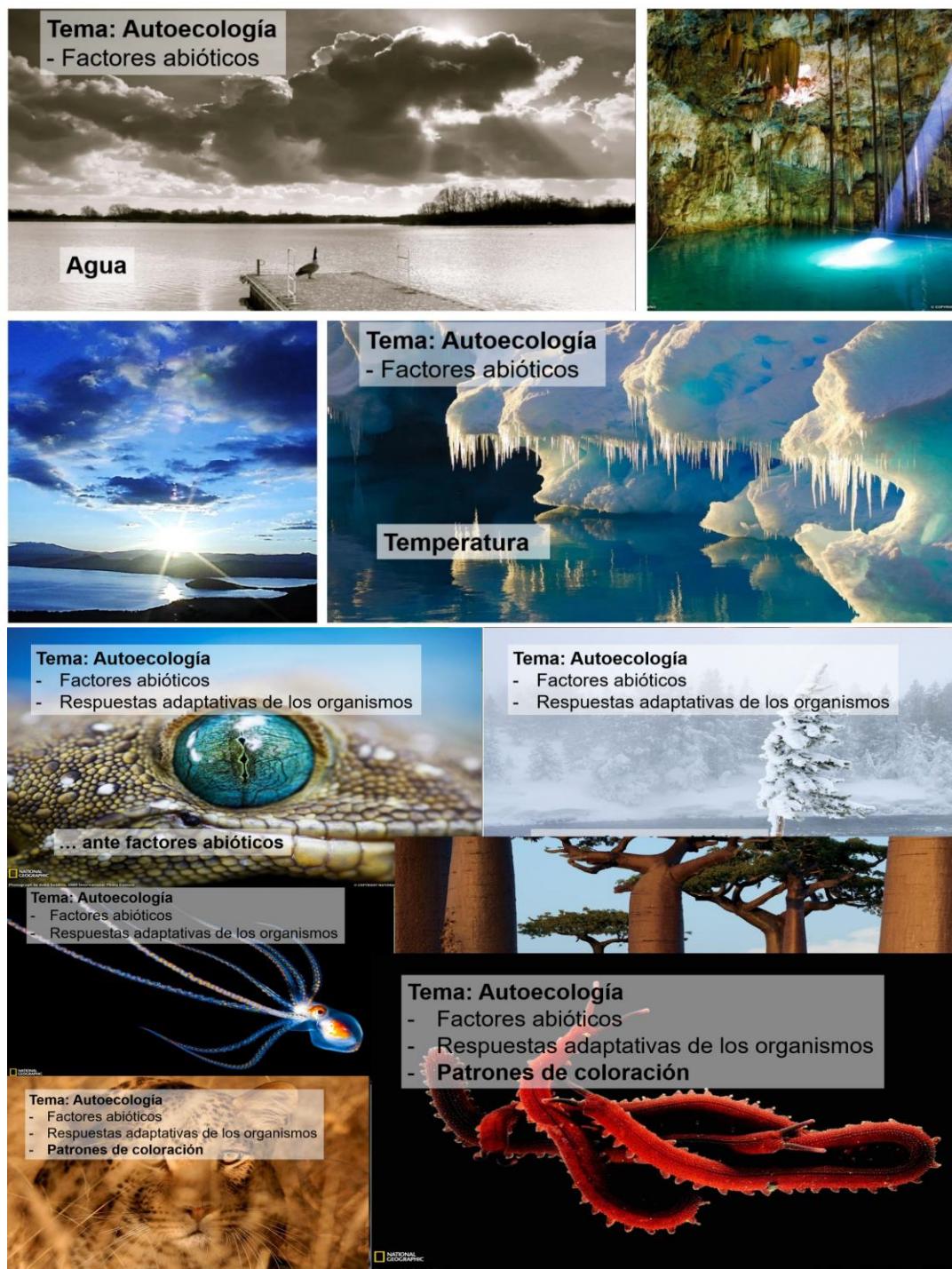
Figura 10 Subdivisiones de la Ecología según su objetivo de estudio.



La autoecología con frecuencia es tratada de forma despectiva aduciéndose que “suelen tener poco valor” sus trabajos ya que en comparación con los demás, implica el estudio de segmentos

aislados y no del sistema completo. Sin embargo, la autoecología contribuye a esclarecer las interacciones que aparecen en los niveles superiores, complementando los estudios más complejos (Figura 11). Viene siendo lo que la citología a la histología y la morfología.

Figura 11 Temas de estudio dentro de la subdivisión Autoecología.



Este no es el único sistema de divisiones de la ciencia, sino que otros autores prefieren dividirla desde el punto de vista sistemático: Ecología animal, vegetal, microbiana y humana. Dentro de cada grupo hay más divisiones que centran su atención en rasgos únicos o especiales del grupo, así se mencionan con frecuencia: ecología de insectos, ecología de aves, etc. También en dependencia del medio se pueden dividir en Ecología acuática o terrestre. También hay Ecología Genética, Ecología Bioquímica, etc. en dependencia del nivel al que se haga mayor énfasis.

Existen muchos autores que critican las subdivisiones de la Ecología ya que ello, plantean puede ir en detrimento de la visión integral de los ecosistemas, sin embargo, realmente muchas de estas divisiones se justifican por las diferencias esenciales entre los grupos y/o hábitats que determinan diferencias en el funcionamiento de los sistemas y las diferentes técnicas de estudio que requieren.

Independientemente del sistema de clasificación hay tres bases fundamentales en la Ecología moderna que no pueden olvidarse:

- ✓ **Primero:** es la sólida base de historia natural que requiere
- ✓ **Segundo:** es la visión de los organismos como unidad fundamental ya que de sus características dependerá el resto de los niveles de organización de las estructuras ecológicas, y ...
- ✓ **Tercero:** la posición central del pensamiento evolucionista en el estudio de la Ecología.

Particularmente enfatizamos en el tercer punto, ya que todo lo que estudia la Ecología es el producto de la evolución orgánica y esta a su vez “se nutre” para ocurrir de estos mismos procesos ecológicos (Figura 12 y 13).

Figura 12 Temas de estudio en la subdivisión Demoecología.



Figura 13 Temas de estudio a nivel ecosistémico.



Importancia de la Ecología para el ser humano

Dentro de la Ecología no solo se “buscan conocimientos” en la tradición científica pura, sino muchas veces se buscan modelos predictivos, es decir se busca poder predecir que le sucederá a un organismo, población o comunidad bajo un conjunto determinado de circunstancias, y sobre la base de ellos, tratar de controlarlos o explotarlos.

Por ejemplo, intentamos minimizar los efectos de las plagas prediciendo cuando es probable que se produzcan y aplicando medidas necesarias. Intentamos proteger las cosechas prediciendo en qué momento las cosechas serán favorables al cultivo y desfavorable para sus enemigos. Intentamos preservar las especies raras prediciendo las medidas de conservación que nos permitirán conseguirlo.

Estas predicciones solo son exactas y fiables cuando podemos explicar lo que está sucediendo, cuando comprendemos las bases de lo que está sucediendo, cuando comprendemos las bases y los mecanismos por los que funciona el sistema, y este conocimiento lo da la Ecología.

La Ecología interviene en todos los aspectos de la actividad humana. Se requieren conocimientos ecológicos para:

- ✓ Llevar a cabo con éxito una **repoplación forestal** (silvicultura)
- ✓ Controlar eficazmente una **plaga** (entomología económica)
- ✓ Aumentar la **eficiencia de las pesquerías** (oceanología, -grafía) (o limnología en caso del agua dulce)
- ✓ Administrar la **caza deportiva** de forma racional (cinegética)
- ✓ Aumentar los **rendimientos de los cultivos** (Agronomía)
- ✓ **Agricultura y producción alimentaria:** el manejo de suelos, uso de agroquímicos, control de plagas y rotación de cultivos implican comprender las relaciones entre organismos y su ambiente para lograr sistemas productivos sostenibles.
- ✓ **Gestión del agua:** la administración de cuencas, calidad de agua y gestión de residuos demanda entender ciclos ecológicos y el impacto de las actividades humanas en los ecosistemas acuáticos.
- ✓ **Urbanismo y Planeación Territorial:** el diseño de ciudades sostenibles requiere analizar la fragmentación de hábitats, corredores biológicos y la integración de espacios verdes.
- ✓ **Salud pública:** la ecología permite comprender la dispersión de enfermedades zoonóticas (Epidemiología), la importancia de la biodiversidad para la regulación de vectores y el impacto de la contaminación sobre la salud humana.
- ✓ **Industria y Energía:** evaluaciones de impacto ambiental, manejo de residuos industriales y transición a energías limpias requieren conocimientos ecológicos para minimizar el daño y restaurar ambientes.
- ✓ **Conservación de la Biodiversidad:** fundamental para diseñar estrategias de conservación, restauración ecológica y aprovechamiento sostenible de recursos naturales.
- ✓ **Turismo sostenible:** el manejo responsable de ecosistemas naturales y culturales favorece la permanencia de atractivos y el bienestar local, evitando sobreexplotación.
- ✓ **Cambio climático:** La formulación de políticas de mitigación y adaptación exige comprender la dinámica de ecosistemas y los servicios ambientales que proveen.
- ✓ **Educación y Cultura Ambiental:** promover el conocimiento ecológico es clave para construir sociedades más informadas y comprometidas con la sostenibilidad.
- ✓ **Economía y Desarrollo Rural:** el enfoque ecológico permite valorar los servicios ecosistémicos, definir límites de explotación y diseñar sistemas productivos resilientes.

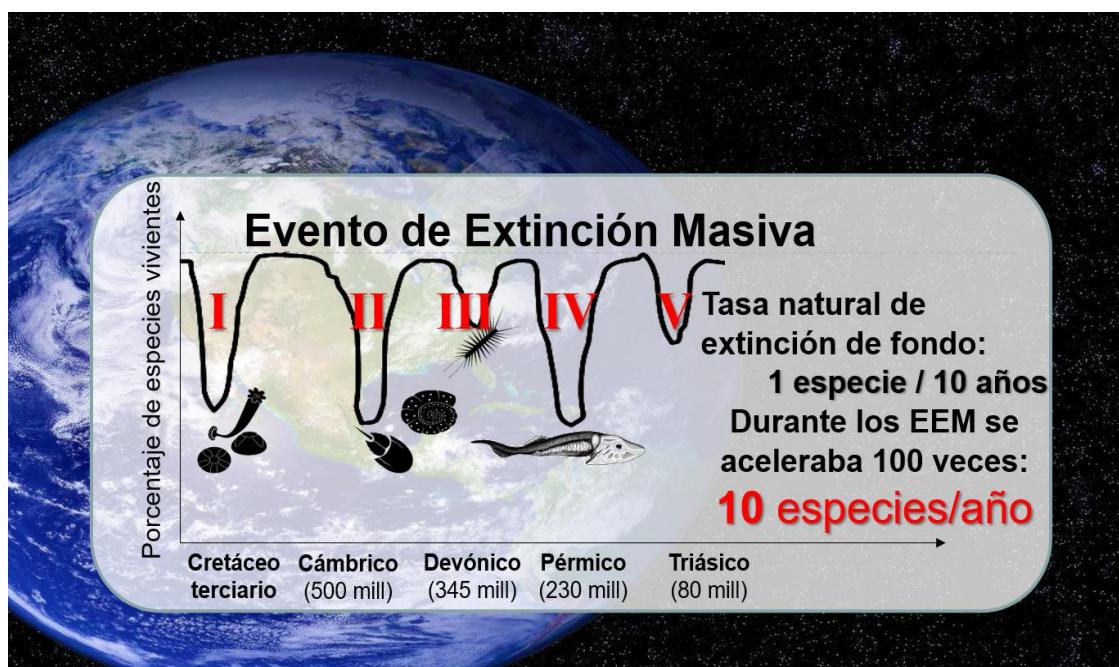
La intervención de la ecología en estas y otras áreas demuestra que es un conocimiento transversal e indispensable para el desarrollo humano sostenible, promoviendo la armonía entre sociedad y naturaleza.

Problemas actuales que aborda la Ecología

La época actual se enfrenta a toda una serie de problemas graves, herencia de cientos de años de una relación despótica hacia la naturaleza. Para solo mencionarlos, los principales problemas que enfrenta la biosfera son:

Empobrecimiento biótico: la extinción acelerada de especies. El ritmo natural de extinción era como promedio de una especie por año (Figura 14), pero la influencia del hombre la ha llegado a elevar localmente a las astronómicas cifras de 1 especie por minuto. Actualmente se dice que una especie tiene el doble de probabilidades de extinguirse que de ser estudiada.

Figura 14 Extinción (extinciones masivas frente a tasa de extinción de fondo). La extinción del Cretácico-Terciario (KT). Extinción del Cámbrico (500 MYA): se extinguieron el 50% de todas las familias de animales. Extinción del Devónico (345 MYA): se extinguieron



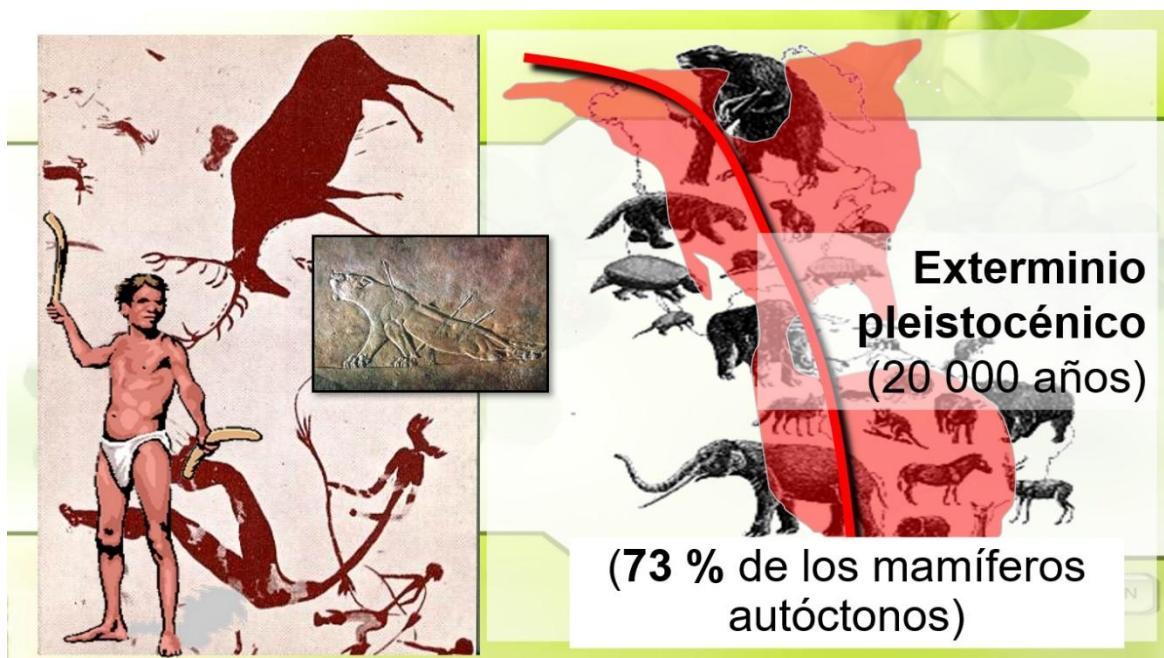
La tasa actual de extinción antropogénica es entre 1000 y 10000 veces mayor que la tasa natural de extinción (de fondo) que existía antes del impacto humano significativo. Esta aceleración se atribuye principalmente a actividades humanas como la destrucción de hábitat, sobreexplotación, contaminación, cambio climático y especies invasoras.

Según estimaciones recientes, desde el año 1500 se ha perdido entre el **7.5%** y **13%** de las especies conocidas, lo que corresponde a unas 150000–260000 especies. Para especies vertebradas, en los últimos 100 años han desaparecido al menos **477** especies, cuando en condiciones naturales se hubiera esperado solo unas 8 extinciones en ese periodo. Solo entre mamíferos y aves evaluadas por la UICN, se ha perdido alrededor del 1.5% de las especies desde 1500.

Estudios advierten que el proceso actual podría llevar al colapso de ecosistemas en las próximas décadas si las tendencias continúan. Esta tasa y magnitud han llevado a numerosos científicos a considerar que estamos viviendo la **sexta extinción masiva**, una crisis comparable a los grandes eventos de extinción de la historia geológica, pero provocada por el ser humano (Figura 15) y no por fenómenos naturales.

Las estimaciones varían según el grupo de organismos analizados y la metodología, y es probable que la cifra real sea mayor, especialmente entre invertebrados y especies poco estudiadas.

Figura 15 *Gran Exterminio Pleistocénico: hace 20000 años, el ser humano exterminó el 73 % de los géneros de mamíferos y grandes aves que habitaban este continente americano.*



Cambios climáticos globales: producidos por varios factores como la destrucción en la capa de ozono, la acumulación de gases contaminantes en la atmósfera produciendo el calentamiento global o efecto invernadero, cuyos efectos van desde el aumento en el nivel del mar hasta cambios en las circulaciones de los vientos planetarios y desplazamiento de la fauna y la flora

hacia latitudes elevadas. *Desertificación*: los desiertos avanzan a causa de la erosión, y la sequía. *Lluvias ácidas*: producto de la contaminación las lluvias recogen el CO₂, NO₂, e H₂ del aire y se acidifican antes de caer, afectando las plantas, animales, suelo, rocas, construcciones humanas, etc.

Crecimiento demográfico humano: la población crece a un ritmo extremo, y la velocidad de crecimiento también aumenta continuamente. Ya en la época actual la población humana es mayor que la que sería optima ecológicamente para el planeta.

“Soy pesimista en relación con el género Humano porque es demasiado ingenioso para su propio bien. Nuestra aproximación a la naturaleza consiste en derrotarla hasta la sumisión. Nosotros encontrariamos mejor oportunidad de sobrevivir si nos acomodáramos a este planeta y lo considerásemos con aprecio en vez de escépticos y dictatorialmente.” E. B. White

Tema 2: Autoecología. Conceptos básicos y principios ecológicos

Conceptos a estudiar

Ambiente	Clasificación de los factores climáticos	
Adaptación	Hábitat	Ley de Tolerancia
Tipos de respuestas	Demotopo	Grados de tolerancia
Condiciones	Biotopo	Evolución
Recursos	Micro hábitat	Evolución biológica
Medio	Macro hábitat	Aclimatación
Substrato	Nicho Ecológico	Ecotipo
Clima	Ley del Mínimo	Cline
	Ley de los Factores Limitantes	Preadaptación
		Coevolución

Autoecología

“Parte de la Ecología que estudia las relaciones de los individuos con su **ambiente** y en particular sus respuestas **adaptativas**.”

“Es el conjunto de los factores externos, abióticos y bióticos, que rodean a un organismo, y que influyen de alguna manera en su crecimiento, desarrollo, reproducción y supervivencia”.

Adaptación: “Toda característica de un organismo que tenga valor definitivo en permitirle existir en las condiciones de su hábitat y utilizar los recursos eficientemente.”

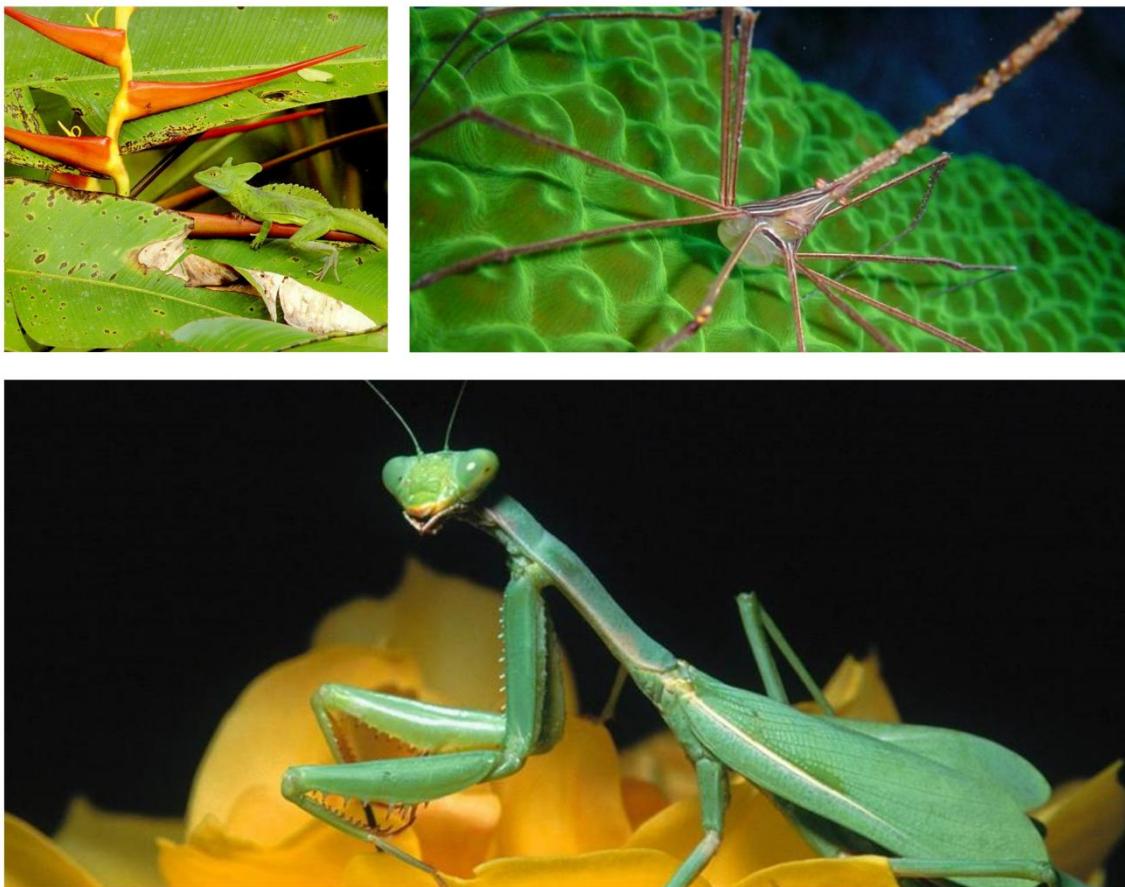
¿Cómo surgen las adaptaciones?

Selección natural

- ✓ Todos los organismos tienen una *variación intrínseca*.
- ✓ Todas las poblaciones producen un *excedente de descendientes*.
- ✓ *Competencia* entre los descendientes por los recursos para sobrevivir.
- ✓ Los más aptos sobreviven y tienen *mayor probabilidad* de reproducirse
- ✓ Los *rasgos favorecidos* se transmitirán a la siguiente generación.

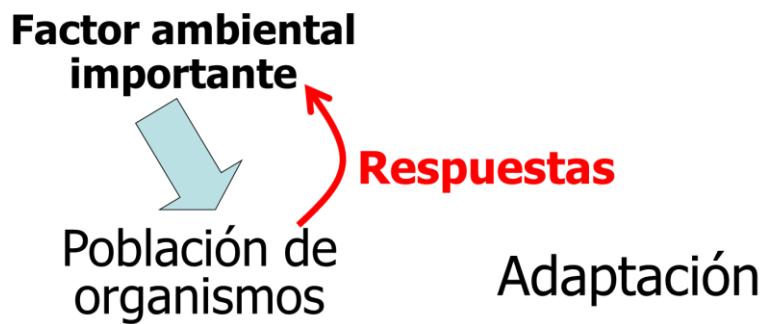
Organismo como un complejo coordinado de adaptaciones (Figura 16). No todas las características de un organismo deben reflejar necesariamente una adaptación.

Figura 16 Adaptaciones animales



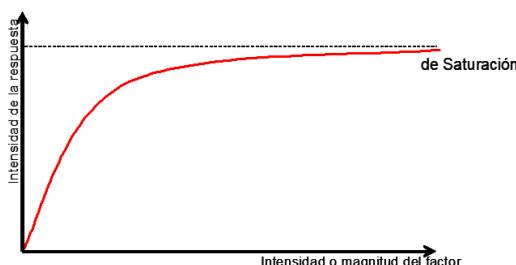
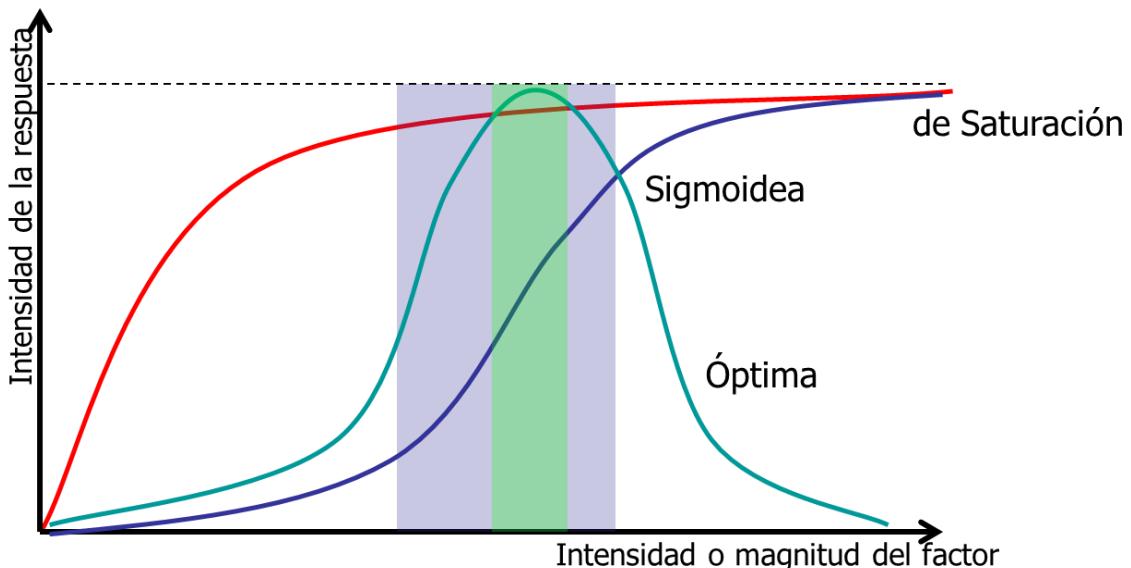
Preadaptación: “Cuando un carácter adaptativo que responde a una presión ambiental dada aparece por la modificación de un carácter primitivo también adaptativo que ya no existe en esta especie y que respondía a una selección diferente.” Por ejemplo: los órganos eléctricos de las anguilas.

¿Las adaptaciones siempre son para bien del organismo?



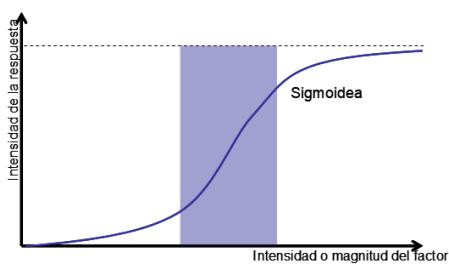
Existen varios tipos fundamentales de respuesta de los organismos: de saturación, sigmoidea y óptima (Figura 17)

Figura 17 Tipos fundamentales de respuestas de los organismos ante presiones ambientales



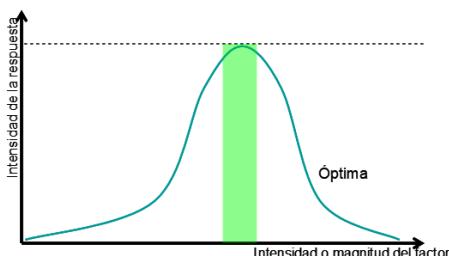
Ejemplos?:

- el efecto de la intensidad de la luz en la fotosíntesis



Ejemplos?:

- la depredación de una población de una presa disponible, cuando se puede elegir entre ellos y otra presa disponible



Ejemplos?:

- Efecto de la temperatura sobre la actividad o el metabolismo.

Condiciones: Son factores ambientales abióticos, variables en tiempo y espacio, a los que los organismos responden de distintas maneras y que pueden ser modificados por estos pero que *no son consumidos ni se agotan*, y que tampoco pueden resultar menos asequibles o inasequibles para un organismo a causa de la presencia de otro u otros.

Ejemplo:

- ✓ Temperatura
- ✓ Humedad relativa
- ✓ pH del suelo o del agua
- ✓ Salinidad
- ✓ Corriente
- ✓ Contaminantes

Recursos: Son aquellos factores consumibles por los organismos, entendiendo como consumido no solo la ingestión, sino que presentan cantidades que pueden ser reducidas a causa de la actividad o presencia de otros organismos y que su uso hace imposible que otro organismo lo utilice simultáneamente.

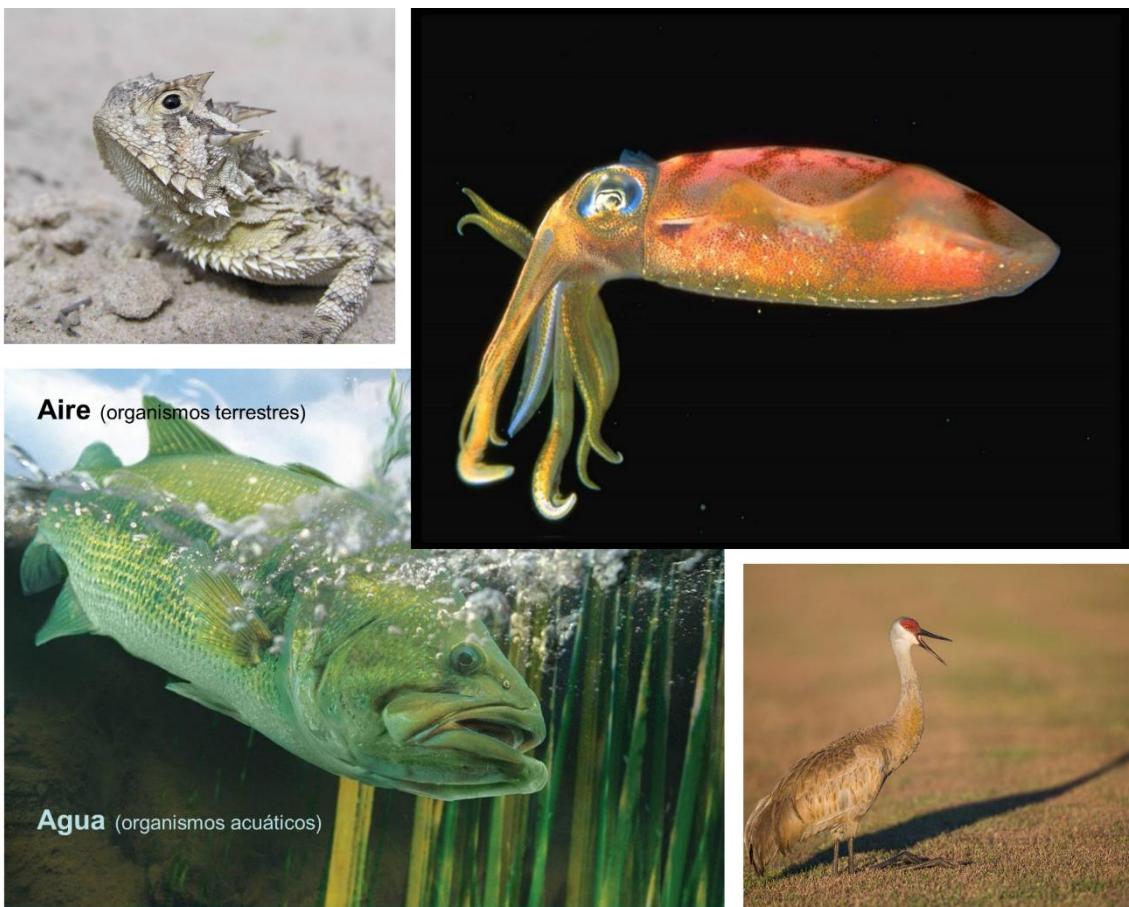
Ejemplo:

- ✓ Espacio
- ✓ Luz
- ✓ Moléculas inorgánicas
- ✓ Alimento

Medio: Parte del ambiente con la cual el organismo se encuentra en contacto directo y con la que mantiene sus intercambios fundamentales.

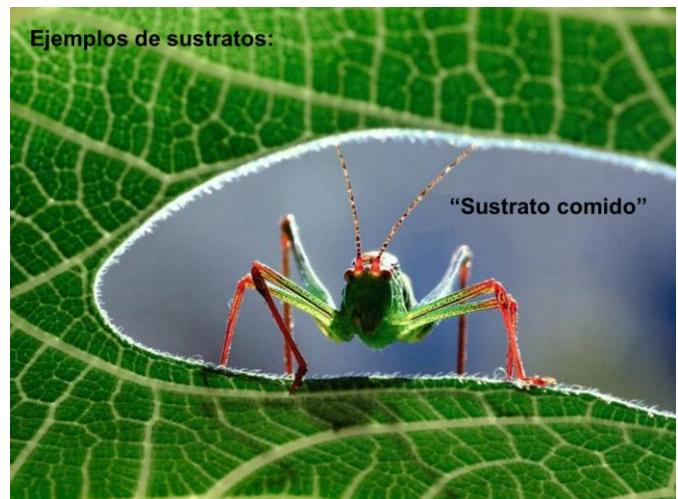
Solo existen dos medios: agua o aire (organismos acuáticos o terrestres; Figura 18)

Figura 18 Organismos acuáticos y terrestres



Substrato: Es la parte del ambiente que sirve para el apoyo y desplazamiento de los organismos y que además de soporte le brinda abrigo y alimentación. Ejemplos en la Figura 19.

Figura 19 Ejemplos de sustrato



Clima: Es el conjunto de estados atmosféricos que caracterizan a una localidad determinada (Figura 20).

Principales variables climáticas: lluvia, temperatura, humedad relativa y fotoperiodo.

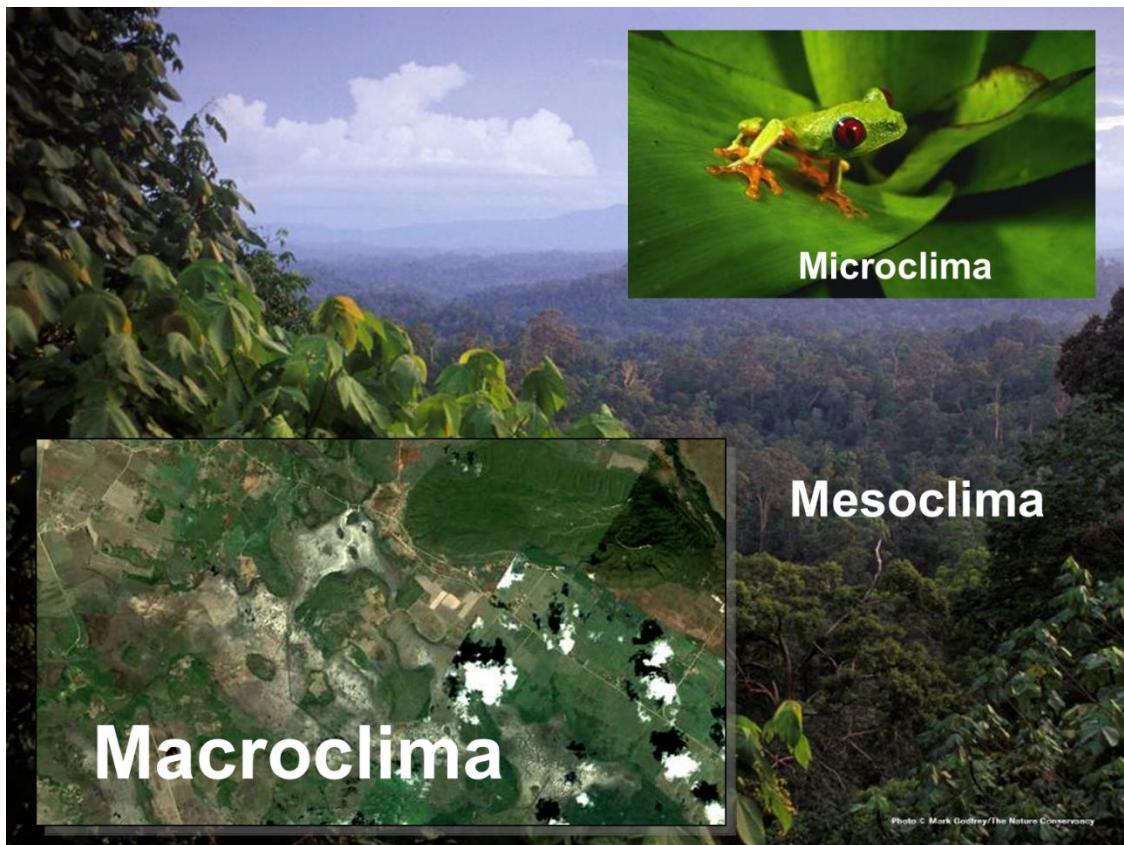
Clasificación de los factores climáticos

Macroclima
es el clima dominante en extensas zonas geográficas(ej. provincias o países).

Mesoclima:
es el clima de áreas menos extensas, geográficamente homogéneas

Microclima: es el clima en las proximidades del organismo.

Figura 20 Clasificación del clima en macroclima, mesoclima y microclima según la escala espacial analizada



Hábitat: Lugar donde el organismo desarrolla con mayor éxito sus actividades vitales, incluyendo los factores ambientales de dicho lugar (Figura 21). **Microhábitat y Macrohábitat.**

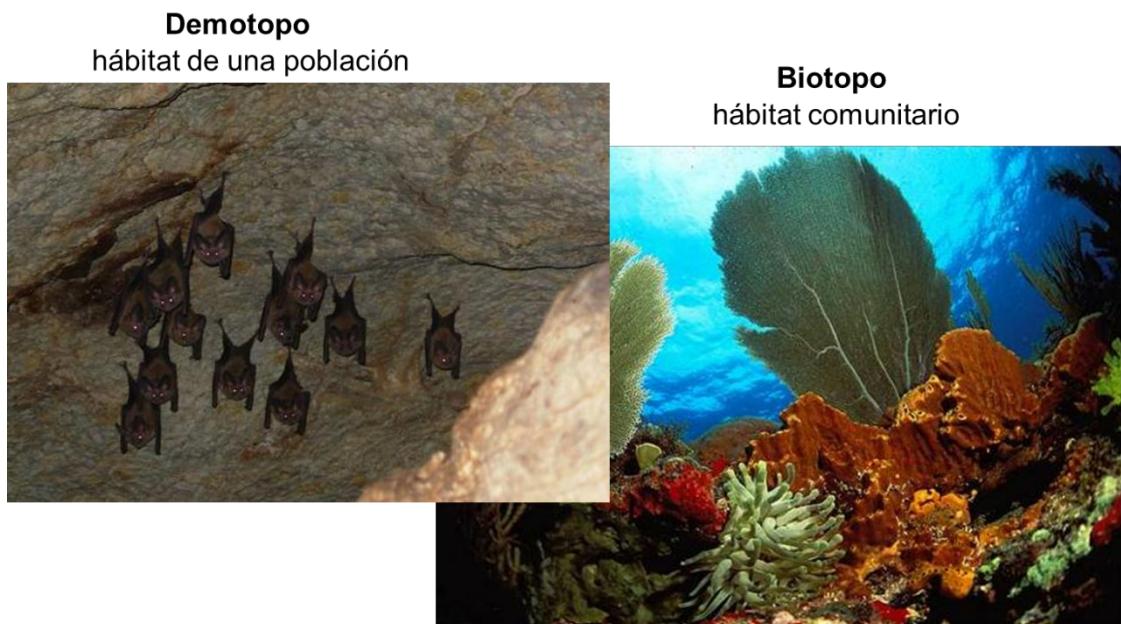
Figura 21 Ejemplo de hábitat para diferentes organismos



Demotopo: Hábitat de una población (Figura 22)

Biotoxo: hábitat comunitario (Figura 22)

Figura 22 Demotopo de murciélagos y biotopo arrecifal.



Nicho Ecológico

Empleado por primera vez por Grinnell en 1917 en analogía con el concepto de microhábitat.

Elton (1927): *estado funcional del organismo* refiriéndose a *la posición del individuo dentro de las relaciones y flujos de energía del ecosistema*.

Hutchinson (1957): *Modelo del hipervolumen del nicho*. Espacio de n dimensiones susceptibles de medición y manipulación matemática (Figura 23).

Figura 23 Representación del nicho ecológico según Hutchinson

Nicho Ecológico

Ejemplo:



la Drosófila mediterránea

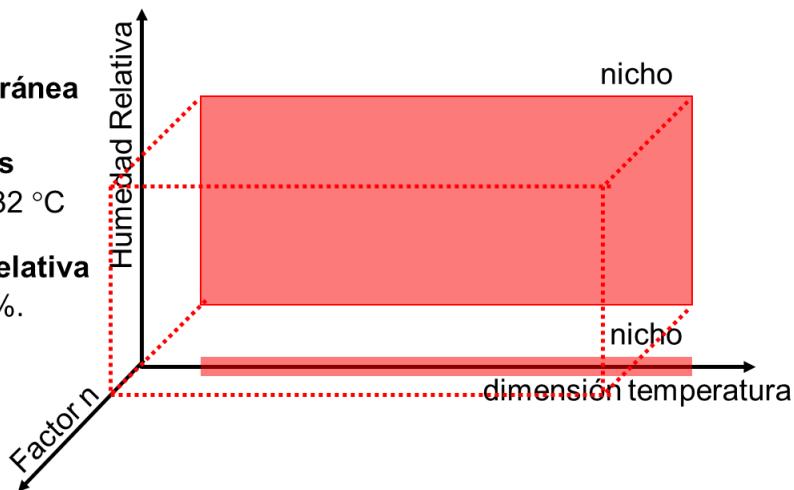
Gama de temperaturas

- vive entre 16 - 32 °C

Gama de Humedad Relativa

- H.R. de 75-85%.

Tercer factor



Ley del Mínimo

Von Liebig (1840) (químico y botánico alemán)

“Un organismo no es más fuerte que el eslabón más débil de su cadena ecológica de requisitos”

A nivel de individuo:

“El crecimiento y desarrollo de un organismo depende de la cantidad de alimento que le es presentado en cantidad mínima.”

A nivel de población:

“El número de individuos de una población aumenta hasta que la cantidad de un recurso limitante en el ambiente es insuficiente para soportar nuevos individuos, en caso supuesto de que los depredadores o los factores reguladores de los recursos no actúen primero.”

Blackman (1905) (Fisiólogo vegetal inglés) postuló la existencia de un **máximo limitante**.

Ley de los Factores Limitantes: Cuando un proceso está condicionado por una serie de factores diferentes, la velocidad de dicho proceso se ve afectada por la actividad del factor más lento. Así pues, los organismos tienen un máximo y un mínimo ecológicos con un margen entre ellos que representan los límites de tolerancia (Figura 24).

Figura 24 Límites de tolerancia ecológica de los organismos



Ley de Tolerancia de Shelford (1913): La existencia y prosperidad de un organismo depende del carácter completo de un conjunto de condiciones donde la deficiencia o exceso cualitativos o cuantitativos respecto a uno cualquiera de los diversos factores producirán la ausencia o exacerbación de las poblaciones del organismo.

Grados relativos de tolerancia

Los organismos tienen diferente nivel de tolerancia a las variaciones de los factores ambientales. En función de ello, pueden ser clasificados según se indica en la tabla 1.

Tabla 1 Clasificación de los organismos según el grado de tolerancia a un factor ambiental determinado

Prefijos: **euri-** : amplio **esteno-** : estrecho

Factor	Limites de tolerancia amplios	Limites de tolerancia estrechos
Salinidad	Eurihalinos	Estenohalinos
Temperatura	Euritérmicos	Estenotérmicos
Hábitat	Eurioicos	Estenoicos
Alimento	Euritróficos	Estenotróficos

Indicadores Biológicos o Bioindicadores: Especies con estrechos límites de tolerancia, conocidos, para determinados factores cuya presencia puede entonces ser utilizada como evidencia de la presencia de dicho factor en ese rango de valores.

Ejemplo: plantas que indican la presencia de metales en el suelo como el Fe, Cu, Pb, Ni, Zn, etc. Macroinvertebrados acuáticos que indican calidad del agua.

Ejemplo: Formaminíferos

Criboelphidium y *Ammonia*, son indicadoras de fondos marinos fangoso-arenosos con abundante materia orgánica.

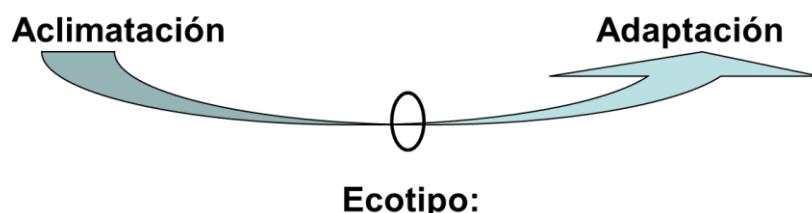
Quinqueloculina indica la presencia de sedimentos arenosos carbonatados.

Amphistegina y *Asterigina*, representan zonas someras con poca turbidez, etc.

Evolución biológica: Cambio en cualquier atributo de una población en el transcurso del tiempo, implicando características adaptativas y cambios en las frecuencias de los genes.

Aclimatación: La modificación de algunas características fenotípicas producida por el ambiente, es decir, es el proceso de acondicionamiento de los individuos al hábitat donde viven (Figura 25).

Figura 25 Proceso de aclimatación de los organismos a variaciones de los factores ambientales del hábitat que ocupan.



Ecotipo:
“Variedades genéticas dentro de una misma especie que se producen naturalmente como adaptaciones a hábitats particulares y que no llegan a constituir razas como tal”.

Cline: Es una variación gradual y direccional de un determinado factor ambiental a lo largo de un área geográfica

Coevolución: El fenómeno de evolución que aparece entre pares de especies interrelacionadas de forma dependiente, y que mutuamente se generan presiones selectivas unas a otras, de forma que el proceso de evolución lo realizan conjuntamente (Figura 24).

Figura 26 Ejemplos de pares de especies relacionadas que han coevolucionado



Tema 3: Factores Abióticos. Importancia y papel ecológico

El **agua** es posiblemente la molécula inorgánica más importante para la vida. De hecho, el *protoplasma celular* está compuesto en un 98-99% de este elemento y también al agua ocupa una extensión 2.5 veces mayor que la de la tierra. El agua tiene una serie de características que la hacen única entre los líquidos y que son las que han posibilitado el surgimiento y la evolución de la vida en el planeta. ¿Cuáles son estas **propiedades** y como influyen en la vida de los organismos?

- El agua tiene un **elevado calor específico** que hace que se requieran energías elevadas para cambiar su temperatura. Esto hace que el medio acuático pueda actuar como tampón térmico al atenuar las variaciones de temperatura, influyendo así decisivamente en el clima de vastos territorios. Esto unido hace que también sea un medio térmicamente más homogéneo ya que su conductividad es baja.
- El agua es única ya que su **estructura molecular** hace que cuando se congela, al contrario que el resto de los sólidos se *dilata* en lugar de contraerse por lo que *su densidad disminuye*. Por ello el hielo *flota*, y al llegar el invierno en las zonas frías solo se congela la superficie de los cuerpos de agua, preservándose la vida en el fondo.
- El agua es un **solvante universal**, *muy bueno para iones, aunque menos para gases* por lo que en su seno, en la gama de temperaturas en la que es líquida pueden ocurrir cientos de miles de reacciones químicas y bioquímicas que en última instancia forman el fenómeno de la vida. El relativamente bajo poder de disolución para los gases hace que el oxígeno sea más frecuentemente un factor limitante que en la tierra.
- Es un líquido con una elevada **fuerza de tensión superficial** y cohesión molecular interna lo que tiene implicaciones ecológicas muy importantes ya que permite la retención del agua por el suelo (alrededor de los microgranos), permite la translocación del agua por capilaridad por los vasos conductores de las plantas, sirve de substrato a la fauna *epinéustica*, etc.
- Tiene una **alta densidad y viscosidad** en relación con el aire (unas 800 veces más denso: $d_{\text{agua}} = 1.000 - 1.028 \text{ g/cm}^3$; $d_{\text{aire}} = 0.0013 \text{ g/cm}^3$), lo que implica que los organismos móviles acuáticos tengan que adaptarse a vencer esta resistencia o la aprovechen para

flotar. También esta densidad origina el marcado gradiente de presión hidrostática con la profundidad que determina múltiples adaptaciones en la fauna *abisal*.

- La *densidad óptica y la transparencia* del agua es mucho menor que la del aire, lo que limita la cantidad de luz que penetra, bien por reflexión como por absorción, lo que a su vez influye directamente sobre la productividad primaria (PP) de los ecosistemas acuáticos a la capa de los primeros 100 m, que se denominan capa *fótica*, que luego del punto de compensación en que la respiración equivale a la fotosíntesis, se transforma en la región *afótica* donde no existe PP fotosintética. Muy importante en este sentido es la *absorción diferencial* de la luz con la profundidad. *Las longitudes de onda cortas se absorben mucho más rápidamente que las largas.* Por ello el color que más profundamente penetra es el azul que luego al reflejarse es el responsable del color azul del mar (el verde lo ponen las algas y sedimentos).

De la conferencia anterior sabemos que el agua es uno de los dos medios que existen para los organismos y mencionábamos que el agua tiene características muy particulares que la convertían en un medio de características peculiares. Estas características están en relación con sus propiedades, y de ellas las más significativas son: la densidad, la capacidad de disolución y la conductividad térmica.

El agua en el planeta no se encuentra estática, sino que forma parte de un ciclo biogeoquímico muy importante entre sus dos mayores reservóreos: el océano y la atmósfera. Esto es lo que Uds. conocen como el *ciclo del agua*, y que estudiarán más adelante, por lo que solo mencionaremos el aspecto relacionado con las precipitaciones. Como Uds. saben *la distribución mundial de las precipitaciones determina la distribución geográfica de muchas especies y comunidades*. Existe un cinturón circumecuatorial de máxima pluviosidad determinado por el sistema de vientos planetarios, bordeado de dos franjas de menos lluvia (tropicales).

Las *formas de abastecimiento del agua a los sistemas ecológicos* son tres: el agua superficial y sub - superficial, que incluye ríos, lagos, nieve, mares, manto freático, etc.; el agua de las precipitaciones: la lluvia, la nieve y el rocío; y por último en forma de Humedad Relativa (HR).

La **Humedad Relativa** es una de las condiciones abióticas de importancia para los seres vivos, *con la particularidad de que también es un factor* para algunos (como muchas plantas). La humedad en general representa la *cantidad de vapor de agua en el aire*. Existe la *Humedad*

Absoluta que es la cantidad absoluta expresada en g de agua por kg. de aire. Pero como la capacidad de retener el agua por el aire depende de la temperatura se utiliza más frecuentemente en los estudios de Ecología la *Humedad Relativa* que representa el *porciento de vapor efectivamente presente en comparación con la saturación en las condiciones de presión y temperatura existentes*.

La humedad relativa ha sido la medición más utilizada, junto con la temperatura, en los estudios ecológicos, ya que *desempeña un papel muy importante en la regulación de las actividades de los organismos y en la limitación de su distribución*. La HR *da una medida de la fuerza de evaporación* (al determinar el gradiente hacia el aire) lo que es especialmente importante para las plantas terrestres al ser la evapotranspiración una de las fuerzas motoras del transporte xilemático. Para los animales actúa de forma similar al determinar el nivel de pérdida evaporativa tendrá el organismo o al influir sobre otros mecanismos como la termorregulación y la respiración.

Por ejemplo, la resistencia a la temperatura es altamente dependiente de la HR. El Gorgojo del Algodón tolera temperaturas más elevadas cuando la HR es menor. Inversamente los mamíferos termorregulan mejor si la humedad relativa es baja, ya que se libera el calor por pérdida evaporativa al eliminar el sudor en la superficie corporal.

En los organismos terrestres el agua ejerce su función como factor limitante al influir sobre:

- ✓ la longevidad
- ✓ la velocidad del desarrollo (insectos (larvas) y semillas, que no desarrollan hasta que aumenta la humedad)
- ✓ la reproducción (tanto el apareamiento como la madurez sexual está controlada en muchos casos por los períodos lluviosos)
- ✓ comportamiento
- ✓ densidad de población
- ✓ distribución geográfica
- ✓ distribución dentro de su hábitat

El agua como recurso ha determinado el desarrollo evolutivo de un gran número de adaptaciones, que pueden dividirse arbitrariamente para su estudio en tres grandes grupos, válidos tanto para plantas como animales: *adaptaciones a la sequía, adaptaciones al exceso de humedad, y adaptaciones a la vida acuática*.

La hidratación es una condición necesaria para que se produzcan las reacciones metabólicas. Ningún organismo es hermético al agua y por ello el líquido de su cuerpo debe ser renovado continuamente, bien sea por *absorción tegumentaria*, por *ingestión* o por *oxidación metabólica de los alimentos*. Un hombre puede soportar sin graves consecuencias perder el 40% de su peso corporal, incluyendo la mitad de sus proteínas, y toda su grasa y glucógeno. Pero si pierde solo el 10 % del agua, sufre trastornos muy graves, y al perder el 40% muere. Similarmente ocurre en la mayoría de los animales por lo que la retención del agua es muy importante.

La resistencia a la deshidratación o a la sequía se consigue por variados mecanismos. Existen tres *estrategias fundamentales*: *aumentando la absorción, disminuyendo la pérdida y/o almacenando agua*. En las plantas el aumento de la absorción se logra por las raíces fundamentalmente, aunque algunas son capaces de absorber la humedad del aire. ¿Cómo se logra el aumento de la absorción por las raíces?

Como es conocido el principal recurso de agua para las plantas se encuentra en el suelo, donde existe una reserva importante. Cuando el agua cae por la lluvia, rocío o nieve fundida es absorbida y retenida por los microporos de las partículas del suelo. En el suelo luego de la lluvia queda el *agua gravitacional* (que se infiltra), el *agua capilar* (que permanece entre los granos), el *agua combinada* químicamente con las sustancias del suelo y finalmente el *agua higroscópica*. Los granos que forman el suelo retienen en su superficie una fina capa de agua. Por ello los suelos más finamente particulados retiene mayor cantidad de agua, mientras que los suelos más granulosos permiten mayor percolación o filtrado hacia el manto freático en las capas más profundas a veces fuera del alcance de las raíces. La máxima cantidad de agua mantenida así por los poros del suelo se denomina **capacidad de campo** del suelo, dada por la combinación del agua capilar, higroscópica y combinada. También existe un límite inferior por debajo del cual ya la planta es incapaz de “quitarle el agua al suelo”, las raíces no tienen fuerza de succión suficiente, dejando esta de ser accesible, que se denomina *Punto de marchitez permanente*. Cuando la raíz toma agua de los poros crea una zona de privación de agua que determina gradientes de potencial de agua entre los poros y capas conectadas de agua en el suelo que hace que al agua fluya hacia la raíz, pero si el agua está en o por debajo del punto de marchitez permanente esto no sucede.

En clases anteriores se habían comenzado a estudiar los principales factores abióticos que influyen sobre los seres vivos, y limitan la distribución de las especies imponiendo los límites de tolerancia y determinando sus adaptaciones fundamentales. Se definieron entre los factores abióticos, los conceptos de Recurso y Condición, y las categorías consumible y no consumible

de estos, así como la influencia general de los elementos no vivos sobre los seres vivos. Y comenzamos el estudio de los factores abióticos, comenzando por el agua. Ahora se estudiará el segundo de los factores abióticos más importantes: la **luz** solar.

Comenzaremos vagando un poco por los predios de la física, ya que es necesario conocer algunas características básicas de este factor para comprender cabalmente su significación ecológica.

La luz es un espectro continuo de radiaciones electromagnéticas, cuya fuente principal para la Tierra es el sol.

No toda la luz que procede del Sol llega a la superficie, sino que mucha se va perdiendo a medida que atraviesa la atmósfera por medio de dos procesos fundamentales: la absorción, la reflexión y la dispersión. Es decir, el **30 %** de la radiación solar que llega a la tierra es *reflejada* en las capas superiores de la atmósfera denominada **albedo**, que es la que le da a la Tierra su brillo en el espacio, similar a Venus.

Del **10-15%** se dispersa en la atmósfera, otra gran parte es *reflejada* o *absorbida* por las nubes. Otra parte se *absorbe* por la vegetación y otra es *transformada en calor* en la superficie sólida de la tierra. A la parte superior de la atmósfera llega un valor promedio de 1.95 calorías-gramo/cm²*min que es lo que se conoce como *constante solar* (que varía entre 1.5- 3.5 en dependencia de la distancia al Sol y del ciclo solar). A la superficie de la tierra llega un promedio de 1.15-1.75 cal-g/cm²*min (en dependencia de la altura)

Este valor varía en dependencia de la latitud al variar el recorrido atmosférico. Cuando el Sol está a 20° respecto al cenit (punto central de la bóveda celeste) la intensidad que llega a la superficie del suelo disminuye en un 6% y a los 60° de inclinación, disminuye a un 60 %.

El espectro electromagnético está compuesto de la siguiente manera: entre 0.1 y 4.5 aproximadamente se ubica el espectro de emisión del sol, las longitudes superiores corresponden a la emisión térmica de la tierra. Dentro de lo emitido por el sol, solo la porción entre 0.40 y 0.70 nm corresponde a la luz visible. Con un espectro de colores que va desde el color violeta (menor longitud de onda) hasta el rojo (mayor longitud de onda, menos energía).

Longitudes de onda de la radiación solar y terrestre

La importancia ecológica de la luz para los seres vivos viene dada por dos razones fundamentales conocidas por Uds.: la primera y más importante por supuesto es la **fotosíntesis**, y la segunda, menos conocida, es como **estímulo para la señalización del tiempo**.

Comenzando por el primero: la **fotosíntesis** es el *proceso mediante el cual las plantas y algunos protistas, convierten la energía radiante procedente del Sol en energía química*, al almacenarla por así decirlo de algún modo en forma de enlaces químicos. Este proceso es *la fuente primaria de moléculas orgánicas para el resto de las funciones vitales*.

La fotosíntesis es notablemente ineficiente en aprovechar la radiación solar. En primer lugar, ya que la cobertura vegetal de la superficie del planeta no es ni mucho menos total, sino que solo un % relativamente pequeño de la radiación cae en lugares fotosintéticamente activos. El resto se pierde al incidir sobre rocas, ramas desnudas, agua, etc. transformándose en calor. Y fijense que esta pérdida es absoluta ya que si no es fijada en el preciso momento en que cae sobre la hoja o célula se transforma en calor o se invierte en otros procesos químico - físicos, no ocurre como otros recursos (oxígeno, agua, etc.) en los que una misma fracción (molécula) puede reciclar indefinidamente.

En segundo lugar, tenemos que, aunque *la radiación solar es un recurso continuo*, o sea un espectro de diferentes longitudes de ondas, sin embargo, *el aparato fotosintético solo es capaz de acceder a la energía de una banda restringida de dicho espectro* ya que depende de pigmentos fotosintéticos que fijan en la banda comprendida entre 380 y 710 nm. Esta es la llamada **radiación fotosintéticamente activa** (RFA). Tan solo el 44% aproximadamente de la radiación total que llega a la superficie del planeta se halla en esta banda.

Por lo tanto, *la naturaleza del sistema clorofílico establece una limitación fundamental en la actividad de las plantas y a su vez limita la energía que puede fluir desde las plantas verdes hacia los otros componentes del ecosistema*. Existen, sin embargo, excepciones, ya que en procariotes existen pigmentos que actúan en regiones situadas fuera de la RFA, como, por ejemplo, la bacterioclorofila que absorbe máximamente a 800, 850 y 870-890 nm.

El proceso bioquímico también es muy ineficiente. En general, la mayor eficacia de utilización de la luz que se ha encontrado aparece en microalgas marinas cultivadas a intensidades luminosas bajas, y es del 3-4.5%. En los bosques tropicales es del 1-3% y en los templados es del 0.6-1.2 %.

El proceso fotosintético es propio de las plantas y de algunos unicelulares que conforman el nivel primario de las cadenas de alimentación de los ecosistemas. Estos organismos que sintetizan sus propios compuestos orgánicos son llamados **Autótrofos**.

La fotosíntesis puede químicamente expresarse con la reacción global:



En esta ecuación podemos ver otra de las grandes importancias de la fotosíntesis que **es la producción de oxígeno** por lo tanto vemos como *la interacción luz - autótrofos determina la existencia de vida en la Tierra*, asegurando la fuente primaria de moléculas orgánicas para la producción de estructuras biológicas y manteniendo el equilibrio $\text{CO}_2 \leftrightarrow \text{O}_2$ atmosférico. Un incremento del contenido de CO_2 atmosférico puede causar incrementos peligrosos de la temperatura, mientras que si disminuye la concentración de oxígeno se afecta la respiración.

Cada año en la Tierra la cantidad de C que pasa fotosintéticamente de CO_2 a biomasa vegetal es de 2×10^{11} ton, que corresponde a una masa de CO_2 absorbida de aproximadamente 7×10^{11} ton y a la formación de 5×10^{11} ton de biomasa vegetal.

Se ha calculado que la cantidad de carbono fijada anualmente por la fotosíntesis representa cerca del 0.4% del CO_2 utilizable del planeta. Dicho de otro modo, la superficie de la Tierra contiene CO_2 que puede ser utilizado durante 250 años por los autótrofos, en este tiempo todo el gas recicla hacia sustancia orgánica y regresa a la atmósfera por respiración, de forma tal que el volumen total no se ve afectado.

Es importante señalar que *el 90% de la fotosíntesis mundial la realizan las algas acuáticas* y el resto las terrestres. Por ello puede decirse que realmente el principal pulmón del planeta está formado por las algas del pacífico, el océano mayor, y el segundo son los bosques amazónicos. De las formaciones vegetales terrestres no todas contribuyen de igual manera: la mayor tasa de fotosíntesis la presentan los bosques tropicales con un promedio de 250 ton/Km^2 , seguidos de los cultivos (160 ton/Km^2). *La fotosíntesis depende de muchos factores: intensidad luminosa, temperatura, necesidades fisiológicas de la planta*, etc. No solo la fotosíntesis sino también el crecimiento y desarrollo de diferentes partes de la planta, la elongación de los tallos,

el desarrollo de raíces, la latencia, germinación y floración y el desarrollo de los frutos están sujetos a fotocontrol por un sistema de pigmentos absorbentes.

La disponibilidad de luz constituye un factor regulador de la distribución local y geográfica de las especies. Esta disponibilidad se mide por dos parámetros: la **intensidad** y **duración**.

La intensidad varía en dependencia de si se trata de un medio acuático o terrestre. En el medio acuático el 10% o más de la luz se pierde por reflexión de la superficie, y luego en su recorrido hacia la profundidad la intensidad disminuye por absorción tanto del agua, como por los sedimentos y organismos flotantes. Las ondas largas (rojas) de menor energía, desaparecen más rápidamente (las infrarrojas en el primer metro), las cortas (violetas) también (un poco menos rápido) por dispersión de las moléculas del agua, mientras que las que mayor penetración tienen son las azules y verdes.

Como se sabe la intensidad con que llega la luz a la superficie terrestre *varía con la latitud* en dependencia del ángulo de incidencia de los rayos solares y del *recorrido atmosférico* diferente, en el que influyen otros elementos como la nubosidad, el estado polvoso, etc., que hacen que el porcentaje de luz que llega a la superficie disminuya fuertemente. Influyen también otros *factores de oscurecimiento* como por ejemplo la cubierta vegetal que reduce la luz que llega al suelo.

Este último elemento varía desde las formaciones como los pinares donde al suelo puede llegar hasta el 50% de la luz hasta los tupidos bosques donde prácticamente no llega nada. En dependencia de la densidad de la canopia, los bosques pueden interceptar del 50 - 95% de la luz incidente. Los bosques tropicales lluviosos, que son los más densos, pueden interceptar hasta el 99.75% de la luz.

En función de esto hay muchas adaptaciones de las plantas para hacer un uso eficiente de la luz. En general hay plantas de Sol (**Heliófitas**) cuyas adaptaciones van encaminadas a resistir los efectos de la elevada radiación, por ejemplo, orientando verticalmente las hojas o presentando una superficie foliar plana y brillante que refleje mucha de la radiación percibida. Por otra parte, las especies de sombra (**Esciófilas**) desarrollan grandes hojas con áreas mayores y altas concentraciones de clorofila, de modo que utilizan la luz de intensidad baja con mucha mayor eficiencia que las de sol, además de que suelen tener una tasa de respiración más baja y por tanto una tasa neta de asimilación superior.

Curiosidad: dentro del follaje de un mismo árbol, las hojas superiores son diferentes; reciben más luz y están expuestas a mayor pérdida de agua; mientras que las del centro son también morfo - fisiológicamente diferentes: reciben menos luz, la Humedad Relativa es constante, etc. e igualmente las hojas inferiores (reciben muy poca luz). Por ello es por lo que las hojas que quedan súbitamente expuestas al Sol luego de una apertura parcial del dosel generalmente mueren porque son incapaces de sobrevivir al exceso de luz que llega a sus cloroplastos y la pérdida de agua.

Sobre las esciófilas adaptadas a vivir bajo un dosel de vegetación hay otro elemento que influye y que son las marcadas variaciones de intensidad luminosa a escala puntual. Esto viene dado porque las capas de hojas superiores interceptan la luz y crean una *zona de privación* de luz que puede ser intermitente o no. Es decir, los movimientos de las hojas de doseles superiores que dejan pasar la luz de forma intermitente e irregular en forma de destellos, de modo que la I de la luz sobre una hoja esciófila puede variar de 2 a 35% en un minuto y segundos después retornar al valor inicial, por lo tanto, el aparato fotosintético debe estar adaptado a esto. Además, está el elemento de **filtrado cromático**, es decir que mucha radiación atraviesa las hojas y llega a las capas inferiores ya filtrada y con una composiciónpectral totalmente diferente.

De forma general, en todas las formaciones vegetales es posible encontrar un gradiente de intensidades de iluminación en el cual se acomodan las especies.

La intensidad en general no tiene mucho efecto sobre la distribución de los organismos animales ya que su heterotrofía y movilidad los independiza relativamente de esta, sin embargo, en ellos se presentan cuatro fenómenos muy importantes relacionados con este elemento físico: la **fotocinesis**, **fototaxismo**, el **fototropismo** y la **visión**.

La **fotocinesis** se refiere al *efecto directo de la luz sobre la velocidad del movimiento o actividad de los animales* (cinesis del griego: movimiento). Por ejemplo, las intensidades de luz elevadas aceleran los movimientos de los invertebrados acuáticos y la locomoción en los insectos (encender la luz produce mucha agitación en las cucarachas). El efecto también puede ser negativo: se ha comprobado que al disminuir la intensidad luminosa se aceleran los movimientos antenales de *Daphnia*.

El **fototaxismo** por su parte se refiere al *movimiento de orientación activo en los animales orientados por la luz* (*taxis, taxo, taxi* provienen del griego *taxis* que significa ordenación). Es muy frecuente en invertebrados, y en el mismo se apoya el método de extracción de invertebrados edáficos, junto con el geotaxismo (Embudo Tullgren).

Además, entre las formas de orientación de los organismos existe la **tigmotaxia**, y que es la orientación de la locomoción en relación con las superficies (mantenerse en contacto siempre con substratos sólidos) (ejemplos: ratas y ratones caminan generalmente en contacto con las paredes, orugas volteadas y con superficies en contacto con sus patas no intentan volverse y siguen caminando, los murciélagos evitan las paredes mientras vuelan, etc.)

El **fototropismo** es el fenómeno análogo al fototaxismo de los animales, pero en las plantas (y tal vez en algunos animales modulares), y se refiere al *crecimiento de diferentes estructuras con orientaciones determinadas por la luz*. Por ejemplo, la mayoría de las raíces tiene fototropismo negativo y los retoños positivos (aquí también actúa el **geotropismo**).

Por último, está la visión. La **visión** constituye uno de los sentidos más importantes y especializados de los animales y es muy interesante estudiar su desarrollo evolutivo en diferentes grupos de animales. Este sentido *consiste básicamente en analizar la luz reflejada por las superficies para tomar información acerca de estas*.

Muchas adaptaciones y fenómenos están relacionadas con la intensidad luminosa, sin embargo, hay otro factor de la luz que es también muy importante que sea el fotoperiodo. Se entiende por **fotoperiodo** la *duración relativa de las horas de luz y de oscuridad en un día*. La **fotoperiodicidad** es el *estudio del impacto estacional de la duración del día en las respuestas fisiológicas*. Todos conocemos que la duración del día y de la noche es dependiente de la latitud y de la época del año.

Durante la evolución muchas especies han “ajustado” sus ciclos vitales *a los cambios del fotoperiodo que son indicadores de los cambios estacionales*. Por ejemplo, la mayoría de los rumiantes se reproducen cuando los días son más cortos, de modo que alterando artificialmente la iluminación puede llegar a inducirse su actividad sexual en cautiverio.

La fotoperiodicidad se descubrió primero en las plantas y fue en relación con la floración. Las *especies que florecen únicamente cuando la duración de los días rebasa un cierto numero de horas promedio y las noches se hacen proporcionalmente cortas* reciben el nombre de **plantas de día largo**. Por el contrario, están las **plantas de días cortos** que *florecen solo cuando los*

días son sensiblemente menores que las noches. Esta influencia de la fotoperiodicidad regula o condiciona la estación en que florecen diferentes plantas en cada localidad, e influye así mismo en su distribución geográfica. En condiciones naturales las plantas de día largo se desarrollan y florecen solamente en latitudes medias y elevadas a fines de la primavera o a comienzos del verano. Ejemplos conocidos son el rábano, las espinacas y algunos cereales que si se cultivan en lugares de días más cortos que el fotoperíodo crítico los tallos serán más cortos y se suprimirá la floración.

También existen las **especies de día neutro** que son aquellas *en las que la floración aparece luego de un periodo de crecimiento vegetativo independientemente de la duración del día.* Aclaremos que estudios recientes han demostrado que en la floración lo determinante no es la duración del periodo de luz sino el de oscuridad. En las regiones frías la caída estacional de las hojas es una respuesta adaptativa a la disminución de la cantidad de luz (y a las bajas temperaturas).

En las regiones tropicales, donde las variaciones estacionales de la duración del día son poco acentuadas la importancia ecológica de este parámetro disminuye siendo entonces la alternancia entre las estaciones de lluvia y seca las que determinan los períodos de reproducción de muchas especies. El significado adaptativo de la fotoperiodicidad en las plantas está claro en términos generales: las de días cortos están adaptadas a maximizar el crecimiento de las plántulas en la etapa de condiciones óptimas; las de días largos están adaptadas a condiciones de polinización por insectos o a largos períodos de maduración de las semillas; mientras que las de días neutros se seleccionan cuando hay incertidumbre acerca de la duración del periodo favorable (como es el caso de los desiertos).

La fotoperiodicidad también regula el ciclo reproductivo de muchos animales. Como la mayoría de los organismos se reproducen únicamente en una parte del año, cuando la descendencia tendría más probabilidades de sobrevivir, los organismos necesitan de un estímulo fiable para desencadenar la fisiología de la reproducción y *la duración del día es un excelente indicador porque proporciona un patrón de cambio perfectamente predecible en el año.*

La metamorfosis de los mosquitos, el cambio de pelaje, y otros procesos están regulados por la duración del día. Se conoce que el caracol de agua dulce no desova si la duración del día es de 11 horas y lo hace abundantemente si es de más de 13 horas. Modificando el fotoperíodo se ha logrado que las truchas desoven en agosto cuando naturalmente lo hacen en diciembre.

La fotoperiodicidad en las aves se descubre al estudiar las migraciones que, si bien se producen a causa de las frías temperaturas invernales con la consiguiente limitación en alimentos, agua y espacio, generalmente se desencadena antes de que estas condiciones aparezcan, regidos por el *fotoperiodo*. El periodo diurno en Cuba oscila entre un mínimo en diciembre con 10.8 h de luz, y el máximo en Julio, con 13.5 horas.

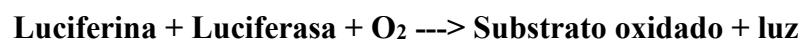
Para terminar lo relacionado con la interacción de los organismos y la luz, vamos a mencionar dos fenómenos generales muy interesantes: los **ciclos biológicos o biorritmos** y la **bioluminiscencia**.

El brillo animal fue descrito por primera vez en una publicación en el año 1815, por un poeta naturalista, sin embargo, era conocida por los marinos desde épocas inmemoriales. La **bioluminiscencia** es *el fenómeno de emisión de radiaciones visibles por organismos vivos*. La producción de luz está ampliamente generalizada dentro de los animales desde protistas hasta cordados. Es más frecuente en animales marinos: algas, radiolarios, medusas, todos los ctenóforos, plumas de mar, poliquetos, caracoles, cefalópodos, crustáceos, ofiuros, tunicados, peces, etc. En tierra solo aparece en algunas lombrices de tierra, colémbolos, coleópteros y miriápodos. En agua dulce solo se ha citado un gasterópodo de Nueva Zelandia (*Latia neritoides*).

El más universal de los organismos productores de luz, y el primero descrito, el flagelado marino *Noctiluca*, responsable del brillo del agua de mar en las noches en las zonas templadas.

La luz es un subproducto común en muchas reacciones químicas y metabólicas, de hecho, hasta el hombre emite decenas de fotones por cm² de piel cada segundo, pero esta radiación no es visible. Los organismos bioluminiscentes *emiten luz visible entre las longitudes de onda de 470-600 nm*, es decir de color entre azul - rojizo y verde.

La luz se produce físicamente de dos formas; por estimulación térmica de un metal (incandescencia) o por medio de reacciones químicas (luminiscencia). En los seres vivos, la luminiscencia es producida por una reacción casi universal que es la reacción de un substrato llamado *luciferina* por una enzima llamada *luciferasa* y oxígeno.



Los términos Luciferina y Luciferasa son *genéricos* y no nombran sustancias particulares, sino que estas pueden tener naturaleza variada: la luciferina de coleópteros es un hidrobenzotiazol,

en algunos crustáceos es un polipéptido, en medusas es una proteína o un mucus que se emite luz al ponerse en contacto con el oxígeno del agua de mar, en bacterias se emplean subproductos de la respiración, en el hidrozoario *Aequorea* es una fotoproteína activada por calcio, etc. Esta sustancia puede ser sintetizada directamente, ser un subproducto metabólico o ingerirse con los alimentos (el pez *Apogon* (cardenal) la obtiene al depredar al ostrácodo *Cypridina*).

La bioluminiscencia se puede producir de dos maneras: de **forma endógena** cuando el organismo produce la reacción, o de **forma exógena** cuando es producida por organismos (generalmente bacterias) simbiontes. A su vez los que la producen endógenamente pueden realizarlo de dos maneras: *intracelularmente*, si se realiza en el protoplasma, o *extracelularmente*, si los reactivos se secretan o segregan al medio.

Se ha sugerido que la **bioluminiscencia** tuvo un proceso preadaptativo, que surgió primariamente como una forma de utilizar el oxígeno por las formas anaerobias iniciales, para las que este compuesto era tóxico. De ahí que surgieran evolutivamente enzimas, oxidases o luciferasas, que combinaban el oxígeno que se producía por las descargas eléctricas, la descomposición del agua y por los primeros fotosintetizadores, con substratos específicos y disipando la energía resultante en forma de luz. Ya al transformarse la atmósfera de reductora a oxidante el proceso queda como remanente en los protistas, evolucionando posteriormente hasta la situación actual en respuesta a otras presiones selectivas.

En los organismos superiores se acepta en general que la emisión de luz tiene tres funciones básicas:

- La búsqueda y captura del alimento: por ej. en los peces linternas, por los fotóforos bucales, medusas que atraen a sus presas, etc.
- Como mecanismo defensivo: enmascaramiento, aviso, etc.: calamares, peces, et.
- Reconocimiento de señales especie - específicas.: gusano palolo, poliquetos, peces abisales, coleópteros etc.

Por último, tenemos los fenómenos de **Biorritmos o ciclos biológicos**.

Los biorritmos so formas de manifestarse los organismos: fluctuaciones periódicas dentro de ciertos límites de algunos procesos o fenómenos biológicos, es decir son variaciones cronobiológicas reguladas. Esta ritmidad biológica está estrechamente relacionada con las fluctuaciones del medio físico.

El número y variedad de fenómenos rítmicos hace difícil su clasificación. Algunos autores los dividen en ritmos y ciclos.

Ritmo: modificaciones cuantitativamente reguladas de cualquier proceso biológico que pueda tener lugar a nivel celular, tisular, de órgano, organismo o población, y que se repite en el tiempo.

Ciclo: implica una sucesión de eventos o modificaciones naturales que no obligatoriamente tienen un carácter repetitivo regulado.

También es importante puntualizar el significado de **periodo** como el componente de cualquier proceso rítmico.

Entre los biorritmos podemos encontrar los de periodo corto, como la contracción del miocardio, la transmisión de impulsos nerviosos, el vaciado de las vacuolas contráctiles en los protistas, el movimiento cilio - flagelar, etc.; y los de periodo largo que pueden ser diarios, mensuales, anuales o multianuales.

Cada uno de estos ciclos tiene una denominación específica:

- ciclo **diurno, circadiano o nictemeral**: es el que dura 24 horas.
- Ciclo **lunar o selenar**: es el que dura 29.5 días, y está relacionado con la influencia de la Luna sobre la Tierra. Es especialmente importante en los organismos litorales que dependen de la marea, aunque también existen en plantas y otros animales.
- ciclo **anual o estacional**: duran 6 meses o lo que duren las estaciones.
- Ciclos **multianuales**: son los más escasos, y aparecen cada varios años, generalmente 4, en algunos animales de la tundra.

Los ciclos biológicos o biorritmos son regulados por diferentes factores. En dependencia de ello se clasifican en **exógenos**, cuando son regulados por factores abióticos externos y **endógenos** cuando resultan de mecanismos fisiológicos influenciados, pero no determinados por factores abióticos externos.

Temperatura

La **temperatura** es el otro *de los factores más importantes que limitan la distribución de las especies sobre la Tierra*. Por ello no es sorprendente la gran cantidad de estudios que existen sobre ella (es tal vez el factor más estudiado).

En comparación con los miles de grados en la escala térmica que existen en el universo, la vida de base carbono de la Tierra solo se puede desarrollar en una pequeña porción de la escala, de unos cientos de grados, es decir desde -200° (donde nada vive, pero algunos seres soportan sin morir) hasta 100°C ⁹ aunque algunos *termófilos* extremos superan esta cifra en condiciones muy particulares).

Los *límites vienen dados por las temperaturas de congelación y ebullición del agua*, dada la importancia de este elemento para la vida, como ya habíamos visto. Por supuesto, la mayoría de los organismos solo viven en unos límites mucho menores que estos, usualmente de una o dos decenas de grados.

En la propia superficie de la Tierra la temperatura mínima que existe en condiciones naturales es en el N de Siberia, de -70°C, y la máxima (sin contar las fuentes geotermicas ni volcánicas), en los suelos de los desiertos que alcanza 60°C.

La *temperatura también está sometida a variaciones espaciales y temporales muy marcadas*. Tanto las oscilaciones diarias o estacionales como las espaciales, están directamente relacionadas con la iluminación ya que *la conversión de la radiación solar a calor es la principal fuente para la vida*. Las otras fuentes potenciales provienen del magma por erupciones volcánicas, manantiales térmicos o géisers que, en conjunto, son demasiado impredecibles y violentos para ser aprovechados por los seres vivos (Ojo: siempre hay sus excepciones). La variación latitudinal de la intensidad luminosa en relación *con el ángulo de incidencia y al trayecto atmosférico* son los mismos determinantes de la disminución progresiva de la temperatura hacia los polos (en estos solo llega el 40% aproximadamente de la radiación que llega al ecuador). Igualmente, *la inclinación del eje de rotación de la Tierra y la forma elíptica de la órbita terrestre* tienen sus implicaciones en la vida terrestre a través de las variaciones estacionales y latitudinales de la iluminación que determina y de la temperatura.

Desde el punto de vista biogeográfico las variaciones espaciales de la temperatura no solo están determinadas como ya Uds. conocen por la iluminación, sino también *por la distribución de la tierra y el agua*. ¿se imaginan por qué?... por las propiedades térmicas del agua. La tierra y el agua absorben el calor con diferentes intensidades: *la tierra se calienta mucho más rápidamente, pero también se enfria más rápido*. El agua por sus características y por el intercambio vertical lo hace mucho más lentamente. Debido a esto *las variaciones en las temperaturas son mucho más pronunciadas en tierra que en el agua* y esto determina las características que los meteorólogos denominan en conjunto clima continental y clima

oceánico. A la diferencia entre la temperatura máxima y mínima en un día se denomina **amplitud de la oscilación diaria**. Esta amplitud es mayor en el interior de los continentes que en las zonas costeras e islas.

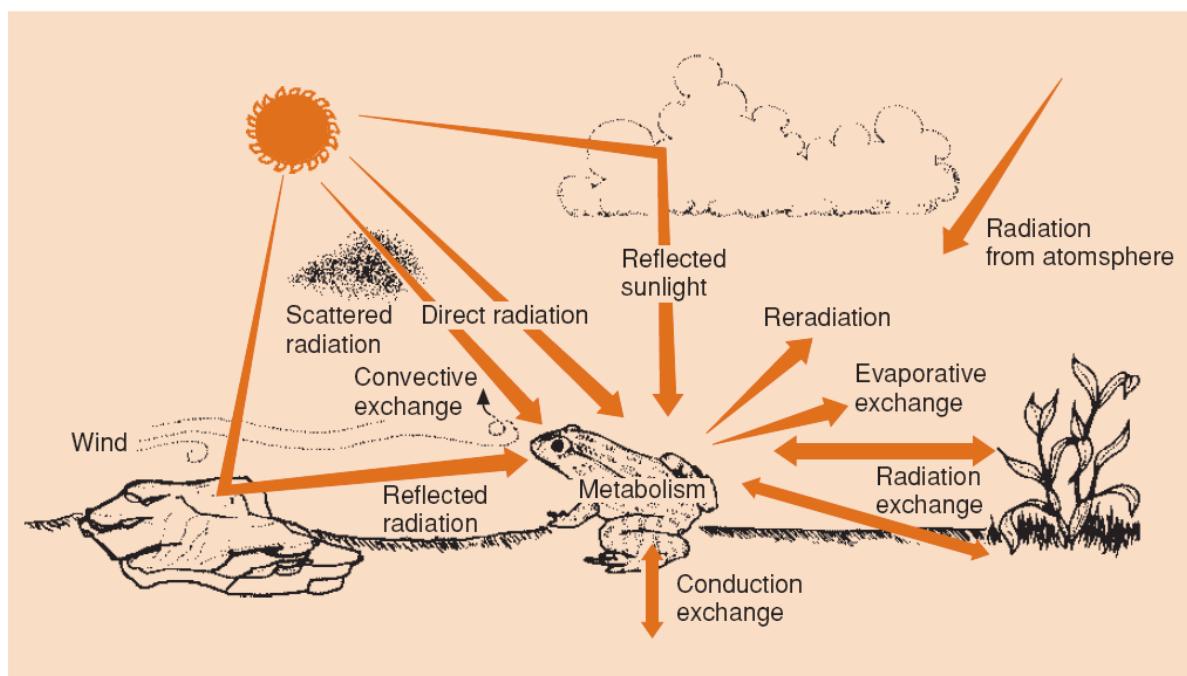
Las variaciones en la temperatura no solo varían por la proximidad a las masas de agua, también viene dadas por la influencia de los vientos dominantes, la topografía, la altitud, las capas de nubes que aíslan la pérdida por irradiación de la superficie y reducen la amplitud de la oscilación diaria, etc. También influye la condición microclimática: debajo de un dosel arbóreo hay un gradiente en el que la temperatura es más variable mientras menor es la altura sobre el suelo. También la temperatura depende de la topografía del terreno; las concavidades irradian el calor del suelo más rápidamente, y por ello en las regiones bajas, hundidas, la temperatura disminuye más.

La **variabilidad** de la temperatura es sumamente importante en la Ecología. Una temperatura que oscile entre 10 y 20 con promedio 15 es diferente de una temperatura constante de 15 °C. Se ha comprobado que los organismos sujetos normalmente a temperaturas variables se deprimen, inhiben o retardan si son sometidos a temperaturas constantes.

La larva de la Mariposa del Manzano se desarrolla un 7-8 % más rápido en temperaturas variables que en constantes. En los huevos del saltamontes la variabilidad de la temperatura acelera el crecimiento en un 38.6 %.

Los organismos y su ambiente tienen toda una serie de mecanismos de intercambio térmicos: radiación, convección, transpiración, etc. (Figura 27).

Figura 27 Mecanismos de intercambio térmico entre un organismo y su ambiente



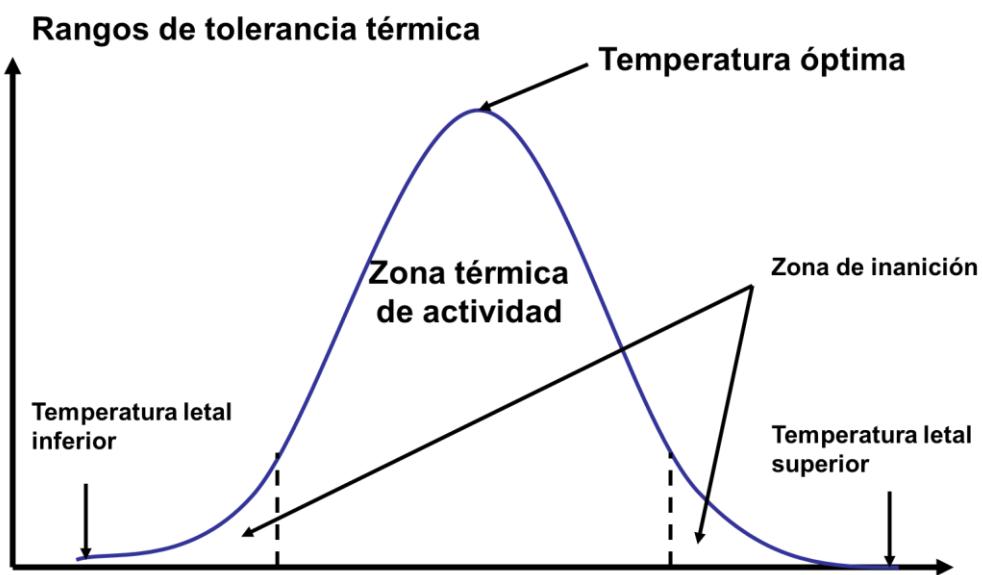
Desde el punto de vista ecológico la temperatura actúa sobre 4 factores: la **supervivencia**, la **reproducción**, el **desarrollo** y la **distribución geográfica**.

Sobre cada uno de estos elementos el efecto limitante o controlador puede ser bien la temperatura máxima, la mínima, la variabilidad o el promedio.

Sobre la reproducción por ejemplo actúa bien estimulándola o retardándola en relación con su valor. Algunas semillas de latitudes altas necesitan una experiencia de frío (evidencia metabólica del paso del invierno) para comenzar la germinación, el crecimiento y la reproducción. Los ostiones pueden producir de 2 a 4 millones de huevos en dependencia de la temperatura del agua, con una relación directa.

Todos los organismos tienen dentro de su rango de tolerancia térmico una **temperatura letal superior** y una **temperatura letal inferior** que ponen los límites pasados los cuales sobreviene la muerte. Antes de llegar a estos límites existe una **zona de inanición** en la cual los organismos viven, pero en la cual su desarrollo y muchos procesos metabólicos se detienen. Por último, está la **zona térmica de actividad** en la cual desarrolla normalmente su ciclo de vida. Los organismos que toleran un amplio rango de temperaturas se denominan **euritérmicos** y los que no, **estenotérmicos** (Figura 28).

Figura 28 Rangos de tolerancia térmica



La estenotermia de los organismos planctónicos oceánicos es la causante fundamental de los desastres ecológicos que produce el fenómeno de El Niño Oscilación Sur (ENOS). En 1926, la corriente de Humboldt se alejó de la costa del Perú, dando paso a que la contracorriente cálida de El Niño llegara más al sur de lo usual, donde aumentó en 5-6°C la temperatura. Esto provocó la muerte masiva del plancton. Millones de peces murieron y fueron arrojados a las costas, así como miles de aves piscívoras. La pesca prácticamente desapareció, ya que los peces que sobrevivieron migraron hacia aguas más profundas buscando su rango óptimo de temperatura. Las personas perdieron su sustento y la crisis económica subsiguiente fue terrible. Esto además de los cambios climáticos que se produjeron por esta alteración térmica, que causó lluvias torrenciales que arrastraron toda la materia orgánica acumulada en las costas hacia el mar.

Por lo general *existe una relación inversa entre el desarrollo y la temperatura*: a menor temperatura se enlentece la velocidad del desarrollo. Esto viene dado por el efecto de la temperatura sobre la velocidad de las reacciones químicas. La **Ley de Van'T Hoff** (Química-Física) demuestra que una variación de 10 grados de la temperatura incrementa en 2-4 veces la velocidad de las reacciones químicas. Como a la larga la vida no es más que un complejo de reacciones químicas que “lucha contra la entropía” es que se debe el efecto de la temperatura sobre los procesos vitales: es por ello por lo que el corazón de una rana late a 15°C tres veces más rápido que a 5 y a 25° unas tres veces más rápido que a 15. Sin embargo, si se calienta una rana hasta más de 30 °C los latidos del corazón se hacen irregulares y terminan deteniéndose a los 44°C donde sobreviene la muerte térmica. ¿a qué se debe esto? A temperaturas tan altas

comienza la *coagulación del protoplasma por desnaturalización de las proteínas*. Además, sin tener que llegar al extremo las altas temperaturas pueden producir desequilibrios metabólicos: por ejemplo, las plantas muestran una respiración mayor que la fotosíntesis y por lo tanto la planta “pasa hambre” ya que consume los metabolitos más rápido de lo que los produce. Para la mayoría de los árboles el punto máximo letal es de 55°C, pero el punto térmico de compensación fotosíntesis - respiración, es de 50°C (la temperatura mínima letal para las especies tropicales está entre 0-10°C).

Muy sensibles a la temperatura son los sistemas enzimáticos. Las enzimas solo funcionan óptimamente en estrechos márgenes de temperatura. Su actividad depende de la conformación espacial de sus centros activos, y tanto las altas como las bajas temperaturas hacen cambiar la configuración espacial de la molécula de modo que pierden afinidad por su substrato (recordar el modelo llave - cerradura: cambia la cerradura por la temperatura: no cabe la llave). Al igual que las enzimas los transportadores de membrana cambian su actividad con el frío, basados en el mismo mecanismo, por ello la disminución de la temperatura, disminuye también la permeabilidad de las membranas de las raíces de las plantas.

Los organismos más termófilos de la Tierra son considerados los **crenobiós extreños** de los manantiales geotermales (crenobiós: organismos que habitan en los manantiales), cuya temperatura óptima de crecimiento es de 92°C, y que viven en Kamchatka y en Nueva Zelanda. Una característica curiosa de estas bacterias es que son extremadamente estenohalinas: basta un 0.2% de sal en el medio para deprimirlas por completo. Sin embargo, recientemente se han encontrado bacterias denominadas termófilas supraextremales, que se desarrollan en fuentes hidrotermales submarinas a temperaturas de 350°C y presiones de 265 atm, condiciones en las que tanto el plomo como el agua, son líquidos (¡Puede decirse que pueden vivir casi que en plomo hirviente!). Estos son los parámetros más drásticos en los que se ha descubierto vida porque incluso el agua que emana de estas fuentes es extraordinariamente rica en fuertes ácidos inorgánicos, ácido sulfúrico, sales de metales pesados, nitratos, etc (Figura 29).

Figura 29 Organismos más termófilos. Crenobios: organismos que habitan en los manantiales (temperatura óptima 92 °C). Temperaturas 350 °C y presiones de 265 atm.



Por otra parte, las temperaturas demasiado bajas además de que enlentecen el metabolismo desequilibrándolo hasta producir la muerte, al llegar al punto de congelación del agua se produce la *cristalización* de esta. Los cristales al formarse dañan las membranas citoplasmáticas y destruyen otras estructuras celulares, pero sobre todo a veces el efecto más dañino no es este sino la sequía fisiológica que produce ya que los compuestos orgánicos se concentran hasta límites letales por la congelación de su solvente (esto es especialmente notable en las plantas de lugares fríos).

¿Ahora bien, como afecta la temperatura la distribución de los organismos? En primer lugar, por supuesto *las isotermas letales determinan los límites de distribución latitudinal y altitudinal*, pero el límite no es exacto.

Un análisis de las diferentes influencias térmicas manifiesta que para la existencia de una especie en un lugar debe cumplirse que:

- la temperatura sea siempre dentro de los límites tolerables por el organismo (los organismos no pueblan los lugares donde “ocasionalmente” aparecen condiciones letales) y ...
- que la temperatura debe estar dentro del rango térmico de actividad, es decir, ser lo suficientemente baja (o alta), en un periodo lo suficientemente prolongado, para permitir la reproducción y el desarrollo de la especie.

De esto depende la presencia o no de poblaciones de determinadas especies en determinados lugares. Los organismos no pueblan los lugares donde “ocasionalmente” aparecen condiciones letales. Un ejemplo extremo de esto es la presencia de líquenes en los *nunatacs* antárticos (salientes rocosos que sobresalen del hielo), en los que se han encontrado líquenes y donde la temperatura solo se eleva por encima de cero algunos días al año, tiempo suficiente para que estas especies se reproduzcan y sobrevivan.

También ocurre que la temperatura puede modificar la distribución de un organismo de forma indirecta al determinar la distribución de sus competidores o depredadores. Suele ocurrir que la distribución de un organismo se dispone en forma de bandas separadas sin ocupar el espacio intermedio por habitar ahí un competidor importante o un depredador.

Dentro de las adaptaciones al frío de diferentes especies o raza es importante señalarla presencia de dos reglas generales que se conocen en la literatura como **Regla de Allen** y **Regla de Bergman**.

La **regla de Allen** predice que *los organismos de latitudes frías tienen extremidades y protuberancias más cortas que sus congéneres de climas cálidos*, y esto se relaciona con las patas, orejas, hocicos, colas, ramas, etc., y viene dado porque a través de estructuras como estas se produce con mayor intensidad la pérdida de calor, y el riesgo de congelación de estas es mayor. Esto se ha demostrado para innumerables especies incluyendo al hombre (Figura 30).

Figura 30 Especies de latitudes frías y cálidas que ejemplifican la regla de Allen



La **Regla de Bergman**, muy relacionada a la anterior predice que *los organismos de las latitudes frías son a menudo de mayor tamaño que sus congéneres de zonas cálidas* ya que la proporción volumen/área corporal debe ser menor para evitar la pérdida de calor por evaporación. Los animales de pequeño tamaño pierden mucho más calor y requieren metabolismos más intensos para poder sobrevivir (Figura 29). Esto también ha sido demostrado para muchos organismos, y también para el hombre.

Figura 31 Especies de latitudes frías y cálidas que cumplen con la regla de Bergman



En las clases anteriores se habían analizado los principales factores abióticos que influyen sobre la vida y distribución de los organismos. Se estudiaron las características fisicoquímicas de estos y su influencia sobre los seres vivos. Particularmente, se profundizó en los recursos: agua e iluminación y en la humedad relativa y la temperatura como condiciones.

En este turno se estudiará otro grupo de factores abióticos: el suelo, la salinidad, el espacio como una forma especial de recurso consumible y los otros organismos como recursos alimenticios.

Comenzaremos por el primer factor abiótico, que es el suelo:

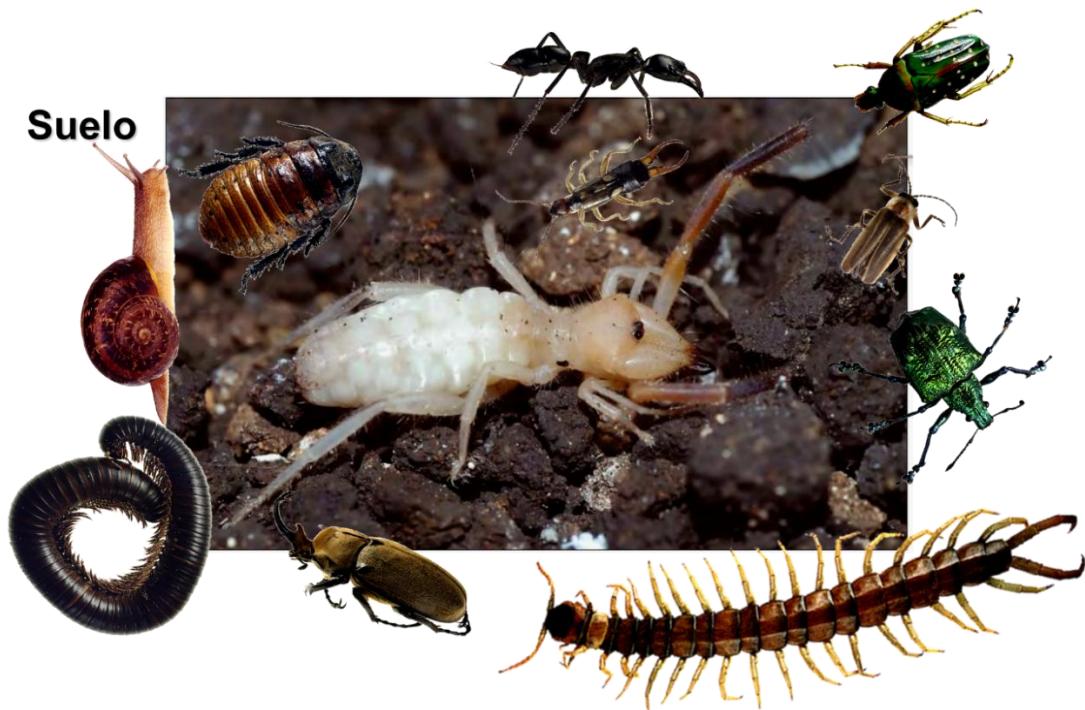
El **suelo** es uno de los elementos más importantes para los seres vivos al ser uno de los substratos más importantes y extensos. Las plantas, que tienen un contacto directo y estrecho con este factor con el que mantienen un intercambio constante. *Del suelo las plantas extraen el agua y los nutrientes esenciales, fundamentalmente minerales, que requieren para la síntesis de otros compuestos orgánicos*, por medio de la fotosíntesis. Es por ello por lo que la estructura y composición del suelo es un factor de suma importancia ecológica.

Históricamente se ha visto un proceso gradual en el concepto de suelo como un medio inerte que contiene nutrientes químicos, hasta la comprensión de que es un sistema ecológico complejo y dinámico que involucra un reciclaje de nutrientes para las plantas y otros procesos biológicos.

El suelo también es un importante ecosistema, con características altamente complejas, ya que depende de un complicado sistema trifásico polidisperso que incluye partículas sólidas de variado tamaño: desde grandes a coloidales que forman agregaciones de variadas complejidades. Los intersticios se llenan de agua y/o aire en diferentes proporciones, lo cual influye altamente en las características de la fauna edáfica al determinar un microclima muy particular.

En el suelo viven tres grupos fundamentales de organismos: unos que son fisiológicamente acuáticos (protozoos, poríferos), microartrópodos (respiran aire) habitantes de los pequeños espacios de aire intersticiales y animales mayores que están en contacto con las tres fases. Las comunidades edáficas suelen tener grandes densidades: 1 m² de suelo de bosque templado puede contener más de 1000 especies, con poblaciones de 10 millones de nemátodos, 100 000 colémbolos y ácaros, alrededor de 50 000 de otros invertebrados (Figura 32).

Figura 32 Muestra de la fauna edáfica.



Los **parámetros edáficos** más importantes y que más influyen, tanto sobre las plantas como sobre la fauna edáfica, son: *la granulosidad, el pH, la salinidad, la temperatura y la cantidad de nutrientes esenciales.*

Se entiende por granulosidad del suelo al *tamaño promedio de las micropartículas que lo conforman. El suelo está compuesto de partículas sólidas provenientes de la erosión de la roca madre y de componentes orgánicos acumulados por la trituración/descomposición de restos de animales y plantas, o sustancias liberadas por estos.* El suelo se forma por un proceso denominado: *Pedogénesis.*

El tamaño de los granos del suelo y su forma, determinan la capacidad de este de retener el agua es decir su capacidad de campo. Si el agua no es retenida percola entre los granos y “lava” los nutrientes y minerales hacia capas más profundas haciéndolos inaccesibles para el ecosistema. Este fenómeno se denomina **lixiviación**. De la percolación que sufra el suelo depende su contenido de nutrientes. En los suelos arenosos el agua se infiltra más rápidamente, mientras que en suelos arcillosos se retiene con mayor fuerza. Existe un tamaño mínimo de partículas a partir del cual el suelo se torna impermeable y se anega permanentemente. El tamaño de los granos también determina la *aireación* que pueda tener y por ende la composición de sus comunidades edáficas: las capas anaerobias inferiores mantienen solamente poblaciones de bacterias y microorganismos anaerobios muy importantes en las transformaciones químicas de los nitritos, nitratos, sulfatos y otros compuestos inorgánicos. La microtopografía del suelo es decir el tamaño de las partículas y su grado de compresión, denominado en conjunto como la *dureza* del suelo es esencial para la germinación de las semillas. Hay semillas adaptadas a suelos duros y otras a suelos laxos.

Para los animales también es importante, sobre todo para los organismos acuáticos bentónicos y demersales. Muchos invertebrados de los ríos pueden vivir solo en substratos pedregosos ya que su protección la adquieren entre las grietas del fondo. Las larvas excavadoras de las efímeras (como *Ephemera simulans*) necesitan de un substrato de partículas muy finas para poder cavar. Inversamente otros sésiles requieren fondos duros para poder fijarse. La arena es un tipo particular de suelo cuyas características son muy importantes para los organismos intersticiales, del meiobentón y para los *amnofagos* (que “comen” arena) como las holoturias. También su dureza y compactación depende el grado de aireación del suelo, determinante de la composición de su fauna edáfica. En esto influyen los túneles cavados por las lombrices de tierra y otros excavadores que actúan hasta 1 m de profundidad. Usualmente el sistema de cavidades del suelo representa entre el 40-60% del volumen total, ocupado por aire y agua.

El **pH** (potencial hidrogeniónico) del suelo viene dado por la cantidad de H^+ (protones) que presenta, su acidez. Las altas concentraciones de protones *limitan directamente el desarrollo de muchos organismos al actuar sobre sus estructuras celulares*. En el caso de las plantas los bajos pH *interfieren en los procesos de transporte radical y transportes activos* entre las células vegetales y su medio, además de que *altera las solubilidades de los principales iones* del suelo, influyendo así sobre sus *disponibilidades*; a pH menores de 4.0-4.5 los suelos minerales tienen una concentración de Al^{3+} tan elevada que resulta tóxica al igual que las concentraciones de Mn^{2+} y Fe^{2+} . En el otro extremo, en suelos alcalinos, el Fe, Mn, PO_4^{3-} y ciertos elementos traza se hallan fijados en compuestos insolubles por lo que las plantas quedan mal nutridas.

El protoplasma de las células radiculares de la mayoría de las plantas queda lesionado tanto por las altas concentraciones de H^+ como por su ausencia (basicidad) (pH por debajo de 3 o por encima de 9). En los organismos edáficos y acuáticos **la acidez puede actuar de dos formas generales:**

1- Directamente:

- trastornando la regulación osmótica
- afectando la actividad enzimática
- afectando el intercambio gaseoso.

2- Indirectamente:

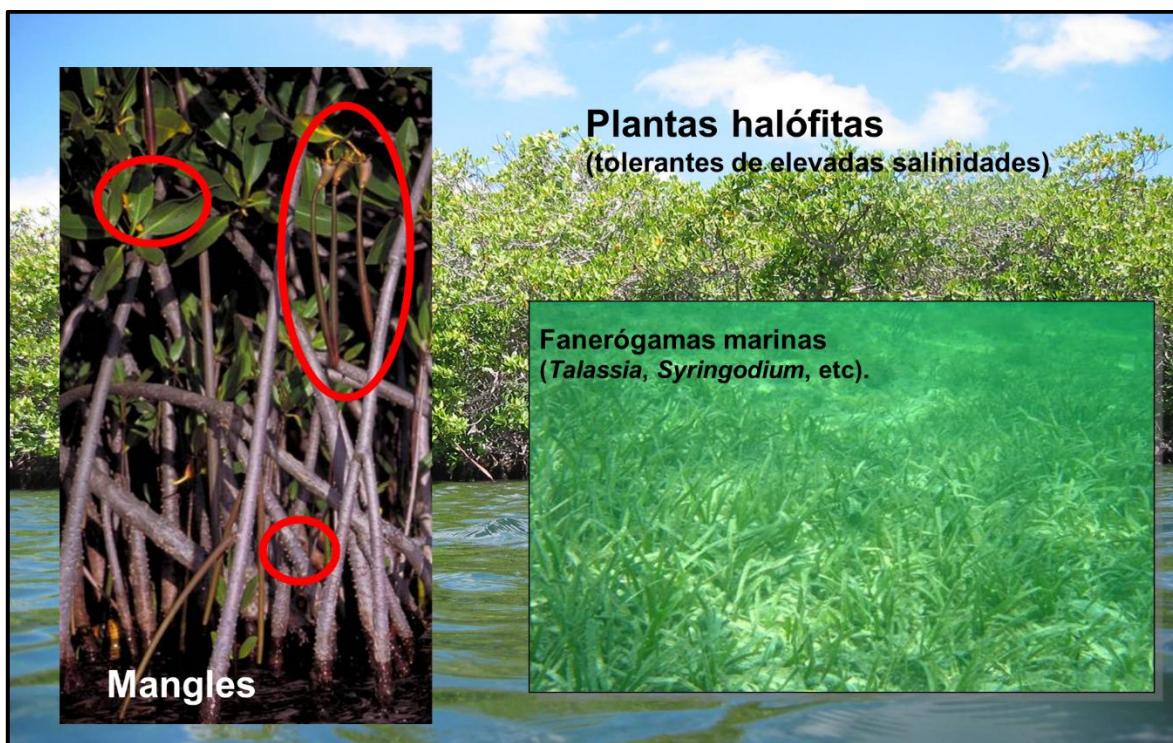
- aumentando la concentración de metales tóxicos (como el Al) a través del intercambio catiónico con el sedimento o el suelo.
- disminuyendo la variedad / calidad de las fuentes de alimentos.

Además de estos suelos extremos, existen toda una gama de suelos, que son objeto de estudio de la edafología, y ante los cuales las plantas han desarrollado sus adaptaciones particulares. Así tenemos las plantas calcícolas o calcíticas, que como la Palma Real (*Roystonea regia*) se han adaptado y ya dependen de suelos con altas concentraciones de calcio; y las plantas calcífugas o calcifobas como el Pino Macho (*Pinus caribaeus*) que está adaptado a lo contrario.

En cuanto a la salinidad del suelo existen las plantas halófitas, tolerantes de elevadas salinidades, como los manglares o las fanerógamas marinas (*Talassia*, *Syringodium*, etc.) (Figura 33). Las plantas halófitas tienen entre sus adaptaciones fundamentales la succulencia de hojas y tallos (el Cl^- tiene la propiedad de aumentar la capacidad de hidratación de los tejidos), los

mecanismos de excreción de sal (glándulas foliares en *Conocarpus*, en las raíces en otras especies), la viviparidad (germinación de las semillas antes de que caigan al suelo), etc.

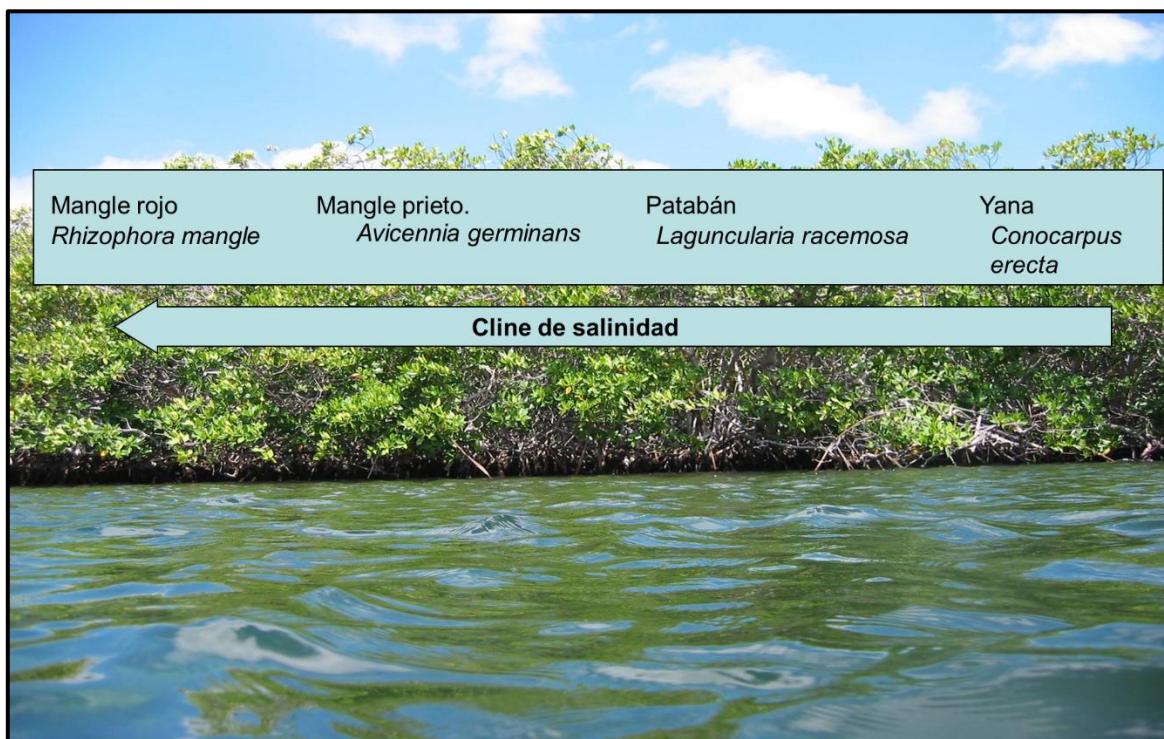
Figura 33 Plantas halófitas (mangle, fanerógamas marinas) y sus adaptaciones que las hacen tolerantes a la salinidad elevada



Para la fauna edáfica se sabe que el suelo tiene gran importancia, pero también se conocen de sutiles e importantes interacciones con la macrofauna, por ejemplo, se ha observado que los mamíferos herbívoros de suelos cárnicos tienen los huesos más pesados que los que viven en suelos pobres de calcio, a través del efecto intermedio de la vegetación.

Un ejemplo interesante de comunidad halófita es la de los mangles. Estas especies se distribuyen a lo largo de las costas fangosas o cenagosas en un orden específico debido a sus diferencias tolerancias a la salinidad y a la humectación del suelo (Figura 34).

Figura 34 Especies de mangle con distribución en un orden específico según la tolerancia a la salinidad.



Además, están los suelos pobres en nitrógeno donde las adaptaciones más drásticas e interesantes entre los vegetales están en las plantas carnívoras.

La **temperatura** del suelo es superficialmente variable en dependencia de la luz que incide, la cantidad de calor que se absorbe o dispersa, la cantidad de vegetación, la cubierta de humus, el color del suelo, el contenido de agua y otros factores físicos. En el suelo las variaciones diarias dejan de notarse a los 30 cm de profundidad, y las anuales, a muchos metros (15), lo que es importante para el estudio de este ecosistema y sus poblaciones.

Existen leyes o condiciones que siempre se cumplen en el suelo, en relación con la temperatura:

1. Los valores extremos de la temperatura (max y min) se producen a diferentes temperaturas con cierto retardo en comparación con la superficie, debido a la baja conductividad térmica.
2. El periodo de retraso es directamente proporcional a la profundidad.
3. El periodo de oscilación no cambia con la profundidad (intervalo entre máxima y mínima).
4. La amplitud de la oscilación disminuye con la profundidad hasta hacerse constante.

En tierra también existen estas adaptaciones, aunque tal vez no sean tan evidentes. Los epífitos sobre los árboles son incontables, tanto de animales como plantas; los epizoos generalmente son ectoparásitos, pero no siempre. Existen plantas que viven sobre animales terrestres, aunque los casos son pocos. Por ejemplo, hay algas verdes que viven en el interior de los pelos modificados de los perezosos sudamericanos, y que les dan su color verde, único entre los mamíferos.

Por último, para cerrar el capítulo de los factores abióticos, veremos que los organismos no solo se han adaptado durante la evolución a los factores y sus combinaciones sino también a sus **VARIACIONES**, por ejemplo, a los ciclos mareas, los cambios estacionales, los ciclones, etc.

En general todos *los cambios ambientales presentes en la naturaleza pueden clasificarse en tres grandes grupos*: cambios o *disturbios cíclicos, direccionales y erráticos o estocásticos*.

Cambios cíclicos: *son aquellos rítmicamente repetitivos*: estaciones, mareas, ciclo luz - oscuridad diario, etc.

Cambios direccionales: *son aquellos en los que la dirección del cambio se mantiene a lo largo de periodos relativamente largos en comparación con el tiempo de vida de los organismos*, ejemplo: erosión de una ladera, glaciación, sedimentación en un estuario o río, etc.

Cambios erráticos: *son aquellos cambios ambientales que no muestran ritmo ni dirección constante*: ciclones, incendios, erupciones, etc.

Todos estos cambios producidos a lo largo de la historia evolutiva de las especies llevaron a la selección de adaptaciones particulares. El caso de los disturbios periódicos frecuentemente se relaciona a *respuestas también cíclicas*, como ocurre, por ejemplo, con la *diapausa* de los insectos, la *pérdida estacional de las hojas de los árboles caducifolios, movimientos diurnos en las hojas, diferentes patrones migratorios* longitudinales, altitudinales y verticales en el océano, cambios estacionales en el pelaje, etc.

Existen dos **modos generales** en que los organismos responden a estos cambios: bien *cambiando en respuesta al mismo cambio, o utilizando una señal que antice dichos cambios*.

El primer caso aparece cuando los cambios son variables en cuanto a su aparición: una planta de desierto seguro morirá si germina al inicio de la estación lluviosa por lo irregular del momento real de aparición de la lluvia, por ello generalmente germinan en respuesta directa a la misma lluvia. En cambio, si un animal que cambia el pelaje para protegerse del frío en el

invierno espera a la llegada de este, pasará temblando el tiempo que demore la muda, por ello utilizan una señal que anticipa el cambio de las temperaturas.

Recuerden como al hablarles sobre la importancia de la luz mencionábamos que en primero era la fotosíntesis y en segundo lugar su importancia se relacionaba con su utilización en la medición del tiempo al tener un patrón perfectamente predecible.

Con relación a esto deben tener cuidado al hablar, ya que la tendencia es a decir que los animales predicen los cambios y realmente no es así, ya que esta palabra implica conciencia de la acción y los animales no la tienen. Sencillamente en sus genes está grabada una respuesta que se desencadenará ante un estímulo ambiental independientemente del organismo en si.

En respuesta a los demás tipos de cambios las *adaptaciones generalmente se expresan a nivel de conducta o de población*: escondiéndose, huyendo, teniendo amplias movilidades mantenidas que se conocen como *nomadismo* (de nómada), o teniendo *capacidades reproductivas* capaces de enfrentar estos peligros erráticos, y de restaurar las poblaciones luego de su aparición.

Hasta aquí, hemos visto los principales factores abióticos y su influencia para la vida de los organismos, así como su efecto como factor limitante en la distribución de las poblaciones. También vimos las adaptaciones que en respuesta a ellos se ha desarrollado durante la evolución de la vida. Además de estos factores en los que profundizamos: el agua, la humedad relativa, la luz, la temperatura, el espacio, el suelo, la salinidad y los disturbios periódicos, existen muchos otros que no mencionaremos pero que debe estudiarlos de forma independiente.

Ejercicios resueltos

Pregunta 1. Seleccione la respuesta correcta.

La Ecología es:

- a. Ciencia que estudia la conducta animal
- b. Ciencia que estudia las relaciones de las especies con el ambiente, específicamente los factores que determinan la distribución y abundancia de las especies
- c. Ciencia de la vida que estudia las relaciones de todos los seres vivos

Respuesta: b

Pregunta 2. Seleccione una alternativa:

La Ecología solo importa en el ámbito académico, no tiene efecto en la conservación de la biodiversidad

- a. Verdadero
- b. Falso

Respuesta: falso

Pregunta 3. Seleccione una o más alternativas:

Con los estudios ecológicos podría:

- a. Elaborar planes de manejo en áreas protegidas
- b. Diseñar estrategias de conservación de especies amenazadas
- c. Realizar evaluaciones de impacto ambiental
- d. Realizar inventarios de biodiversidad

Respuesta: Todas

Pregunta 4. Seleccione una alternativa:

La fotosíntesis es uno de los procesos fundamentales en los que interviene el factor luz, como determinante de la vida. Identifique la definición correcta del proceso.

- a. Proceso mediante el cual las plantas y algunos protistas, convierten la energía solar en energía química y sintetizan glucosa, liberando oxígeno
- b. Proceso mediante el cual las plantas y algunos protistas degradan glucosa y obtienen energía
- c. Proceso mediante el cual las plantas y algunos protistas, degradan la glucosa, consumen oxígeno y sintetizan ATP o energía

Respuesta: a

Pregunta 5. Seleccione una alternativa:

Entre los fenómenos relacionados con la luz, el fototropismo es:

- a. fenómeno de emisión de radiaciones visibles por organismos vivos
- b. Crecimiento de diferentes estructuras con orientaciones determinadas por la luz.
- c. Movimiento activo en los animales que es orientado por la luz.
- d. Efecto directo de la luz sobre la velocidad del movimiento o actividad de los animales.

Respuesta: b

Tema 4: Ecología de poblaciones

Parámetros demográficos

Como hemos visto la ecología se subdivide de acuerdo con los niveles de organización que estudia, que van desde organismo hasta los ecosistemas. Justamente, acaban de terminar el estudio de la autoecología, ¿recuerdan que era la autoecología? Vimos algunos de los fenómenos más estudiados dentro de la autoecología ¿cuáles eran?

Como se mencionó en la primera conferencia, el nivel de individuo era central ya que los restantes niveles de organización, particularmente la estructura y dinámica de las poblaciones, comunidades y ecosistemas expresan las actividades y las interacciones de los organismos. Por ello es por lo que son considerados como la unidad fundamental de la Ecología.

Sin embargo, a partir de los organismos existen niveles superiores de complejidad de la naturaleza, y en esos niveles aparecen muchas propiedades y fenómenos que, aunque tiene un origen primario en las características individuales de sus componentes, no aparecen en ellos. El primer nivel de complejidad que tenemos es el poblacional y a él dedicaremos este tema.

Los primeros estudios de las poblaciones se remontan a 1662 aplicados sobre todo a las poblaciones humanas. A partir de este momento, continuó su desarrollo introduciéndose los primeros modelos matemáticos. Ya en 1798 se considera que se realiza el primer estudio demográfico moderno por Thomas Malthus (Figura 35).

Figura 35 Diferentes figuras históricas que marcaron el inicio de los estudios demográficos tomando como modelo al hombre.

Graunt (1662)

Padre de la **demografía**



Euler (1707-1783)

primeros estudios demográficos
utilizando modelos matemáticos

Conde de Buffon (1756)

Reconoce que las poblaciones humanas,
animales, y vegetales estaban sujetas a los
mismos procesos.

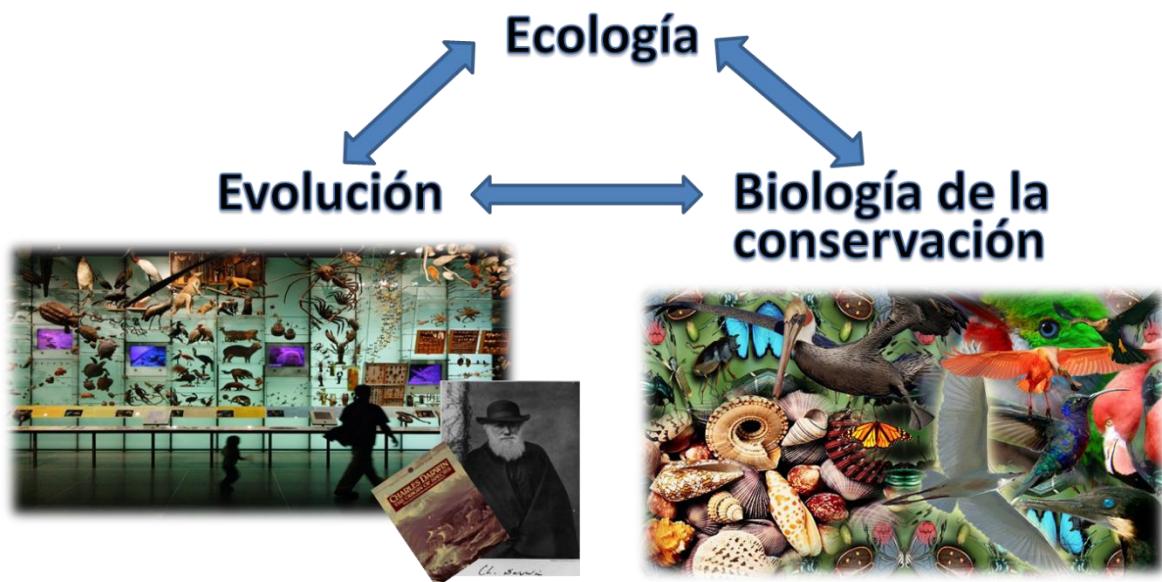
Thomas Malthus (1766-1834)

Ensayo sobre el principio de la población (1798)
*"human population has the capacity to grow & grow
but ..."*

La Ecología se relaciona con muchas ciencias, pero en especial se encuentra estrechamente relacionada con el estudio de la evolución y la biología de la conservación, y entre los elementos que tienen en común y que más importancia presenta para todas es el nivel poblacional (Figura 36). Cuando hablamos de la evolución biológica recordarán que se enfatizó en que la evolución *no actúa sobre los organismos aislados sino sobre las poblaciones* de organismos y que todos los cambios en la frecuencia de genes que determinan las adaptaciones se dan a este nivel.

En el caso de la conservación saben que el reto fundamental que presenta es la conservación de la diversidad y aunque gran parte de la atención de la conservación de la biodiversidad se centra en la extinción de especies, la diversidad de las poblaciones es un componente clave de la biodiversidad. Además, centrarse en la extinción de especies oculta el alcance de la crisis de la biodiversidad, porque las tasas de extinción de poblaciones son órdenes de magnitud superiores a las tasas de extinción de especies.

Figura 36 Interrelación entre tres ciencias con alta relevancia en términos de biológicos y ambientales



Como todos sabemos los organismos no viven de forma aislada, sino que se organizan para formar las poblaciones. Se define población como *el conjunto de individuos de una misma especie que habita en área dada en un momento determinado*. En el seno de las poblaciones los organismos *interactúan entre si y con el ambiente y potencialmente pueden intercambiar información genética entre sí*.

Población: conjunto de individuos de una misma especie que habita en un área dada en un momento determinado... que interactúan entre si, que potencialmente pueden intercambiar información genética y que muestran un conjunto de propiedades emergentes características que las identifican.

Ecología poblacional: estudio de las poblaciones y su relación con el ambiente, incluyendo las influencias de la densidad y la distribución, estructura de edades y tamaño poblacional.

1. Organismos unitarios vs modulares

Los organismos unitarios son aquellos *en los que la forma corporal es altamente constante entre individuos y tienen sucesiones de fases perfectamente predecibles*. Aquí tenemos la mayoría de los animales que conocemos, por ejemplo, todos los cordados y el propio hombre

(Figura 37). Antiguamente, se pensaba que los organismos unitarios tipificaban a la mayoría de las formas vivientes, pero luego se ha visto que no es así ya que los modulares también están ampliamente extendidos.

En los organismos unitarios o móviles, la ontogenia es predecible, direccional e irreversible: la juventud, la madurez sexual y la senescencia, por mencionar grandes escalones del desarrollo, están bastante fijados y vinculados con determinado nivel de avance en el tamaño.

Características de los organismos unitarios

- ❖ Dimensiones definidas, formas definidas (con variación individual), una sola unidad funcional
- ❖ Reproducción primordialmente sexual, intercambio genético (cada cigoto genera un solo individuo genéticamente distinto)
- ❖ Sucesión de fases, constante y predecible

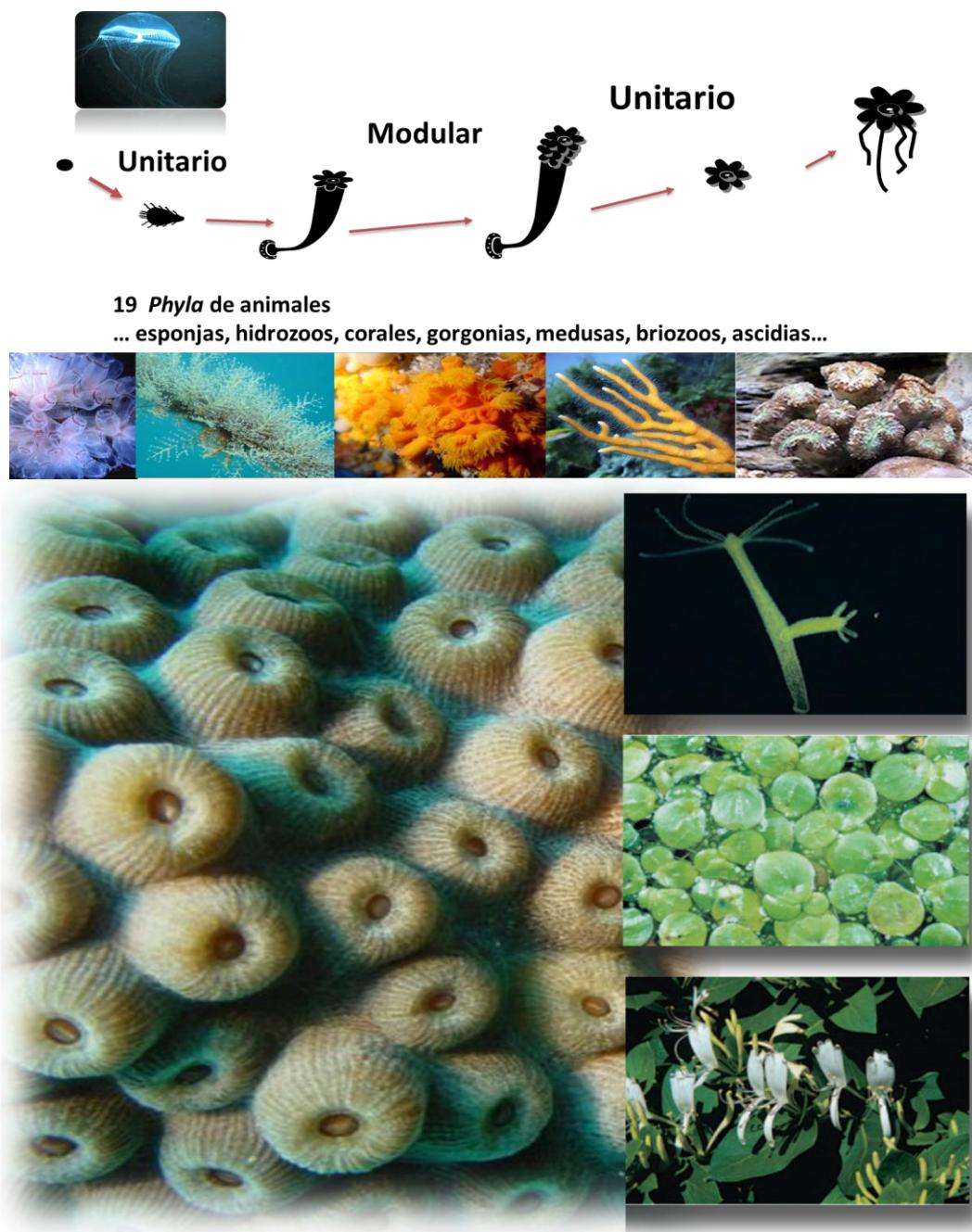
Figura 37 Ejemplos de organismos unitarios



Los organismos modulares son aquellos formados por numerosas unidades de construcción, cuyo ensamblamiento, ramificación y forma es altamente dependiente de las condiciones ambientales locales. En estos organismos el cigoto da lugar a una única unidad, que luego por gemación, división o ramificación produce muchos otros módulos que pueden mantenerse unidos o independizarse fisiológicamente.

Aquí tenemos a la mayoría de las plantas y representantes de unos 19 filos de animales, como son: las esponjas, hidrozoos, corales, gorgonias, medusas, briozoos, muchas ascidias, etc (Figura 38). Es decir, muchos grupos que antiguamente se clasificaban como coloniales, pero que no son tales ya que realmente una colonia es un conjunto de individuos que viven agregadamente manteniendo relaciones y dependencias entre sí más fuertes que con el resto de los individuos de su población, y los organismos modulares realmente provienen de un mismo cigoto: los múltiples pólipos de un coral o de una gorgonia pertenecen a un mismo individuo.

Figura 38 Ejemplos de organismos modulares

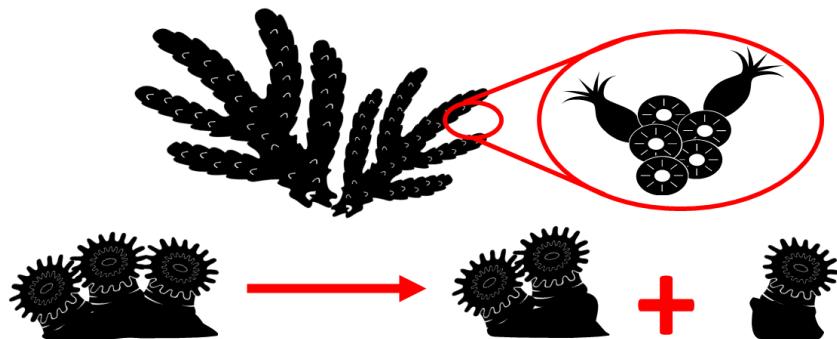


En muchos casos las conexiones estructurales entre los módulos pueden interrumpirse, romperse o descomponerse, de modo que queda un mismo organismo dividido en dos individuos (Figura 39), y aquí está la polémica: ¿son dos organismos o uno solo dividido en dos cuerpos? Téngase en cuenta que genéticamente son idénticos y responden de igual manera al ambiente. Los organismos de crecimiento modular también muestran un mecanismo de dispersión clonal por medio de la proliferación de sus unidades en sentido horizontal, lo que

hace que un clon pueda estar extendido en un área considerable y así durar un tiempo largo (dispersión en el tiempo).

Figura 39 Un organismo modular fragmentado, da lugar a dos organismos genéticamente iguales

Organismos modulares



Individuo genético vs Individuo ecológico

¿Cuál es el organismo más grande del mundo?

Armillaria sp. Hongo patógeno que afecta los pinares. Crecimiento circular a partir de un mismo clon. El área del parche mayor que se ha medido tenía 15 hectáreas

Como todos los fustes de una colonia clonal son parte de un mismo organismo, la colonia clonal Pando, es considerada la más gigantesca y más viejo organismo viviente de 6 000 t y aproximadamente 80 000 años de antigüedad (Figura 40).

Figura 40 La colonia clonal Pando, en Utah, es considerada el más grande y más viejo organismo viviente. Tiene 50 000 tallos en 40 ha, 6615 t y aproximadamente 80 000 años de antigüedad.



En los organismos modulares, por tanto, la distribución y abundancia de genetes (individuos) es importante, pero a menudo es más útil estudiar la distribución y abundancia de los módulos (rametes, brotes, retoños, zooides, pólipos): la cantidad de hierba en un campo disponible para el ganado no está determinada por el número de ginetas, sino por el número de hojas (módulos).

Características de los organismos modulares

- ❖ Crecimiento indefinido
- ❖ Diversas unidades funcionales
- ❖ Tamaño y forma poco predecibles muy dependientes de la interacción con el ambiente (>plasticidad). Su arquitectura aérea (disposición espacial) determina cómo se relacionan con el ambiente
- ❖ Los “individuos” modulares suelen ser los más longevos y extensos/grandes

2. Concepto de especie

Como conocen, existe todo un sistema jerárquico de clasificación de los organismos, que va desde los reinos, filos, clases, órdenes, familias, etc. y que se ha desarrollado desde los tiempos de Linneo, hasta concepciones evolutivas más o menos naturales y realistas. Sin embargo, la biología contemporánea ha demostrado que la *única de las categorías taxonómicas que existe realmente es la de especie*, el resto son agrupaciones artificiales que no existen en la naturaleza.

Uno no ve una familia ni un orden por ahí, sin embargo, si puede ver una especie. El concepto de *especie* se delimita naturalmente por un trasfondo genético común entre individuos, además de que las especies se agrupan espacialmente formando las poblaciones. En otras categorías (familias, órdenes) los individuos no se agrupan ni tienen en general una manifestación objetiva.

Pese a su importante papel, no existe un concepto de especie exento de dificultades. Los conceptos encuentran dificultades porque la realidad biológica es compleja y no hay puntos de corte claros, muchos de estos no son más que variantes de otros. Cada concepto está ligado a una idea de cómo parece ocurrir el proceso de especiación (Figura 41).

Figura 41 Varios conceptos de especie y sus puntos débiles

Concepto de **Especie**



3. Área

Los organismos *interactúan entre sí...potencialmente pueden intercambiar información genética entre sí*. La dificultad viene dada porque si bien en algunos casos las poblaciones son discretas y fáciles de delimitar como ocurre con la población de renacuajos de una charca o la población de orquídeas de una montaña, sin embargo, muchas de las poblaciones forman un *continuo espacial* sin fronteras evidentes. El Pino *Picea glauca* crece en todos los bosques de coníferas continuos de Canadá, desde Alaska hasta Terranova ¿Toda es una misma población? No debe serla.

Parte del concepto de población debería incluir la probabilidad de intercambio genético entre sus miembros, sin embargo, esto no es fácilmente medible. De este modo, la mayoría de los límites poblacionales en los estudios ecológicos actuales se ubican de forma empírica o arbitrariamente según sean los intereses del investigador.

Ventajas evolutivas que presenta la vida en grupo:

1. Ofrece una mejor protección contra depredadores

La protección contra los depredadores que da el vivir agrupado viene dada por diferentes elementos:

- Se ha demostrado la existencia de una vigilancia colectiva energéticamente más ventajosa, y esto es lo que se ha denominado *Hipótesis de los ojos múltiples*.
- Hipótesis del rebaño egoísta: esta hipótesis es una variante de la teoría general de los genes egoístas. Esta es una teoría compleja que plantea que muchos de los procesos evolutivos de las

especies vienen dados por una tendencia “egoísta”, metafóricamente hablando, que existe en todos los organismos que tienden a competir por sobrevivir para multiplicar su propio genotipo. Es como si los individuos quisieran que sus características hereditarias se mantuviesen en el tiempo más que las de los demás individuos. Por ejemplo, la conducta maternal de los mamíferos no es sino una forma de asegurar la evolución que sus descendientes tengan mayores probabilidades de sobrevivir a un periodo crítico de la vida.

Muchos animales tienen *conductas altruistas*, “generosas”, que aumentan las posibilidades de supervivencia de otros individuos en su grupo, aunque las suyas propias disminuyan al atraer la atención de los depredadores sobre ellos, sin embargo, esto tiene un trasfondo egoísta ya que en estos casos los individuos que se encuentran con más probabilidad a su alrededor son sus crías, hermanos u otros emparentados que portan también sus genes.

La hipótesis del rebaño egoísta plantea que un individuo que pone una presa potencial (aunque sea de su misma especie) entre su cuerpo y el del depredador tiene menor probabilidad de ser atacado. Si varios individuos asumen esta posición el resultado es un grupo. Vean que esto se refleja en las manadas de grandes herbívoros en las cuales los individuos nuevos o de castas inferiores se ven replegados a la periferia del grupo que es la zona de mayor peligro para que así sirvan de defensa a los jefes más antiguos. Igualmente, cuando un individuo de una especie gregaria es capaz de ejercer su estatus social reuniendo a su alrededor una manada o grupo familiar obtiene con ello un aumento en su capacidad de supervivencia y por tanto en su aptitud reproductiva.

2. Garantiza un mayor éxito reproductivo

Cuando la especie es de reproducción sexual se garantiza el encuentro entre los sexos y/o entre los gametos.

3. Mayor variabilidad

Aparece por interacciones genético-poblacionales: mientras mayor es el número de individuos de un grupo mayor es la variabilidad genética que se desarrolla, lo que permite a la especie una mayor adaptabilidad ante los cambios ambientales.

4. Posibilita mejor aclimatación a condiciones ambientales físicas

La mejor adaptación a los factores físicos del ambiente viene dada por la capacidad de los organismos de variar las condiciones microclimáticas. De hecho, muchas veces la agregación o gregarismo aparece en adaptación a factores ambientales.

5. Brinda mayores probabilidades de detección de alimento

Las mayores posibilidades de localización del alimento vienen dadas por un principio semejante al de la detección múltiple de los enemigos.

6. Posibilita la división del trabajo

Por último, la posibilidad de división del trabajo en organismo sociales como las hormigas o abejas, hacen óptimo el funcionamiento del grupo e individualmente disminuyen el gasto energético en sus tareas vitales. Curioso es también que muchas aves migratorias o marinas aprovechan ciertos efectos de la dinámica de fluidos que les da una mayor fuerza de sustentación, lo que les permite volar con menos gasto energético cuando van en grupos dispuestos de manera apropiada, que cuando vuelan solas. Estas son las ventajas que se adquieren en general con la vida en grupos, por ello evolutivamente las especies se han adaptado a formar poblaciones más o menos estrechas.

Propiedades intrínsecas de las poblaciones

Como vimos una población esta formado por un conjunto de organismos, pero esto no implica que se vea tan solo así. Su estudio no se puede hacer simplemente mediante el análisis, o sea estudiando de forma aislada cada uno de sus elementos (individuos) e infiriendo las características generales de la población, ya que se caería en un pensamiento mecanicista, cuando en verdad este nivel de organización biológica tiene propiedades intrínsecas que las caracterizan e identifican.

Ahora bien, las poblaciones tienen una serie de propiedades de grupo que las caracterizan y que no se presentan en los organismos individuales. Estas **propiedades intrínsecas de las poblaciones** son denominadas: **parámetros demográficos**, e incluyen: tamaño poblacional o densidad, tasas de natalidad, tasas de mortalidad, tasas de emigración, tasas de inmigración, distribuciones evales o etarias (por edades), composición por sexos, patrones de distribución. Cada uno de estos atributos son resultado de la sumatoria de las características o actividades de los organismos individuales, pero no aparecen en ellos.

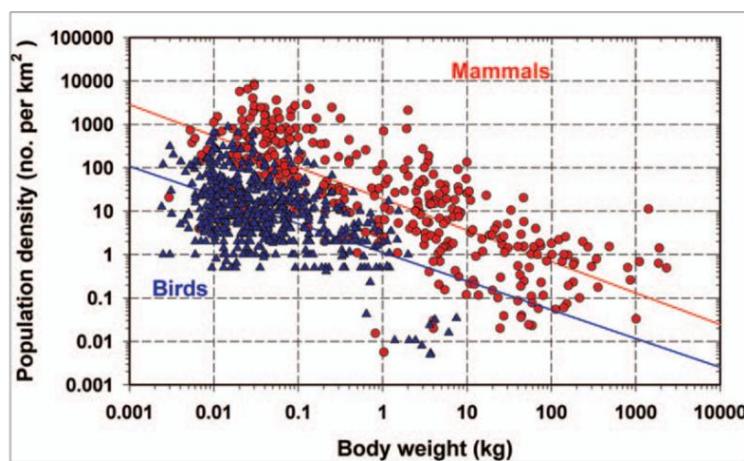
Comenzaremos viendo que se entiende por **densidad de una población**. En general el término **densidad** significa elementos por unidad de área o volumen, es decir en poblaciones la densidad es el número de individuos por unidad de área o volumen. Así tenemos que la población de venados de un bosque puede ser de 3 individuos/km², la densidad de diatomeas en el agua de

mar de 500000 individuos/m³, la densidad de personas de Canadá es de 2/km², y la de Ecuador es de 70/km².

La densidad poblacional es la manera más utilizada para dar la abundancia de los organismos ya que su número total, así en abstracto, no tiene valor si no se menciona el área de la población (Figura 42). El cálculo de la abundancia de una especie es uno de los instrumentos básicos del ecólogo y es prácticamente universal en todos los trabajos sobre poblaciones.

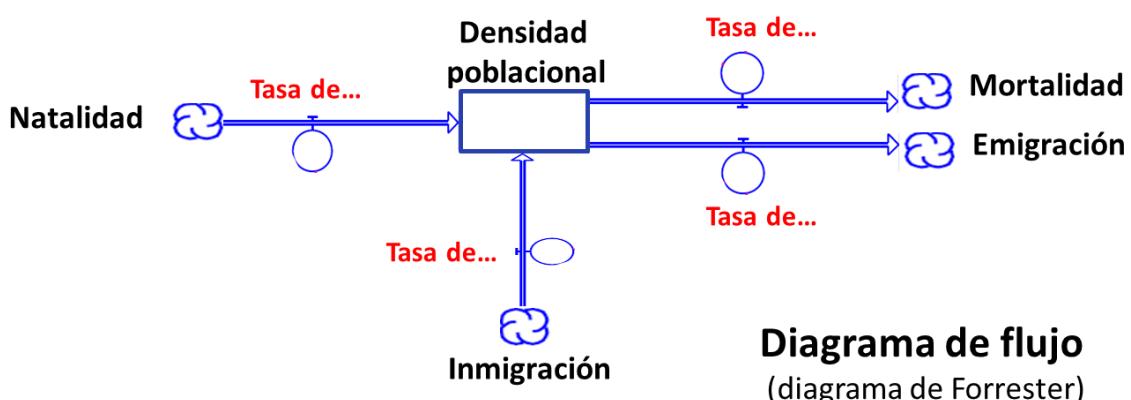
Figura 42 Relación entre densidad poblacional y peso corporal en 350 especies de mamíferos (rojos) y 552 especies de aves (azules) (escala logarítmica).

Tamaño poblacional Densidad poblacional



Pasemos a ver los parámetros demográficos más importantes que afectan la abundancia de las poblaciones. Los primeros son la natalidad y la mortalidad. Los cuatro atributos señalados son los que afectan o influyen directamente las abundancias de los organismos. La interrelación se muestra en la figura 43:

Figura 43 Parámetros demográficos que afectan la abundancia de organismos en las poblaciones.



Natalidad en sí comprende la producción de nuevos individuos por parto, incubación, germinación o cualquiera de los procesos reproductivos de las especies. La **tasa de natalidad** de una población significa la velocidad con que nuevos individuos son producidos. Vean que el concepto de **tasa** es muy importante tenerlo en cuenta en la Ecología. No es lo mismo la natalidad que la tasa de natalidad, ni el crecimiento que tasa de crecimiento, aunque cuando hablamos coloquialmente generalmente obviemos esa palabra y digamos natalidad o mortalidad cuando hacemos referencia a las tasas. **Tasa** significa *proporción numérica entre dos valores* (generalmente iniciales y finales), que da idea de magnitud o velocidad de cambio. Así cuando de 300 estudiantes 30 desaprueban, la suspensión en el examen fue de 30, pero la tasa de suspensos fue de 0.1 o del 10%.

El **índice de natalidad** puede representarse matemáticamente como:

$b = \Delta Nn / \Delta t$ o sea variación en el número de nacimientos por unidad de tiempo y se designa por la letra: **b** (de birth, nacimiento).

Dentro de la natalidad de una especie (tasa) debemos diferenciar dos elementos que son la **fecundidad** y la **fertilidad**. Entiéndase por **fecundidad** el *nivel potencial o capacidad física para producir descendientes* y viene dada por la capacidad de producir óvulos y espermatozoides, y por **fertilidad**, el *nivel real de producción de descendientes* en una población.

Es decir, por ejemplo: la especie humana tiene una tasa de fecundidad de 1 hijo/hembra en edad reproductora cada 9-11 meses, mientras que la tasa de fertilidad puede ser de 1 nacimiento cada 8 años como promedio por cada hembra reproductora.

La **tasa de mortalidad** por su parte es otro de los parámetros demográficos fundamentales en el estudio de las poblaciones, pero frecuentemente no se expresa como la mortalidad en sí sino como su inverso que es la supervivencia.

En relación con la mortalidad no solo importa cuando mueren los organismos sino también por qué mueren. Con relación a esto hay que reconocer la existencia de dos tipos de longevidades. Se denomina **longevidad fisiológica** a la *longitud promedio de la vida de los organismos de una población que vive en condiciones totalmente óptimas y sin limitaciones*, en este caso los individuos mueren de *senescencia* o muerte “programada”. La **longevidad ecológica** es el *promedio de la longitud de la vida de los individuos en condiciones naturales* (por enfermedades, depredación u otros peligros). En condiciones naturales rara vez los individuos

llegan a la senescencia y de ello se encargan los parásitos, depredadores o la competencia por la subsistencia.

Las tasas de mortalidad al igual que la natalidad, dependen de numerosos factores entre los cuales están etapas del ciclo de vida en que los organismos gastan más energía y por lo tanto son más susceptibles. Entre estas etapas están las actividades de invierno, donde la presión de la escasez de alimentos hace vulnerables a la mayoría de las especies, la etapa de migración, en la que los individuos gastan más energía en el desplazamiento, y en la que al estar fuera de su territorio son más susceptibles a la depredación y otros factores de mortalidad. Las actividades reproductivas como el cortejo, la cría o el cuidado de la prole, son también etapas en las que los riesgos de muerte se elevan, entre otros.

Al igual que para la natalidad, existe una tasa de mortalidad teórica o mínima que depende de la longevidad fisiológica y una tasa de mortalidad ecológica que depende de la longevidad fisiológica, ambas obtenidas si las condiciones son ideales o naturales respectivamente.

De hecho, relacionadas con la mortalidad y su inverso, la supervivencia, al ser graficadas en función de la edad pueden reconocerse tres patrones básicos (Figura 44):

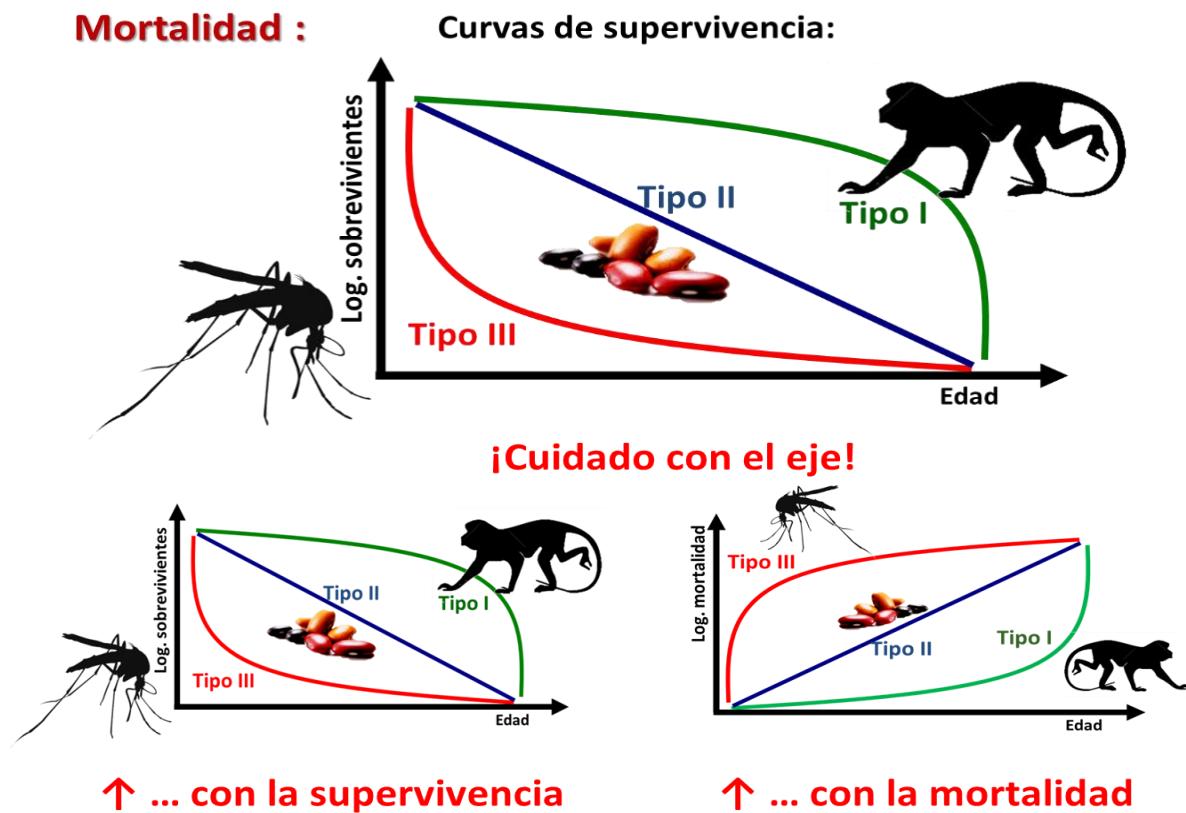
Curvas de tipo I: caracteriza *las poblaciones en las que el riesgo de muerte se concentra en edades elevadas*. Su forma evidentemente se relaciona con el grado de cuidados parentales o mecanismos defensivos en las primeras etapas de la vida y es típica de organismos superiores como el hombre, mamíferos y aves.

Curvas de tipo II: representan *poblaciones en las que las probabilidades de muerte se mantienen constantes durante toda la vida*. Son poco frecuentes y aparecen, por ejemplo, en las plantas que forman bancos de semillas, es decir que acumulan semillas de diferentes edades en el suelo, que posteriormente germinan cuando las condiciones son propicias, así al germinar plántulas de diferentes edades tiene la misma probabilidad de muerte y la mantienen todo el tiempo (en relación con la capacidad de permanecer en los bancos de semillas). Semillas de *Ctenopodium album* encontradas en excavaciones arqueológicas han demostrado ser viables a pesar de tener 1700 años.

Curvas de tipo III: son tal vez las más frecuentes en la naturaleza, que caracterizan *poblaciones de organismos cuya mortalidad se concentra en los primeros estadios de la vida y permanece casi constante en la etapa adulta*. Este es el caso de los invertebrados, peces, tortugas, etc., que no tienen cuidados parentales ya que su estrategia es la de producir la mayor cantidad de huevos

posibles para que luego de la intensa depredación y mortalidad sobrevivan los suficientes para perpetuar la especie.

Figura 44 Curvas de supervivencia de las poblaciones

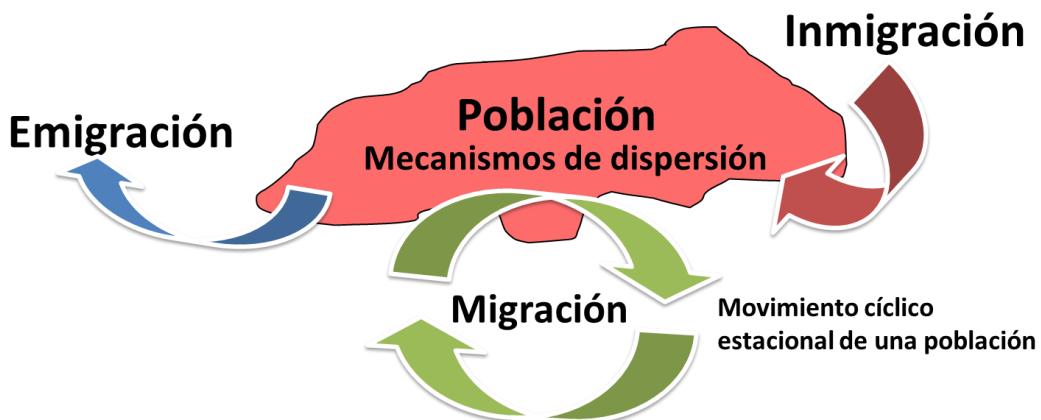


Además de las tasas de natalidad y mortalidad habíamos visto la existencia de otros dos parámetros demográficos muy importantes que influían también en la abundancia de las especies: estos eran la **emigración** y la **inmigración**. Estos parámetros son dos formas que existen dentro de los *mecanismos de dispersión* de las poblaciones (**Figura 45**).

Se entiende por **inmigración** a los *movimientos de los organismos en sentido único hacia dentro* de la población, lo que afecta positivamente la abundancia.

La **emigración** por su parte es el *movimiento de los organismos en sentido único hacia fuera* de la población.

Figura 45 Mecanismos de dispersión de las poblaciones



Además de la composición eval, otro parámetro poblacional importante es la proporción o **composición sexual** que presenta, es decir la *proporción de hembras por machos* (o viceversa). Generalmente se espera que la proporción sea del 50%, pero no es muy común que así sea. Es evidente que la proporción de sexos en una población afectará su potencial reproductivo y puede relacionarse con las relaciones sociales en muchas especies. En algunas especies de aves queda un excedente de machos que no logra reproducirse por la limitación de hembras, lo que origina una competencia reproductiva que selecciona los mejores machos. Las poblaciones de lemming de Finlandia tiene solo un 25% de machos.

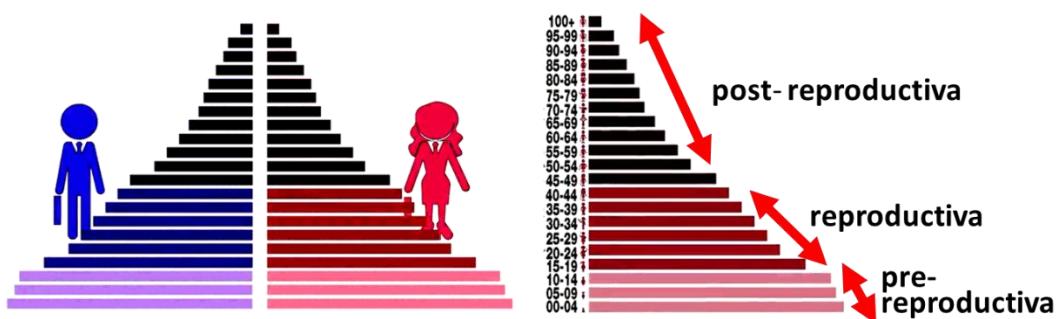
Otro de los parámetros poblacionales más importantes es la distribución o estructura de edades (también conocida como composición eval o etaria). Se conoce por **estructura de edades** a la *proporción de individuos pertenecientes a cada grupo de edad dentro de una población* y generalmente se representa como un histograma vertical de frecuencias o como un diagrama de barras horizontales apiladas, denominada pirámide de edades. Dado que la reproducción está limitada a ciertas edades y la mortalidad es más destacada en otras, las proporciones relativas de los grupos de edad influyen en la rapidez o la lentitud del crecimiento de la población.

Las poblaciones pueden estar divididas en etapas o en clases de edad de importancia ecológica: prerreproductiva, reproductiva y posreproductiva (Figura 46). Podemos dividir a los humanos en personas jóvenes, adultos trabajadores y personas de la tercera edad. Cuánto tiempo los individuos permanecen en cada etapa depende en gran medida del ciclo de vida del organismo. Entre las especies anuales, la duración de la etapa prerreproductiva tiene poca influencia en la tasa de crecimiento de la población. En organismos con tiempos de gestación variables, la duración del período prerreproductivo tiene un profundo efecto sobre la tasa de crecimiento de la población. Los organismos de vida corta generalmente aumentan de manera rápida, con un

breve intervalo entre las generaciones. Las poblaciones de organismos con vida larga, como los elefantes y las ballenas, aumentan lentamente y tiene una gran separación entre generaciones.

Estos procesos deben ser diferenciados de la *migración* que es el movimiento cíclico de entrada - salida. Sin embargo, las pirámides etarias son muy informativas, pueden informar sobre el estado de la población, su dinámica, la historia de la población y el ambiente de esta.

Figura 46 Pirámides etarias

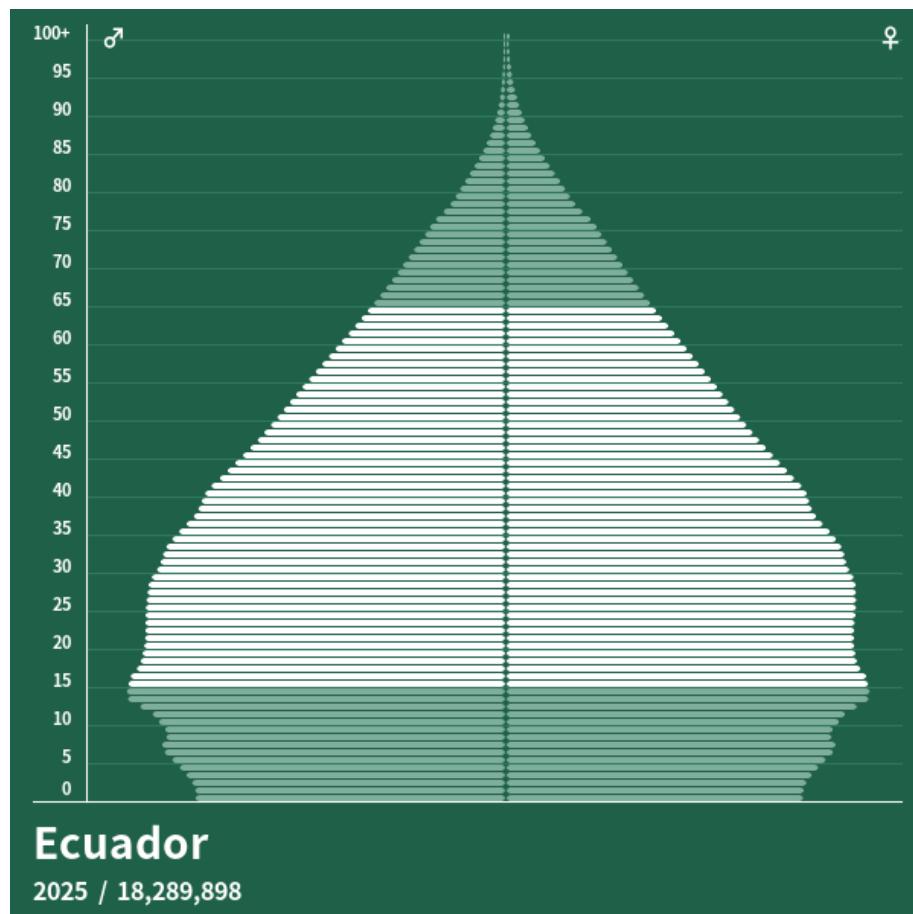


En el año 2025, la distribución de la población de Ecuador se puede observar en la tabla 2. La tasa de crecimiento de la población de Ecuador en 2025 es del 0.85%, la proporción de sexos es 0.99 (1 en edad laboral), la tasa de dependencia es del 48.1% (Figura 47). La población en edad de trabajar será menos del 60% de la población total en el año 2069. La población anciana será más del doble de la población joven en 2075. La población total alcanza su pico en 2063 con 21 740 226.

Tabla 2 Número de ecuatorianos por categoría etaria en el 2025

Población	Número	Porcentaje
Población total	18 289 898	100%
Población joven	4 371 097	23.90%
Población en edad de trabajar	12 346 521	67.50%
Población anciana	1 572 280	8.60%

Figura 47 Pirámide etaria de Ecuador en el 2025



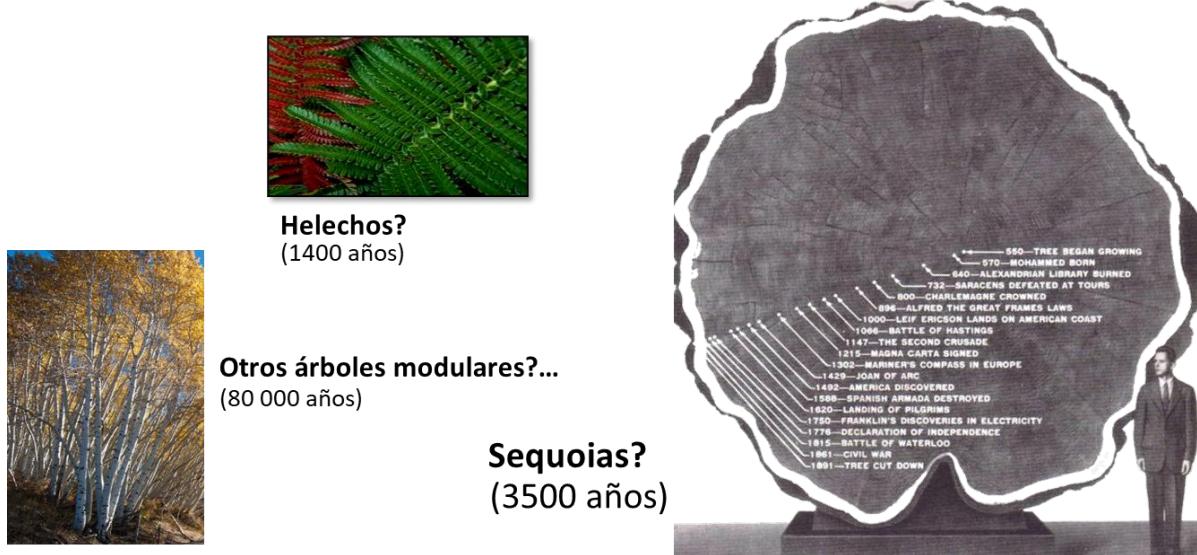
Existen muchos **métodos para determinar la edad en los organismos**, por ejemplo:

- ✓ en los mamíferos se puede utilizar el peso seco del cristalino
- ✓ los anillos de crecimiento en escamas de peces y en los árboles
- ✓ el grado de osificación de las epífisis de los dígitos en los murciélagos
- ✓ el grado de osificación de las suturas craneales en las aves pequeñas
- ✓ el grado de desarrollo gonadal
- ✓ por la existencia de distintas fases de coloración o morfologías diferentes, etc.

Existen organismos muy longevos como las sequoias, los helechos, incluso árboles que son clasificados como modulares (Figura 48).

Figura 48 Organismos muy longevos presentes en la actualidad.

¿Cuál es el organismo más longevo del mundo?



Un equipo de científicos rusos del Instituto de Biofísica Celular logró revivir una antigua planta con material vegetal que quedó congelado en Siberia hace alrededor de 30 mil años, reportó hoy la agencia de noticias RIA Novosti. Se trata del tejido vegetal más antiguo hasta ahora que ha sido vuelto a la vida, explicaron los biocientíficos -encabezados por el profesor David Gilichinsky- en un informe de su trabajo publicado en la revista científica Proceedings of National Academy of Sciences.

El equipo estudiaba las madrigueras de hibernación de la ardilla en las riveras del río Kolyma y encontraron restos de una planta de la familia de *Silene stenophylla* que permanecieron congelados casi intactos por milenios. Los científicos extrajeron el llamado 'tejido placentario' de semillas inmaduras y lo pusieron en una solución especial de nutrientes, la cual imitó el crecimiento de una planta. Después de un tiempo, el tejido germinó en semillas maduras, que fueron plantadas en el suelo y creció convirtiéndose en una frondosa y floreciente planta.

Patrón de distribución espacial

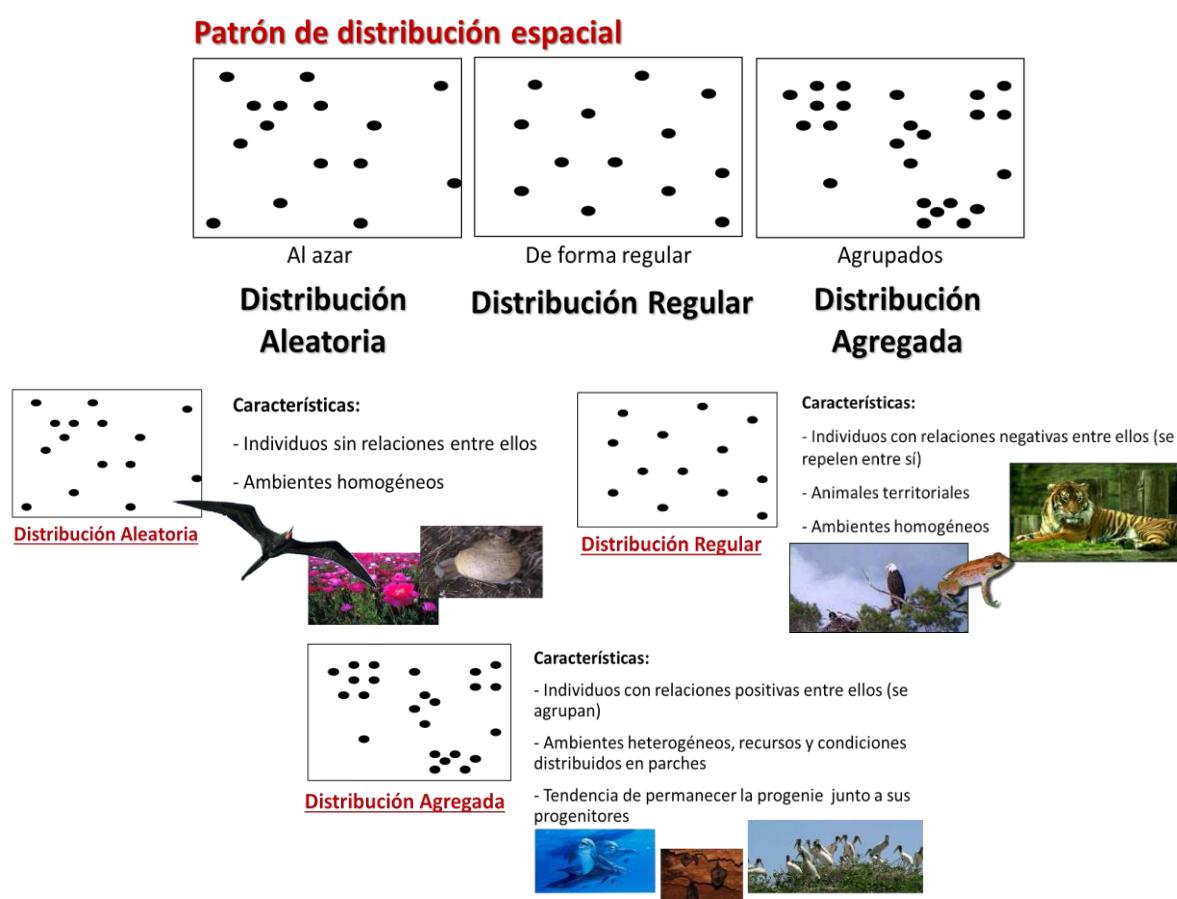
La distribución de los individuos dentro de una población (en otras palabras, su posición relativa con respecto a los otros), tiene un efecto importante sobre la densidad. Los individuos de una población pueden estar distribuidos al azar, uniformemente, o en grupos (Figura 49).

- ✓ **Distribución al azar:** si la posición de cada uno es independiente de la de los demás.
- ✓ **Distribución uniforme:** los individuos distribuidos uniformemente están espaciados de manera más o menos equitativa. Una distribución uniforme generalmente resulta de

alguna forma de interacción negativa entre los individuos, como la competición, que funciona para mantener alguna mínima distancia entre los miembros de una población. Las distribuciones uniformes son comunes en las poblaciones animales donde los individuos defienden un área para su uso exclusivo (territorialidad) o en las poblaciones de plantas donde existe una fuerte competencia por los recursos terrestres que están debajo de la superficie, como el agua o los nutrientes.

- ✓ **Distribución agregada:** La distribución espacial más común se da en bloques, donde los individuos se encuentran agregados. El agrupamiento es el resultado de varios factores. Por ejemplo, el hábitat apropiado u otros recursos pueden estar distribuidos en zonas más amplias. Algunas especies forman grupos sociales, como el de los peces, que se desplazan en bancos, o los pájaros que lo hacen en bandadas. Las plantas que se reproducen asexualmente forman grupos, mientras que los ramets se extienden hacia fuera desde la planta madre.

Figura 49 Patrón de distribución espacial de los organismos dentro de una población



Crecimiento poblacional

Anteriormente, comenzamos a estudiar el segundo nivel básico de la ecología que es el nivel poblacional. Comenzamos viendo el concepto de población y sus limitaciones, así como las ventajas que ofrece el agrupamiento intraespecífico. También vimos los parámetros más importantes que caracterizan a los grupos de individuos: las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración. Continuaremos viendo las otras características que nos permiten describir internamente las poblaciones y abordaremos los elementos funcionales básicos que regulan su crecimiento.

Como quiera que las poblaciones no son entidades estáticas, no nos podemos detener en la descripción “fotográfica” del estado de estas, sino que debemos considerar también la dinámica de su crecimiento en el tiempo: la forma y la velocidad con que cambian su número.

Tal vez la manera más simple de imaginar el crecimiento de una población sea considerando aquellas que tienen generaciones separadas. Este es un caso extremo dentro de una amplia gama de posibilidades. En sitios donde el clima es marcadamente estacional (con inviernos muy crudos o temporadas anuales sumamente secas) es muy común encontrar que los organismos vivos se reproducen durante una temporada relativamente reducida del año, y que los adultos mueren pasada la temporada reproductiva. En contraste, en otras especies o poblaciones los adultos permanecen reproductivos por varias estaciones e incluso existen casos en los que no hay estaciones reproductivas (como ocurre en la especie humana). Imaginando el primer caso, esto es, donde se presentan estaciones reproductivas seguidas de mortalidad de todos los adultos, es posible plantear la siguiente relación:

$$\begin{array}{l} \textbf{Adultos en} \quad \textbf{Adultos en} \quad \textbf{Juveniles} \quad \textbf{Tasa de} \\ \textbf{la presente} = \textbf{la pasada} \quad \times \quad \textbf{producidos} \quad \times \quad \textbf{supervivencia} \\ \textbf{generación} \quad \textbf{generación} \quad \textbf{por adulto} \quad \quad \quad \textbf{de juveniles} \end{array}$$

Si consideramos diferentes tipos de poblaciones, la relación anterior variaría en sus detalles, pero no en su esencia. Suponiendo otra vez una población aislada, con el fin de ignorar la migración, podemos notar que el número de juveniles producidos por adulto, multiplicado por la tasa de supervivencia, es el factor clave que determina si la población crece, se mantiene estacionaria o decrece.

A este producto se le llama *tasa de reproducción per capita*. Si dicha tasa es mayor que la unidad, entonces cada adulto está siendo reemplazado en la siguiente generación por más de un adulto (en promedio). Si el producto fuera exactamente igual a uno (lo cual es muy improbable en la realidad) entonces cada adulto sería remplazado por otro, con un crecimiento neto poblacional de cero. Si, por último, el producto < 1, la población decrecería, puesto que en el balance final algunos adultos quedarían sin remplazo.

En la mayoría de las poblaciones reales la *tasa per capita* es fluctuante, ya que la disponibilidad y calidad de los recursos, la variabilidad climática y la acción de otras especies rara vez permiten mantener constantes la fecundidad o la probabilidad de sobrevivir. Desde un punto de vista meramente numérico, lo único importante es el valor neto del producto **fecundidad X sobrevivencia**.

Por ejemplo, muchas especies de peces producen miles o millones de huevecillos, de los cuales sobreviven muy pocos, apenas los necesarios para equilibrar en el largo plazo las pérdidas y las ganancias; dicho en otras palabras, los necesarios para mantener en promedio un producto fecundidad X sobrevivencia cercano a uno. Existen en cambio otras especies, por ejemplo, de aves, que producen muy pocos juveniles por adulto (dos o tres), pero cuya tasa de supervivencia es tan alta, cercana al 100%, que el efecto numérico es el mismo, esto es, un balance en el largo plazo entre pérdidas y ganancias.

Sin embargo, desde otros puntos de vista, ecológicos y evolutivos, es radicalmente diferente producir gran número de juveniles cuyas tasas de supervivencia sean bajísimas, a producir muy pocos, pero con mucho mejores perspectivas. Por desgracia, este tema de tan grande interés se sale de las posibilidades del presente libro.

El primer autor importante que analizó los problemas del crecimiento poblacional fue Malthus. Argumentando que la población humana crecía en forma geométrica, mientras que los alimentos sólo lo harían en forma aritmética, profetizó un negro futuro para la humanidad. El crecimiento geométrico de Malthus no es más que un crecimiento con una *tasa per capita* constante y mayor que uno. Las explosivas posibilidades de una ley de crecimiento exponencial no son siempre bien apreciadas.

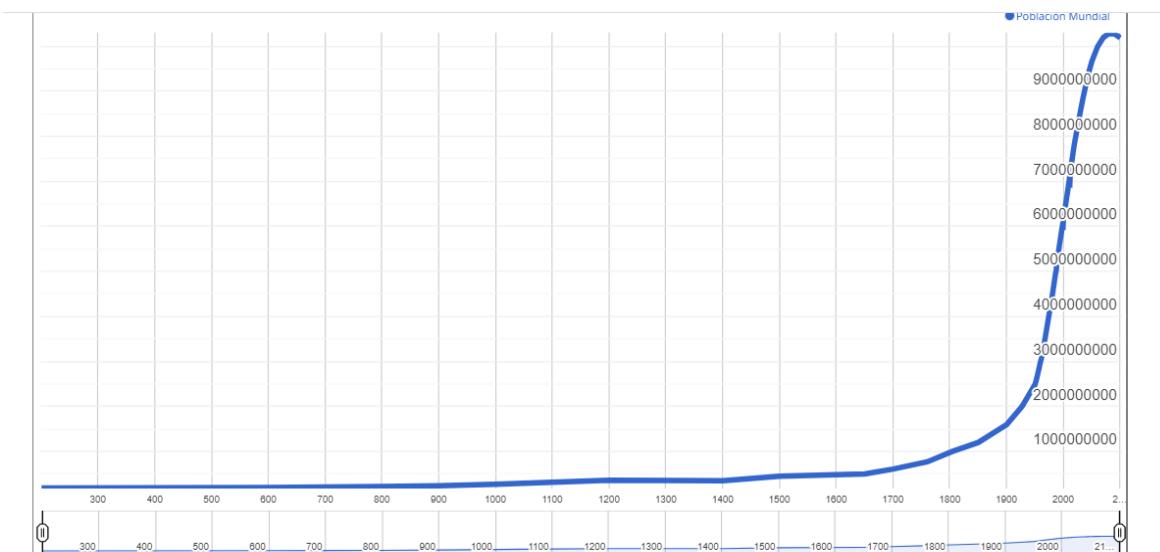
Consideremos el caso humilde de la bacteria *Escherichia coli*, un conspicuo miembro de nuestra flora intestinal. De forma ligeramente oblonga, esta bacteria no tiene más de una centésima de milímetro de largo y en condiciones ideales se puede reproducir (duplicar) una vez cada 20 min. Ahora bien, si ninguna de las bacterias hijas muriera, los descendientes de un solo ejemplar

producirían una masa del volumen de la Tierra en ¡**36 horas!** Este es un caso hipotético. En la naturaleza rara vez se presentan ejemplos de crecimiento exponencial sostenido por intervalos largos de tiempo; sin embargo, estos casos no son ni desconocidos ni irrelevantes.

En Australia, por ejemplo, una especie de nopal fue introducida en 1839 y para 1920 ya había cubierto una extensión de 24 millones de hectáreas, que así resultaban completamente inútiles para la agricultura. Un caso similar padecieron los australianos después de la introducción de conejos: a su importación en 1865 siguió una fase de crecimiento exponencial que para 1950 había producido un estimado de 300 millones de animalitos. Ambas plagas pudieron ser controladas gracias a la introducción de enemigos naturales o controles biológicos.

Otro caso de crecimiento explosivo es el de la población humana. En la figura 50 se presentan datos del tamaño de la población mundial (**8 237 246 445** habitantes). Puede observarse claramente que a periodos largos de un crecimiento muy lento sigue la fase actual de crecimiento acelerado. En el caso de la población humana la ley de crecimiento es incluso más rápida que la exponencial, ya que la *tasa per capita* no es constante, sino que aumenta, sobre todo a causa de cambios sociales y tecnológicos que han hecho disminuir las tasas de mortalidad en muchos países. Aunque la humanidad ha pasado antes por fases de crecimiento rápido, nunca se había encontrado en una de la magnitud absoluta y relativa de la presente.

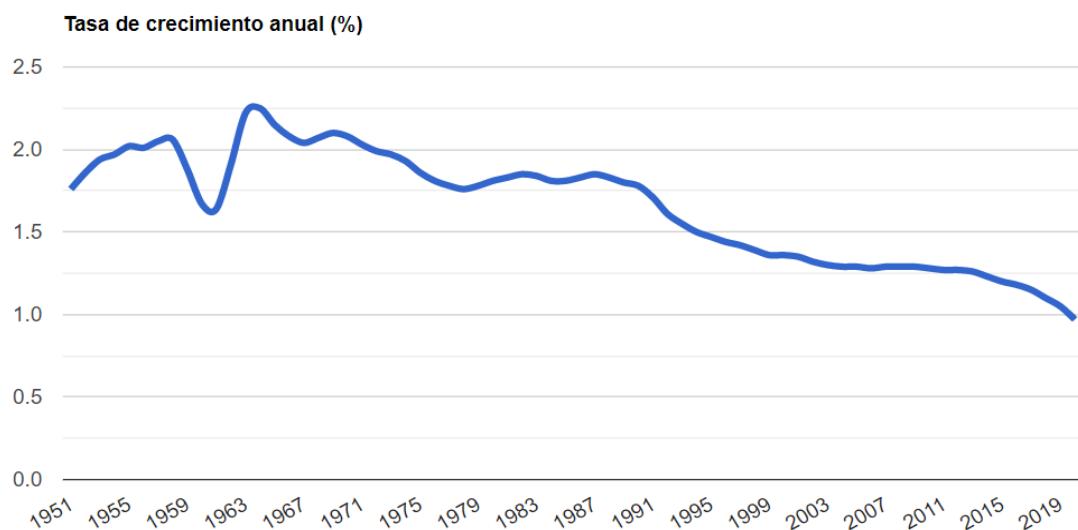
Figura 50 Tendencia de crecimiento acelerado de la población humana mundial



En ningún caso es posible mantener un crecimiento exponencial por tiempo indefinido. Tarde o temprano la fecundidad o la sobrevivencia *per cápita* (o ambas) disminuirán debido a uno o varios factores: puede ocurrir que algún recurso (comida, espacio, etc.) se haga muy escaso

debido a la demanda de una población muy grande. Puede también suceder que las aglomeraciones favorezcan la rápida dispersión de enfermedades (epidemias o epizootias) o bien atraigan a los depredadores. También es posible que se presenten cambios conductuales (canibalismo, homosexualidad) que redunden en una tasa de crecimiento *per capita* menor. Todos los factores mencionados se han documentado tanto en el ser humano como en plantas o animales (Figura 51); sin embargo, el caso de la especie humana es cualitativamente distinto debido a nuestras particularidades sociales y culturales. Aunque es imposible negar (o temer) la acción de algunos de estos mecanismos de regulación meramente biológicos en nuestra especie, cualquier apreciación seria de la demografía humana debe de explicitar un contexto histórico e integrar nuestra condición de seres sociales y culturales.

Figura 51 Tasa anual de crecimiento de la población humana (%)



Resulta entonces que la tasa de crecimiento *per capita* no puede permanecer constante de manera indefinida y por arriba del valor de remplazo igual a uno. A partir de alguna densidad de población y en forma más o menos suave, dependiendo de la especie y sus condiciones, la tasa *per capita* disminuirá por abajo de uno. A esto se le llama *regulación del crecimiento poblacional*.

En la figura 52 se ilustra la idea: el eje vertical (eje de las ordenadas) nos sirve para representar la tasa de crecimiento *per capita*, y el eje horizontal, la densidad de la población. La gráfica representa la tasa correspondiente a una densidad cualquiera. Si recordamos que una tasa mayor que uno quiere decir un crecimiento de la población, y una tasa menor que uno decrecimiento, entonces es fácil ver que la región por encima de la línea horizontal (que representa una tasa de

1) corresponde a crecimiento de la población, mientras que la región por abajo de dicha línea indica decrecimiento. La densidad de la población \hat{n} , correspondiente al punto donde se cruzan las dos líneas, constituye la población de equilibrio.

Teóricamente, una población de exactamente \hat{n} individuos permanecería siempre del mismo tamaño, ya que su tasa de crecimiento es de uno. Sin embargo, existen numerosos factores aleatorios que pueden apartar a la población de su valor \hat{n} . Ahora bien, si por cualquier causa el tamaño de la población se hace mayor que \hat{n} , entonces nos habremos movido a la derecha en la figura 52 y la tasa de crecimiento se hace menor que uno, lo cual implica una tendencia a disminuir y moverse a la izquierda. Si lo contrario ocurre, esto es, la población se desplaza a la izquierda de \hat{n} , entonces la tasa *per capita* se hace mayor que uno y tiende a compensar y a desplazar a la población hacia la derecha. Este mecanismo puede resultar lo mismo en una regulación muy fina y suave de la población en el equilibrio, que en fluctuaciones muy bruscas alrededor de éste. La figura 53 muestra dos ejemplos extremos. Uno, de regulación suave, en una mariposa tropical en el campo, y el otro, de fluctuaciones abruptas, en una palomilla que es plaga de los pinos.

Figura 52 Cambios densodependientes en la tasa de crecimiento por cabeza (R). Al aumentar mucho la densidad poblacional (N) se produce una disminución de R como consecuencia de la competencia por alimento u otros recursos, la acción más intensa de patógenos o dep

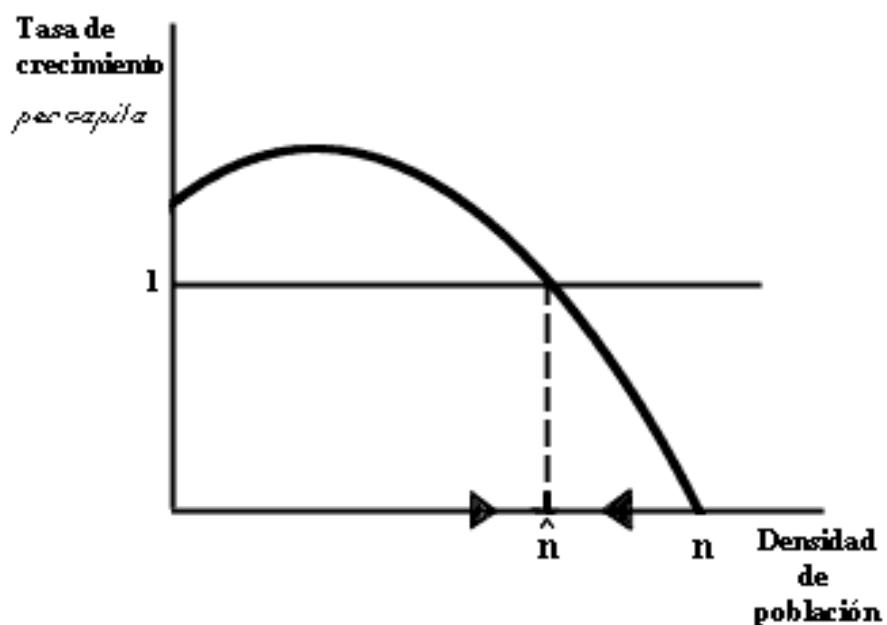
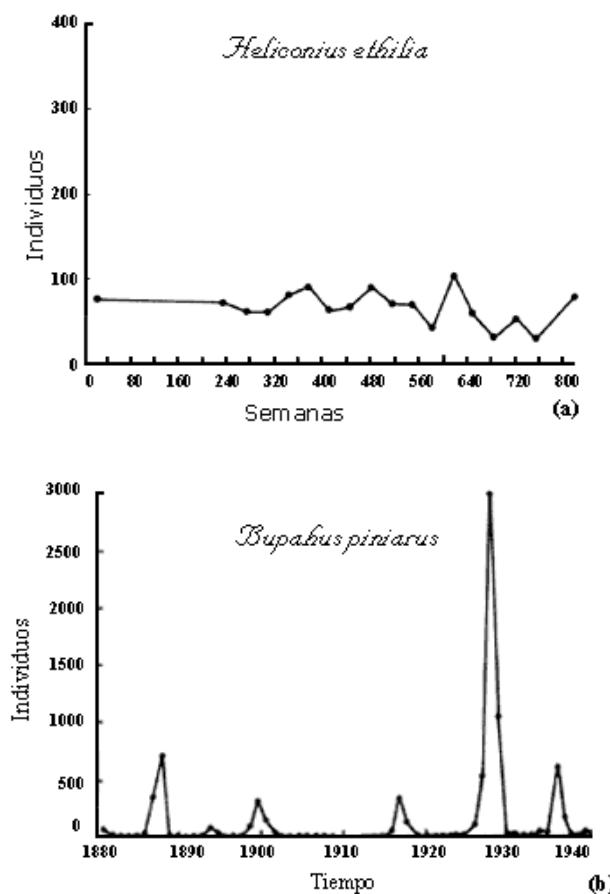


Figura 53 Ejemplos de una población natural en equilibrio (a), y otra sujeta a fluctuaciones violentas (b). Datos tomados de Ehrlich, P. y L. Gilbert (1973) *Biotrópica* 5(2):69-82 y Schwerdtfeger, A., en G. Varley (1949) *J. An. Ecol.* 18: 117-122.



Resulta interesante mencionar que es muy fácil, en teoría, demostrar casos en los que la regulación poblacional no conduce a un régimen de estabilidad o "equilibrio", sino por el contrario, a fluctuaciones sumamente irregulares, denominadas caóticas, las cuales difícilmente pueden distinguirse de una serie de cambios debidos al azar. Algunos estudios recientes parecen indicar que las dinámicas de ciertas enfermedades, así como las de algunas plagas agrícolas, son ejemplos de este extraño azar, paradójicamente derivado del determinismo más estricto.

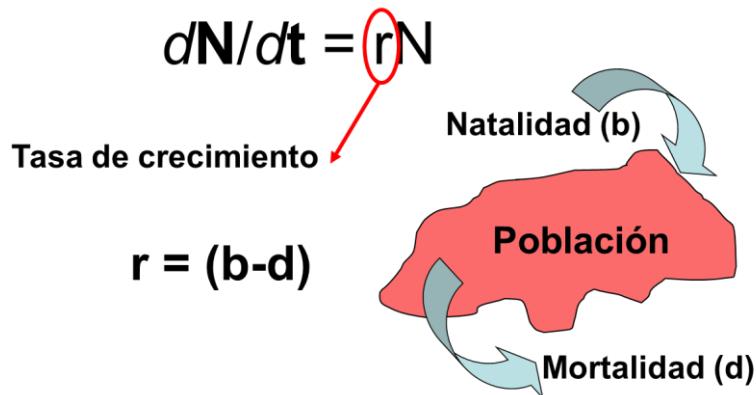
Cuando el medio no está limitado: las condiciones son óptimas y los recursos no limitativos, las poblaciones tienen una **tasa de incremento máximo**. Esto puede representarse como: $dN/dT=rN$, es decir el aumento en el número depende del número de individuos por un factor constante de crecimiento.

Este **índice r** define la capacidad de aumento de la población y es en realidad la diferencia entre las tasas de natalidad y de mortalidad ($r = b - d$) pero como las tasas de b y d dependen de la

clase de edad, el cálculo de r es complejo a menos que la estructura de edades sea estable, lo que sucede en condiciones totalmente óptimas (Figura 54).

Figura 54 Capacidad de aumento de la población (r) en condiciones totalmente óptimas.

Crecimiento poblacional

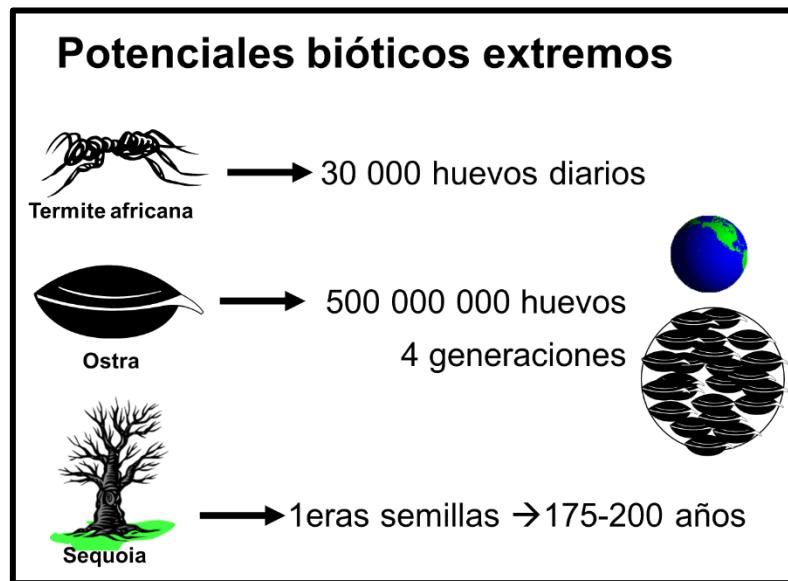


En estas condiciones de ambiente ilimitado la r es máxima y se denomina **Potencial Biótico** (índice intrínseco de aumento natural o capacidad innata de aumento según otros autores). La definición más generalizada de potencial biótico es: **máxima capacidad reproductora o tasa máxima de aumento de una población en condiciones óptimas y libres de coacción biótica** (sin competencia ni interacción con otras especies).

Si el potencial biótico de una especie se expresara totalmente se sobrepondría la tierra. Una pareja de elefantes tendría 19 millones de descendientes al cabo de 750 años. Una pareja de moscas domésticas, si desarrollaran su potencial reproductor como lo predice el modelo exponencial, en cinco meses cubriría la superficie de la tierra con una capa de 16 metros de espesor, o en aproximadamente un año tendría 10^{80} moscas en el mundo (7 veces más que el número de estrellas de la galaxia).

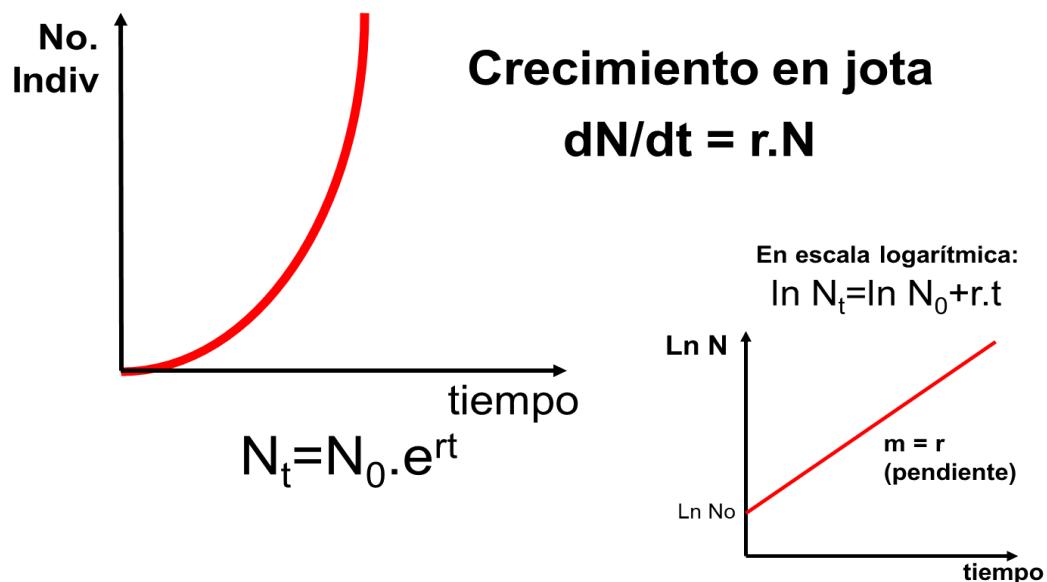
Hay especies con potencial biótico extremos: por ejemplo, una hormiga africana pone huevos a una velocidad de uno cada varios segundos, lo que se traduce en una producción de 30.000 huevos diarios. Una ostra en cada puesta desova 500 millones de huevos que si sobrevivieran todas en solo 4 generaciones la masa total de ostras superaría la de la Tierra. Claro, no crean que todos los ritmos de reproducción son siempre tan altos: una Sequoia (*Sequoia gigantea*) pone sus primeras semillas a los 175-200 años (Figura 55).

Figura 55 Especies con potenciales bióticos extremos.



La representación gráfica de la ecuación diferencial $dN/dT=rN$ es la siguiente (Figura 56):

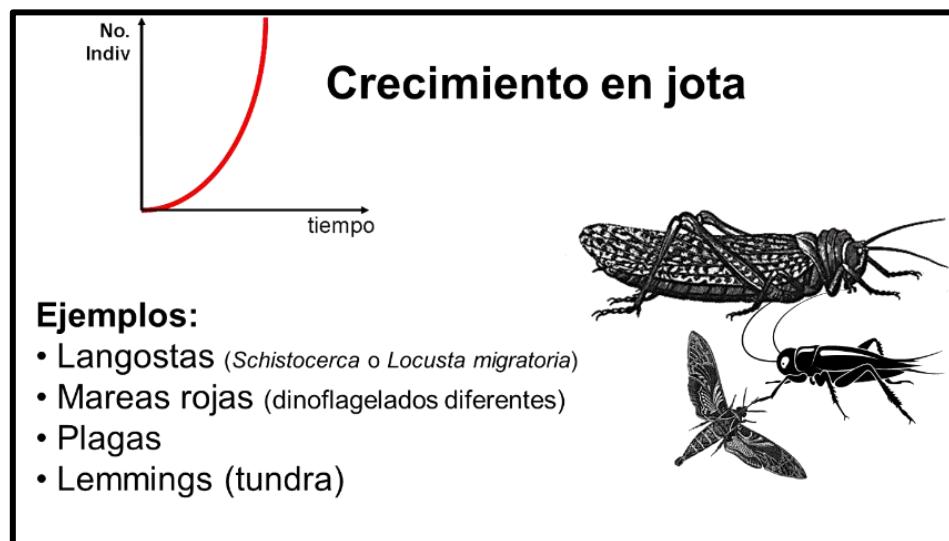
Figura 56 Esta curva representa una de las formas generales de crecimiento de las poblaciones denominada crecimiento en jota



Esta curva representa una de las formas generales de crecimiento de las poblaciones denominada **crecimiento en jota**. Esta forma de crecimiento es poco frecuente en la naturaleza apareciendo solo en ocasiones particulares durante breves períodos, y aunque matemáticamente no tiene límite superior, la N máxima de individuos si se limita en la realidad. Ejemplos de estos son los crecimientos explosivos de las langostas (*Schistocerca* o *Locusta migratoria*), los

brotes de las mareas rojas (dinoflagelados de diferentes especies), los brotes de algunas plagas, los Lemmings en la tundra, etc. A estas explosiones le siguen luego caídas bruscas producidos por la acción repentina de factores limitantes o por epizootias (enfermedades). El gráfico de este comportamiento es llamado por algunos autores de *densidad disparada* (Figura 57). Noten que *este tipo de crecimiento es independiente de la densidad de individuos*.

Figura 57 Densidad disparada o crecimiento en J, independiente de la densidad de individuos.

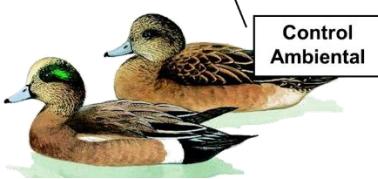
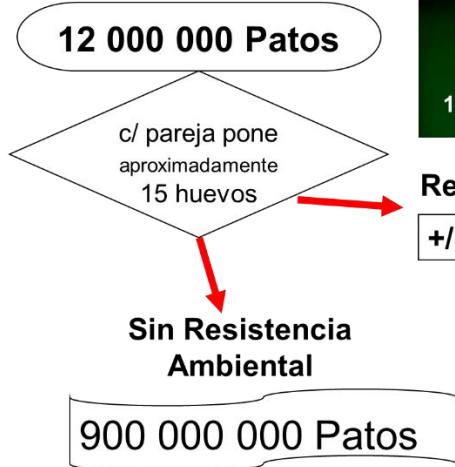


Sin embargo, generalmente en la naturaleza las condiciones no son las óptimas y los recursos están limitados, por lo que existe una presión de competencia, lo mismo por individuos de la misma población, como por otras especies. Esta competencia hace que *la disponibilidad de los recursos dependa directamente de su existencia en el medio y de la cantidad de individuos que simultáneamente los estén utilizando*. En estas condiciones el índice de crecimiento r es menor que el r máximo porque la natalidad y la supervivencia no son las máximas. La diferencia entre r máximo y r en condiciones naturales se toman como medida de la **Resistencia Ambiental**, y entiéndase por **Resistencia Ambiental**: a la **suma total de los factores limitativos del ambiente que impiden que se realice el potencial biótico**.

Por ejemplo: en 1945 vivía en Norteamérica 125 millones de patos. Cada pareja pone aproximadamente 15 huevos, si todos hubieran sobrevivido en 1994 hubiese aumentado la población a más de 900 millones, y sin embargo su número no varió sustancialmente, lo que indica que alrededor de 775 millones de ellos murieron. Esto da una medida del control ambiental sobre las poblaciones (Figura 58).

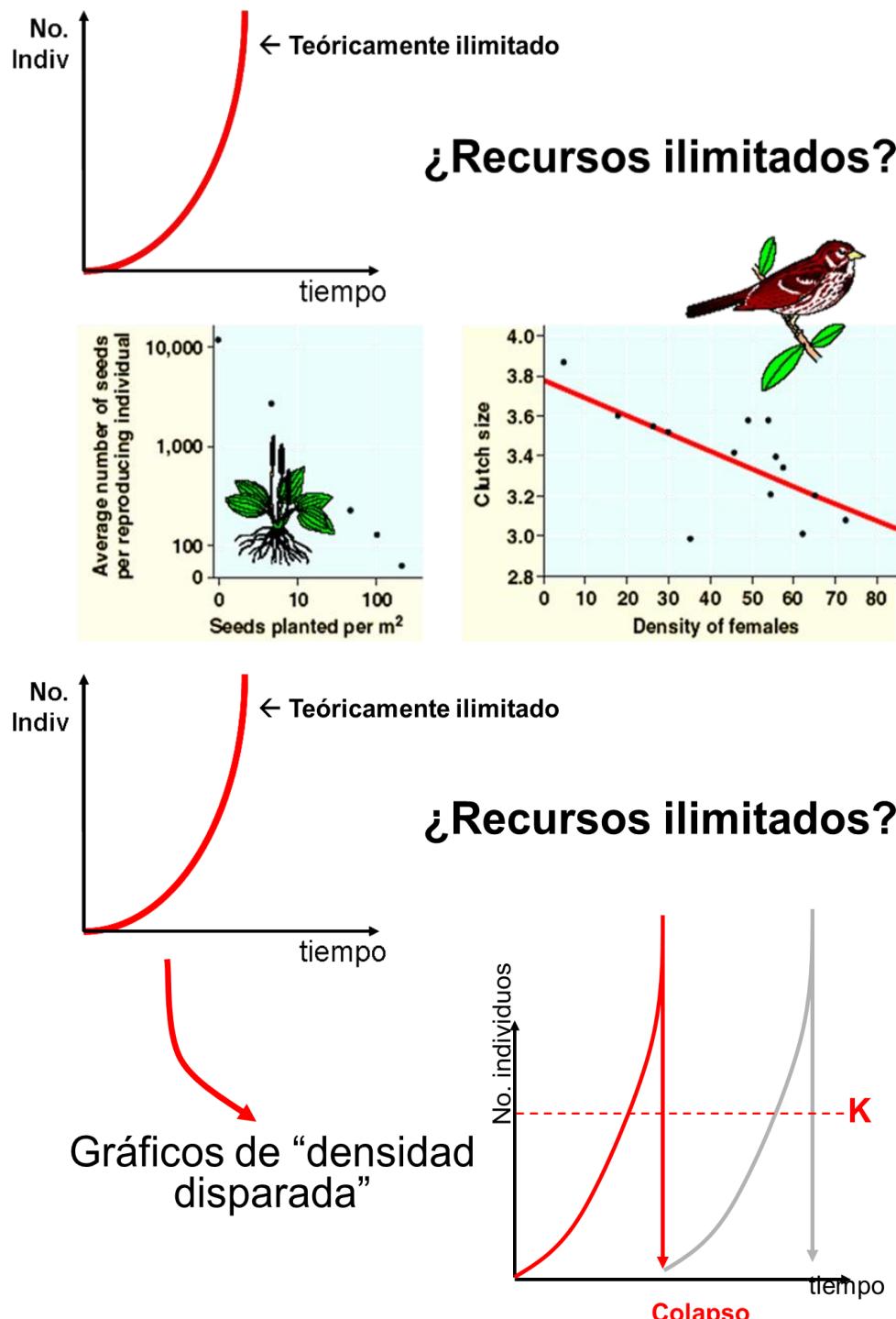
Figura 58 Control ambiental sobre el crecimiento de las poblaciones de patos

Por ejemplo:



Matemáticamente, la expresión del crecimiento poblacional se altera al introducirse un parámetro que incluye la *disponibilidad del factor ambiental limitante* en forma de proporción. Si sabemos que el ambiente tiene una cantidad limitada de recursos tenemos que introducir el concepto de **Capacidad de Porte (K)** que designa el **número máximo de individuos que ese ambiente puede sostener en base a sus recursos**. La capacidad de carga depende directamente de las condiciones ambientales (Figura 59). Entonces si tenemos un ambiente que soporta K individuos y un número N de individuos utilizándolo, la proporción libre sería de $(K-N)/K$. Por lo tanto, la ecuación de crecimiento quedaría como: $dN/dT=rN((K-N)/K)$.

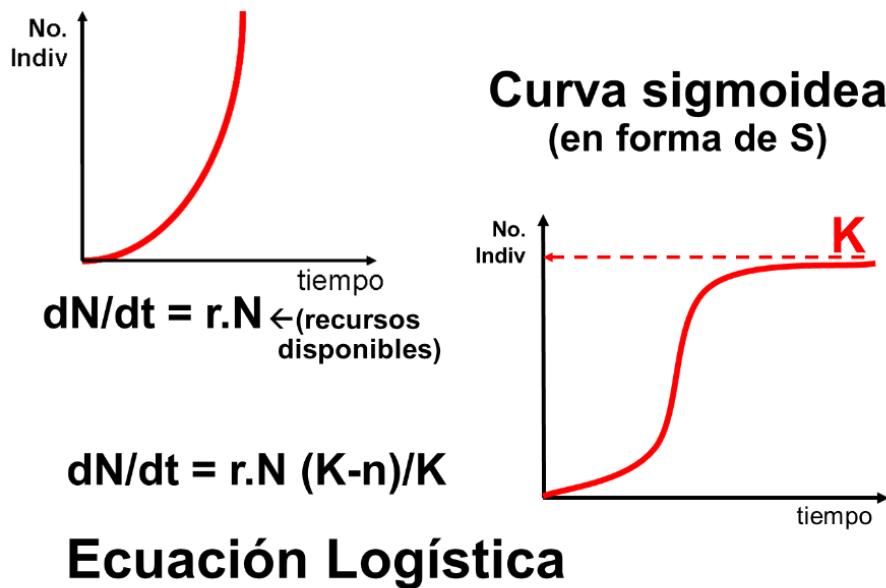
Figura 59 La capacidad de carga depende directamente de las condiciones ambientales, por lo que el crecimiento poblacional no es ilimitado



Esta ecuación el ser representado gráficamente da una **curva en forma de S o sigmoidal** llamada **curva logística** por Verhulst y es la otra de las formas generalizadas de crecimiento poblacional denominada **crecimiento sigmoidal**. La diferencia fundamental entre estos dos

tipos de curvas es el momento de acción de la resistencia ambiental: en el primer caso actúa solo al final mientras que en la sigmoidea comienza a actuar mientras la población va creciendo (Figura 60).

Figura 60 Otra de las formas generalizadas de crecimiento poblacional denominada crecimiento sigmoideo



Aunque se ha comprobado que en muchos organismos la población crece según el modelo sigmoideo esto no quiere decir que se ajusten a la ecuación logística ya que muchas ecuaciones matemáticas producen este tipo de curva, de hecho, cualquier construcción matemática en las que los factores negativos aumenten al aumentar la densidad producirá este tipo de curva. *La ecuación logística se basa en la asunción sencilla de que a medida que aumenta el número de individuos la tasa de incremento per cápita en la población disminuye de forma lineal.*

La curva logística se emplea en las *poblaciones de especies cuyas generaciones se solapan y tienen estaciones de reproducción continuas* (por ello se utilizan ecuaciones diferenciales). En poblaciones con generaciones discretas, es decir, una sola época anual de reproducción se emplean otros modelos. En este caso, si cada hembra produce un promedio de R_0 hembras que sobreviven hasta el período siguiente, entonces $N_{t+1}=R_0 \cdot N_t$ (R_0 : *tasa neta de reproducción*). Esta ecuación produce una curva geométrica de incremento constante dependiente de R_0 si la tasa de multiplicación poblacional es constante (ambiente no limitado).

Pero si la tasa R_0 disminuye con la densidad, por ejemplo, linealmente, que es la forma más simple, la ecuación se transforma en $N_{t+1} = N_t R / (1+aN_t)$ [$N_{t+1} = N_t e^{r[1-N_t/k]}$], que es la homóloga discreta de la curva logística.

Hay dos propiedades que hacen la curva logística atractiva como modelo matemático:

1. Su simplicidad matemática (solo dos constantes, r y K)
2. Su aparente realidad

La curva logística lleva implícita cuatro suposiciones o asunciones importantes:

1. La población tiene inicialmente una distribución de edades estables (al inicio r tiende a r máx, y esta solo existe en esta condición).
2. La densidad se ha medido en unidades adecuadas (preferiblemente biomasa)
3. La relación entre la densidad y la tasa de aumento es lineal.
4. La influencia depresora de la densidad actúa instantáneamente, sin retraso.

Particularmente, este último supuesto no es usual en la realidad, ya que los efectos limitantes presentan un retardo en su manifestación. Por ejemplo, la limitación por sitios de anidamiento no aparece cuando la población crece en número sino cuando luego de crecer, van a anidar; el efecto de la limitación de alimento no actúa instantáneamente, sino requiere un tiempo para que los más débiles o menos aptos mueran o emigren, etc. Por esto se han introducido muchas variantes a la curva logística para incluir los retrasos temporales, quedando la ecuación como:

$dN/dT=rN[(K-N_{t-w})/K]$ siendo w el tiempo de retraso en la respuesta poblacional.

De esta forma la curva logística simple se reemplaza por una de tres variantes (Figura 61):

1. oscilación decreciente hasta el equilibrio en K.
2. oscilaciones constantes alrededor del equilibrio.
3. oscilaciones caóticas.

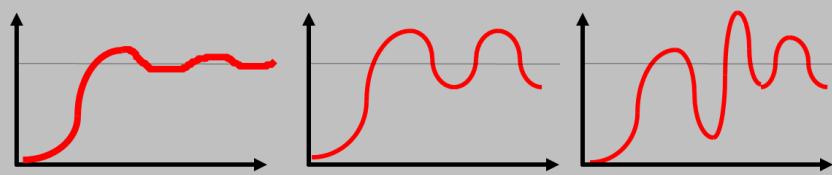
Figura 61 Variantes de la curva logística simple de crecimiento poblacional.

Inclusión del tiempo de retardo:

$$dN/dt = r.N.[(K - N_{(t-w)})/K]$$

Efectos:

- oscilación decreciente hasta el equilibrio en K.
- oscilaciones constantes alrededor del equilibrio.
- oscilaciones caóticas.



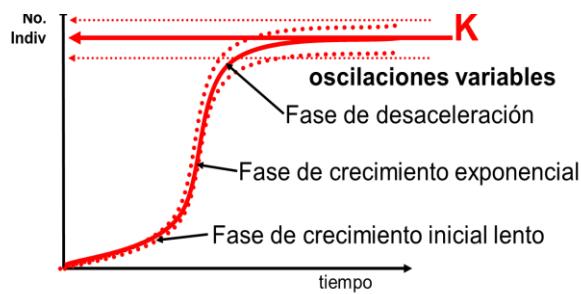
El **crecimiento sigmoideo** es un crecimiento autolimitado y aparece en condiciones de ambiente estable. Es típica de organismo en un ambiente nuevo y favorable. Cuando se analiza la curva se distinguen tres fases (Figura 62):

1) *Crecimiento inicial lento*, durante el cual los individuos se ajustan a un nuevo ambiente

2) *Fase logarítmica*, es la fase de aceleración positiva con un crecimiento exponencial sin limitaciones. Llega hasta el punto $k/2$, en el cual comienzan a influir las limitaciones. Este es el punto de máximo crecimiento poblacional y se conoce como punto de inflexión, ya que la curva cambia su concavidad.

3) *Fase de desaceleración*: cuando ya los efectos de limitación del ambiente se hacen muy fuertes y la población cada vez crece más lento hasta equilibrarse en un punto.

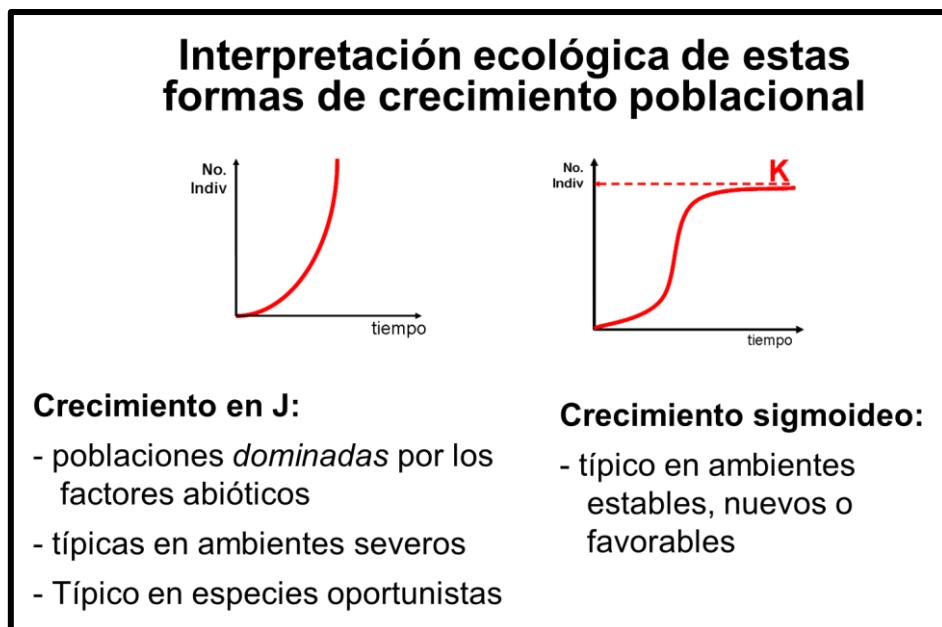
Figura 62 Crecimiento sigmoideo denotando sus fases



Generalmente en esta fase la curva real no es asintótica sino muestra oscilaciones variables por diversas causas, una de ellas las propias variaciones ambientales que hacen oscilar el límite superior, o se comporta según el retraso en la aparición del efecto limitante del factor ambiental.

Ya hemos jugado un poco con las matemáticas ahora vamos a retornar a la ecología y vamos a interpretar ecológicamente el significado de estas formas de crecimiento poblacional. La forma de **crecimiento en J** aparece en poblaciones dominadas por los factores abióticos, típicas en ambientes severos o en especies con requerimientos ambientales muy específicos. Generalmente las especies oportunistas tienen este tipo de crecimiento. El **crecimiento sigmoideo** es un crecimiento autolimitado y aparece en condiciones de ambiente estable. Es típica de organismo en un ambiente nuevo y favorable (Figura 63).

Figura 63 Resumen de la interpretación ecológica de las formas de crecimiento poblacional



Como hemos visto ya en varias ocasiones, existen varios parámetros poblacionales que dependen directamente de la densidad. Así podemos encontrar la existencia de **natalidad densodependiente** y **natalidad independiente de la densidad**. Esta se pone de manifiesto sobre todo en especies gregarias que necesitan el estímulo de la presión grupal para desarrollar sus mecanismos reproductores. Esto es muy evidente en aves como las cotorras y otros psitácidos, pero aparece en casi todas las poblaciones naturales, donde además se da el efecto lógico de que con mayor densidad aumenta la probabilidad de encuentro entre los sexos y/o gametos por lo que la natalidad aumenta con la densidad (hasta un punto).

Además, la natalidad en las poblaciones depende directamente de la fecundidad y fertilidad de las especies que no son constantes, sino que dependen de múltiples factores como son:

- ❖ **del volumen corporal:** los organismos más pequeños producen familias más numerosas.

- ❖ **Del tiempo en que ocurre el apareamiento:** los esfuerzos reproductivos iniciales y finales tienen menor progenie, que aquellos que ocurren en plena época de reproducción.
- ❖ **De la edad de los padres:** tanto al inicio como al final de la vida reproductiva la fertilidad disminuye, por inexperiencia y estado fisiológico.
- ❖ **Disponibilidad de alimentos:** el estado nutricional de los organismos condiciona su aptitud reproductiva y esto depende de la cantidad de alimento disponible. De hecho, muchas especies condicionan su época de reproducción a la etapa del año con mayor cantidad de alimentos.
- ❖ **Densidad de población:** un aumento en la densidad de población produce una disminución de la fecundidad, es decir, esta es densodependiente.
- ❖ La **latitud** influye directamente. A mayores latitudes, las familias son más numerosas, debido a la estacionalidad de las condiciones apropiadas, en los trópicos las condiciones permiten intentos reproductivos continuos con menor fecundidad cada uno de ellos.
- ❖ **Estabilidad del ambiente**, por ejemplo, las familias son más numerosas en los continentes que en las islas y áreas costeras.
- ❖ **Tipo de hábitat**, grupo taxonómico de la especie, etc.

Igualmente existe **mortalidad densodependiente** y **mortalidad independiente de la densidad**. La mortalidad independiente de la densidad es causada por efectos aleatorios y por la senescencia fisiológica, mientras que la dependiente de la densidad es la relacionada directamente con el número de individuos, como son la mortalidad por depredación (mientras más presas, más consumo), el parasitismo (mientras más hospederos, mayor frecuencia de parásitos y mayores posibilidades de transmisión efectiva), las enfermedades (mayor transmisibilidad), la muerte por hambre (por aumento de la competencia intraespecífica con la densidad), etc. y los que no dependen de esta son los factores impredecibles del clima, causas antropogénicas y eventos estocásticos.

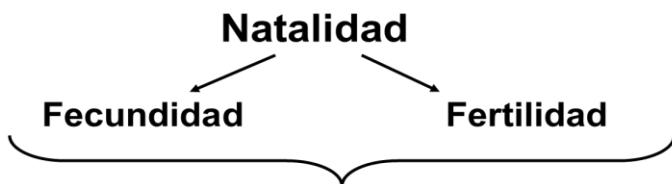
La mortalidad densodependiente tiene un papel regulador del tamaño poblacional importante mientras que la no dependiente no interviene en la regulación de la población. El papel regulador y a la vez autorregulado de este parámetro demográfico se manifiesta por la existencia de la mortalidad compensatoria, dada por que un incremento en un tipo de factor de mortalidad dependiente de la densidad resultará en el decremento de otro de los factores de mortalidad densodependientes, de modo que se regule el tamaño poblacional en un nivel más o menos constante. Otros factores que son causa importante de mortalidad en los organismos, sobre todo

en animales, es la inexperiencia que puede presentarse en lugares desconocidos o en las especies liberadas del cautiverio, que se transforman en individuos altamente sensibles a los factores de riesgo.

Las tasas de mortalidad y natalidad densodependientes conducen a la regulación del tamaño de las poblaciones, apareciendo los *tres casos siguientes*: cuando ambas dependen, o cuando una de ellas depende, las poblaciones tienden a la posición de equilibrio K, que corresponde con la capacidad de carga del ambiente. Por supuesto estas gráficas son meras caricaturas de lo que sucede en condiciones ideales, nunca es tan simple ya que las fluctuaciones ambientales son impredecibles. De hecho, existe una amplia gama de factores que influyen sobre los organismos y sus poblaciones afectando sus parámetros poblacionales, es por ello por lo que casi nunca la mera competencia entre los individuos (causa primaria de la acción demográfica de la densidad) mantiene por si sola una población en equilibrio. Lo que si puede es actuar sobre varias densidades y llevarlas a un rango limitado de densidades finales, con lo cual justifica que se coloque la **competencia intraespecífica** como uno de los factores reguladores del tamaño poblacional (Figura 64).

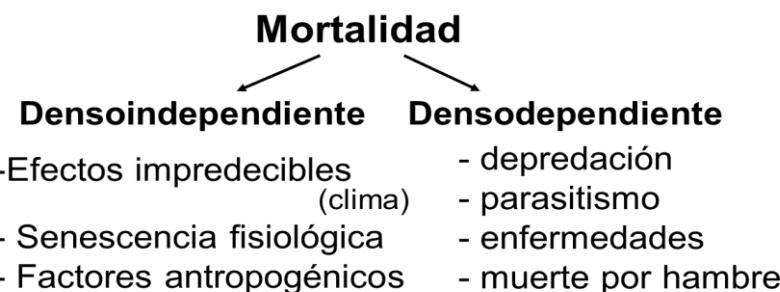
Figura 64 Resumen de los factores que influyen sobre la natalidad y mortalidad dependientes o no de la densidad.

Parámetros poblacionales dependientes de la densidad



Factores de los que depende:

- | | |
|-------------------------------|----------------------------|
| • Volumen corporal | • Latitud |
| • Tiempo del apareamiento | • Estabilidad del ambiente |
| • Edad de los padres | • Tipo de hábitat |
| • Disponibilidad de alimentos | • Grupo taxonómico |
| • Densidad de población | • etc. |



Además de estas variaciones de la K producidas por cambios ambientales, también hay oscilaciones a largo plazo en los tamaños poblacionales producidos por variadas causas muy poco conocidas aún.

Y ya que estamos hablando de regulación poblacional, haremos un pequeño comentario sobre la situación de la población más importante de la biosfera para el ecólogo: la población humana. Desde principios de siglo, al aplicar estas ecuaciones demográficas y otras mucho más realistas se había previsto que el crecimiento de la humanidad se establecería en un valor dado a principios de este siglo. Sin embargo, en la población humana han desaparecido los elementos de control dependientes de densidad: la muerte por enfermedades se ha limitado extraordinariamente, no hay competencia directa por los recursos y el control de la natalidad no se ha efectuado por sus causas naturales por lo que la población en lugar de seguir una curva sigmoidal autolimitándose, está siguiendo un crecimiento exponencial, y como sabemos lo que sigue detrás de esta forma de crecimiento, hemos de tomar como especie medidas urgentes porque la superpoblación del planeta es ya evidente y el ritmo de crecimiento continúa creciendo.

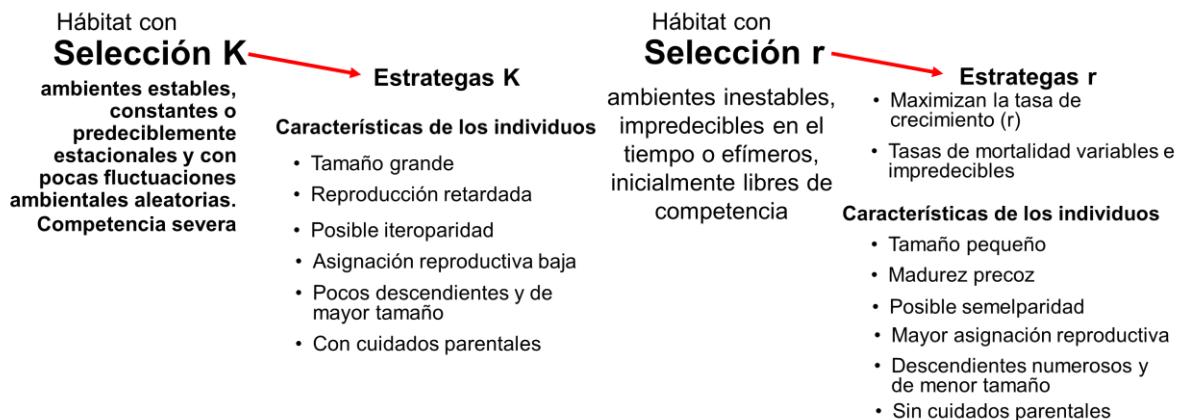
La **ecuación logística** es un componente integral de los modelos de relaciones interespecíficas, y ha desempeñado un papel central en el desarrollo de la Ecología. A partir de estas ecuaciones se ha desarrollado un concepto muy importante en la descripción de los ciclos vitales de las especies y que es el concepto de **selección r/k** (propuesto inicialmente por MacArthur y Wilson (1967) y Pianka (1970)). Las letras r y k provienen de los términos de la ecuación logística.

Los **individuos seleccionados por r (estrategas R)** han sido favorecidos por su capacidad de reproducción rápida (es decir por presentar un elevado valor de r) mientras que los **seleccionados por k (Estrategas K)** han sido favorecidos por su capacidad de efectuar una contribución proporcional importante a una población que permanece en su capacidad portadora. El concepto se basa en la existencia de dos tipos opuestos de hábitats; **hábitats con selección r** y **hábitats con selección k**, que dan origen a los estrategas r y a los estrategas k.

Los **estrategas k** se presentan en *ambientes estables, constantes o bien predeciblemente estacionales en el tiempo y con pocas fluctuaciones ambientales aleatorias*. En estos ambientes la *competencia es muy severa* y los resultados de esta determinan la supervivencia y fecundidad de los adultos, por consiguiente, la estrategia ecológica de estas especies k seleccionadas radica fundamentalmente en *dedicar un mínimo esfuerzo a la reproducción y un máximo esfuerzo a desarrollar la habilidad competitiva*. Las características predichas para estos tipos de organismos son un *tamaño grande* (el ambiente les da oportunidad y tiempo para acumular biomasa), una *reproducción retardada, iteroparidad* (reproducción más extendida), una *asignación reproductiva más baja, descendientes de mayor tamaño y en menor número*, y con *más cuidados parentales* para garantizar la supervivencia de las crías y desarrollar su habilidad competitiva. Por supuesto que la forma de crecimiento de sus poblaciones es sigmoidea.

En cambio, la **selección r** aparece en *ambientes inestables, impredecibles en el tiempo o efímeros*. Los estrategas r *tienden a maximizar su tasa de incremento*. De modo intermitente la población experimenta bruscos periodos de crecimiento demográfico, *libre de competencia*, cuando el ambiente fluctúa hacia un periodo favorable o un nuevo hábitat acaba de ser colonizado. Sin embargo, estos periodos se intercalan con otros donde la *mortalidad es inevitable* porque el ambiente se acaba o se agota, siendo las *tasas de mortalidad altamente variables e impredecibles* y con frecuencia *independientes del tamaño de la población*. Las características de los individuos r son *tamaño reducido, madurez precoz, posible semelparidad, mayor asignación reproductiva, descendientes de menor tamaño, muy numerosos y sin cuidados parentales*. Es decir, la estrategia es *invertir la máxima cantidad de materia y energía a la reproducción y dejar tantos descendientes y tan rápido como sea posible* (Figura 65).

Figura 65 Resumen de la selección r o K



Existen muchas evidencias naturales de la certeza de esta división entre estrategias ecológicas, pero existen muchos otros muchos casos donde el esquema no se ajusta, lo que da a entender que esto no es sino un caso especial de una teoría demográfica más general. En general no existen especies **r** ni especies **k** puras, sino más bien, especies cuyas características tienden a un tipo u otro de estrategia. Los ejemplos extremos de estrategias **r** son los ratones, los conejos, los mosquitos, etc., mientras que los estrategas **k** típicos son las ballenas, los elefantes, los grandes ungulados, etc (Figura 66).

Se pueden establecer comparaciones amplias entre taxones, por ejemplo, entre vertebrados superiores (**K**) e insectos (**r**), pero dentro de cada uno de ellos existen especies que pueden clasificarse tanto en una como en la otra estrategia. También hay ejemplos particulares donde una misma especie puede tener poblaciones en dos hábitats diferentes donde se expresan estrategias adaptativas diferentes, por ejemplo: *Littorina rubis* en farallones agrietados muestran una estrategia **r** y en costa rocosa una estrategia **K**.

Figura 66 Ejemplos de estrategias r y K

Estrategas r



Ejemplos: Estrategas K



Los tipos de distribuciones espaciales dependen estrechamente de los mecanismos y formas de dispersión de las poblaciones. Vean que la dispersión es un concepto diferente al de desplazamiento: los organismos se desplazan, pero solo las poblaciones se dispersan, es decir la dispersión es otra de las propiedades de grupo.

Dispersión se emplea generalmente para significar la separación de los individuos en diferentes direcciones y puede implicar movimientos activos (nadar, volar, andar) o pasivos (por agua,

aire). Este proceso es esencialmente diferente de las migraciones que siempre son activas y orientadas en una única dirección. La tasa de dispersión es variable y depende de cambios en la disponibilidad de recursos, depende de la edad de los organismos, de la densidad de la población, etc.

Las migraciones implican movimientos entre hábitat con ciclos que pueden ser del orden de horas, días, meses o años. Existen migraciones con el objeto de reproducirse (migraciones gaméticas), para obtener alimentos (migraciones tróficas) o para ubicarse en condiciones de climas apropiados (migraciones climáticas). También existen migraciones latitudinales, horizontales, altitudinales y verticales.

En relación a la duración relativa de la migración respecto a la duración del ciclo de vida, las migraciones pueden clasificarse en **migraciones de regresos múltiples**, cuando el mismo animal viaja varias veces entre los hábitat como es el caso de las aves migratorias; **migraciones de regreso único** cuando cada individuo solo puede migrar una vez en toda su vida como es el caso del salmón cuando va del río a crecer al mar, regresa a desovar para morir en el mismo lugar donde nació; y **migraciones de un solo viaje** donde cada individuo solo realiza un viaje de desplazamiento entre hábitat y muere sin llegar a regresar a su lugar de origen.

La variedad de ciclos de vida de plantas y animales no puede ser representada por un solo tipo de ecuación de crecimiento. Existe un buen número de modelos matemáticos de crecimiento de población que dan preponderancia a diferentes aspectos del ciclo de vida de los organismos. Por ejemplo, la llamada *estructura de edades* es esencial para entender el crecimiento de muchísimas especies, entre ellas la humana. Es fácil ver esto. Si bruscamente, de hoy a mañana, todas las parejas ecuatorianas decidieran tener sólo dos hijos (o sea uno por cabeza), la población del país seguiría creciendo por un tiempo debido al enorme número de parejas en edad prerreproductiva que en los años futuros contribuirán al crecimiento. La estructura de edades de Ecuador, típica de los países en vías de desarrollo contiene a una enorme población de jóvenes cuyo número compensará con creces (por algunos años) cualquier disminución de la tasa *per capita* de crecimiento. Por el contrario, en otros países, el escaso número de prerreproductivos implica que, aun con tasas de crecimiento *per capita* mayores que uno, la población disminuirá por algún tiempo, para finalmente alcanzar el equilibrio.

Otro factor que complica el análisis teórico del crecimiento poblacional es que las fecundidades y las sobrevivencias no son las mismas de un sitio a otro de los ocupados por una misma población; es decir que las ecuaciones de crecimiento son a menudo una especie de promedio

que abstrae la diversidad natural. Esto es obvio en el caso del hombre (la mortalidad infantil no es igual en las zonas más ricas de un país respecto a las pobres) y no menos cierto en el caso de plantas y animales. Esta variabilidad puede alcanzar extremos casi increíbles, como en ciertas especies de áfidos para los cuales no sólo no es igual chupar de hojas jóvenes o viejas, sino que dentro de una misma hoja una diferencia de pocos milímetros en el sitio de succión puede ser decisivo para sobrevivir o morir. Tal variabilidad local en la tasa de crecimiento *per capita* no puede simplemente promediarse para obtener una ecuación global. Los resultados teóricos que se obtienen al calcular una tasa promedio son muy diferentes de aquellos obtenidos al "promediar", en un cierto sentido, muchas ecuaciones separadas, una para cada localidad.

Las complicaciones derivadas de introducir la estructura de edades, la heterogeneidad medioambiental u otras, no pueden ser analizadas en detalle aquí. Mencionaremos únicamente las conclusiones generales, válidas para la mayoría de las poblaciones, que se pueden deducir de los modelos matemáticos menos detallados y de los experimentos y observaciones de campo:

1. Cuando la tasa de crecimiento *per capita* de una población es constante, dicha población crece exponencialmente (crecimiento "geométrico" de Malthus) cuando la tasa es mayor de uno, o permanece sin cambios (la población se encuentra en equilibrio) cuando la tasa es uno, o bien decrece paulatinamente hasta su extinción, si la tasa es menor que uno.
2. Es infrecuente, pero no imposible, encontrar que las tasas de crecimiento *per capita* permanezcan constantes por períodos largos de tiempo. Ejemplos importantes son las invasiones de nuevas regiones por especies que en ellas carecen de enemigos naturales, como los ejemplos de los nopalitos o los conejos en Australia; en estos casos se presenta un crecimiento exponencial. Los casos de equilibrio (tasa *per capita* = 1) se encuentran más frecuentemente en medios ambientales con muy pequeñas fluctuaciones ambientales, como las selvas tropicales siempre verdes, las cuevas, etc. Por último, la extinción local de muchas poblaciones ha sido bien documentada.
3. Pese a que es posible que la tasa de crecimiento *per capita* permanezca constante, lo normal es que sufra fluctuaciones, incluso algunas muy severas. Dichas fluctuaciones pueden ser independientes del tamaño de la población o dependientes de este. En el primer caso, las fluctuaciones pueden deberse a los cambios climáticos, a la acción de cierto tipo de enemigos naturales que no se especializan en el organismo en cuestión, y en general a todo tipo de factores aleatorios (caída de meteoritos, apertura de una carretera, inundaciones, etcétera). A estos cambios en la tasa de crecimiento corresponden cambios en el tamaño de la población, los cuales pueden ser de magnitud considerable, pero no están regulados. En el segundo caso, los cambios en la tasa *per capita* correlacionados con cambios en la densidad de la población pueden regular el tamaño de esta, según vimos anteriormente. En la naturaleza se presentan todas las posibilidades, incluso diferentes poblaciones de la misma especie pueden ser reguladas de diversas formas, o carecer de todo tipo de regulación.

Dispersión

En general la dispersión es esencial para una buena probabilidad de supervivencia, a pesar de que por sí misma tiende a ser arriesgada y existirá siempre el compromiso o equilibrio de riesgos entre vivir más tiempo en un hábitat ya ocupado y arriesgarse a un nuevo acto de colonización.

Sin embargo, la dispersión desde el punto de vista evolutivo es lo que se denomina una estrategia evolutivamente estable, es decir se presenta en todas las especies bien con presiones directas para su aparición o sin presiones de eliminación. Desde el punto de vista genético, la dispersión disminuye las probabilidades de endogamia y la consecuente depresión por consanguineidad.

Los movimientos de emigración e inmigración que habíamos visto como parte de los procesos demográficos inherentes de las poblaciones no son más que un reflejo de los procesos dispersivos. La dispersión puede ser a causa de tendencias adaptativas innatas (independiente de las condiciones ambientales) o bien propiciada o promovida por causas ambientales; es incluyendo el grado de disponibilidad de los recursos. En general los estudios sobre dispersión son escasos, e inclusive en estudios poblacionales se asume que la emigración e inmigración sean iguales y se anulen entre si y no se tienen en cuenta.

Sin embargo, este es un tema muy interesante ya que hay evidencias de que desde el punto de vista evolutivo debe tener una importancia mayor de la esperada ya que los dispersantes parece que no son una submuestra genéticamente aleatoria de la población, por lo que los efectos sobre el intercambio genético entre poblaciones y el origen de nuevas especies debe ser intenso. Además, está demostrado que hay diferencias en la propensión a la dispersión entre los sexos, etc.

Finalmente, para terminar con este punto señalaremos también la existencia de una dispersión en el tiempo cuyos objetivos y efectos son iguales a los de la dispersión en el espacio. Un organismo cuando las condiciones no son favorables puede retardar su aparición en espera de mejores condiciones desarrollando fases latentes. Estas, a menudo son más tolerantes a las condiciones adversas que los organismos adultos. En este sentido, el letargo puede ser profético si se inicia antes de que aparezcan las condiciones adversas o consecuentes si aparece en respuesta directa a esta. El letargo profético en muchos animales se denomina diapausa y en las plantas letargo primario o innato. La diapausa es muy común en insectos.

Guía práctica 1 POBLACIONES NATURALES

Objetivo: Evaluar la variabilidad de parámetros demográficos en diferentes poblaciones de aves y su relación con el entorno para describir la influencia de diferentes actividades antropogénicas

Fundamento Teórico:

El estudio de la demografía de las poblaciones de aves es fundamental para comprender cómo interactúan con su entorno y cómo responden a las presiones antropogénicas. Según Jones et al. (2020), los parámetros demográficos, como la tasa de supervivencia, la fecundidad y la dispersión, son indicadores clave del estado de una población y de su capacidad para persistir en un entorno cambiante. Por ejemplo, la disminución en la tasa de supervivencia de las aves debido a la pérdida de hábitat o la contaminación puede tener consecuencias significativas en la dinámica poblacional y en la estructura de la comunidad (Lebreton et al., 2019).

La variabilidad en estos parámetros demográficos puede estar influenciada por una serie de factores, tanto naturales como antropogénicos. Como sugieren Marzluff y Ewing (2021), las actividades humanas, como la urbanización, la agricultura intensiva y la fragmentación del hábitat, pueden alterar los patrones de supervivencia, reproducción y migración de las aves. Por ejemplo, la presencia de edificios altos y ventanas de vidrio en áreas urbanas puede aumentar las tasas de mortalidad por colisiones para algunas especies de aves (Loss et al., 2020). Estas perturbaciones pueden tener efectos a largo plazo en la viabilidad de las poblaciones y en la diversidad biológica en general. Por lo tanto, la evaluación de la variabilidad de los parámetros demográficos en diferentes poblaciones de aves y su relación con el entorno es crucial para comprender los impactos de las actividades humanas en la biodiversidad y para informar sobre estrategias de conservación efectivas. Como señalan Robinson et al. (2018), el monitoreo a largo plazo de las poblaciones de aves y el análisis de sus respuestas a los cambios ambientales pueden proporcionar información valiosa para la gestión de recursos naturales y la planificación del uso del suelo. Esta práctica ofrece una oportunidad para que los estudiantes adquieran habilidades en el diseño de estudios ecológicos y en el análisis de datos demográficos para abordar problemas contemporáneos de conservación.

Procedimiento

1. Formar grupos pequeños para facilitar la observación y recolección de datos. Cada grupo estará encargado de un área específica de estudio.
2. Selección del Sitio de Estudio:
 - Elegir un área de estudio con diversidad de especies de aves.
 - Establecer puntos de observación estratégicos.
3. Muestreo de Poblaciones:
 - Utilizar métodos de observación de aves.
 - Registrar datos sobre el número de individuos, edad, y características reproductivas.
4. Cálculo de Parámetros Demográficos:
 - Calcular abundancia relativa y densidad.
 - Determinar la estructura etaria de la población.
5. Análisis de Datos:
 - Comparar los resultados entre diferentes áreas de estudio.
 - Interpretar la relación entre parámetros demográficos y características ambientales.

Materiales

- Cuadernos de campo y lápices
- Guía de campo de Aves de Ecuador

Equipos

- Binoculares y telescopios

Bibliografía

- Jones, C. G., Barber, B. R., & Walker, B. H. (2020). Demography of the Kekombero Warbler in a time of drought. *Ecological Modelling*, 434, 109230.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (2019). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Springer.
- Loss, S. R., Will, T., & Marra, P. P. (2020). Direct mortality of birds from anthropogenic causes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 429-450.

- Marzluff, J. M., & Ewing, K. (2021). Birds in the city: a review of urban avian ecology. *The Auk*, 138(1), ukaa015.
- Robinson, O. J., Everaert, J., & Julliard, R. (2018). Bird population trends are linearly affected by climate change along species thermal ranges. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1890), 20180870.

Preguntas de autoevaluación

Pregunta 1. ¿En qué dificulta la reproducción asexual la definición de lo que constituye un individuo dentro de una población?

Pregunta 2. Suponga que le asignaran la tarea de calcular la densidad de dos especies de plantas en un campo. Basándose en el ciclo de vida de ambas especies, sería de esperar que la distribución espacial de una de las especies es aproximadamente uniforme, mientras que la otra seguramente estará agrupada. ¿En qué se diferenciaría su enfoque al calcular la densidad de estas dos especies?

Pregunta 3. La estructura de edad de una población puede ayudar a saber si la población crece o disminuye. Una gran cantidad de individuos de la clase de edad joven comparado con las clases de edad más viejas generalmente indica que la población crece. Por el contrario, una gran proporción de individuos de las clases de edad más vieja comparado con las clases de edad joven sugiere que la población disminuye. ¿Qué factores invalidarían esta interpretación? ¿Cuándo una gran cantidad de individuos de las clases de edad joven comparado con las clases de edad más viejas no indicaría que la población crece?

Pregunta 4. Los humanos de la actualidad son especies muy móviles. Piense en tres lugares de la comunidad local que puedan ser utilizados como áreas para calcular la densidad de la población. ¿Cómo podría el patrón de movimiento diario de la gente de la comunidad cambiar el cálculo de densidad de esos lugares durante un día?

Ejercicios propuestos

Pregunta 1. Suponga que usted trabaja para una consultoría ambiental y deciden asignarle la tarea de evaluar el estado poblacional de una especie en peligro de extinción, que vive en una zona identificada potencialmente para la extracción petrolera. ¿Qué elementos debería considerar y por qué?

Elija el planteamiento correcto

- a. Área que ocupan las poblaciones porque pueden delimitarse fácilmente e identificar el intercambio genético que deben mantener los individuos de una población

- b. Identificar individuos modulares o unitarios porque ambos tipos tienen respuestas diferentes a los cambios en el ambiente y tienen características diferentes que limitan la interpretación de la población. Área que ocupan las poblaciones porque si bien en algunos casos las poblaciones son discretas y fáciles de delimitar en otras forman un continuo espacial sin fronteras evidentes
- c. Individuos modulares porque estos son abundantes y tienen una respuesta ecológica diferente a los cambios en el ambiente
- d. Sin son individuos modulares porque estos tienen crecimiento indefinido, longevos, predecibles ante el ambiente

Pregunta 2. Si usted trabaja en un área protegida donde la principal tarea es la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, es indispensable que mantenga, prevenga y/o controle la entrada de especies exóticas invasoras. Para ello debe conocer el tipo de estrategia de crecimiento poblacional de las especies, para saber cómo puede dispararse el crecimiento de las mismas. ¿Cuál es la diferencia en el crecimiento poblacional que sigue un modelo exponencial y uno logístico?

Seleccione una o más alternativas:

- a. El modelo logístico de crecimiento poblacional incorpora el concepto de capacidad de carga
- b. Hay un aumento en la tasa de crecimiento poblacional acelerado a medida que el tamaño de la población se acerca a la capacidad de carga
- c. Debido a que los recursos son limitados, el crecimiento exponencial no puede mantenerse de forma indefinida
- d. Hay una disminución en la tasa de crecimiento poblacional a medida que el tamaño de la población se acerca a la capacidad de carga

Pregunta 3. Indique verdadero o falso

El crecimiento en J es típico de poblaciones dominadas por los factores abióticos, típicas en ambientes severos y en especies oportunistas.

Seleccione una alternativa:

- a. Falso
- b. Verdadero

Pregunta 4. Identifique los planteamientos correctos

Seleccione una o más alternativas:

- a. La humedad relativa es importante para las plantas terrestres por el transporte xilemático y en animales influye sobre otros mecanismos (ej.: termorregulación y la respiración).
- b. Regla de Bergman: los organismos de latitudes frías tienen extremidades y protuberancias más cortas que sus congéneres de climas cálidos.
- c. El fototropismo es el movimiento activo en los animales que es orientado por la luz, tomando esta como factor abiótico que determina procesos en los seres vivos.
- d. El aumento de absorción, la disminución de la pérdida de agua y la capacidad de almacenamiento son estrategias fundamentales en los seres vivos para enfrentar la deshidratación.
- e. Para realizar estudios sobre efectos del fotoperíodo en los animales, se pueden analizar los procesos de cambio de pelaje en mamíferos, migraciones, desove, metamorfosis de insectos.

Pregunta 5. El cambio climático no solo afecta por los aumentos de temperatura, sino en muchas zonas habrá disminuciones significativas que podrían afectar a muchas especies en la región andina. Si usted es encargado de la conservación de los páramos debe conocer que los efectos que tienen las bajas temperaturas sobre los procesos enzimáticos de muchas especies podrían afectar la productividad de este ecosistema.

Identifique los procesos correctos que ocurren cuando disminuye la temperatura más de lo normal, por el cambio climático.

Seleccione una alternativa:

- a. Cambios fenológicos y aumento del transporte por xilema
- b. Aparición de organismos crenobios
- c. Aumento del fotoperíodo y tiempo de apertura de los estomas
- d. Se enlentece el metabolismo, cristalización del agua, sequía fisiológica

Pregunta 6. ¿Cuál es la diferencia entre un modelo de crecimiento poblacional separado (DN/Dt) y continuo (dN/dt)? ¿Cuál es la diferencia entre crecimiento geométrico y exponencial?

Pregunta 7. ¿Cómo puede utilizarse el valor de la tasa reproductiva neta para una población (R_0) para calcular si una población está creciendo o decreciendo?

Pregunta 8. ¿Qué factores ambientales podrían dar variaciones aleatorias anuales en las tasas de supervivencia y natalidad en una población?

Pregunta 9. Identifique dos factores que podrían causar posiblemente una reducción de la población hasta su extinción. ¿Cómo podrían estos factores ser influidos por el tamaño poblacional?

Pregunta 10. ¿Por qué las poblaciones pequeñas son más propensas a la extinción a partir de una estocasticidad demográfica que las poblaciones más grandes?

Recursos extras

1. Las pirámides poblacionales predicen sólidamente el futuro - Kim Presshoff

<https://www.youtube.com/watch?v=RLmKfXwWQtE>

2. Cómo leer una pirámide de población

https://www.youtube.com/watch?v=Cx7KFyasW6A&list=PLGMONFju43TZ05_YmxAbE3QvraBsPIIUX

3. Pocheville, A. (2015). The ecological niche: history and recent controversies. Handbook of evolutionary thinking in the sciences, 547-586.

4. Miatta, M., Bates, A. E., & Snelgrove, P. V. (2021). Incorporating biological traits into conservation strategies. Annual Review of Marine Science, 13(1), 421-443.

Bibliografía

Åkesson, A., Curtsdotter, A., Eklöf, A., Ebenman, B., Norberg, J., & Barabás, G. (2021). The importance of species interactions in eco-evolutionary community dynamics under climate change. *Nature Communications*, 12(1), 4759.

Curtis, H; Barnes, N.; Schnek, A.; Massarini, A. *Biología*. 7. Edición. Editorial Médica Panamericana. 2008

Di Castri, F., Celecia, J., & Hadley, M. (1983). From research to communication in agroforestry: Some insights from the MAB Programme. *Agroforestry Systems*, 1(3), 189-203.

Gao, M., Lee, K. E., & Shamsuddin, A. S. (2025). Landscape approaches and stakeholder engagement in nature-based solutions for sustainable river floodplains: A systematic review. *Ecological Indicators*, 176, 113686.

Margalef, R. (1974). Ecología. Ed. Omega. Barcelona. 951 pp

Pearson, D., Martínez-López, J., Rescia, A. J., Baldwin, R., & Martínez Pastur, G. J. (2024). Feature Papers in Landscape Ecology: An Editorial Overview. *Land*, 13(3), 342. <https://doi.org/10.3390/land13030342>

Stemkovski, M., Bernhardt, J. R., Blonder, B. W., Bradford, J. B., Clark-Wolf, K., Dee, L. E., Evans, M. E. K., Iglesias, V., Johnson, L. C., Lynch, A. J., Malone, S. L., Osborne, B. B., Pastore, M. A., Paterson, M., Pinsky, M. L., Rollinson, C. R., Selmoni, O., Venkiteswaran, J. J., Walker, A. P., ... Adler, P. B. (2025). Ecological acclimation: A framework to integrate fast and slow responses to climate change. *Functional Ecology*, 00, 1–17. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.70079>

Unidad 2: Estructura y funcionamiento de los ecosistemas

Enfoque al Contenido de la Unidad

Esta unidad aborda la composición y dinámica de los ecosistemas, profundizando en la interacción y organización de productores, consumidores y descomponedores dentro de redes y cadenas tróficas. Se exploran los parámetros de las comunidades, los flujos de energía y materia en el ecosistema, los ciclos biogeoquímicos, y la comparación de distintos tipos de ecosistemas, así como los mecanismos de homeostasis y resiliencia ecológica ante diversas perturbaciones ambientales.

Objetivos de la Unidad

- Describir las propiedades emergentes de las comunidades como elemento biótico del ecosistema
- Analizar los componentes y relaciones tróficas que determinan la estructura de los ecosistemas.
- Explicar los procesos de flujo de energía y ciclos de nutrientes en diferentes ecosistemas.
- Comparar las características y funcionamiento de ecosistemas terrestres y acuáticos.
- Evaluar los mecanismos de autorregulación, homeostasis y resiliencia ecológica.

Resultado de Aprendizaje de la Unidad

Al finalizar esta unidad, el estudiante será capaz de interpretar y explicar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas, identificar las principales relaciones ecológicas, y evaluar la dinámica de energía, nutrientes y resiliencia ante cambios ambientales.

Tema 1: Ecología de comunidades

Interacciones entre los organismos

Cuando los organismos desarrollan sus funciones vitales y se proyectan en el ambiente entran en interacción directa con otras poblaciones, resultado de lo cual se modifican muchas de sus propias características. Se consideran como **relaciones interespecíficas** a todas las interacciones que aparecen entre las especies coexistentes.

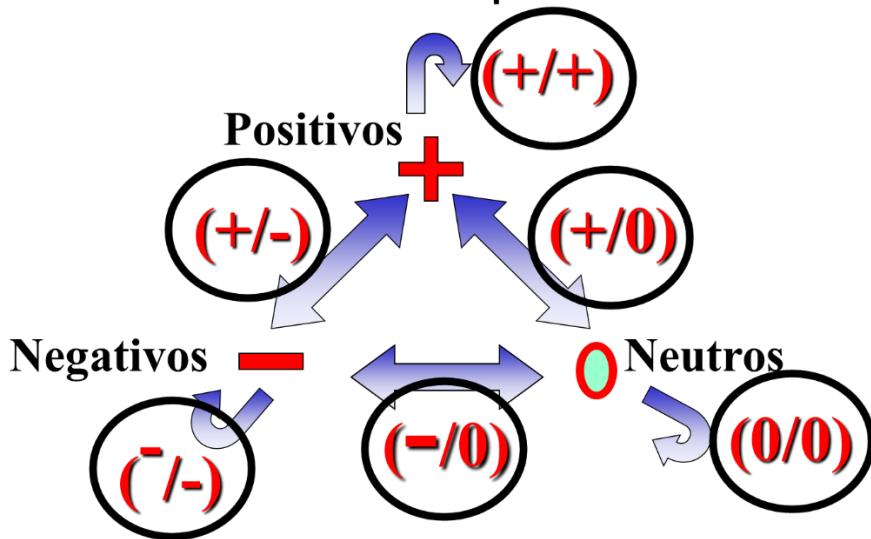
Existen tres **tipos básicos de efectos** que la población de una especie puede tener sobre el crecimiento o la reproducción de otra especie. Estos son efectos *positivos*, *negativos* o *neutros*, que se representan como (-), (+) y (0) respectivamente. Si probamos con todas las combinaciones posibles tenemos relaciones: +/+ , +/- , +/0 , -/- , -/0 , 0/- y 0/0.

Las relaciones interespecíficas pueden ser descritas *grossso modo* en función de esta combinación de efectos (Figura 67). Así tenemos seis relaciones:

- **Neutralismo** (0/0): Ninguna especie ejerce ningún efecto sobre la otra (equivale al cero matemático).
- **Comensalismo** (0/+): Cuando una de las especies se beneficia de la coexistencia con la otra, sin perjudicarla ni beneficiarla con su presencia.
- **Amensalismo** (0/-): Cuando la especie provoca con su mera existencia una disminución en las posibilidades de crecimiento y desarrollo de la otra sin resultar beneficiada ni perjudicada con ello.
- **Competencia** (-/-): Ambas especies disminuyen de forma absoluta sus posibilidades de crecimiento o supervivencia al tener que dedicar más energía a determinados procesos causados por la propia interacción.
- **Mutualismo** (+/+): Cuando ambas especies se benefician de la coexistencia.
- **Depredación** (+/-): Una especie utiliza a otra como recurso. También aparece esta relación en el caso particular de la antibiosis.

Figura 67 Relaciones interespecíficas básicas

Tipos básicos de efectos de una población sobre otra especie



Existen varias maneras de clasificar estas relaciones. Hay autores que las clasifican de forma absoluta como positivas o negativas, o antagónicas y no antagónicas, o simplemente prefieren no clasificarlas o emplean otros sistemas. Particularmente nosotros, por motivos solo didácticos, las separaremos en **relaciones antagónicas** y **no antagónicas** de la manera que se muestra en la figura 68.

Figura 68 Agrupación de las relaciones interespecíficas antagónicas y no antagónicas



Esta clasificación es en base a un criterio antropocentrista, ya que en la naturaleza no son relaciones discretas sino forman un continuo, encontrándose en todos los casos ejemplos de interacciones intermedias entre una y otra.

Las **relaciones antagónicas** son aquellas en las que al menos una de las especies interactuantes ve disminuidas sus posibilidades de supervivencia y reproducción. Las **no antagónicas** son

aquellas en las que ninguna especie disminuye sus posibilidades de supervivencia y reproducción. No puede decirse que sean aquellas en las que alguna de las especies se ve beneficiada, porque existe el neutralismo, que evidentemente es no antagónico.

La **competencia o competición** es la más conocida de las relaciones interespecíficas y sobre su base fue originalmente explicada la evolución de la vida por Darwin. La lucha por la existencia y la aceptación generalizada de la supervivencia de los mejores adaptados como medio importante de producir la selección natural, ha dirigido la atención hacia los aspectos competitivos de la naturaleza.

Primero definamos **competencia o competición**: Es una interacción entre individuos provocada por la necesidad común de un recurso limitado.

Esta relación conduce a la reducción de la supervivencia y la reproducción de los individuos competidores. Esta es la definición general y se adapta tanto a la competencia intraespecífica como a la interespecífica (Figura 69). La **competencia intraespecífica** es la responsable del modelo de crecimiento sigmoideo de las poblaciones, y del elemento de retardo del crecimiento de la ecuación logística. Esta competencia si bien es muy importante en el control del crecimiento poblacional, como ya habíamos visto, no será objeto de estudio en esta unidad, sino que nos centraremos en la otra situación, en la que los individuos competidores pertenecen a diferentes especies.

Figura 69 Competencia o competición es la más conocida de las relaciones interespecíficas y sobre su base fue originalmente explicada la evolución de la vida por Darwin.



Existen toda una serie de **principios generales o rasgos comunes** en todos los casos de competencia:

- ❖ El efecto último siempre es una menor contribución, en cuanto a número de individuos, a la generación siguiente (reducción en la capacidad de reproducción).
- ❖ La competencia solo aparece si hay superposición entre los nichos ecológicos de dos especies y siempre aparece por un recurso limitante (si los recursos no son limitantes hay convivencia no competencia).
- ❖ La competencia es a menudo, altamente asimétrica, es decir, las consecuencias no son iguales para las dos especies, sino que una se ve más "afectada".
- ❖ Generalmente la competencia por un recurso afecta la capacidad de competencia por otros recursos. Por ejemplo: una planta que crezca en un suelo con alta competencia por nutrientes estará limitada en su capacidad de crecimiento para competir por la luz; una colonia de briozoarios que tenga que competir por nutrientes, tendrá menor capacidad competitiva por el espacio.

En la competencia también hay que distinguir entre dos formas: la **competencia por explotación**: cuando un individuo se ve afectado indirectamente por la cantidad de recurso que queda luego de haber sido explotado por otras especies; y la **competencia por interferencia**, cuando los individuos reaccionan directamente unos con otros, como ocurre con la competencia por el espacio (Ej. territorialismo, competencia entre organismos sésiles).

La competencia, por su asimetría, puede provocar que, a pesar de la disminución absoluta de la capacidad de supervivencia y reproducción de las especies, la de menor disminución tendrá un aumento relativo de su eficacia. Es decir, un competidor fuerte que sea capaz de mantener su contribución a la próxima generación con poca afectación, mientras que un competidor débil la disminuye más, proporcionalmente prevalecerá aún más sobre la otra especie por lo que la competencia lo estará beneficiando. Por esta razón no es correcto decir que la competencia siempre afecta adversamente a todos los individuos competidores. Una relación que se denota como $-/-$ puede tender a ser $0/-$ e incluso a ser $+/-$.

La modelación matemática de la competencia se la debemos a dos investigadores, el físico Lotka (EE. UU.) y el matemático Volterra (italiano), quienes casi simultáneamente (1925-26) publican un modelo matemático del crecimiento de las poblaciones bajo este efecto. Estos dos señores son lo que más aportes han hecho a la modelación de las poblaciones. Este modelo recibió sus nombres: **ecuación de Lotka y Volterra**, y es una extensión a diferentes situaciones de la ecuación logística: $dN/dt = rN [(K-N)/K]$.

La base de su modelo consiste en sustituir el término de la derecha de la ecuación logística ($K-N$)/ K por otro semejante, pero que incluye el efecto de la competencia interespecífica. El término $(K-N)/K$ transforma la ecuación exponencial ($dN/dt = rN$) en sigmoidea, y representa el retardo en el crecimiento de la población con el aumento de individuos.

¿Qué sucede si se incluye una especie competitora? Sigue que el factor limitante del medio es compartido entre las especies y por tanto el crecimiento de la población de cada especie en particular disminuye en una proporción determinada por el número de individuos de la otra especie que compite. Pero como cada individuo no ocupa necesariamente la misma cantidad de "ambiente" o recurso, se introduce el término α , que es una constante de proporcionalidad o factor de conversión de los individuos de una especie en un número equivalente de individuos de la otra. Por tanto, finalmente la ecuación queda para la población de la especie 1 como:

$$\frac{dN_1}{dt} = rN_1 \frac{[K_1 - (N_1 + \alpha N_2)]}{K_1}$$

y para la población de la especie 2 como:

$$\frac{dN_2}{dt} = rN_2 \frac{[K_2 - (N_2 + \beta N_1)]}{K_2}$$

Vean que ni los coeficientes ni las K son iguales para las dos especies. Estas ecuaciones ya incluyen tanto la competencia interespecífica como la intraespecífica (Figura 70). Este modelo hereda todos los problemas y virtudes de la curva logística y es capaz de representar adecuadamente muchos de estos fenómenos. Este sistema de ecuaciones diferenciales produce tres soluciones esenciales: una primera donde se mantiene en el tiempo un equilibrio estable entre ambas poblaciones, una segunda solución donde se obtiene un equilibrio inestable que ante cualquier perturbación (que resulte en una fluctuación marcada en el número de individuos) deriva en la desaparición de una de las poblaciones y una última solución donde inevitablemente una especie excluye a la otra.

Figura 70 Modelo de Lotka y Volterra para explicar la competencia interespecífica entre dos especies.

Ecuación de Lotka y Volterra

Ecuación Logística:

$$dN/dt = rN_0(k-N)/k$$

$$\text{●} = \alpha \quad \boxed{\text{■}} = \beta$$

$$dN_1/dt = rN_1(k_1 - N_1)/k_1$$

$$[k_1 - (N_1 + N_2)]/k_1$$

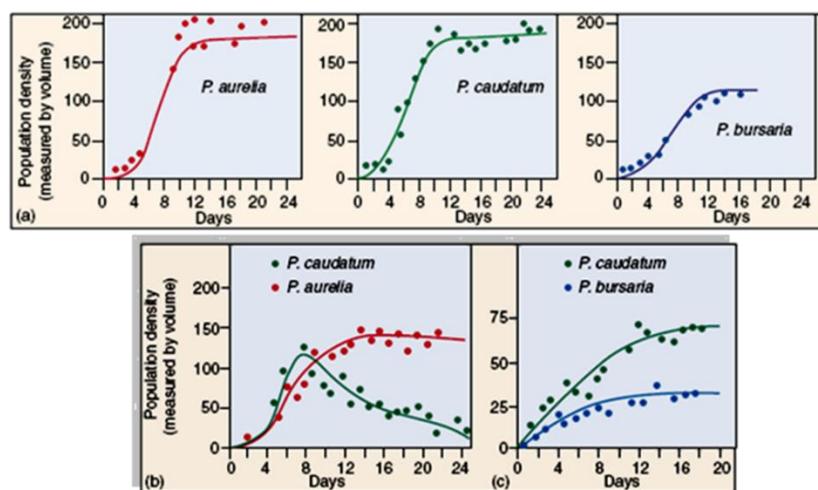
$$dN_1/dt = rN_1(k_1 - N_1 - \alpha N_2)/k_1$$

$$dN_2/dt = rN_2(k_2 - N_2 - \beta N_1)/k_2$$

Esta última solución nos conduce a uno de los principios básicos y primeramente enunciados de la competencia que es la **exclusión competitiva**. Este principio plantea que dos especies que ocupen el mismo nicho ecológico no pueden coexistir en el tiempo y el espacio, ya que se tenderá siempre a la eliminación, extinción o desplazamiento de la especie peor adaptada. El primero en estudiar la competencia fue el científico ruso Gause, que en 1935 trabajó con cultivos mixtos de tres especies de paramecios: *Paramecium caudatum*, *P. aurelia* y *P. bursaria*. Cuando se cultiva independiente cada especie se obtiene una típica curva de crecimiento logístico (Figura 71). Sin embargo, al establecer cultivos mixtos de *P. aurelia* y *P. caudatum* sucede que la primera especie provoca la desaparición de la segunda. Esto se debe a que las dos especies, durante el experimento, se alimentaron de un mismo recurso (levadura), o sea superponen su nicho trófico. Partiendo de estos resultados es que Gause enunció el **Principio de exclusión competitiva o Ley de Gause**.

Figura 71 Ley de Gause propuesta por Gause en 1935, después de experimentar con tres especies de *Paramecium*.

Principio de exclusión competitiva o Ley de Gause



“Dos especies que ocupen el mismo nicho ecológico no pueden coexistir en el tiempo y el espacio, ya que se tenderá siempre a la eliminación, extinción o desplazamiento de la especie peor adaptada”.

El corolario de este principio es que dos especies competidoras solo pueden coexistir si evolutivamente se seleccionan pequeñas diferencias en el nicho ecológico que eviten la superposición de los nichos, es decir, la competencia. Cuando los nichos de dos especies se superponen en ambientes limitados es que aparece la exclusión competitiva. Como la competencia es energéticamente costosa, la evolución ha tendido a minimizarla por medio de la adquisición de un grado, aunque sea mínimo, de diferenciación entre los nichos. Es decir, han sido seleccionados aquellos individuos que muestran mayores diferencias entre sus nichos (evitan más la competencia y dedican más energía a la reproducción). Es por ello por lo que en la actualidad observamos en las comunidades una gran cantidad de mecanismos de segregación del nicho.

Es preciso tener en cuenta que no toda diferencia entre dos especies coexistentes es un mecanismo de segregación del nicho. Mecanismos de segregación del nicho son por ejemplo la segregación espacial entre las ratas en las ciudades: la rata negra (*Rattus rattus*) vive en las partes altas, casas y edificios, mientras que la rata gris (*Rattus norvegicus*) vive en alcantarillas y cuevas; de esa forma se evita la competencia. Pero la segregación también puede ser temporal como sucede con los murciélagos alemerger de sus refugios: cada especie tiene un horario de

emergir determinado, tan exacto que a veces se puede determinar la especie por la hora en que sale de la cueva. De esta forma se garantiza que no se congestione la entrada de la cueva y que no exista competencia por los insectos (muchos murciélagos son insectívoros) una vez fuera (Figura 72). Ellos también tienen mecanismos de segregación espacial: algunos forrajean en espacios abiertos sobre el dosel de la vegetación, otros entre el follaje, otros capturan insectos posados, otros vuelan a poca altura sobre el suelo, etc. La segregación del nicho puede haberse logrado evolutivamente por diferencias morfológicas que les permitan una explotación de diferente micro hábitat como sucede por ejemplo en las aves acuáticas sondeadoras, en las que las longitudes de los picos y de las patas determinan la profundidad del agua a la cual se alimentan con mayor eficiencia, y de ese modo se evita la competencia. Existe incluso segregación acústica entre los cantos de los anfibios donde cada especie utiliza una franja del espectro acústico accesible para comunicarse sin interferencia con otras especies (Figura 73).

Figura 72 Ejemplos de especies con segregación del nicho para evitar la competencia

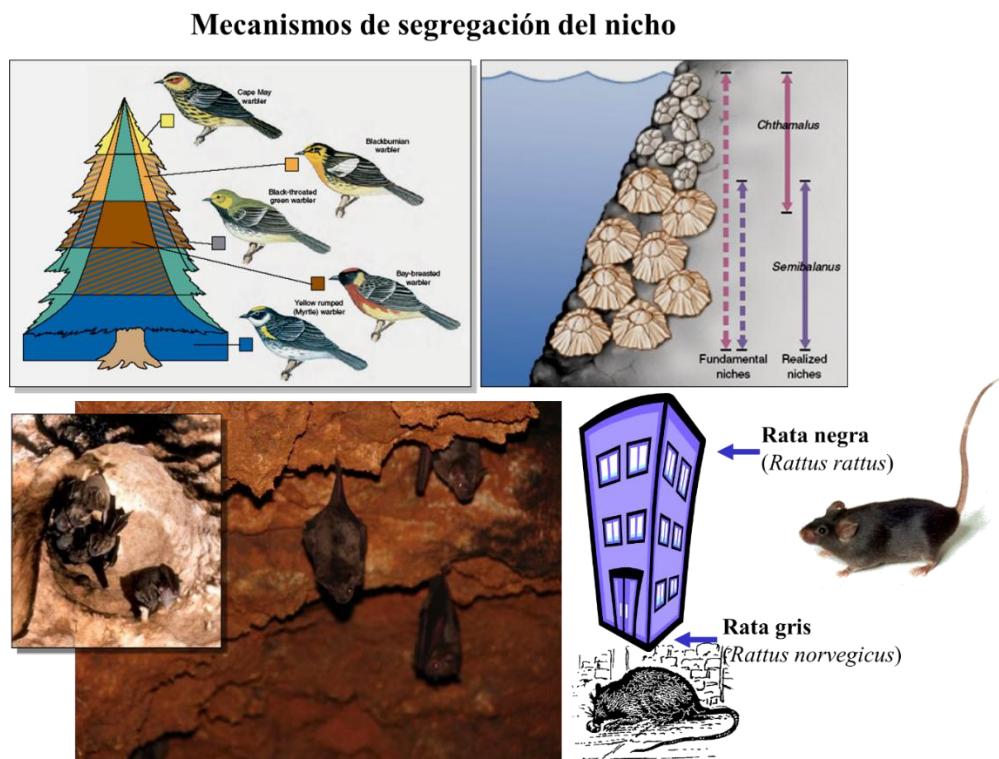


Figura 73 Diversidad de anfibios con segregación acústica entre los cantos

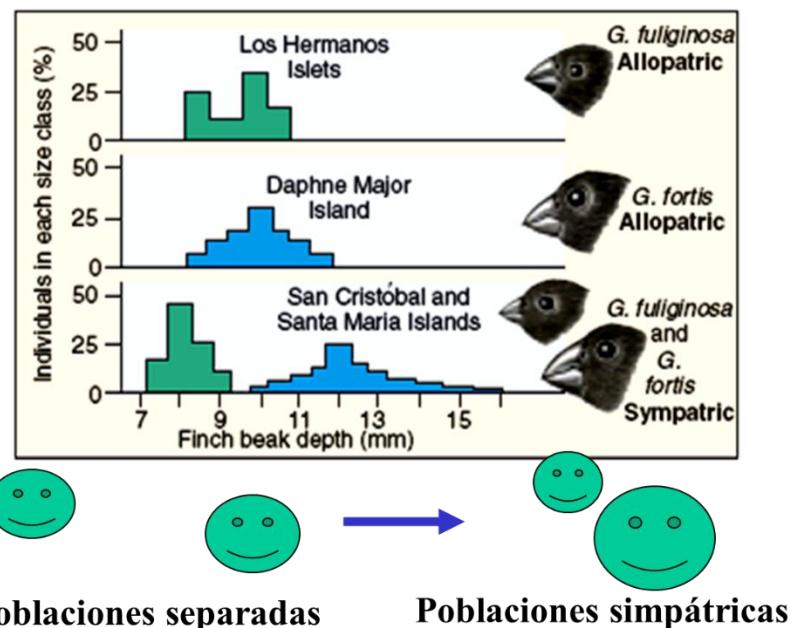


Para terminar con la competencia interespecífica, se hará referencia al **desplazamiento de caracteres**. Este es un fenómeno que aparece cuando dos poblaciones de especies estrechamente emparentadas coexisten en simpatría. Este fenómeno consiste en la acentuación de las diferencias entre estas especies cuando viven juntas, al actuar una selección positiva a favor de la diferencia cuando hay presión de competencia (Figura 74).

Se denominan simpátricas aquellas especies cuyas áreas de distribución se superponen, lo opuesto es alopátricas.

Figura 74 Profundidad del pico del pinzón, una característica clave en los pinzones de Darwin. Es un rasgo crucial en el que influye la selección natural, sobre todo en respuesta a los cambios en la disponibilidad de alimento.

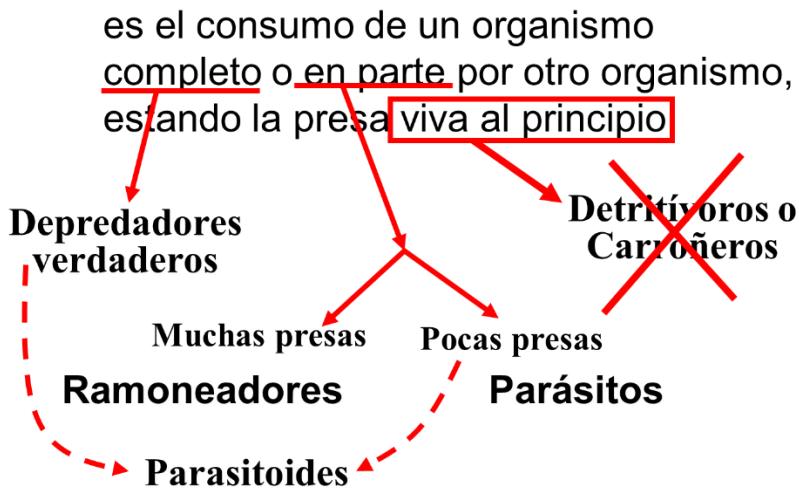
Desplazamiento de caracteres



La **depredación** es una relación +/- que aparece cuando una especie utiliza a otra como recurso. Dicho de manera exacta la depredación es el consumo de un organismo completo (presa) o en parte (hospedero) por otro organismo (depredador o parásito), estando la presa viva al principio (para excluir del grupo de los depredadores a los detritívoros y carroñeros estrictos). Visto de esta manera se comprende que el término depredador es muy amplio e incluye una variedad de manifestaciones. Hay dos formas fundamentales de clasificar a los depredadores, la más antigua (taxonómica) que los separa en **carnívoros y herbívoros**, y la que nosotros preferimos que, desde un punto de vista funcional, los divide en 4 tipos fundamentales como se aprecia en la figura 75.

Figura 75 Clasificación de los depredadores

Depredación:



En todos los casos se comparte un **principio común**: La especie consumidora se alimenta de la materia orgánica viva de otro organismo que se encuentra un eslabón más bajo en la cadena trófica. Las diferencias radican en el todo y la parte y en el momento en que ocurre la acción.

Depredadores verdaderos son aquellos que matan sus presas de modo más o menos inmediato, y en el transcurso de su vida matan varios o muchos individuos-presa. Los clásicos depredadores verdaderos son los grandes felinos (Ej. león, tigre, jaguar), las águilas, los tiburones, las mantis, las plantas carnívoras, las aves e insectos granívoros (la semilla es un individuo vegetal embrionario) y otros.

En relación con la amplitud del subnicho trófico los depredadores pueden considerarse Monófagos (un solo tipo de presas), Oligófagos (unos pocos tipos de presas) o Polífagos (muchos tipos de presas), según sean consumidores especialistas (estenófagos) o generalistas (eurífagos), cada una de estas estrategias tiene sus ventajas y desventajas. Los estudios de la dieta de depredadores son

Ramoneadores: son aquellos que atacan un gran número de individuos a lo largo de su vida pero que toman solo una parte de cada uno, teniendo un efecto nocivo sobre ellos, pero no letal a corto plazo ni predeciblemente. Entre lo ejemplo más obvios de los ramoneadores están los herbívoros como ovejas, vacas, peces Barberos (Acanthuridos), elefantes, etc.; pero según esta definición también son ramoneadores algunos ectoparásitos como mosquitos y moscas hemófagos.

Parásitos también consumen una parte de sus presas y sus ataques pueden ser nocivos a largo plazo, pero no causan la muerte inmediata ni predeciblemente. La diferencia está en que ellos se concentran en uno o muy pocos individuos durante toda su vida. Algunos de los parásitos son: tenias, duelas, lombrices intestinales, etc.; pero también hay muchos parásitos fitófagos como áfidos y nemátodos. Muchos parásitos se han especializado a producir a la larga la muerte del hospedero, y utilizar entonces los recursos del cuerpo muerto, son los **parásitos necrotróficos**, mientras que para la mayoría la muerte del hospedero significa el final de su vida activa (**parásitos biotróficos**). Los necrotróficos son considerados detritívoros prioneros, es decir, detritívoros que tienen ventajas sobre sus competidores por colonizar su alimento aun antes de que muera.

Parasitoides comprenden un grupo pequeño de insectos, fundamentalmente himenópteros, que comienzan su vida como parásitos, pero al desarrollarse matan al hospedero y se comportan como depredadores verdaderos. Las avispas de la familia Ichneumonidae son el ejemplo clásico ya que ponen sus huevos dentro de las arañas peludas o migalomorfas. Los parasitoides fueron separados en un grupo particular ya que están asociados a un único hospedero como los parásitos, generalmente no producen la muerte inmediata, como en estos últimos y los ramoneadores, pero el desenlace fatal es inevitable con el tiempo, como ocurre en el caso de los depredadores. Se ha calculado que alrededor de un 25,5 % de las especies vivientes de animales pertenecen a esta categoría.

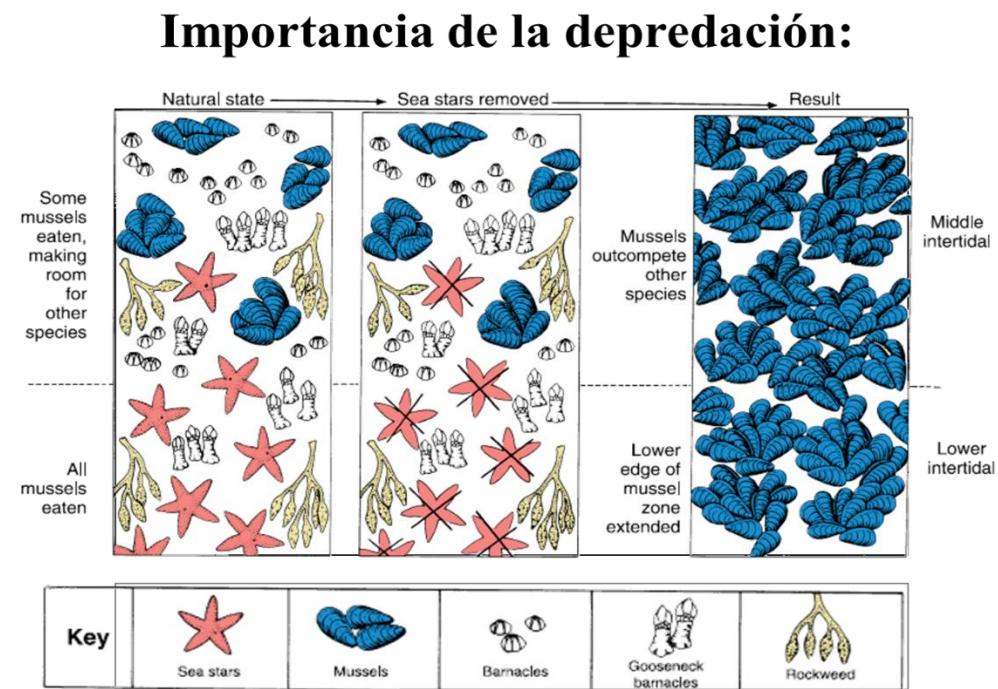
La depredación en general es un proceso ecológico de suma importancia ya que **determina la ruta de los flujos de energía dentro de los ecosistemas y es la fuente principal de mortalidad densodependiente de las poblaciones**.

Los **efectos de la depredación** sobre las poblaciones de presas no son siempre nocivos y por el contrario muchas veces tienen implicaciones positivas, ya que:

- **Purifica el genofondo de las poblaciones:** los individuos matados no son una muestra aleatoria de la población, puesto que “se seleccionan” por parte del depredador los individuos enfermos, viejos, deformes, o débiles, en fin, los que tienen genotipos menos favorables al ambiente. Evitándose así que estas combinaciones desfavorables de genes se transmitan a las próximas generaciones.

- Los individuos restantes, que escapan a la acción de la depredación exhiben a menudo **efectos compensatorios**, o sea aumentan su capacidad reproductiva con lo que compensan las pérdidas en cuanto a número de individuos dentro de la población. Esto suele deberse en los animales a la disminución de la competencia intraespecífica.

Figura 76 Importancia de la depredación como fuente de mortalidad. Crecimiento descontrolado de la población de mejillones por la eliminación de las estrellas de mar.



Sin embargo, también se puede presentar la situación contraria (o sea un efecto negativo) dada por el **efecto Allee**, que no es más que la disminución desproporcionada del reclutamiento en una población cuando el número de efectivos poblacionales rebasa un cierto mínimo, a partir del cual la población es incapaz de recobrarse y se extingue. La incapacidad para recobrarse está relacionada directamente con la disminución de la información genética de la especie (equivalente a su variabilidad o diversidad genética), lo que le impide adaptarse a los cambios ambientales.

Este efecto, a nivel de especies en peligro, se manifiesta en la existencia del llamado **vórtice de extinción**: nivel a partir del cual la manifestación del efecto Allee conduce irremediablemente a la desaparición de la especie independientemente de las medidas conservacionistas que puedan tomarse para tratar de rescatar a los sobrevivientes.

Un término relacionado con la presencia de adaptaciones a la depredación es el de **mecanismo defensivo**. Se define como: Todo rasgo del tipo de vida de un organismo que aumenta la energía que gasta un consumidor en descubrirlo, capturarlo o ingerirlo, y que resulta en que el

consumidor hace un menor uso de la especie como alimento. Los mecanismos defensivos en los animales pueden separarse para su estudio en tres tipos: morfológicos, fisiológicos y conductuales.

Entre los mecanismos defensivos conductuales está:

- La **huida** reduce las probabilidades de que un animal acabe convirtiéndose en un recurso alimentario. Este mecanismo cuesta energía y de modo inevitable existe uno o más depredadores que pueden vencer esta defensa. Es muy frecuente en los herbívoros de sabanas que pueden avistar a los depredadores desde gran distancia.
- El **ocultamiento**: animales como ardillas, conejos, perritos de costa, cangrejos y moluscos; al detectar un posible depredador se refugian en cuevas, madrigueras o conchas.
- La conducta de **hacerse el muerto**: muchas aves, zarigüeyas, escarabajos, saltamontes, ardillas, etc. se hacen los muertos con lo cual logran que no se desencadene el reflejo de matar de sus depredadores, que usualmente no se alimentan de animales muertos.
- **Viviendo en lugares inaccesibles**: por ejemplo, bajo tierra como los topos, glotones y lombrices, o en sitios elevados como las llamas o las cabras de montaña; con lo que evitan estimular a los depredadores.
- **Adoptando posiciones que protejan a sus partes más vulnerables**, y exponiendo a la vez sus estructuras más resistentes o agresivas, como es el caso de las cochinillas, erizos, armadillos, pangolines y tortugas.
- Desplegando **conductas agresivas** o haciendo despliegues de amenaza: así hacen muchas aves que erizan sus plumas, los lagartos dracos cuando despliegan sus costillas, o las respuestas de amenaza de las polillas con coloración de “spot” o Flash (muestran súbitamente manchas brillantes ocultas).

Las plantas no poseen mecanismos defensivos conductuales (o al menos no frecuentemente), sino que utilizan mecanismos morfológicos (o físicos) y fisiológicos (o químicos). El mecanismo más conocido de defensa en las plantas son las **espinas**. Estas generalmente tienen gran poder de disuasión ante los herbívoros, aunque algunos como la jirafa han desarrollado durante la evolución paladares duros para sortear esta defensa. Las gruesas cascas de las nueces y cocos, o los conos de los pinos hacen aumentar el tiempo que demoran los animales para consumirlos, por lo que son considerados mecanismos defensivos físicos. Las plantas no gastan energía en huir, pero la invierten en crear tejidos poco nutricios o apetecibles para la protección de frutos y semillas.

La presión de ramoneo de los depredadores puede producir en las plantas el fenómeno denominado **compensación de los efectos**. Este consiste en un aumento en la tasa fotosintética, una redistribución de los carbohidratos de reserva hacia las zonas afectadas y un cambio en los circuitos de redistribución de los fotosintatos (productos de la fotosíntesis), todo con el objetivo de regenerar las partes perdidas. También existe un **crecimiento compensador**, yemas que

anteriormente permanecían latentes comienzan su desarrollo. Igualmente, si son afectados frutos o vainas de semillas, las restantes producen un crecimiento compensatorio.

Como un tipo particular de relación +/- está la **antibiosis**, esta es un tipo de relación común entre bacterias, pero también aparece entre plantas donde se conoce como alelopatía. En si el fenómeno consiste en la liberación al medio de compuestos químicos tóxicos para otras especies y no para la propia. En el caso de las bacterias esta emisión tiene como función limitar el intercambio genético relativamente promiscuo entre individuos. Ya que uno de sus mecanismos fundamentales de “sexualidad” este dado por el intercambio de plásmidos (moléculas circulares de DNA) que son liberadas al medio activamente y absorbidos a través de la pared celular, sin discriminar entre especies. Es decir, un mismo plásmido puede ser asimilado por varias especies de bacterias. Este intercambio daría lugar a una homogenización genética (o sea una pérdida de variabilidad) con una consiguiente disminución de la capacidad de adaptación al ambiente. Uno de los mecanismos para limitarlo es la producción de sustancias antibióticas que aseguren que solo individuos de la misma especie o portadores del mismo plásmido existan en la vecindad.

La relación interespecífica en la que el efecto negativo que se ejerce sobre una especie no reporta beneficio aparente sobre otra especie se denomina **amensalismo**, y es relativamente escasa. Una relación de amensalismo ocurre por ejemplo entre los árboles y las hierbas que se afectan por la sombra. No existe competencia evidente entre unos y otros por lo que el efecto restrictivo de la sombra no representa beneficio para los árboles, aunque indirectamente tal vez pueda encontrarse alguno, por tanto, esta es una relación 0/-.

Es importante tener en cuenta el principio cardinal de que las interacciones negativas o antagónicas tienden a ser cuantitativamente pequeñas allí donde las poblaciones han tenido un proceso evolutivo común, debido a la tendencia evolutiva a minimizarlas. Por ello las interacciones severas aparecen en los hábitats donde las asociaciones son recientes o cuando han ocurrido cambios repentinos en el ecosistema, que provocan que se rompa su homeostasis interna. Esto conduce a lo que Odum denomina el **principio del patógeno instantáneo** que explica por qué las introducciones de especies exóticas o las manipulaciones no preparadas del hábitat conducen a epidemias, epizootias, extinciones, exclusiones u otras alteraciones ecológicas masivas.

Recordemos que se consideran relaciones no antagónicas aquellas en las cuales ninguna de las especies interactuantes ve deprimida sus capacidades o posibilidades de supervivencia o reproducción. Estas son las relaciones identificadas por las combinaciones de signos: 0/0 (neutralismo), +/0 (comensalismo) y +/+ (mutualismo). En relación con las relaciones no

antagónicas la variabilidad en las formas de clasificación y nomenclatura es mucho mayor que entre las antagónicas. Esta variabilidad aparece a causa de que en estas relaciones más que en las otras, aparece una continuidad en forma de una línea evolutiva que va desde el neutralismo a la endosimbiosis obligada más estrecha. Entonces, como fenómeno continuo, los intentos de clasificarlas en segmentos discretos tropiezan continuamente con las excepciones intermedias.

En nuestro curso seguiremos una clasificación arbitraria que divide estas interacciones en dos grupos (Figura 77); **comensalismo**, cuando un organismo es beneficiado unilateralmente de la interacción con otras especies, y **mutualismos**, cuando las dos especies son beneficiadas. El mutualismo a su vez se subdivide en **facultativo** u **obligatorio**. El término de **simbiosis** lo utilizaremos para referirnos al mutualismo obligado, aunque la palabra etimológicamente se refiere a todos los tipos de relaciones no antagónicas menos la neutral (sim: juntos; biosis: vida; vivir-juntos). Al mutualismo facultativo le denominaremos cooperación.

Figura 77 Clasificación arbitraria de las relaciones no antagónicas que se abordarán en el curso.



La serie evolutiva de las relaciones no antagónicas se muestra en la figura 78, partiendo del neutralismo sin relación entre las especies hasta la simbiosis donde la relación es obligada, con beneficio mutuo y dependencia.

Figura 78 Evolución de las relaciones no antagónicas que se manejarán en el curso.

Neutralismo: No hay relación entre las especies.

Comensalismo: Una especie ya comienza a beneficiarse de la coexistencia con otra.

Cooperación: Dos especies se benefician mutuamente de la coexistencia, pero esta es facultativa, lo mismo se ven poblaciones simpátricas que separadas.

Simbiosis: Ambas especies han coevolucionado a partir del beneficio mutuo, hasta hacerse mutuamente dependientes (relación obligada).

Comenzaremos mencionando brevemente las relaciones neutrales, o **neutralismo**. Esta relación equivale al cero matemático, es decir, a la ausencia de relación. Aparece entre dos especies coexistentes que no ejercen ningún efecto una sobre otra. Aunque parezca contradictorio es una relación muy difícil de encontrar, y algunos autores ni siquiera creen que exista ya que, si las especies coexisten, casi siempre ejercen algún efecto directo o indirecto una sobre la otra.

Las **relaciones comensales** son aquellas en las que ambas especies se benefician de alguna forma con la coexistencia, pero no dependen de ella, y existen tanto poblaciones conjuntas, como disyuntas. Las relaciones comensales son extraordinariamente abundantes (Figura 79), son muy comunes entre plantas y animales sésiles por una parte y organismos móviles por la otra. En el mar, prácticamente todo túnel de gusano, toda concha o toda esponja contiene numerosos huéspedes no invitados, que se refugian en estos lugares beneficiándose con la protección, pero sin que el hospedero sea beneficiado ni perjudicado. Complejas comunidades de comensales se desarrollan en el interior de los atrios de las esponjas, en el interior de los estómagos de los vertebrados y de muchos invertebrados. Delicados crustáceos viven en la cavidad branquial de lamelibranquios (mejillones), y a ello se han adaptado ya que no presentan deposiciones calcáreas en el caparazón.

Figura 79 Ejemplos de relaciones de comensalismo en la naturaleza. En los nidos de las aves existe una fauna asociada (comensales) de organismos coprófagos y detritívoros. En un solo nido de cigüeña se pueden encontrar más de 90 especies de coleópteros.

Relaciones comensales

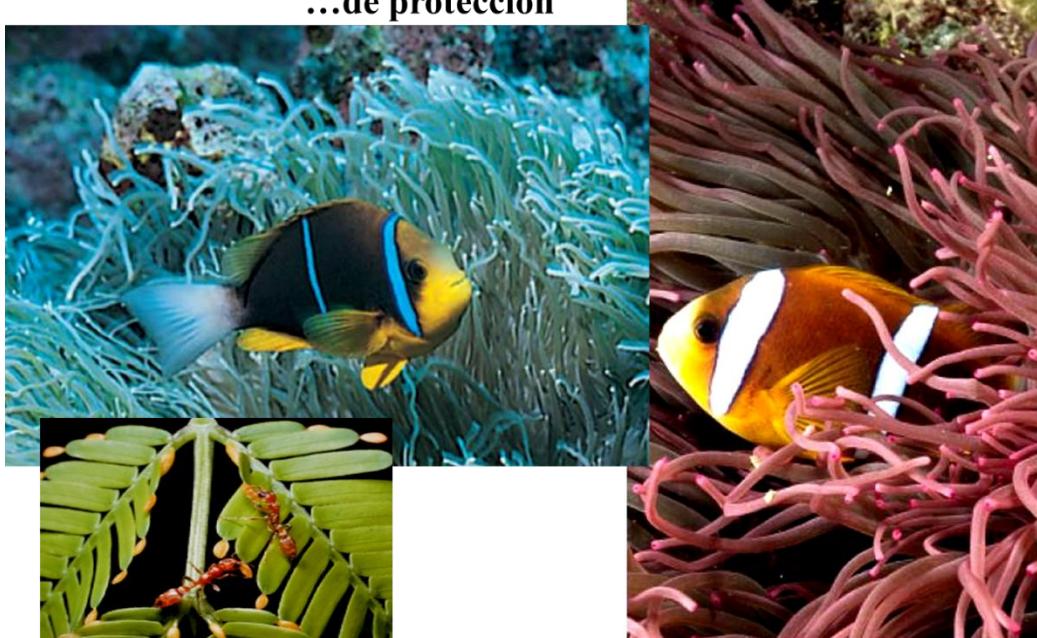


Las **relaciones mutualistas** incluyen varias formas características:

Relaciones de protección: En estas los organismos se refugian en otras especies u obtienen ventajas defensivas de ella. Por ejemplo, el pez payaso (*Amphiprion*) y las anémonas marinas (*Physobranchia radiatus*); el pez vive entre los tentáculos de la anémona ya que su cuerpo está cubierto del mismo mucílago que secreta la anémona para protegerse de autodescargas de sus nematocistos (Figura 80). Así se protege de sus depredadores y puede proteger a la anémona del ataque de otros peces o invertebrados pequeños, a la vez que comparten alimentos. Otro ejemplo lo constituyen algunos géneros de cangrejo que cargan a las anémonas sobre su carapacho; el cangrejo se beneficia de la protección de los tentáculos de la anémona y esta de la movilidad y residuos de comida que aporta el primero.

Figura 80 Ejemplos de relaciones mutualistas de protección entre las especies.

Relaciones mutualistas ...de protección



Acacia y *Pseudomyrmex*

Relaciones de limpieza (Cleaning): Existen aproximadamente 50 especies (entre peces y langostinos) de organismos limpiadores que se alimentan de ectoparásitos, bacterias y tejidos necróticos superficiales de otros peces (Figura 81). Se sabe que los limpiadores son especies territoriales y que los peces necesitados van hacia estos territorios voluntariamente. Tanto los limpiadores como los clientes tienen pautas conductuales, a veces complejas, que les permiten auto reconocerse.

Curiosidad: En un experimento realizado en las Bahamas, la eliminación de la fauna de limpiadores condujo a una drástica disminución en la densidad de peces por aumento de sus enfermedades cutáneas.

Entre la acacia con cuernos y las hormigas también hay una relación de este tipo. La acacia tiene espinas huecas dentro de las cuales las hormigas hacen sus nidos, y en sus hojas tienen nectarios extraflorales para alimentarlas. Las hormigas a su vez cortan los brotes extraños que penetran entre el follaje de la acacia y la protegen de los herbívoros. Este es un caso de mutualismo con alta especialización, casi llegando a la simbiosis.

Figura 81 Ejemplo de relación mutualista de limpieza entre especies marinas.

Relaciones mutualistas

... de limpieza



Relaciones de pastoreo: Son aquellas en las que una especie protege o cuida a la otra para utilizar un producto de esta. El ejemplo más evidente y clásico es el de las hormigas que protegen a cierta especie de pulgones de sus depredadores, y a su vez utilizan las gotas azucaradas que los pulgones liberan cuando son tanteados con las antenas. Un ejemplo más universal, aunque poco notado generalmente, es la relación del mismo hombre con las especies de plantas de cultivo y animales domésticos. Imaginen que les sucedería a las plantas de arroz (*Oriza sativa*) si desapareciese el hombre (y viceversa).

Las orugas de la mariposa de lunares (*Lycaenia avio*) tienen una relación mutualista de este tipo, en la que las hormigas mantienen protegidas a las orugas en sus hormigueros mientras estas secretan gotas de miel que alimentan a las hormigas. Algunas especies de hormigas cultivan hongos en sus hormigueros, alimentándolos con trozos de hojas. Los hongos son beneficiados por la protección y por la dispersión, ya que las reinas cuando van a fundar nuevos hormigueros se llevan bolsas de esporas. Los casos extremos son denominados **ilotismo**, que es cuando una especie “esclaviza” a otra (Figura 82).

Figura 82 Ejemplo de relación mutualista de pastoreo entre especies marinas.



Relaciones de polinización: Se dan entre los animales que se alimentan de polen o néctar y las plantas con flores. De hecho, grandes ramas dentro del gran grupo de las fanerógamas (“plantas superiores”) han evolucionado hacia la polinización por animales: colibríes, murciélagos, marsupiales, insectos, etc. El ejemplo más simple de relaciones de polinización es cuando una planta ofrece abundantes recursos de polen o néctar para atraer a cualquier especie que se alimente de este y a su vez disperse los productos sexuales (polen) de la planta, contribuyendo así a la reproducción cruzada de esta. Luego hay toda una secuencia de especialización que generalmente se manifiesta en forma de restricciones al tipo de especie que puede acceder a los órganos florales.

Son conocidos los casos extremos de especialización que aparecen en las orquídeas, coevolutivamente ligadas a polinizadores específicos. Clásico es el ejemplo de la relación entre orquídeas cuyas estructuras florales mimetizan hembras de avispas (de la familia Ichneumonidae) y los ejemplares machos de estas. Los machos son atraídos por los colores, olores y forma de la flor, y al pseudo-copular con varias de ellas realizan la transferencia del polen. Esta relación es tan estrecha que ya las plantas dependen de esta relación para reproducirse, o sea, casi es una simbiosis.

Mutualismos intestinales: En la mayoría de los animales el intestino es un microcosmos, ya que representa un espacio donde se desarrollan complejas comunidades de microorganismos sometidos a un microhábitat muy particular. En muchos, sino en la mayoría de los herbívoros

la microbiota intestinal desempeña un papel vital en la digestión de la celulosa y en la síntesis de vitaminas. El caso más estudiado de ello es el ecosistema del rumen (este es el nombre de una de las cámaras en las que se divide el estómago de los rumiantes), en el cual el 20% de su volumen es biomasa bacteriana viva, una buena parte de la cual son comensales y simbiontes.

Curiosidad: Existen casos en que las bacterias intestinales producen algunas vitaminas como parte de su metabolismo, las cuales en períodos críticos son aprovechados por los organismos hospederos. En este caso estos han desarrollado la **coprofagia** como es el caso del conejo, que se alimenta de sus propias heces para aprovechar estos compuestos producidos por su flora intestinal.

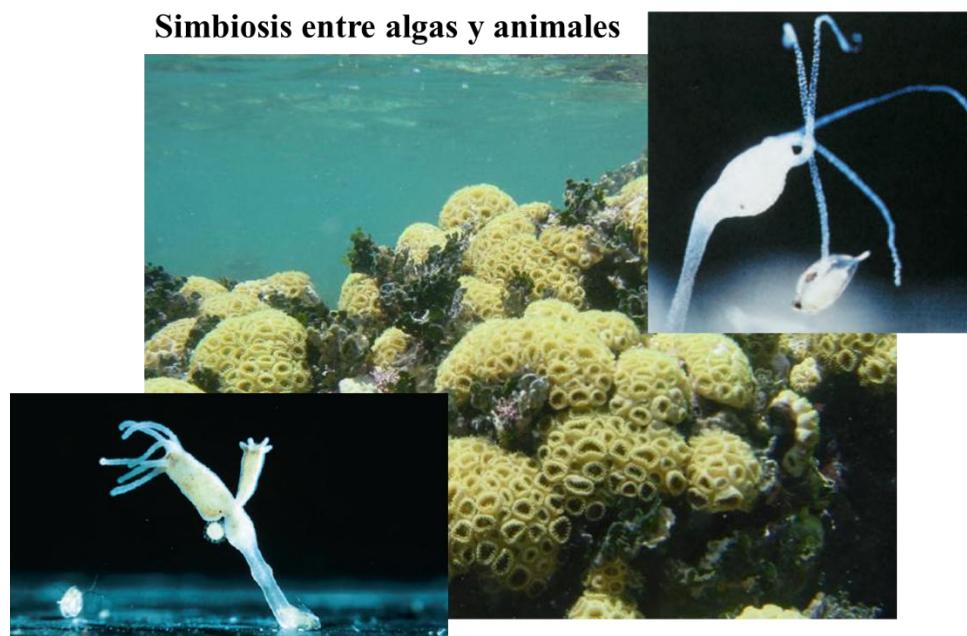
Micorrizas: La gran mayoría de las plantas presentan en la región radicular asociaciones mutualistas – simbiontes con hongos. A excepción de unas pocas familias como las crucíferas, el resto de los vegetales (helechos, gimnospermas y angiospermas) tienen sus tejidos entremezclados de forma más o menos íntima con micelios fúngicos. Las hifas (unidades morfológicas de los hongos) aumentan extraordinariamente el área para la absorción de los nutrientes disueltos en el suelo y la propia fisiología del hongo acelera la incorporación de estos y su posterior traslado a los tejidos del vegetal. Este último brinda al hongo compuestos orgánicos complejos (fotosintatos), de los cuales se alimenta.

Simbiosis entre algas y hongos (Líquenes): Los líquenes no son más que hongos recubiertos por una capa de células de algas que realizan la fotosíntesis. De las 70000 especies conocidas de hongos, el 25% están liquenizadas. Esta asociación parece haber surgido varias veces en la evolución, ya que la liquenización extiende enormemente las posibilidades ecológicas de las dos especies. Las algas, al utilizar como fuente de energía la luz solar garantizan un suministro de alimento utilizable aun en climas adversos (ej. desierto, tundra) lo que permite a ambas especies de la asociación colonizar estos ambientes. Por su parte, el hongo brinda soporte mecánico y condiciones microclimáticas (humedad fundamentalmente) esenciales al alga para subsistir, además de que con la producción de sustancias antibióticas puede evitar el ataque de otras especies. De las 27 especies de algas reconocidas dentro de los líquenes, a algunas no se les conoce en vida libre, mientras que otras pueden vivir independientemente.

Simbiosis entre algas y animales: Las algas pueden encontrarse en el interior de tejidos animales. Así sucede por ejemplo en las hidras, en cuyos tejidos viven células endosimbiontes del alga verde dulceacuícola *Chlorella*. En estas condiciones la hidra recibe productos de la fotosíntesis (compuestos orgánicos energéticos y oxígeno) y el alga recibe la protección dada

por los nematocistos que porta la hidra (Figura 83). Esta última es capaz de mantener vivas, en condiciones de falta de luz, a las algas por unos 6 meses ¡Sin recibir nada a cambio!

Figura 83 Relación de simbiosis entre algas y animales. Caso: alga dentro de hidra. Alto reciclaje de nutrientes en los arrecifes coralinos.



Otra relación espectacular y muy importante de endosimbiosis aparece entre los corales hermatípicos o formadores de arrecifes y un grupo de algas verdes unicelulares llamadas genéricamente zooxantelas. Las zooxantelas simbiontes no solo proporcionan fotosintatos al coral, sino que con su actividad producen, como efecto secundario, la precipitación del carbonato de calcio, permitiendo así la formación del exoesqueleto calcáreo de los pólipos. Por su parte el coral protege a las algas incluidas en el interior de sus tejidos y les suministra los nutrientes necesarios para la fotosíntesis.

En el ecosistema arrecifal la mayor parte del flujo de nutrientes entre autótrofos y heterótrofos **¡ocurre dentro de un organismo!** Este se plantea que es de los casos más perfectos de reciclaje de nutrientes en la naturaleza y explica el hecho de que los arrecifes de coral se consideran dentro de los ecosistemas más productivos del planeta.

De esta relación depende todo el ecosistema coralino, ya que sin sus simbiontes las algas no pueden sobrevivir. Uno de los grandes problemas que afectan a los arrecifes de coral en la actualidad es la expulsión de las algas del interior de los corales por parte de estos mismos. Ello resulta en la detención del crecimiento y en la posible muerte de los pólipos. Este fenómeno se denomina blanqueamiento (Figura 84) y sus causas se discuten todavía, aunque una de las más probables se asocia al calentamiento del océano mundial producto del cambio climático global.

Figura 84 Blanqueamiento de corales en la Gran Barrera Australiana. Han sufrido por segundo año consecutivo un blanqueo provocado por el aumento de las temperaturas, y no tienen alguna posibilidad de recuperarse.



Simbiosis de fijadores de nitrógeno: El proceso de fijación biológica del nitrógeno depende en gran medida de procesos de simbiosis. Las bacterias fijadoras de nitrógeno poseen, en exclusividad, un grupo de enzimas denominadas nitrogenasas que les permite convertir el nitrógeno atmosférico (N_2) en nitrógeno asimilable por los autótrofos (nitratos o nitritos fundamentalmente). Agrupaciones de bacterias simbiontes del género *Rhizobium* forman en las raíces de algunas plantas (ej. leguminosas) las estructuras denominadas “nódulos”. Este tipo de relación juega un papel importante en el ciclo del nitrógeno, el cual estudiaran con mayor profundidad próximamente.

Hasta aquí las formas más características en que pueden agruparse para su estudio las relaciones mutualistas. Analizaremos ahora una de las teorías más fascinantes dentro de la biología relacionada con la evolución y con las relaciones de simbiosis. Esta teoría se refiere al posible papel que puede haber jugado la relación de simbiosis en el proceso de evolución de la célula eucariota.

El desarrollo de la línea evolutiva ya mencionada, de la relación neutra a la comensal y de esta a la simbiosis extrema, al parecer no quedó ahí durante la evolución, sino que en un momento alcanzó un nivel tal que se fusionaron organismos simbiontes para producir un salto cualitativo en la evolución de la vida. Actualmente, se considera que algunas de las estructuras subcelulares (u orgánulos u organelos) más importantes que conforman a la célula eucariota surgieron por un proceso de simbiosis altamente especializado. Particularmente, las evidencias apuntan (pero no prueban) a favor de un origen de este tipo para las mitocondrias y los cloroplastos. Ambos orgánulos tienen características muy peculiares entre las estructuras subcelulares:

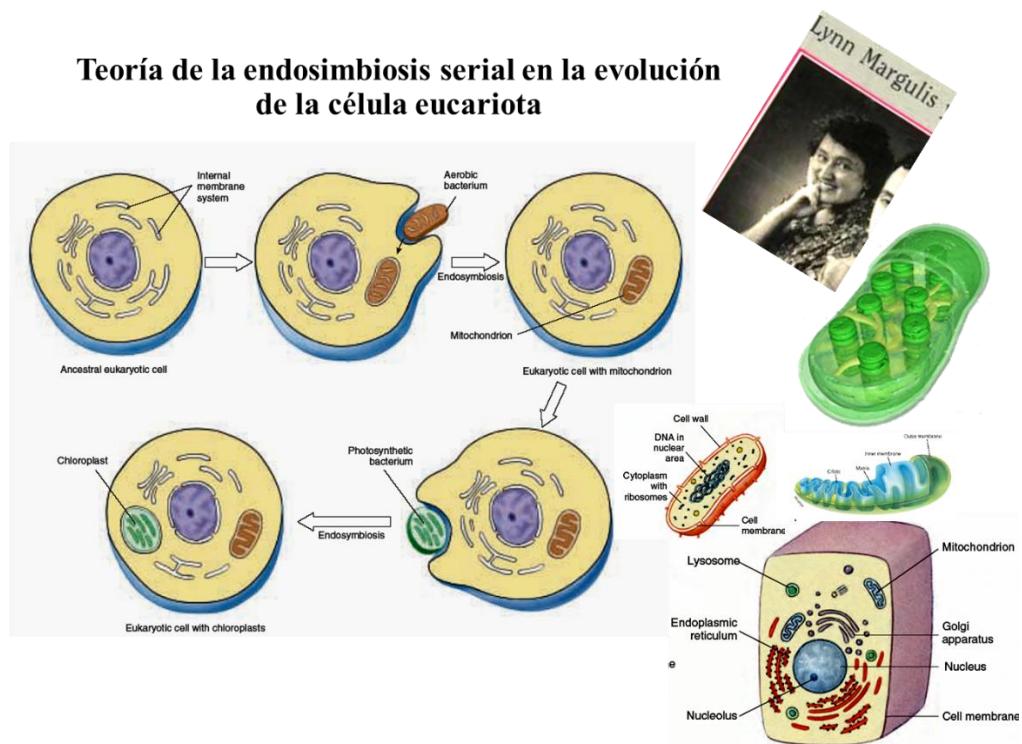
- ✓ Son semiautónomos, es decir poseen material genético propio (ADN mitocóndrico y cloroplástico). Aunque dependen del ADN de la célula para gran parte de la regulación de su funcionamiento.
- ✓ Sintetizan sus propias proteínas, ya que poseen una batería enzimática propia.
- ✓ Tienen rasgos morfológicos que los asemejan a organismos independientes.

Esta se conoce como **teoría de la endosimbiosis serial en la evolución de la célula eucariota** y fue desarrollada por Margulis en 1975 (Figura 85). Según esta, el primer paso en el origen de los eucariontes a partir de los procariontes se produjo cuando un organismo anaerobio fermentativo fue “invadido” por una bacteria que contenía el ciclo de Krebs (promitocondria). Esto originó un organismo ameboide, ya con una mitocondria incluida, del cual derivaron todos los demás eucariotas. A su vez, estos adquirieron espiroquetas o bacterias móviles que se adherían a su superficie y que evolucionaron hasta formar flagelos y cilios y sus cuerpos basales (se les denomina cinetosoma o centriolo).

Luego, este organismo primitivo (flagelado y heterótrofo no fermentativo), incluyó como endosimbiontes a organismos unicelulares del grupo de las algas verde azules (o cianobacterias). Esto resultó en la aparición de los organismos eucariotas autótrofos (o sea células con cloroplastos) que durante el resto del proceso evolutivo daría lugar a todo el reino vegetal.

Esta teoría es, evidentemente, muy imaginativa y tiene muchos detractores, pero parece ser cierta; aunque comprenderán que probarla depende de lograr reproducir el proceso evolutivo en condiciones artificiales. De hecho, actualmente existen algunas especies que presentan características muy semejantes a las que debió tener el “antecesor promitocondria”.

Figura 85 Propuesta teórica de la endosimbiosis serial durante la evolución de la célula eucariota.



Tema 2: Ecología de comunidades

Estructura de las comunidades

Hasta ahora hemos estudiado los dos primeros niveles de organización de los seres vivos, el nivel de organismo y el nivel de población. En el primer tema de la asignatura estudiamos la autoecología, que se refiere a la forma individual en que cada organismo responde a los factores del ambiente. Estudiamos los factores abióticos que más influyen sobre los seres vivos: la luz, el agua, la humedad relativa, la temperatura, el suelo y vimos las respuestas adaptativas que ante estos factores han desarrollado los organismos durante la evolución.

Ya en el nivel poblacional estudiamos propiedades emergentes o “nuevas” que no se presentan en los organismos individuales. Vimos las ventajas de la vida en grupo, los parámetros poblacionales más importantes: abundancia, natalidad, mortalidad, migración, estructura de edades, la composición sexual y las tasas y formas de crecimiento. Vimos también los efectos que sobre el crecimiento poblacional tienen las relaciones interespecíficas. Al dar estas relaciones ya habíamos comenzado a salir del plano estricto de la población y a proyectarnos hacia las relaciones de una población con otra, en un contexto multiespecífico, lo cual es ya un nivel superior de organización de los seres vivos: el nivel de comunidad.

El estudio de las comunidades es una de las áreas más difíciles y fascinantes de la ecología moderna. Las predicciones y comprobaciones inequívocas resultan a menudo muy difíciles de establecer y requieren mucha dedicación e ingenio por parte de ustedes, futuros ingenieros ambientales.

Las comunidades conforman un nivel extraordinariamente complejo, por la gran cantidad de información que presentan en su estructura. De hecho, la propia definición de comunidad es controvertida y presenta un debate actual fuerte: algunos investigadores llegan a considerar que las comunidades son abstracciones humanas, no existen, sino que lo único que objetivamente existe son amontonamientos de especies en un área al responder a factores ambientales comunes, pero sin que la agrupación dependa de interacciones entre ellas. La complejidad se incrementa con el hecho de que las comunidades no son exactamente delimitables (menos aun que las poblaciones), sino que se transforman gradualmente unas en otras, siendo sistemas abiertos con flujos continuos de materia y energía. Además, tampoco son delimitables en el tiempo porque están en un continuo proceso de cambio sucesional.

Sin embargo, el hecho real es que existe una serie de propiedades de las agrupaciones multiespecíficas que no se presentan en los niveles inferiores de organización y que justifican que las comunidades son algo más que una simple acumulación de poblaciones. Por esta razón, a pesar de mantener la visión de continuidad o fluidez de las comunidades, es necesario definirlas.

El término **Biocenosis** fue acuñado por Mobius en 1877 como un conjunto de poblaciones que se integran en condiciones ecológicas adecuadas y tienden a un estado de equilibrio dinámico en un biotopo dado. El concepto clásico de comunidad es: *conjunto de poblaciones de diferentes especies que habitan en un área determinada*. Este concepto se considera incompleto. Se plantea que deben existir *interacciones de tipo coevolucionario* entre las poblaciones para que una simple aglomeración de especies pueda llamarse comunidad (propuesta de Mac Mahon *et al.* 1978).

Sobre este concepto existen dos puntos de vista (Figura 86). El primero se relaciona con la idea de Clemens (1916) quien se refirió a la comunidad como un tipo de **superorganismo** cuyas especies miembros están estrechamente vinculados entre sí, actualmente y durante su historia evolutiva. Así, los individuos, las poblaciones y las comunidades mantendrían entre sí unas relaciones similares a las que existen entre las células, los tejidos y los órganos.

El segundo punto de vista denominado **individualista** considera las relaciones entre las especies como resultado de similares necesidades y tolerancias, y en parte del azar. Según esta idea las asociaciones de especies serían mucho menos predecibles que lo enunciado por la corriente organicista. La opinión actual, apoyada por los modernos procedimientos de análisis de comunidades se acerca bastante a este concepto individualista.

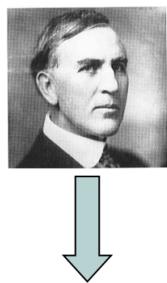
Figura 86 Puntos de vista opuestos de Clemens y Gleason sobre el concepto de Comunidad

Comunidad (concepto clásico):
Conjunto de poblaciones de diferentes especies que habitan en un área determinada

Puntos de Vista

Superorganismo

(Clemens, 1916)



Los grupos de spp aparecen porque están estrechamente vinculadas entre sí, **actualmente** y **durante su historia evolutiva**.

Individualista

Gleason (1926)



Las asociaciones e/espécies
son ***resultado de similares
necesidades y tolerancias,***
y en parte por **azar**.

Posteriormente, Whittaker, en 1975, propuso que las comunidades pueden ser distinguidas unas de otras por su composición, su estructura y las relaciones ambientales que establecen (Figura 87). Esta es la razón por la cual cada comunidad puede ser descrita por sus propiedades emergentes (Figura 88).

Los problemas asociados con la delimitación espacial de las comunidades surgen a causa de la necesidad psicológica de tratar con entidades claramente definidas. Sin embargo, debemos interiorizar que el estudio de las comunidades es el estudio de un nivel de organización de la materia y no de una unidad que tenga que definirse en espacio y tiempo. Es decir, las comunidades son niveles de organización de las especies, no entidades discretas que deban ser definidas para estudiarse.

Figura 87 Adiciones de Whittaker al concepto de comunidad.

Comunidad (concepto clásico):
Conjunto de poblaciones de diferentes especies que habitan en un área determinada

Conjunto de poblaciones (...) que viven en un ambiente e interactúan unas con otras, formando un sistema vivo distingible por su propia composición, estructura, relaciones ambientales, desarrollo y función. (Whittaker, 1975)



WHITTAKER, R.H. 1975 (Ed.), *Classification of Plant Communities*. pp 287-399. Junk, The Hague.

Figura 88 Las relaciones que se establecen entre los organismos de diferentes especies han permitido que las comunidades desarrollen funciones y tengan propiedades emergentes.

Comunidad (concepto clásico):
Conjunto de poblaciones de diferentes especies que habitan en un área determinada

... y han coexistido por tiempo suficiente para desarrollar las funciones y propiedades emergentes del nivel comunitario.



Una comunidad puede estar definida a cualquier tamaño, escala o nivel, todos ellos igualmente válidos: una comunidad puede ser un bioma extenso (un bioma es la comunidad característica de una extensa zona climática, ejemplo: taiga, desierto, pluviselva), un bosque, un tronco o el estómago de un herbívoro. Son diferentes escalas y niveles jerárquicos, pero todos son

comunidades. De esto se desprende que la definición de la comunidad siempre ha tenido un sentido antropogénico y pocas veces tiene algún sentido para los organismos, que solo interactúan con un área muy reducida y con muy pocas especies a su alrededor (Figura 89).

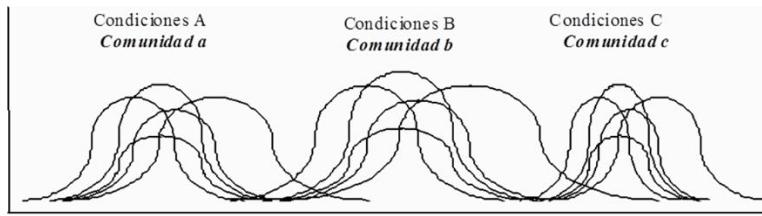
Figura 89 Definición de comunidades a diferentes escalas



Como habíamos mencionado las comunidades generalmente no tienen límites exactos, cuando estos aparecen se deben más bien al hecho de que se emplea un método tosco o grueso de conteo o medición. Sin embargo, existen comunidades que podemos nombrar **abiertas** o **cerradas** con relación a si la forma de transición entre ella y otra comunidad adyacente es gradual o brusca. Ejemplos de comunidades “cerradas” pueden ser una cueva o unas chimeneas del fondo de los océanos (Figura 90 y 91).

Figura 90 Ejemplos de comunidades cerradas.

Delimitación Espacial

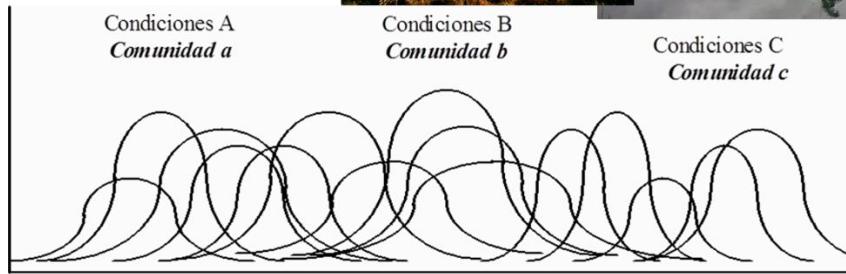


Comunidades cerradas (discretas)



Figura 91 Ejemplos de comunidades abiertas.

Delimitación Espacial



Comunidades abiertas (continuas)

Con relación a los límites de las comunidades hay que introducir el concepto de **ecotono** o "comunidad limítrofe", este es la zona de transición entre una comunidad y otra, y es de por sí una comunidad diferente (Figura 92).

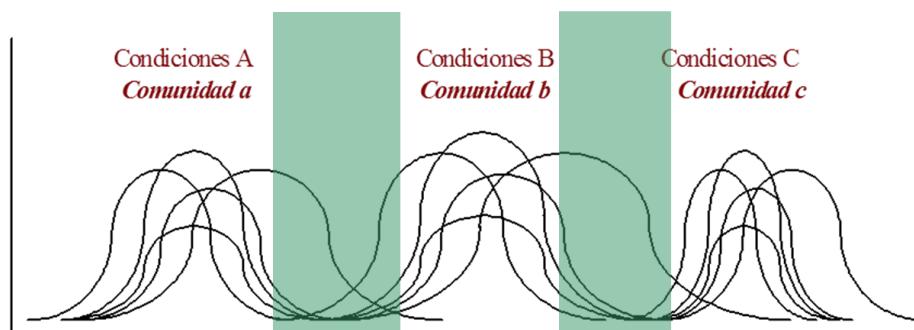
En el ecotono se cumplen dos principios:

1. Generalmente contiene mayor diversidad de especies que las comunidades que limita dado que contiene especies de ambas, además de que algunas especies solo viven en el mismo. Esto es lo que se denomina **efecto de borde**, es decir, la existencia de una diversidad y abundancia incrementada en el ecotono.
2. Puede tener una extensión considerable, pero generalmente su área es menor que la de las comunidades limítrofes.

Uno de los ecotonos más comunes es el lindero de los bosques, donde se concentran muchas especies, tanto del bosque como de las sabanas con las que limita. El efecto de borde puede distorsionar los resultados de un estudio si no es tenido en cuenta, y dar una idea errónea de la estructura de una comunidad o población. Un ecotono importante también es la región litoral o intermareal.

Figura 92 Ecotono o comunidad limítrofe entre comunidades.

Ecotono o "comunidad limítrofe"



Ecotono: zona de transición entre una comunidad y otra, que de por sí es una comunidad diferente.

Ahora bien, si estamos conscientes de que podemos estudiar el nivel comunitario aun sin que los límites existan de forma precisa, comenzemos a estudiar las propiedades que caracterizan a este nivel. Las más importantes son:

- ✓ Riqueza de especies
- ✓ Composición específica
- ✓ Distribución de abundancias, Equitatividad
- ✓ Diversidad de especies
- ✓ Estructuración en gremios
- ✓ Estructura trófica

- ✓ Estabilidad
- ✓ Etapas sucesionales

Riqueza de especies

Se refiere al **número de especies que coexisten dentro de la comunidad**. Depende directamente de las características del ambiente. Ambientes restrictivos (ej. la tundra, los desiertos, los manantiales termales) mantienen menor número de especies que otros ambientes más benignos (ej. sabanas, manglares, pluviselvas, arrecifes de coral). Los mayores índices de riqueza de especies se encuentran en los bosques tropicales. La riqueza de especies está directamente relacionada con la diversidad, pero no son equivalentes.

La forma clásica de estimar la riqueza de especies en una comunidad es mediante el **índice S** o **riqueza observada**. Sin embargo, la cantidad de especies que uno observa en un lugar es un elemento muy inexacto dada la cantidad más o menos grande de especies que no podemos observar, por ello este estimador subestima constantemente la verdadera riqueza. Como consecuencia de esto se han creado otros estimadores de riqueza. De cualquier modo, muchas veces no es necesario conocer de una forma tan exacta la riqueza de especies de un área o lugar y por ello, para comparaciones más gruesas la mayoría de los investigadores se conforman con la riqueza observada (Figura 93).

Figura 93 Riqueza de especies de una comunidad y riqueza de especies observadas en un estudio



La extensión de las listas de especies en un estudio depende directamente del esfuerzo de muestreo y teóricamente puede ser casi ilimitada (el único límite es el número de especies del

grupo a nivel mundial), ya que después de haberse incluido las especies que realmente habitan, con poblaciones establecidas, en la región estudiada, lenta pero continuamente se adicionarán especies accidentales, especies de paso, especies introducidas o escapadas de cautiverio, etc. que realmente no pertenecen al área. Si se tienen en cuenta los cambios climáticos, la dispersión natural de las especies y los cambios naturales en las áreas de dispersión, la constante movilización antropogénica de especies, etc., la tarea de acumular nuevos reportes para la avifauna de un país o región puede ser una tarea sin fin.

La riqueza puede tener sesgos por falsos registros. No se refiere a los errores humanos posibles (cuya posibilidad siempre es real), sino a observaciones verdaderas de individuos que se encuentran fuera de su distribución (falsas presencias) por motivos esporádicos o aleatorios. Ejemplo: ¿Debe la Ciudad de Quevedo ser incluida en el área de distribución de los Cóndores... porque dos ejemplares fueron vistos repetidamente en el patio de la Facultad de Ingenierías?

Figura 94 Presencias y ausencias verdaderas en los conteos

La Riqueza puede tener sesgos por falsos registros (presencias o ausencias)

¿?

Área estudiada:

Especie presente
(población residente)

Resultado del estudio

Especie detectada	Especie no detectada
-------------------	----------------------

Presencia **Falsa ausencia**

Especie no residente
(registro accidental, esporádico)

Falsa presencia **Ausencia**

¿Falsas ausencias?

El no haber observado una especie no indica que realmente no habite en el área, sino tan solo que no fue detectada. En dependencia del esfuerzo de muestreo realizado, la probabilidad de estas disminuye. Cuando un muestreo es muy restringido en tiempo y espacio, es muy probable que las especies menos comunes o abundantes, o de hábitos más crípticos y menos detectables –como las nocturnas, pasen inadvertidas.

Composición sistemática o específica

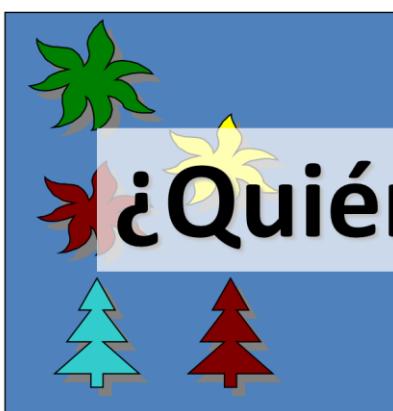
A pesar de que dos comunidades posean la misma cantidad de especies, estas no tienen por qué ser las mismas, y entonces la composición sistemática es otro de las propiedades que caracterizan a cada comunidad y las individualizan (Figura 95). Esta composición se expresa según criterios taxonómicos. De hecho, es frecuente que los estudios ecológicos no consideren a todas las especies, ya que esto conllevaría un equipo grande de sistemáticos, sino que se concentran en determinados grupos taxonómicos en los que el o los investigadores tienen más experiencia. De esta forma se definen las **taxocenosis**, que no son más que la parte de la comunidad compuesta por las especies pertenecientes a un determinado grupo taxonómico. Así existen estudios de las ornitocenosis (comunidades de aves), de las malacocenosis (comunidades de moluscos), de las mastocenosis (comunidades de mamíferos), etc.

Figura 95 Composición sistemática es otro de las propiedades que caracterizan a cada comunidad y las individualizan

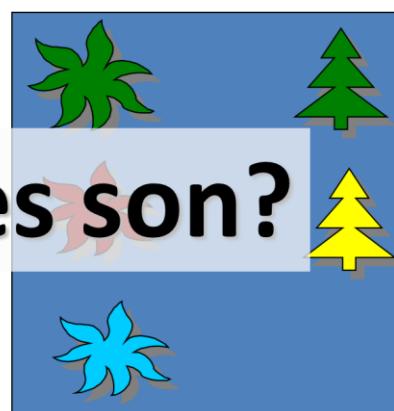
Composición sistemática o específica

Comunidad 1
 $S= 5$

¿Cuántos son?



Comunidad 2
 $S= 5$



Distribución de abundancias

Se refiere a las abundancias individuales de cada población, ya que, aunque dos comunidades tengan las mismas especies, la abundancia de cada una de ellas no tienen por qué ser iguales, y esto tiene profundas implicaciones en la organización o dinámica interna de la comunidad.

Con relación a la abundancia existe la llamada **dominancia** que se refiere al hecho de que algunas especies o taxa contribuyen o influyen más que las demás en algunos de los procesos de la comunidad, por ejemplo: el flujo de energía. La dominancia puede ser **numérica** si se refiere al número de individuos que tiene esa especie, y entonces se expresa en densidad o

abundancia relativa. O podemos referirnos a una dominancia **ecológica** si cuantificamos la biomasa o el valor de importancia de la especie en su comunidad, y entonces se expresa, por lo general, en unidades de energía o masa. El grado en que la dominancia esta distribuida entre las especies de la comunidad se denomina **equitatividad** (Figura 96).

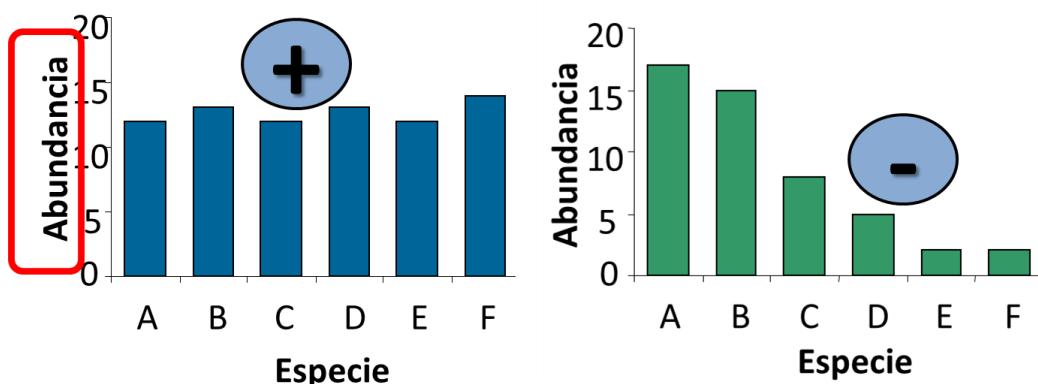
El concepto de “equitatividad” representa el grado de homogeneidad existente en las abundancias relativas de las especies y tiene su origen en el trabajo de Lloyd y Ghelardi (1964). Lloyd y Ghelardi (1964) explicaron que el término homogeneidad (evenness) se refiere a la absoluta igualdad de las abundancias relativas, mientras que “equitatividad” (*equitability*), que en español es un término homónimo con significado distinto, se refiere al grado de homogeneidad relativa a un estándar específico, tal como la homogeneidad del modelo varilla rota (“*broken stick*”) de MacArthur (1957). Sheldon (1969) denominó al concepto equitatividad (*sensu stricto*) “diversidad relativa”. Frontier y Pichod-Viale (1991) prefieren el término regularidad en lugar de equitatividad para evitar confusión.

Peet (1974) no recomienda el uso de índices de heterogeneidad o de otros índices relacionados de forma relativizada (por ejemplo, J' de Pielou, 1966) para medir la equitatividad a menos que el número total de especies en el universo de muestreo sea conocido, algo que raramente ocurre en ecología.

Figura 96 Mientras haya mayor equitatividad en la distribución de las abundancias en una comunidad, habrá mayor diversidad.

-Representa el grado de homogeneidad existente entre las abundancias relativas de las especies.

Distribución de abundancias

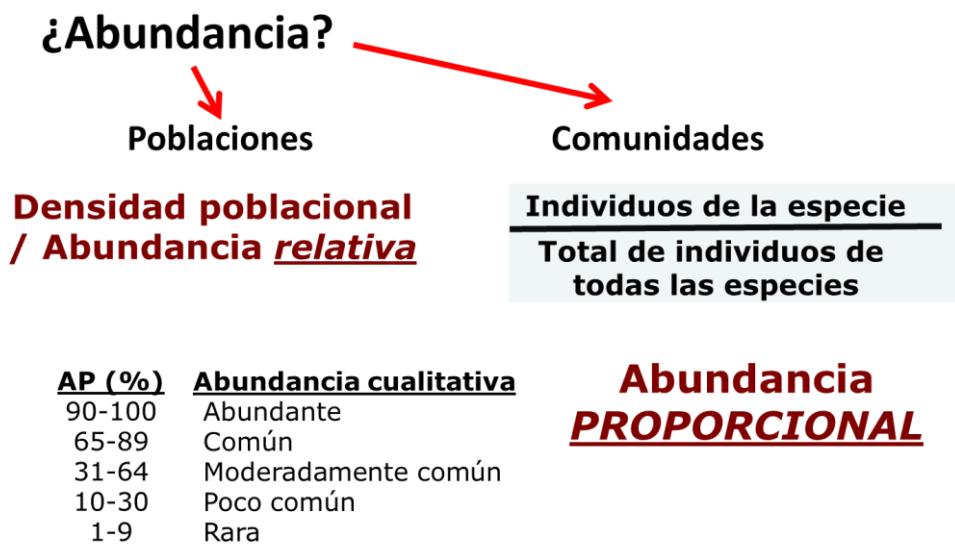


En la mayoría de las comunidades la proporción de las especies que podrían clasificarse como dominantes es reducida en comparación con el número total de especies. Las menos dominantes

son llamadas raras. Las especies dominantes controlan gran parte del flujo de energía de la comunidad y su eliminación traería repercusiones drásticas en su estructura, pudiendo llegar a afectar también el medio abiótico y el microclima en particular. Por ejemplo, si eliminamos la población de murciélagos que habita en el interior de una cueva es probable que la temperatura descienda varios grados dentro de esta, e igual puede ocurrir con la humedad. La eliminación de una especie rara produce en cambio afectaciones menores. Sin embargo, las especies raras también son muy importantes ya que de ellas depende la diversidad y la estabilidad de la comunidad.

La abundancia de una especie dentro de la comunidad no se expresa igual que en una población (densidad poblacional), sino como la proporción de la abundancia de la especie con relación a la cantidad total de individuos de todas las especies. Esta abundancia expresada en porcentaje permite describir cualitativamente la abundancia de una especie si se divide en clases o intervalos (Figura 97).

Figura 97 Diferencias entre la abundancia de una especie en una población y una comunidad



Otros dos parámetros que permiten caracterizar en forma cualitativa la abundancia de una especie es la **frecuencia** y la **fidelidad**.

La **frecuencia** es la relación entre el número de unidades de muestreo (UM) en las que aparece una especie con relación al número total de UM estudiadas. El valor de frecuencia de aparición

de una especie está en relación directa con su abundancia y permite clasificarla en tres clases (Tabla 3).

Tabla 3 Clasificación de la abundancia de una especie según el valor de frecuencia de aparición en las unidades de muestreo de un estudio a nivel comunitario

Valor de frecuencia (%)	Clasificación
50-100	Constantes
25-49	Accesorias
0-24	Accidentales

La **fidelidad** por su parte se refiere a la constancia con que la especie aparece asociada únicamente a un tipo de hábitat o biotopo. Con relación a ella las especies se clasifican en:

- **Exclusivas:** Solo aparecen en una comunidad y por tanto son bioindicadores de esta.
- **Características:** Son las abundantes en una comunidad, pero también se encuentran en otras en menor número.
- **Ubicuas:** Existen en casi todos los tipos de comunidades sin preferencias de ninguna clase.

Diversidad de especies

Esta es una de las propiedades más complejas de las comunidades y es fundamental para la caracterización de estas. El **concepto de diversidad** es intuitivamente sencillo pero difícil de definir o representar en un número, puede tener diferentes acepciones según los autores que la tratan y de hecho muchos no lo hacen. En principio la definiremos como la **variedad de especies y de sus respectivas importancias ecológicas**. La diversidad en sentido estricto considera el número de especies, pero también el tamaño poblacional de una especie en relación con otra.

El término **diversidad** es diferente al de **biodiversidad**, ya que el segundo comprende un fenómeno mucho más complejo y polifacético que incluye la variedad de especies, pero también de genes, de fenómenos fisiológicos, de comunidades, etc. Es decir, la biodiversidad se refiere a la variabilidad de todos los fenómenos relacionados con las formas vivas. La diversidad que estudiaremos en el presente curso se refiere tan solo a la diversidad de especies (Figura 98).

Figura 98 Diversidad de especies hace referencia a la variedad y es diferente a Biodiversidad.



Diversidad de especies Variedad

→ Se refiere al número de especies o taxones diferentes que conforman una comunidad, analizando conjuntamente sus distribuciones de abundancias.

La diversidad presenta **dos componentes** que influyen positivamente sobre ella: la **riqueza de especies** y la **equitatividad**. Las comunidades con mayor riqueza de especies suelen ser más diversas que otras con menor riqueza. El componente equitatividad determina que, aunque dos comunidades posean el mismo número de especies, aquella en la que todas las especies tengan similar cantidad de individuos (o sea menor dominancia y mayor equitatividad) sea más diversa que la otra en la que el 80% de los individuos pertenece a una única especie dominante.

La diversidad de especies es uno de los temas centrales del estudio de las comunidades ya que de ella depende estrechamente la estabilidad del ecosistema y el mantenimiento de los flujos de energía y materia dentro de este. La diversidad es reflejo de las interacciones entre las especies: comunidades más diversas tienen cadenas de alimentación más largas y complejas y mayor número de interacciones interespecíficas (competencia, depredación, simbiosis, etc.).

Para la caracterización de las comunidades se emplean los **índices ecológicos**, que no son más que estadísticos adaptados a la ecología, de los cuales los más utilizados han sido históricamente los índices de diversidad. Cuando se revisa la literatura se encuentra un desconcertante número de índices de diversidad ya que hasta el momento no existe ninguno que refleje exactamente la diversidad sin sesgos.

Existen tres grandes grupos de índices. Nosotros en conferencia solo vamos a referirnos a los índices basados en la abundancia proporcional, los cuales son muy utilizados en la ecología. Entre estos hay dos categorías: los **índices estadísticos de información** y las **medidas de dominancia**. Los primeros miden la cantidad de información presente en un sistema, y su uso en ecología se basa en considerar a la diversidad como la información de un sistema biológico. El más empleado de los índices de información es la **función de Shannon-Wiever** que mide la cantidad de información presente en un sistema binario y sus unidades son bitios. Actualmente existe en la ecología una tendencia a nombrar esta función como índice de diversidad total de Shannon y a expresar su resultado sin unidades.

Los índices ecológicos han estado de moda durante mucho tiempo, actualmente se continúan utilizando, aunque han sido fuertemente criticados. El hecho de expresar la estructura comunitaria solo en función de índices involucra una **seria pérdida de información**. Estos deben usarse como un parámetro calculable, del cual los valores obtenidos pueden ser explicados por una variedad de teorías.

Las escalas de la diversidad de especies

La representación de la diversidad de especies sea por medio de índices o de gráficos, solo aplica a la escala espacial y temporal de la unidad de evaluación que se ha utilizado. Si se expande el tamaño de la unidad de evaluación en el tiempo o el espacio, se incluirán especies adicionales.

Se define la *diversidad entre hábitats*, o **diversidad b** , para un grupo dado como el cambio en la composición de especies de una parte del paisaje a otra. Un paisaje que tiene exactamente la misma composición de especies en todas partes tiene, por definición, una diversidad b de cero. La **diversidad local (a)** y **regional (g)** serán idénticas entre sí. Un paisaje en el cual la composición de especies cambia rápidamente, tiene una alta diversidad b . En este caso, el paisaje en total tiene muchas más especies (diversidad g) que cualquier hábitat dentro de él (diversidad a) (Figura 99).

Por muchas décadas los ecólogos y conservacionistas han enfocado su atención sobre las diversidades intra-hábitat (a) y regional (g).

Tipos de diversidad:

Diversidad alfa, o de especies presentes en un sitio.

Diversidad beta o heterogeneidad espacial.

Diversidad gamma o de áreas grandes.

Diversidad epsilon o de regiones biogeográficas

Figura 99 Tipos de diversidad de especie según la escala de análisis

Diversidad Tipos (en función de la escala)

Diversidad alfa:

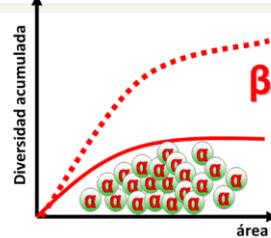
Variedad de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea



Diversidad beta:

Grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje

Diversidad Gamma...



Existe una gran variación en la diversidad de especies entre regiones del planeta. Ya Darwin, después de su viaje a los trópicos, hablaba de la existencia de un gradiente de diversidad latitudinal. Actualmente existe una considerable polémica acerca de las causas de los **patrones de diversidad** que se observan en la naturaleza. Los ecólogos no han podido dar respuestas definitivas a preguntas tales como: ¿Por qué una comunidad es más diversa que otra? o ¿Por qué las regiones tropicales son tan ricas en especies y las templadas no lo son?

Enfocado en la resolución de esta problemática se han propuesto varias hipótesis muchas de las cuales se complementan y algunas se contradicen entre sí. Se plantean disímiles factores causales de este fenómeno, pero la mayoría de las hipótesis son difíciles de probar de manera tal que la prueba se limite a una sola variable. Algunos de estos son (Figura 100):

Figura 100 Factores que se plantean como determinantes de los patrones de diversidad de especies en el planeta.

Patrones de Diversidad

¿Por qué una comunidad es más diversa que otra?

¿Por qué las regiones tropicales son tan ricas y las templadas no lo son?



Factores que determinan los patrones de diversidad

- Tiempo evolutivo
- Tiempo ecológico
- Variación climática
- Heterogeneidad espacial
- Productividad
- Competencia
- Depredación

Tiempo evolutivo: En teoría la diversidad se incrementa al aumentar la edad de una comunidad. Mientras más tiempo haya funcionado una comunidad más han actuado sobre ella las fuerzas evolutivas, estas fuerzas provocan procesos como especiación, segregación y especialización que aumentan la diversidad. Esta idea es básicamente histórica y prácticamente imposible de probar pues nos referimos a tiempo en millones de años.

Esta teoría se relaciona estrechamente con otras que veremos más adelante y que es la de la estabilidad climática. Se plantea que los trópicos han estado ahí durante tanto tiempo bajo condiciones climáticas estables que ha ocurrido una alta especiación con baja extinción lo que ha dado como resultado una gran acumulación de especies. En cambio, el hecho de que las zonas templadas se vieran sometidas a sucesivos procesos de glaciación que pudieron provocar extinciones masivas hizo que estas tuvieran que ser recolonizadas por otras especies y todavía pueden estar evolucionando hacia una mayor diversidad (si el hombre las deja); mientras, las comunidades tropicales ya están “saturadas” en cuanto a diversidad se refiere, puesto que no han sido perturbadas en estos términos de glaciación.

Por ejemplo, las comunidades de árboles de bosques templados de Norteamérica son más diversas que las de Europa. Esto se atribuye a que las principales cadenas montañosas de Europa (Alpes y Pirineos) tienen una orientación este-oeste, entonces durante las glaciaciones los

árboles quedaron atrapados entre los hielos y las montañas y se extinguieron. En Norteamérica las cadenas están orientadas de norte a sur (Apalaches, Rocosas y Sierra Nevada) lo que posibilitó la retirada de los árboles hacia el sur y su supervivencia. Después el tiempo evolutivo fue insuficiente para que los árboles europeos recuperaran su riqueza.

Tiempo ecológico por su parte se refiere a un periodo de tiempo más corto que el evolutivo, y es el tiempo que la comunidad ha estado disponible para la dispersión de los organismos de otros lugares hacia ella (colonización).

Variación climática: En general se plantea que al aumentar la estabilidad climática se incrementa la diversidad de especies. Ambientes estables (por ejemplo, los tropicales) favorecen la aparición de especies con nichos más estrechos, de esta forma pueden coexistir una mayor cantidad de especies en un mismo hábitat. En ambientes inestables pero predecibles (ejemplo, las regiones templadas) puede ocurrir diferenciación temporal de los nichos aumentando así el número de especies coexistentes y la diversidad. Un ejemplo de esto son algunas especies coexistentes de plantas de regiones templadas y de ciclo anual las cuales se reproducen en diferentes momentos del año para minimizar así la competencia. Aunque por generalidad, en regiones de clima estacional se seleccionan especies con nichos amplios capaces de adaptarse a condiciones y recursos cambiantes, pero que potencialmente pueden superponerse entre si lo que conlleva a una competencia más fuerte y a una potencial exclusión de especies. En ambientes variables pero impredecibles puede ocurrir tanto que aumente la diversidad como que disminuya, todo depende de la intensidad del cambio o disturbio sobre la comunidad.

La premisa más importante de la hipótesis de la estabilidad temporal es bastante discutida pues existe casi un consenso entre climatólogos, paleobotánicos, geólogos, y paleontólogos de que las regiones tropicales no han sido para nada estables climáticamente. Es un error concluir que los trópicos no fueron afectados por los períodos glaciales. De hecho, se plantea que las perturbaciones que ocurrieron en los trópicos durante la edad del hielo contribuyeron en gran medida a su diversidad.

Refugios Tropicales

La teoría de los refugios tropicales plantea que las perturbaciones producidas por los procesos glaciales en los trópicos incrementaron la especiación trayendo consigo un aumento de la diversidad. Existen múltiples evidencias de que en el Pleistoceno tuvieron lugar cambios dramáticos por ejemplo en la Amazonía. Se plantea que con los avances de los glaciales el

trópico se volvió más frío y probablemente más seco lo que trajo consigo alteraciones y cambios en la distribución de los ecosistemas. Los pastizales, sabanas y bosques secos crecieron y grandes áreas de bosques tropicales lluviosos fueron fragmentadas en “islas de bosque” de diferente tamaño. En estas islas producto del aislamiento geográfico se potenció la diferenciación y especiación. Luego durante los períodos interglaciares los bosques se expandieron y se estableció un contacto secundario entre especies recientemente especiadas. Por ejemplo, en Colombia hay seis especies de tucanes del Género *Pteroglossus* extremadamente similares y cuatro de ellas son simpátricas. La importancia de esta teoría es que atribuye en parte la diversidad de los bosques tropicales lluviosos a los efectos de la **inestabilidad** más que a los conceptos anteriores de trópicos estables y sin perturbaciones.

Heterogeneidad espacial: Los hábitats estructuralmente más complejos ofrecen una mayor variedad de microhábitat y de recursos, que pueden ser ocupados y utilizados por una mayor cantidad de especies distintas incrementándose así la diversidad. Véase que los ecosistemas más diversos del planeta (ej. selvas, bosques tropicales, arrecifes de coral, charrasciales) son más complejos topográficamente, y a su vez los ecosistemas físicamente más homogéneos (ej. sabanas, seibadales, desiertos) muestran menor diversidad.

Productividad: De ella depende la cantidad de alimento presente en la base de las tramas alimentarias. Una mayor tasa de producción primaria permite el desarrollo de cadenas de alimentación más largas y complejas y la especialización de los consumidores, lo que redunda en un mayor número de especies y una mayor diversidad. En hábitat con recursos alimenticios escasos (fondos oceánicos, desiertos, tundra) las especies tienden a ser eurífasas, esto significa que se adaptan a ingerir un amplio espectro de alimentos y no se especializan, por lo que existen menos posibilidades de diferenciación y especiación. En relación con la estabilidad de la productividad ocurre que, en analogía con la estabilidad del clima, regiones o ecosistemas con tasa de producción más estables sostienen mayores diversidades de especies que zonas con producciones primarias variables.

Competencia: Las relaciones competitivas pueden tender a la eliminación o exclusión de la especie menos eficaz. Sin embargo, la competencia funciona durante el proceso evolutivo como una fuerza selectiva hacia la diferenciación de los nichos lo que tiende a producir especies especialistas con nichos más estrechos (estrategas K); como consecuencia de ello es posible la coexistencia de mayor cantidad de especies. O sea, comunidades que hayan tenido fuertes interacciones competitivas durante un tiempo evolutivo suficientemente largo, tienden a ser más diversas. Esta hipótesis es bien difícil de probar pues, aunque la competencia pudo haber

influido en el pasado, ahora que ya ha ocurrido la diferenciación y reducción del nicho puede ser mínima o inexistente. Sin embargo, existen algunos ejemplos que podrían apoyar esta teoría. Por ejemplo, las comunidades de aves de los Andes podrían dar evidencias de esta teoría. Se estudiaron dos picos montañosos uno aislado y otro perteneciente a una cordillera y se determinó que la colonización y por tanto la riqueza de especies era mucho menor en el pico aislado, perdiendo un porcentaje de alrededor del 80% de las especies. Sin embargo, el 70 % de las especies presentes había expandido su rango altitudinal en comparación con las del otro pico más diverso, posiblemente debido a la ausencia de especies competidoras.

Depredación: Un depredador que se alimente de diferentes especies, al eliminar selectivamente a sus organismos presa disminuye el tamaño de las poblaciones de estas, reduciendo la competencia dentro y entre las poblaciones. Esto permite la coexistencia de especies presa sin que sean excluidas por la competencia directa.

Un ejemplo de esto lo tenemos en Jamaica, donde los arrecifes coralinos prácticamente desaparecieron al ser excluidos por poblaciones de algas (de unas pocas especies) que compiten más eficientemente que los corales (que mostraban una alta diversidad) por los nutrientes y el sustrato. Esto se debe a que la sobrepesca aniquiló a las poblaciones de peces herbívoros y una epidemia causó una mortandad masiva de erizos negros, estas dos especies son las que mantienen el control sobre las poblaciones de algas y corales impidiendo en situaciones “normales” la exclusión por competencia y la consiguiente disminución de la diversidad.

Todos estos factores que determinan o afectan la diversidad de una comunidad actúan en forma interrelacionada entre sí, lo que dificulta discernir en una situación dada que aspecto es el más importante o influyente.

¿Gremio?

Grupo de especies que comparten una característica común o que explotan un recurso ambiental común (Root 1967).

Estructura en gremios

Para caracterizar la estructura de las comunidades, no basta organizar sus especies componentes en grupos taxonómicos ya que esto es un arreglo por completo artificial. Una manera de describirlas de forma más o menos natural consiste en agrupar a las especies en gremios y sobre la base de estos describir la estructura comunitaria. Un gremio es un grupo de especies que comparten una característica común o que explotan un recurso ambiental común. Los criterios para definir los gremios pueden ser muy variados. Por ejemplo: la categoría trófica puede ser

un criterio, así se pueden definir los gremios sedimentívoros, suspensívoros y ramoneadores (Figura 34). O combinando la categoría trófica y la conducta, podemos decir que en una comunidad de aves tenemos: granívoros de suelo, insectívoros de suelo, insectívoros aéreos, insectívoros de perchas y aves de presa. El arreglo de las especies en gremios permite una caracterización más real de la estructura de la comunidad, e inferir patrones de funcionamiento intrínsecos de las mismas. Los gremios dentro de una comunidad presentan un tamaño relativo entre ellos en dependencia de los recursos que el biotopo ofrece. Así en un lugar donde son abundantes los árboles frutales es de esperar que exista un mayor número de especies dentro del gremio frugívoro, y dentro del gremio de los insectívoros de perchas o de tronco.

La estructura en gremios de una comunidad se define como los modelos en la utilización de los recursos que pueden ser observados en especies coexistentes, asociados particularmente a las similitudes y diferencias en el modo en el que dichas especies explotan los recursos. Dicha estructura varía de un sitio a otro y está correlacionada con las características particulares del hábitat y del recurso fundamental, como son la estructura de la vegetación y la disponibilidad de alimentos; así como con el tipo y distribución de los sustratos de forrajeo (Holmes y Recher, 1986).

Según Wilson (1989) las comunidades representan agregaciones individuales casuales (accidentales) de aquellas especies capaces de tolerar las condiciones ambientales del medio (Figura 101). La estructura de las comunidades puede estar determinada por factores no balanceados y estocásticos como el disturbio físico y las condiciones cambiantes del medio, por interacciones que se establecen entre las distintas especies como la competencia, la depredación, el mutualismo y el parasitismo, los cuales pueden ocurrir o no simultáneamente, o por procesos evolutivos como la colonización, extinción y especiación, entre otros. Dichos factores, unidos a otros como la desigual naturaleza del ambiente y la etología de las especies no sólo controlan la composición de especies de las comunidades naturales, sino también la abundancia y distribución de las poblaciones que las integran.

Figura 101 Criterios para definir gremios y grupos funcionales en los estudios ecológicos



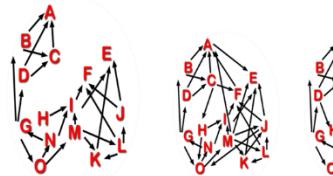
Las teorías relacionadas con el ensamblaje de las comunidades de seres vivos han sido sometidas a una de las mayores controversias existente en el campo de la Ecología; ésta gira en torno a la interrogante de si la composición de las comunidades aparece asociada a procesos determinísticos o puramente estocástico

Durante las tres últimas décadas, la ecología de las comunidades ha proporcionado una serie de conceptos y métodos para abordar los factores responsables de los modelos de las comunidades presentes en ecosistemas naturales y manejados, con el objetivo general de comprender y predecir las respuestas de la biodiversidad a los cambios medioambientales. La idea de que existen reglas que determinan cómo pueden ser ensambladas las comunidades fue inicialmente propuesta por Jared Diamond en una obra titulada *Assembly of Species Communities*, publicada en 1975 y desde entonces, la identificación de vías y dinámica de desarrollo de las comunidades ha sido el objetivo central de los ecólogos encargados de su estudio (Decaëns et al., 2008).

Según Pianka (1999) las reglas de ensamblaje comprenden a aquellos mecanismos determinísticos que gobiernan la formación de modelos comunitarios no aleatorios durante un tiempo ecológico determinado (Figura 102). El objetivo de las reglas de ensamblaje es predecir cual subconjunto de un *pool de especies de una región determinada* pueden tolerar condiciones específicas y formar una comunidad (*concurrir*) en un hábitat específico de dicha región. Para ello, lo primero es predecir la presencia o ausencia de determinadas especies en un hábitat y posteriormente, a partir de los datos de presencia, determinar la abundancia.

Figura 102 Preguntas comunes para comprender las reglas de ensamblaje de las comunidades biológicas

¿Cómo se estructuran las comunidades?

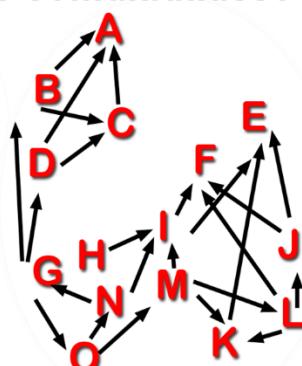


¿Reglas de ensamblaje?

¿Interacciones competitivas?

¿Caracteres morfológicos?

¿Papel funcional?



ÍNDICES DE COEXISTENCIA ENTRE ESPECIES

Estructura trófica

Las comunidades tienen también una estructura trófica, dada por la **organización de las relaciones de alimentación entre las especies**; es decir, por la cantidad y complejidad de las cadenas de alimentación que se establezcan en su seno.

Desde el primer tema habíamos visto como los productores primarios, los organismos autótrofos, plantas y bacterias, asimilan recursos inorgánicos y producen materia orgánica o biomasa que se convierten en recursos alimenticios para el resto de los organismos heterótrofos. Dentro de los heterótrofos ocurre luego una cadena de acontecimientos donde cada consumidor de un recurso se convierte a su vez en recurso para otro consumidor y esto es lo que se denomina **Cadena Alimenticia**. Las cadenas de alimentación representan las relaciones tróficas que se establecen entre los componentes de una comunidad, y su tamaño o grado de complejidad tienen un papel muy importante en la estabilidad de la comunidad. A través de estas cadenas o tramas es que fluyen los nutrientes y la energía (los primeros en forma más o menos cíclica y la segunda en un solo sentido).

En esta cadena existen tres vías generales por las que los recursos de nutrientes fluyen de un nivel a otro: descomposición, parasitismo y depredación, aunque recuerden que como casi todo en la ecología, los límites entre ellas no son tan exactos. Las cadenas tróficas están muy relacionadas con el flujo de la energía dentro del ecosistema. Con relación a ella solo aclararemos algo: generalmente se tipifica las relaciones tróficas dentro de una comunidad con el modelo; Productor Primario (planta) -> consumidor primario (herbívoro) -> consumidor

secundario (carnívoro) -> ... Consumidor terminal (hombre o grandes depredadores), sin embargo, es necesario recordar la existencia de los detritívoros, descomponedores y parásitos. Por ello las cadenas de alimentación pueden ser de varios tipos y grados de complejidad.

Por ejemplo: las comunidades de *Thalassia* (seibadales) son comunidades muy productivas, donde la producción primaria es muy elevada, sin embargo el número de herbívoros que se alimentan de la especie dominante es muy reducido, ya que la mayor parte de la energía fluye por el circuito del detrito, es decir la biomasa fijada fotosintéticamente por las seibas se incorpora a la cadena trófica luego de morir el alga, comenzando entonces la cadena por los detritívoros y descomponedores (vean que no siempre están al final). Igualmente sucede en los manglares y estuarios donde una buena parte de la producción primaria entre por la fotosíntesis de los mangles, y se incorpora al ciclo de nutrientes cuando las hojas caen y son descompuestas y no porque alguien se coma las hojas o frutos.

Figura 103 Representación de las cadenas tróficas.



Estabilidad

La estabilidad es una propiedad que **mide la sensibilidad de una comunidad al disturbio o perturbación**. Las comunidades tienen una estabilidad intrínseca que hace que respondan con mecanismos hemostáticos a las perturbaciones de forma que permanecen en un estado determinado, de una forma más o menos exacta.

Los ecólogos tienen **dos razones para interesarse por la estabilidad**. La primera de ellas se debe al ritmo creciente con que el hombre perturba a las comunidades naturales y agrícolas,

esto hace necesario el conocimiento del modo en que estas comunidades responden a estas perturbaciones y el modo en que probablemente lo harán en el futuro.

La segunda razón es menos práctica, pero más fundamental. Las comunidades estables son lógicamente las que persisten. Entonces probablemente las comunidades actuales (o sea, las que han persistido) tienen propiedades que les confieren estabilidad. ¿Cuáles son estas propiedades? La respuesta a esta pregunta permitirá responder a la gran pregunta: **¿Por qué son como son las comunidades?**

Así por dos razones bastante diferentes es necesario conocer lo que determina la estabilidad o la inestabilidad de las comunidades.

Durante mucho tiempo, a partir de los criterios de Elton (1958) la estabilidad entendida como resistencia y elasticidad fue considerada como una función del número de especies y del nivel de interacción entre ellas. Este criterio llegó a convertirse en un axioma matemático: "crea diversidad y tendrás estabilidad" ya que ciertamente de forma natural las comunidades más diversas son las más estables".

Sin embargo, desde mediados de los años 70 varios autores comenzaron a impugnar esa aseveración, ya sea invirtiendo la relación causa - efecto o planteando que no existe una clara y unívoca relación entre estos dos factores. De hecho, se ha demostrado que por encima de un cierto valor de riqueza e interacciones el sistema se hace dinámicamente más frágil, lo que demostró que un sistema demasiado complejo, no puede ser estable.

Para cuantificar el número de especies con sus relaciones se definió la conectancia como la proporción de las interacciones reales respecto al número de interacciones matemáticamente posibles. Las simulaciones por computadoras demostraron que si la conectancia de un sistema es superior del 10% las oscilaciones se amplifican y una parte de los elementos del sistema desaparece.

¿Cómo un sistema puede ser a la vez complejo y estable? Solo por medio de la compartimentación, es decir la división en subsistemas interactivos de forma que los elementos interactúan fuertemente solo entre sí, pero solo débilmente con los del otro subsistema, del que solo perciben un efecto general. Así se logra coordinar un gran número de elementos con un número limitado de relaciones.

La estabilidad se relaciona directamente con la diversidad, la productividad y otros parámetros comunitarios, pero esta relación no es tan directa y sencilla.

Se pueden analizar dos componentes diferentes de la estabilidad:

Resiliencia: Mide la rapidez con una comunidad vuelve a su estado inicial después de haber sido perturbada.

Resistencia: Mide la capacidad de la comunidad de oponerse a un disturbio, de mantener su estado inicial.

Otro aspecto de la estabilidad se relaciona con el ambiente de la comunidad. Una comunidad que solo es estable dentro de una reducida gama de factores ambientales se dice que es **dinámicamente frágil**. Por el contrario, una comunidad que es estable dentro de una amplia gama de factores del ambiente es **dinámicamente robusta**.

Durante las décadas del 60 y 70 primaba la idea de que mientras más compleja fuera una comunidad más estable sería, a esto se le llamó "**la sabiduría tradicional**". Mayor complejidad implica un mayor número de especies e interacciones más numerosas e intensas entre ellas y con el ambiente físico. Este criterio llegó a convertirse en un axioma: "crea diversidad y tendrás estabilidad", ya que ciertamente de forma natural las comunidades más diversas son las más estables".

Sin embargo, esta "sabiduría tradicional" no se ha visto apoyada por los trabajos más recientes y se ha visto minada principalmente por los resultados de los análisis de modelos matemáticos de comunidades.

Los recientes trabajos prácticos y teóricos no han logrado definir claramente la relación entre **la estabilidad y complejidad**. Esta relación varía con el tipo de comunidad (ej. si es de un hábitat marino o terrestre o si existen o no flujos elevados de energía), con el tipo de perturbación y con la escala en que estamos determinando la estabilidad. De todos modos, parece existir una tendencia general hacia un **aumento de la estabilidad a medida que la complejidad disminuye**. Esto, por tanto, se opone a la "sabiduría convencional".

En relación con estos aspectos para finalizar nos acogeremos al criterio de Margalef (1993) de que en realidad la diversidad alta, es una consecuencia de la estabilidad definida de manera apropiada, pero no una causa, activa o independiente, de dicha estabilidad.

Existe una tendencia a que los **ambientes relativamente estables posean comunidades complejas pero frágiles**, mientras que los **ambientes relativamente variables permiten solo la persistencia de comunidades más simples y robustas**.

También parece probable que las **comunidades complejas**, frágiles, de ambientes relativamente constantes (ej. en las regiones tropicales) sean **más sensibles a las perturbaciones externas**, no naturales y entonces que necesiten más protección que las comunidades más simples y robustas, las cuales están “más acostumbradas” a las perturbaciones (ej. en las regiones templadas).

Los países industrializados se ubican en las regiones templadas, donde los ecosistemas son más robustos y simples, conservan con relativo celo sus ecosistemas y explotan los recursos naturales de los países pobres. Estos últimos, por generalidad, no tienen recursos ni voluntad política para conservar sus ecosistemas sometidos a intensa explotación, y que dé contra son más frágiles. ¿No creen que esto es una ironía? Es realmente una de las tantas cosas que hacen al actual orden mundial tan injusto y vergonzante.

Vale la pena mencionar un importante paralelismo entre la estabilidad de una comunidad y las propiedades de las poblaciones que la componen. En los ambientes estables las poblaciones están sujetas a un grado relativamente elevado de selección K (ej. arrecifes de coral), en los ambientes variables están sujetas a un grado relativamente elevado de selección r (ej. zonas estuarinas e intermareales). Las **poblaciones con selección K** (alta capacidad competitiva, supervivencia elevada y potencial biótico bajo) serán **resistentes a las perturbaciones**, pero una vez perturbadas tendrán poca capacidad de recuperación (baja resiliencia). En cambio, las **poblaciones con selección r tendrán poca resistencia, pero una mayor resiliencia**. Esta relación inversa entre resiliencia y resistencia parece ser bastante universal e importante.

Lo dicho anteriormente se puede interpretar como que los factores que actúan sobre las poblaciones que componen las comunidades, refuerzan las propiedades de esta. Esto es un ejemplo de cómo las interacciones que ocurren en un nivel de organización de la materia viva influyen en las propiedades de un nivel superior.

Para finalizar este tópico mencionaremos lo dicho por Margalef en 1993: **la diversidad alta, es una consecuencia de la estabilidad definida de manera apropiada, pero no una causa, activa o independiente, de dicha estabilidad.**

Sucesión ecológica

La estructura y el funcionamiento de las comunidades varían en el espacio, pero también existe una variación en el tiempo dada por la dinámica propia de los recursos y las condiciones ambientales.

Existen **dos tipos de cambios temporales** en las comunidades, uno que ocurre en muchas especies (particularmente las de vida corta), cuando su importancia relativa en la comunidad cambia de **forma estacional**, ya que los organismos realizan sus ciclos vitales de acuerdo con la época del año. Este no es el cambio temporal que nos ocupa, ni tampoco las variaciones de la abundancia de las poblaciones de un año a otro, cuyos mecanismos y esquemas son bastante claros, sino que centraremos nuestra atención en otro tipo de cambio temporal. La sucesión ecológica se define como una secuencia temporal, continua, direccional y no estacional de colonización y extinción de las poblaciones de las especies en un hábitat (Figura 104).

Figura 104 Definición de sucesión ecológica

Sucesión ecológica:
se define como una secuencia temporal, continua,
direccional y no estacional de colonización y extinción
de las poblaciones de las especies en un hábitat



A partir de esta definición podemos afirmar lo que ya seguramente ustedes conocen, al menos de una forma intuitiva, y es que las comunidades no son entidades estáticas sino dinámicas, y cambian en el tiempo no de una forma aleatoria sino razonablemente predecible en una dirección.

Esta definición general comprende una gama de secuencias de sucesión que se producen a diferentes escalas de tiempo y como resultado de mecanismos diferentes. Podemos hablar de tres tipos de sucesiones diferentes:

Degradativas (o heterotróficas): Son las sucesiones que ocurren cuando un paquete de materia orgánica muerta es explotado por una comunidad de microorganismos y organismos detritívoros. El paquete de materia muerta puede ser el cuerpo de un animal o planta, una deposición de heces, la exuvia (o muda) de un artrópodo o el regurgito de un ave tiñosa. Estas sucesiones se producen en escalas de tiempo relativamente breves (de meses o años) y solo participan organismos heterótrofos (la materia orgánica ya está sintetizada).

En estas sucesiones las diferentes especies aparecen y desaparecen una tras otra en secuencia, a medida que la degradación física y química de la materia orgánica agota ciertos recursos y

convierte en disponibles otros. Las sucesiones degradativas llegan a su fin cuando el recurso ha quedado completamente metabolizado y mineralizado (Figura 105).

Figura 105 Ejemplo de sucesión degradativa o heterotrófica

Tipos de Sucesiones

- ❖ Degradativas o heterotróficas



En este tipo de sucesión los hongos juegan un papel esencial, por ser capaces de digerir materiales refractarios (ej. celulosa y lignina) y por tener, en general, menores requerimientos nutritivos que los animales. Los hongos ocupan los primeros niveles dentro de este tipo de sucesión y facilitan el ataque de los animales detritívoros. Probablemente la mayor parte del alimento consumido por estos últimos es tejido fúngico.

Autotróficas alogénicas: Existe un hábitat abierto a la colonización, el cual no es degradado, ni desaparece, sino que es meramente ocupado. Intervienen siempre organismos autótrofos. Las sustituciones seriales de las especies ocurren como resultado del cambio en agentes o fuerzas fisicoquímicas.

Un ejemplo clásico de este tipo de sucesión es la transición entre las marismas saladas y los bosques, en las regiones templadas de Gran Bretaña. El estudio de mapas actuales e históricos, y del registro estratigráfico de las especies vegetales, ha demostrado que la deposición de limo y tierra ha ido adelantando poco a poco la línea de la costa hacia el mar. Ello ha producido un desplazamiento progresivo de las especies en dirección al mar. A consecuencia de esto las marismas saladas se han extendido unos 800 m hacia el mar, mientras que el bosque ha ido invadiendo los límites internos que ocupaban las marismas. En este caso el agente físico responsable de la sucesión es la deposición de limo y sedimentos. Aunque agentes biológicos como las hormigas con su acción bioturbadora (remoción y mezcla del sustrato) y la caída de

las hojas de los árboles influyen en la deposición del limo, esto demuestra lo difícil que es clasificar este tipo de fenómenos.

Autótroficas autogénicas: Se diferencian del tipo de sucesión anterior en que la causa de la sustitución serial de las especies se debe a la acción de procesos biológicos que modifican las condiciones y/o los recursos del ambiente. En estas sucesiones una de las primeras especies puede alterar las condiciones o la disponibilidad de recursos de un hábitat de tal modo que posibilita la entrada de otras nuevas especies, a. este proceso se le denomina **facilitación**.

Por ejemplo, en una zona de Alaska ha ocurrido la retirada relativamente rápida (aproximadamente 250 años) de un glaciar casi 100 km tierra adentro. Ello ha permitido describir el proceso de sucesión basándose en observaciones directas y en la determinación de la edad de los árboles. La existencia del glaciar durante siglos “limpió” el suelo de nutrientes, quedando muy escasas cantidades de estos. La colonización la comienzan algunos musgos y líquenes que pueden sobrevivir gracias a su simbiosis con autótrofos, durante años se acumulan nutrientes a partir de los cuerpos muertos de estos vegetales, enriqueciéndose poco a poco el suelo. Luego comienzan a aparecer algunas especies herbáceas, y en unos 50 años ya existe un matorral arbustivo y hasta árboles de 10 m de altura. Una de las principales fuerzas que impulsan la sucesión es el cambio en las condiciones del suelo ocasionado por las especies pioneras (musgos y líquenes) que poseen simbiontes fijadores de N atmosférico y permiten la acumulación de nutrientes nitrogenados en el suelo.

Los dos últimos tipos de sucesión analizados tardan típicamente varios cientos de años en mostrar cambios evidentes y generalmente la vida de un investigador no basta para seguirla (excepto algunas “rápidas” como la de algas en un substrato descubierto). Pero afortunadamente a veces se puede obtener información a partir de que las fases de la sucesión en el tiempo generalmente están representadas por gradientes de la comunidad en el espacio. Por ejemplo, en el caso de la sucesión de las marismas en Gran Bretaña, se detecta una transición gradual en la composición de la vegetación de la tierra en dirección al mar; en el ejemplo de Alaska los investigadores registraron que la edad máxima de los árboles disminuye a medida que nos acercamos al glaciar. Además, el registro estratigráfico, o sea las secuencias de estratos geológicos en el suelo, brinda información muy valiosa para fechar la edad del material fósil. Las especies pionero (primeras colonizadoras) generalmente son estrategas r (oportunistas y de crecimiento rápido), y luego son reemplazados, poco a poco, por estrategas K. Por ello puede verse que en una sucesión generalmente se produce gradualmente una disminución en la tasa de crecimiento relativa de las especies, así como una la disminución en la tasa fotosintética.

Ahora ¿Llegan las sucesiones a una **etapa final o clímax**? La respuesta a esta pregunta es toda una polémica dentro de la ecología. Clímax se denomina a la **comunidad en una etapa final o terminal** de la sucesión. Según algunos modelos teóricos se puede llegar, bajo ciertas condiciones a un estado maduro o de clímax, pero como la frecuencia de disturbios es generalmente mayor que el tiempo que “necesita” para llegar a este estado, muchos autores consideran este clímax como un concepto teórico que no se verifica en la naturaleza. En la práctica resulta muy difícil identificar una comunidad clímax, por lo general lo que se detecta es que la tasa de cambio de la sucesión disminuye hasta un punto en que no detectamos cambios (lo cual no quiere decir que estos no ocurran). En esta polémica se inserta **el problema de la escala**, un bosque, o una sabana que parecen haber alcanzado una estructura estable al estudiarlas en una escala de cientos de metros, puede convertirse en un mosaico de sucesiones en miniatura, cada vez que un árbol cae o un animal muere se crea un hábitat vacío en el que se inicia una nueva sucesión.

Preguntas de autoevaluación

1. Razonar por qué una comunidad que contiene pocos individuos de muchas especies posee mayor diversidad que otra con el mismo número de individuos, pero pertenecientes a pocas especies.
2. Diferencias entre diversidad alfa, beta y gamma.
3. ¿Cuál es el papel de la especie dominante de una comunidad?
4. ¿Qué factores caracterizan la estructura física de una comunidad acuática y una terrestre?
5. Comentar los factores que influyen en la variación espacial y temporal de la estructura de una comunidad.
6. ¿Cuál es la importancia ecológica de los ecotonos? ¿Y del efecto borde? Enumerar los diferentes tipos de diversidad.
7. ¿Cuáles son las características diferenciales más significativas entre diversidad biológica y biodiversidad?
8. ¿A qué causas se atribuye la pérdida de biodiversidad?
9. ¿Cómo repercute la definición de especie en la cuantificación del número de especies diferentes?
10. Indicar de modo aproximado la distribución de especies en los diferentes reinos.
11. ¿Por qué es necesario conservar la biodiversidad?
12. ¿Qué son los santuarios de la biodiversidad?

Tema 3: Ecosistemas

Evolución del concepto de ecosistema

En 1916, F. E. Clements propuso el concepto de sucesión, en el que hizo notar que tanto la composición de especies como la estructura de la comunidad cambiaban con el tiempo. Clements concibió a las comunidades como superorganismos formados por poblaciones de plantas y animales que al interaccionar forman entidades integradas y dinámicas. Propuso que los cambios sucesionales en las comunidades seguían un proceso similar a la ontogenia de los organismos (desarrollo embrionario).

Esta visión superorganísmica de las comunidades contrasta fuertemente con la idea de H. A. Gleason manifestada diez años más tarde. Para Gleason, las comunidades estaban conformadas por poblaciones con arreglos aleatorios que funcionan independientemente, con una distribución común, porque están formadas por especies con necesidades y tolerancias similares y por eso coexisten en un hábitat determinado, pero sin interacciones entre ellas.

Clements puso mucho énfasis en la dinámica temporal y descuidó el aspecto espacial. Gleason enfatizó en los patrones espaciales y puso menos atención en el tiempo. Ninguno de los dos llegó a un concepto integrado de tiempo y espacio.

A mediados de la década del 20 del siglo pasado, algunos ecólogos comenzaron a considerar aspectos funcionales dentro de las comunidades. Charles Elton, durante su estancia en la isla Spitsbergen (a media distancia entre Noruega y el Polo Norte), siendo estudiante de Oxford, desarrolló un nuevo concepto de las comunidades organizadas por las relaciones de alimentación. La cadena pasó con los años a ser red o trama, pero los conceptos básicos se han mantenido inalterables.

Esta idea se extendió, pero no fue hasta 1935 en que se acuña el término **ecosistema**. El ecólogo inglés Arthur George Tansley rechazó ambas nociones, de Clements y Gleason. Enfatizó que la distribución de especies y su ensamblaje estaban fuertemente influidos por el ambiente abiótico asociado, por lo que propuso que la comunidad biótica constituía una unidad integral junto con su ambiente físico. Propuso entonces el término “ecosistema” para designar dicha unidad integral (Figura 106).

Figura 106 Evolución del concepto de ecosistema

Evolución del concepto de ecosistema	
	1935 Arthur George Tansley (1871-1955) <ul style="list-style-type: none">- La comunidad biótica constituía una unidad integral junto con su ambiente físico.- Propuso el término “ecosistema” para designar dicha unidad.
	1942 Raymond Lindeman: <ul style="list-style-type: none">- Ecosistema como un sistema de transformaciones de energía- Esbozó los conceptos de flujo de energía y los ciclos de nutrientes.
	1950 Eugene P. Odum <ul style="list-style-type: none">-Estableció un modelo universal del flujo de energía

La idea del ecosistema como un sistema de transformaciones de energía fue desarrollada por primera vez por un joven ecólogo acuático de la Universidad de Minnesota. En un artículo publicado en 1942, Raymond Lindeman esbozó las principales líneas conceptuales metodológicas que iban a permitir estudiar un sistema tan complejo: los flujos de energía y los ciclos de nutrientes. Adoptó la noción de Tansley del ecosistema como la unidad fundamental y el concepto de Elton de las relaciones tróficas como la expresión más útil para describir la estructura del ecosistema. A los pasos de la cadena denominó niveles tróficos y fue más allá al determinar la existencia de una pirámide de energía, argumentando que una cantidad menor de energía llega al nivel trófico superior debido al trabajo realizado y a la ineficiencia de las transformaciones de energía en el nivel trófico inferior. Se considera que fue quien introdujo el enfoque dinámico y funcional en el estudio de los ecosistemas (Figura 39).

En la década del 50, el concepto de **ecosistema** había penetrado totalmente en el pensamiento ecológico (Figura 107), destacándose Eugene P. Odum de la Universidad de Georgia. Estableció un modelo universal del flujo de energía. Para cada uno de los niveles tróficos, el esquema consistió en una caja representando la biomasa (o su equivalente energético) en un tiempo determinado y los caminos dentro de la caja representan los flujos de energía. Aunque por ser diagramas simplifican la naturaleza, evidencian el principio importante de que la energía pasa de un nivel de la cadena alimentaria al próximo, con pérdida por la respiración y por el paso de alimento no utilizado hacia el circuito de los detritos. A diferencia de la energía, que

viene del Sol y deja el ecosistema como calor, los nutrientes son reciclados y mantenidos dentro del sistema.

Figura 107 Definición de ecosistema

Ecosistema

La comunidad conjuntamente con el ambiente físico en que ella se encuentra

Unidad “discreta” que consiste en partes vivas y no vivas que interactúan y constituyen un sistema dinámicamente estable, mantenido mediante un flujo de energía y el ciclaje de nutrientes.

OJO: No incluye límites espaciales

Propiedades de un ecosistema

1. Carácter sistémico

La palabra ecosistema es la contracción del vocablo “sistema ecológico”, esto es, los ecosistemas son **sistemas**.

Un sistema es un conjunto de elementos, componentes o unidades relacionadas entre sí. O sea, un conjunto de elementos de interacción e interdependencias recíprocas que forman un todo unificado.

2. Componentes

Los ecosistemas son sistemas en donde los componentes o elementos que los conforman son tanto de origen biótico como abiótico.

Los componentes abióticos son:

- Factores físicos (ejemplos: temperatura, presión, luz) y químicos (ejemplos: pH, salinidad).
- Procesos físicos (ejemplos: corrientes, mareas). Son eventos que dependen de la interacción entre varios factores.
- Materia orgánica.

Los componentes bióticos están integrados por:

- Productores (quimio y fotosintetizadores)
- Consumidores
- Descomponedores

3. Carácter abierto

Los ecosistemas, como todo sistema biológico, están abiertos a la entrada y salida de materia y energía.

Lo que constituye una salida para un ecosistema dado representa una entrada para otro ecosistema colindante. Así, por ejemplo, la pérdida (salida) de suelo y nutrientes por efectos de la erosión en un ecosistema boscoso bajo explotación, constituye la entrada de sedimentos y nutrientes en un lago localizado río abajo.

Por otra parte, los ecosistemas no siempre tienen fronteras bien definidas. Este problema se acentúa cuando existe un gradiente o ecocлина, de tal forma que el ecosistema gradualmente se va transformando en otro. El concepto de ecocлина se refiere al gradiente geográfico producido por respuestas de la vegetación a gradientes ambientales de lluvia, temperatura, concentración de nutrientes y otros factores abióticos. El concepto de ecocлина tiene un carácter más gradual o menos discontinuo que el de ecotono.

4. Mecanismos de retroalimentación

Los ecosistemas poseen componentes que interaccionan estableciendo mecanismos de retroalimentación. Pueden ser estabilizadores (negativos) o desestabilizadores (positivos). La falta de mecanismos estabilizadores o de control puede conducir a una destrucción del sistema, mientras que lo que hace a un sistema dinámico son sus mecanismos de retroalimentación positivos, sin los cuales no habría crecimiento ni desarrollo. Ejemplo de retroalimentación positiva: el crecimiento geométrico de las poblaciones.

La retroalimentación negativa es uno de los mecanismos más extendidos en la regulación de los fenómenos naturales que conducen a la homeostasis del ecosistema.

Muchos sistemas ciberneticos tienen un controlador central, por ejemplo, el hipotálamo en el ser humano. Los ecosistemas, en cambio, no poseen un controlador central, sin embargo, esto no los hace menos ciberneticos. Dentro de los ecosistemas existen 2 subsistemas o redes superpuestas: un subsistema primario o red trófica en la que fluyen materia y energía, y un subsistema secundario, o red informacional, que regula dichos flujos. Es a través de este último que se establecen mecanismos de retroalimentación en los ecosistemas. Sin esta red de información la naturaleza sería caótica, desordenada y desequilibrada. Son factores, procesos e interacciones que sirven para controlar el flujo de materia y energía: señales tales como sonidos, sabores, olores, campos magnéticos, etc. Se ha visto por ejemplo como el fuego puede disparar

mecanismos de germinación en semillas enterradas, como la duración del día y la noche determinan el inicio de las migraciones de aves, como las secreciones de un animal delimitan zonas territoriales, como unos cuantos milímetros de lluvia disparan la producción de hojas en una selva tropical. Muchas especies de plantas producen sustancias químicas para protegerse de la herbivoría, y en los animales la secreción de sustancias venenosas es un mecanismo de defensa importante

5. Propiedades emergentes

Siendo la totalidad lo que identifica a un sistema, es de suponer que presenta características referidas al todo que resultan distintas a las propiedades de las partes de ese todo consideradas aisladamente (propiedades aditivas), el sistema, el todo, es más que la suma de sus partes, ya que lo esencial radica en las interacciones entre los elementos (Figura 108).

El conocimiento de las especies de un ecosistema probablemente no permitirá predecir la resistencia de éste a la pérdida de nutrientes. Procesos del ecosistema tales como la productividad primaria, el ciclo hidrológico, la erosión, son mejor y más fácilmente estudiados con un enfoque global (holístico) que mediante el análisis y la suma de cada uno de sus componentes.

Figura 108 Resumen de características de un ecosistema

Características de los ecosistemas ...
1. Carácter sistémico
2. Componentes
3. Carácter abierto
4. Mecanismos de retroalimentación
5. Propiedades emergentes



- Estabilizadores (negativos)
- Desestabilizadores (positivos).

- Productividad
- Flujos de energía
- Ciclos biogeoquímicos

Situación actual de los estudios de ecosistemas

Los ecólogos están conscientes de que su visión de los procesos a nivel de ecosistemas está fuertemente limitada por la gran duración de los procesos. El entendimiento adecuado y la interpretación correcta de las funciones totales del ecosistema, así como de su alteración por la perturbación natural o humana, precisa de mediciones continuas por períodos muy prolongados. El establecimiento de investigaciones sólidas, integradas a largo plazo, constituyen la solución a este problema; sin embargo, son escasos los estudios de este tipo.

Los datos cuantitativos acerca de los distintos procesos a nivel de ecosistemas son muy limitados. Esto no es necesariamente un fallo de los estudios ecosistémicos, sino más bien el resultado natural de la historia, tan breve, de este tipo de estudios, aunado a su inherente complejidad biológica. Mucho queda aún por investigar. Hay que continuar con estudios descriptivos, necesarios para definir el sistema.

El estudio de las interacciones entre ecosistemas es tan importante como el de un ecosistema específico. En efecto, hay zonas críticas desde el punto de vista ecológico, tales como la interfase tierra-mar a lo largo de las costas o el ecotono entre bosques y sabanas.

Falta mucho por dilucidar acerca del metabolismo microbiano, el cual es una parte muy significativa del metabolismo total del ecosistema. Las implicaciones energéticas del papel de los microorganismos son impresionantes: tanto en los suelos como en los sedimentos acuáticos, existe una gran producción secundaria de microorganismos que consumen entre un 25% y un 50% de la energía disponible de la fotosíntesis neta de la comunidad. Son necesarios más datos sobre producción y biomasa subterránea, biomasa de micorrizas y sobre actividad de herbívoros para corregir las estimaciones de productividad primaria. La investigación futura debe también buscar una comprensión más amplia de las redes y de la longitud de las cadenas tróficas, documentando su variabilidad en el tiempo y en el espacio. El estudio de estos aspectos debe conducir a la elaboración de modelos con capacidad predictiva, que permitan explorar los patrones de flujo de energía y reciclaje de nutrientes y su variación espaciotemporal (Figura 109, 110).

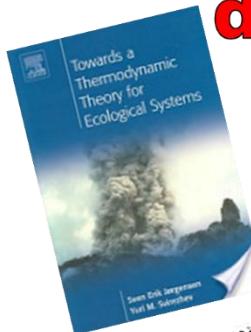
Figura 109 Energía como factor común entre los sistemas biológicos.

¿Ecología?

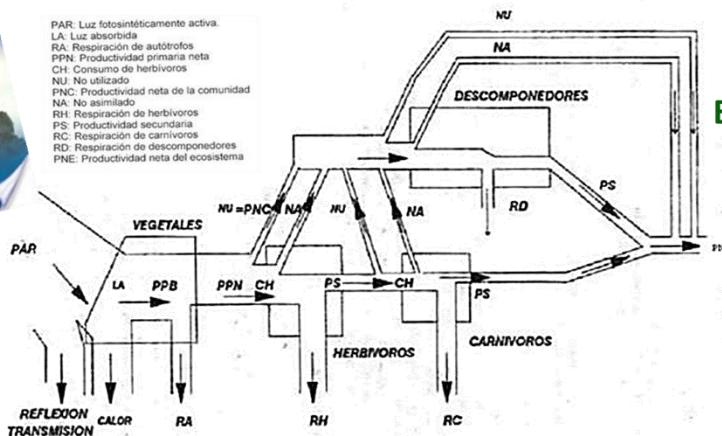


Figura 110 Teoría metabólica propuesta por Eugene P. Odum

Teoría metabólica de la Ecología



PAR: Luz fotosintéticamente activa.
LA: Luz absorbida
RA: Respiración de autótrofos
PPB: Productividad primaria bruta
CH: Consumo de herbívoros
NU: No utilizado
PNC: Productividad neta de la comunidad
NA: No absorbida
RH: Respiración de herbívoros
PS: Productividad secundaria
RC: Respiración de carnívoros
RD: Respiración de descomponedores
PNE: Productividad neta del ecosistema



Eugene P. Odum
(1913 – 2002)

Ecología Bioenergética

Estudio de las **vías y mecanismos** por medio de los cuales la **energía** entra y es **almacenada, utilizada o perdida** en los procesos de mantenimiento, crecimiento y reproducción en los seres vivos, y su **extrapolación a niveles poblacionales y ecosistémicos**

(Hartman y Hayward 2006).

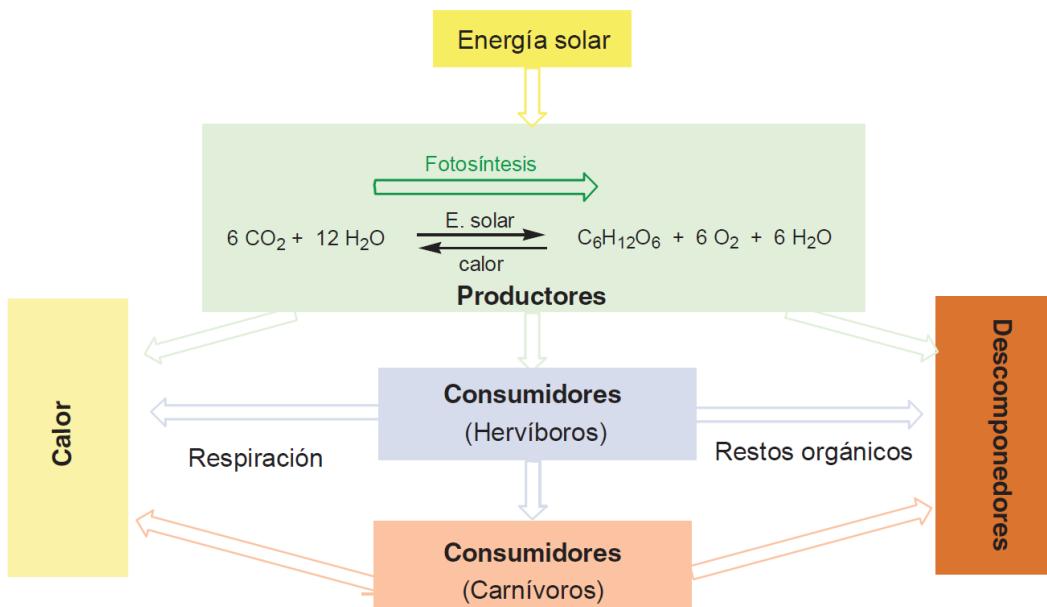
Flujo de Energía en los Ecosistemas

La energía de los ecosistemas viene del exterior, es captada por los organismos y después va pasando de unos a otros, de forma que cada uno de ellos la utiliza para sus funciones vitales, creándose un flujo de energía.

Cada organismo desempeña un papel distinto en la utilización de la energía a través del flujo establecido (Figura 111). Primero se encuentran los **productores**, que son los encargados de captar y aprovechar la energía que llega del exterior al ecosistema: son los organismos que realizan la fotosíntesis y los quimiosintéticos. A continuación, se sitúan aquellos organismos incapaces de captar la energía exterior o **consumidores** (herbívoros y carnívoros), teniendo que tomarla de los productores. Por último, los **descomponedores** utilizan los restos de organismos y deyecciones, convirtiendo las sustancias orgánicas en productos inorgánicos mediante procesos de fermentación y respiración.

El flujo de energía va disminuyendo a través de los distintos niveles del ecosistema porque parte de esta energía es utilizada por los organismos en la respiración y se libera en forma de calor. Sin embargo, se cumple la primera ley de la termodinámica ya que la energía que entra en el ecosistema es igual a la que se acumula en forma de materia orgánica en los niveles que componen el ecosistema, más la que se desprende como calor. En los ecosistemas acuáticos cada nivel trófico cede al siguiente, por término medio un 10% de la energía que le llega, en los terrestres la proporción es aún menor.

Figura 111 Flujo de energía en un ecosistema.



1. Producción primaria

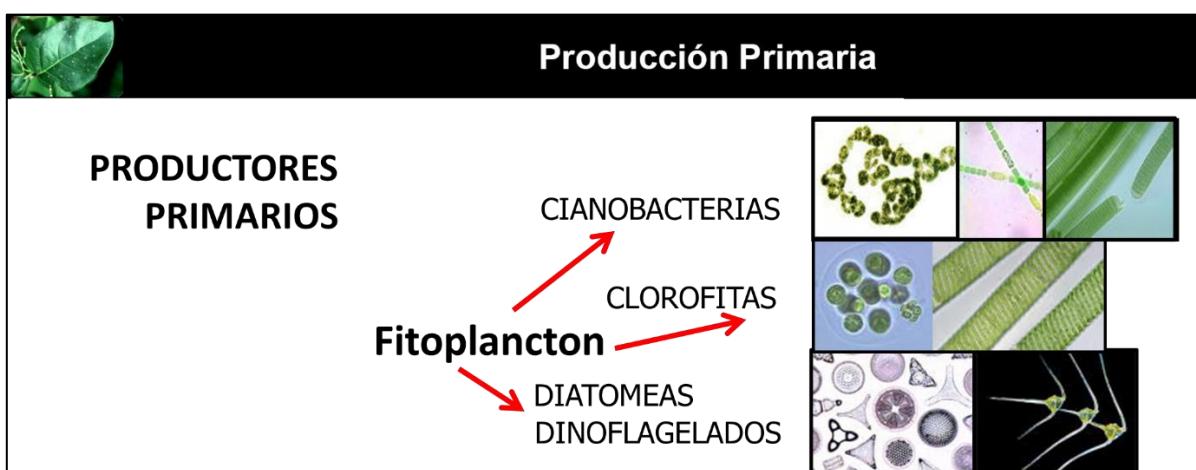
El flujo de energía a través del ecosistema comienza con su fijación por las plantas y otros organismos a través de la fotosíntesis. **La Producción Primaria (PP)** es la cantidad de materia orgánica (biomasa) sintetizada por los autótrofos como resultado de la foto o quimiosíntesis. Se denomina producción primaria porque es la primera forma de almacenamiento de energía en un ecosistema. Los principales productores son las plantas verdes terrestres y acuáticas; aunque la fotosíntesis bacteriana y la quimiosíntesis pueden contribuir también a la formación de nueva biomasa, pero esta contribución es insignificante (Figura 112 y 113).

Como representa la cantidad de biomasa que el ecosistema acumula por unidad de superficie o volumen, la producción puede expresarse en términos de biomasa. La biomasa es un parámetro de referencia obligada en el estudio de la estructura y función de un ecosistema. Es el peso de la materia orgánica seca por unidad de superficie o volumen; se refiere a materia orgánica seca porque las moléculas de agua no contienen energía utilizable y porque el contenido de agua de los diferentes organismos varía considerablemente.

Figura 112 Principales productores primarios en ecosistemas terrestres



Figura 113 Principales productores primarios en ecosistemas acuáticos



La PP también se expresa en términos de energía porque la biomasa representa la cantidad de energía almacenada en los enlaces químicos presentes en los compuestos que la forman; las unidades pueden ser kcal/ha o kcal/m². Una caloría (cal) equivale a la cantidad de calor requerida para elevar la temperatura de 1 g de agua 1° C. La magnitud oficial de la energía es el joule (J) = 0,2390 cal.

Si se conoce el valor calórico de la planta, puede convertirse el peso seco a kilocalorías. El contenido de energía de un peso determinado de material vegetal o animal se calcula colocando el material seco en un calorímetro y determinando la cantidad de calor desprendido.

Conceptos esenciales:

Biomasa: Es el peso de la materia orgánica seca por unidad de superficie o volumen (kg/ha o g/m²). Representa la cantidad de energía almacenada en los cuerpos.

Energía: Capacidad para hacer un trabajo

Tasa de producción (*productividad*):

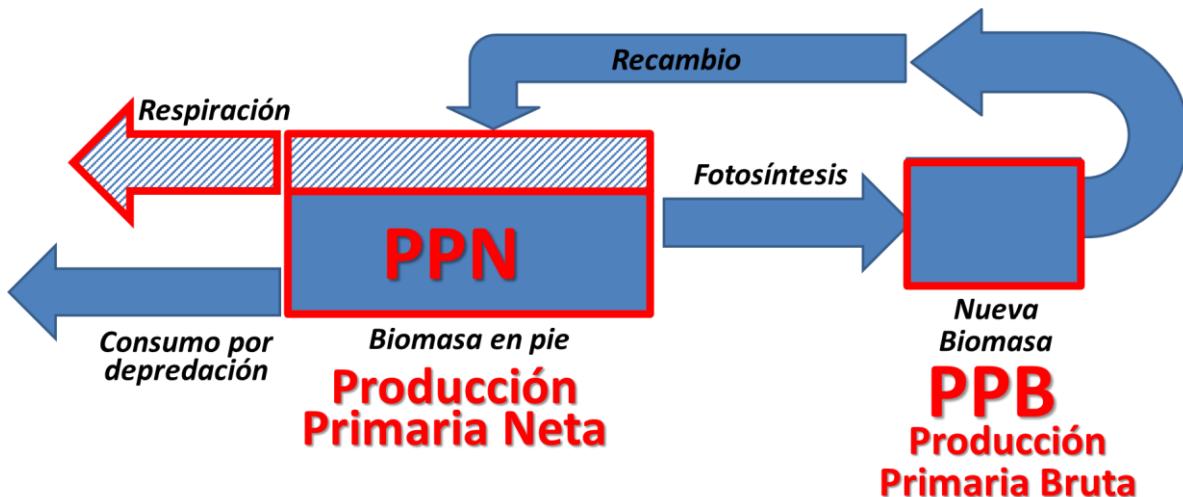
Producción de energía (o biomasa) por unidad de tiempo.

El interés generalmente radica en las tasas de producción, esto es, la producción por unidad de tiempo. Cuando se expresa con referencia a distintos períodos de tiempo: horas, días, años se dice productividad. El año es el intervalo más conveniente. Hay autores que usan producción o productividad indistintamente. La **producción primaria bruta (PPB)** es la cantidad total de energía asimilada por las plantas a través de la fotosíntesis (de modo que la producción primaria bruta es equivalente a la fotosíntesis), pero no es enteramente aprovechable para el crecimiento o aumento de la biomasa, porque parte de la energía fijada a través de la foto (o quimiosíntesis) es utilizada para satisfacer las demandas respiratorias (mantenimiento). En la respiración se oxidan las moléculas orgánicas para obtener la energía necesaria para los procesos vitales. En la respiración aerobia se consume O₂ y se desprende CO₂ y agua, por lo que, en cierta forma, es lo contrario de la fotosíntesis que emplea CO₂ y agua desprendiendo O₂.

La producción bruta es lo asimilado realmente por los autótrofos y la **producción primaria neta (PPN)** lo que queda de la PPB al descontar la respiración de estos; o sea la biomasa (o energía equivalente) disponible para los heterótrofos (PPN = PPB – R autótrofos) (Figura 114).

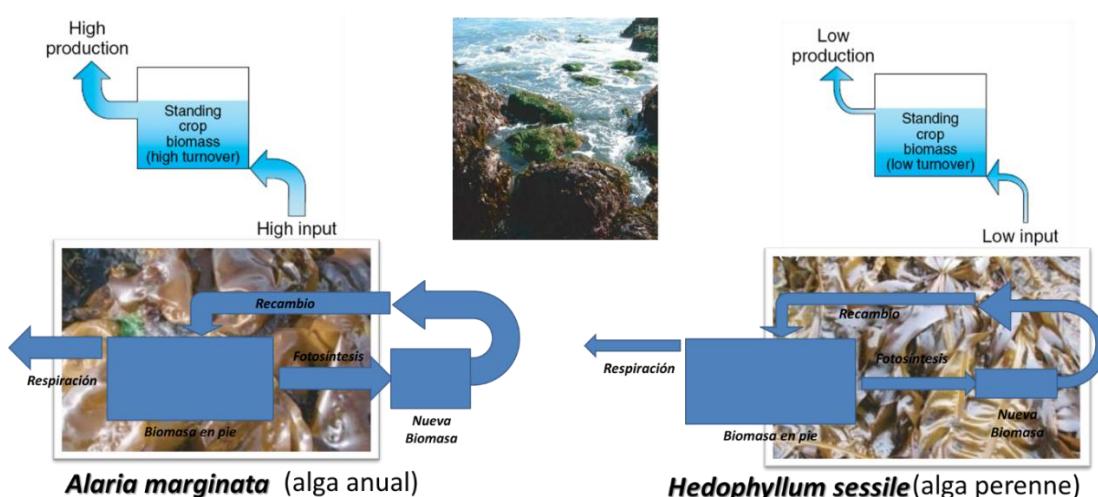
La PPN considera sólo la producción que genera nueva biomasa (crecimiento). Cuando la producción primaria neta es positiva, la biomasa de las plantas del ecosistema va aumentando. Es lo que sucede en un bosque joven en el que los árboles van creciendo y aumentando su número. Cuando el bosque ha envejecido, sigue haciendo fotosíntesis, pero casi toda la energía que recoge la emplea en la respiración, la producción neta se hace cero y la masa vegetal ya no aumenta. O sea, los ecosistemas con elevadas biomassas (standing crops) como el bosque tropical húmedo requieren tanta respiración autótrofa para su mantenimiento que tiende a haber una relación PPN/PPB baja.

Figura 114 Representación de la producción primaria bruta y la producción primaria neta.



Se debe hacer una distinción cuidadosa entre la productividad y las estimaciones de la biomasa en pie, particularmente porque las dos no tienen que estar necesariamente relacionadas. Por ejemplo, dos poblaciones en equilibrio, en los cuales la entrada es la misma que la salida, pueden tener exactamente la misma biomasa en pie, pero diferir drásticamente en la productividad ya que el recambio puede variar de una a otra. Por ejemplo, en la franja donde rompen las olas, desde Alaska hasta California, dos especies de macroalgas crecen en las rocas. El alga *Alaria marginata* es anual, con altas tasas de crecimiento, mientras que *Hedophyllum sessile* es perenne y tiene, comparativamente, menores tasas de crecimiento. Aunque ellas difieren grandemente en las tasas de producción, a mediados de julio, durante el pico de la estación de crecimiento, ambas especies tienen biomassas en pie, equivalentes (Figura 115).

Figura 115 Ejemplos de algas con diferente productividad.



Eficiencia de la producción primaria

A partir de análisis teóricos y evidencias experimentales pueden realizarse cálculos sobre la producción máxima posible en la Tierra a partir de la eficiencia máxima potencial de la fotosíntesis. En el concepto de eficiencia no interesa sólo la cantidad total de energía asimilada por el ecosistema en términos de energía química, sino que proporción constituye del total de energía luminosa que llega al ecosistema; esta proporción se conoce como eficiencia de Lindeman (P/L). Es el cociente entre la producción neta (PPN) y la luz absorbida (L) por los productores del ecosistema.

La incidencia máxima de energía solar sobre la superficie del globo puede calcularse en unas 7000 kcal /m²/día. Mucha de esta energía, sin embargo, se encuentra en la parte ultravioleta e infrarroja del espectro, la cual no es efectiva en la fotosíntesis. De las 7000 kcal iniciales, cerca de 2735 kcal pueden invertirse potencialmente en el proceso de la fotosíntesis. Cerca del 30% de esta energía disponible se disipa en absorción inactiva, con el restante 70% útil para la formación de intermediarios fotoquímicos, pero de nuevo se produce una importante pérdida de energía en compuestos intermediarios inestables.

El proceso de fotosíntesis podría llegar a tener una eficiencia teórica de hasta un 9% de la radiación que llega a las plantas, o sea, un máximo teórico del 9% de la energía del sol puede transformarse en compuestos estables de carbono, oxígeno e hidrógeno (CH₂O). Estas 635 kcal/m²/día, el límite superior de la producción bruta, se convierte en una masa de unos 165 g de materia orgánica /m²/día que deben repartirse entre la respiración y la producción neta. La respiración debe alcanzar un valor mínimo del 25% de la producción bruta, con lo cual el máximo de la producción primaria neta sería de 124 g/m²/día. Como este límite óptimo teórico está basado en una iluminación máxima, eficiencia máxima de conversión de luz en compuestos orgánicos y mínima respiración, es obvio que ninguna planta presenta niveles tan altos de producción neta.

El valor récord observado en la producción neta diaria es de 54 g/m²/día en una gramínea tropical creciendo en condiciones de luz intensa. Esta cifra representa tan solo el 44% del máximo teórico. Por lo tanto, existen ciertos factores que hacen que la eficiencia de la producción esté por debajo de la eficiencia de la fotosíntesis.

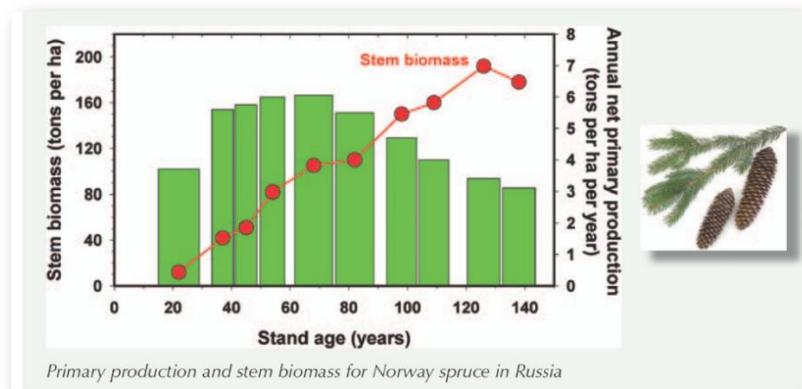
La PPN considera sólo la producción que genera nueva biomasa (crecimiento). Cuando la producción primaria neta es positiva, la biomasa de las plantas del ecosistema va aumentando. Es lo que sucede en un bosque joven en el que los árboles van creciendo y aumentando su

número. Cuando el bosque ha envejecido, sigue haciendo fotosíntesis, pero casi toda la energía que recoge la emplea en la respiración, la producción neta se hace cero y la masa vegetal ya no aumenta. O sea, los ecosistemas con elevadas biomasas (standing crops) como el bosque tropical húmedo requieren tanta respiración autótrofa para su mantenimiento que tiende a haber una relación PPN/PPB baja.

La primera explicación, clásica es que hay un cambio en el equilibrio de la fotosíntesis y la respiración. Como los árboles crecen con la edad, tienen más tejidos que respiran y pierden energía, y proporcionalmente menor área foliar para la fotosíntesis. Pero esta explicación no es apoyada por mediciones recientes que muestran que las pérdidas respiratorias no aumentan mucho con la edad del árbol, porque la mayoría de la madera utiliza poca energía. La segunda hipótesis es la limitación de nutrientes por el nitrógeno como a medida que aumenta la edad de los bosques. El nitrógeno es comúnmente el factor limitante para el crecimiento de los árboles y, como en los bosques más viejos la materia orgánica es más leñosa, se acumula en la superficie del suelo. La madera se descompone muy lentamente en comparación con el mantillo de hojas, por lo que el nitrógeno se inmoviliza en restos de madera en el suelo del bosque.

La tercera explicación, y la idea más reciente, es que a medida que los árboles crecen más grandes, el transporte de agua a las hojas se convierte en limitante. Aumento de la resistencia hidráulica se asocia con la mayor distancia de desplazamiento de agua desde las raíces hasta los estomas de las hojas. Los árboles se cierran los estomas en sus hojas para conservar el agua en sus tejidos y, debido a la fotosíntesis está estrechamente unida con el flujo de CO₂ a través de los estomas, la producción disminuye. Esta hipótesis es consistente con la observación de que los estomas de las hojas cierran más temprano en el día en los árboles de mayor edad en comparación con los árboles jóvenes (Figura 116).

Figura 116 Tendencia de disminución de la productividad primaria neta con la edad de los bosques.



La PPN disminuye con la madurez de los bosques... ¿por qué?

Patrones en la PP

La PPN terrestre global es de $110-120 \times 10^9$ ton de peso seco y la del mar $50-60 \times 10^9$ ton. Los océanos cubren cerca de 2/3 de la superficie del planeta, pero son responsables solo de 1/3 de la PP. El hecho de que la PP varía entre los principales biomas del planeta se presenta en la figura. Un gran sesgo de la evaluación de la biomasa y de la PP en los ecosistemas terrestre es la presencia de estructuras subterráneas (raíces, rizoides y tubérculos) que pueden hacer una gran contribución a la biomasa. Una gran parte de los ecosistemas del planeta producen menos de $500 \text{ g/m}^2/\text{año}$. Esto incluye gran parte de la superficie de la tierra y de los océanos; el océano abierto es de hecho un desierto marino, en el otro extremo con los mayores valores de PP se encuentran las zonas pantanosas, los lechos de algas, los estuarios y los agroecosistemas.

En los ecosistemas terrestres existe una tendencia latitudinal general de incremento de la productividad al disminuir la latitud, o sea existe un gradiente latitudinal de PP. Esto es evidente en biomas nemoriales y en zonas de cultivo. En ecosistemas acuáticos esta tendencia es clara en los lagos, pero no en los océanos. Estas tendencias latitudinales sugieren que la radiación y la temperatura pueden ser los factores limitantes a gran escala en los ecosistemas terrestres. En los océanos un factor limitante esencial son los nutrientes y el suministro de estos depende críticamente de los vientos, las corrientes y la topografía de la costa; de ahí que no aparezca un gradiente latitudinal de PP para los océanos.

Tabla 4 Producción primaria neta PPN y biomasa de diversos ecosistemas

Tipo de ecosistema	Área (10⁶ km²)	PPN por unidad de superficie (g/m² año)	PPN mundial (10⁹ t/año)	Biomasa por unidad de superficie (Kg/m²)
Bosque tropical	17	2.200	37,4	45
Bosque estacional tropical	7,5	1.600	12	35
Bosque perennifolio	5	1.300	6,5	35
Bosques caducífolios	7	1.200	8,4	30
Bosques de coníferas	12	800	9,6	20
Zonas arboladas	8,5	700	6	50
Sabana	15	900	13,5	4
Tierras de cultivo	14	650	9,1	1
Bosque mediterráneo	8	600	5	6,8
Pradera, estepa	9	600	5,4	1,6
Tundra	8	140	1,1	0,6
Matorral	18	90	1,6	0,7
Desierto	24	3	0,07	0,02
Pantanos y marismas	2	2.000	4	15
Lagos y ríos	2	250	0,5	0,02
Total continental	149	773	115	12,3
Arrecifes y lechos de algas	0,6	2.500	1,6	2
Estuarios	1,4	1.500	2,1	1
Zonas de afloramiento	0,4	500	0,2	0,02
Plataforma continental	26,6	360	9,6	0,01
Océanos abiertos	332	125	41,5	0,003
Total marino	361	152	55	0,01
Total global	510	333	170	3,6

Si se relaciona la productividad en un ecosistema con la biomasa de productores aparece un patrón ecológico bastante interesante. En los ecosistemas terrestres no nemoriales en comparación con los bosques, un determinado valor de PPN es producido por una biomasa más reducida. Al comparar los ecosistemas acuáticos con los terrestres ocurre algo similar, para un mismo valor de PPN este es producida por una biomasa menor en los ecosistemas acuáticos. Otra forma de analizar esta tendencia es calcular la proporción P: B (o sea kg producidos por

año/ kg de biomasa). Estos cocientes P:B muestran un promedio de 0.042 para bosques, 0.29 para sistemas terrestres (como prados y matorrales) y 17 para comunidades acuáticas.

La razón principal de este patrón en la tasa de renovación (como se le conoce al cociente P: B) es que una gran proporción de la biomasa en los bosques no es realmente biomasa, sino que es madera (xilema); y además una gran parte del tejido vivo de sostén no es fotosintetizador. En prados y matorrales mayor proporción de la biomasa está viva e interviene en la fotosíntesis. En las comunidades acuáticas, particularmente cuando la producción es realizada por el fitoplancton, el tejido de sostén es prácticamente inexistente y no se acumula biomasa muerta, además la renovación de estos organismos es muy rápida por lo que el cociente de P: B es alto.

Un rasgo importante en las sucesiones ecológicas es que el cociente P: B tiende a decrecer durante la sucesión. Las especies pioneras son plantas herbáceas de crecimiento rápido y con escaso tejido de sostén; así en las primeras etapas de la sucesión la relación P:B es alta. Las especies que dominan finalmente la sucesión son de crecimiento lento pero que alcanzan un tamaño considerable con mucho tejido de sostén no fotosintetizador, por lo que su relación P: B es baja.

Casi todas estas diferencias en cuanto a productividad vienen dadas porque la definición de biomasa incluye tejido muerto. Si se definiera la biomasa como la fracción de tejido vivo del vegetal es probable que las diferencias en la proporción P:B serían muy pequeñas o inexistente. El problema es cómo medir esta fracción viva en la práctica.

Factores que limitan la producción primaria

La radiación solar, el CO₂, el agua y los nutrientes son los recursos necesarios para la PP; mientras que la temperatura (una condición) tiene una fuerte influencia sobre la fotosíntesis. Los factores limitantes en los océanos son diferentes y se analizaran en el tema de los ecosistemas marinos. El CO₂ no es limitante para la PP, a pesar de su relativa baja concentración en la atmósfera; aunque los mecanismos bioquímicos relacionados con el CO₂ afectan notablemente la ganancia fotosintética. Se ha encontrado que ciertas especies no arbóreas que crecen en zonas tropicales fijan C más eficientemente (un mecanismo que aumenta el gradiente de difusión del CO₂ logrando una mayor absorción sin perder más agua), lo que da lugar a que la productividad de estas plantas sea mayor. La ruta bioquímica más eficiente en cuanto a la fijación de C es la del ciclo del ácido C₄-dicarboxilo, las plantas C₄ sintetizan estos ácidos y no muestran respiración a la luz (fotorrespiración) por un acoplamiento interno de asimilación y respiración. Es como si dichas plantas vivieran en una atmósfera con una concentración de CO₂

entre vez y media y 2 veces la normal. Son plantas muy productivas: maíz, caña, millo. La productividad de estos cultivos puede llegar a 5 gC/m²/día. Están adaptadas a climas cálidos, secos. Las elevadas temperaturas y escasez de agua exigen que la planta gaste en respiración una proporción mayor de su energía de PPB, aunque las plantas C₄ superan la restricción de estos ambientes. No alcanzan los niveles de saturación luminosa ni siquiera bajo la luz solar más brillante y siempre producen mayor cantidad sintetizada por unidad de superficie foliar que las plantas C₃.

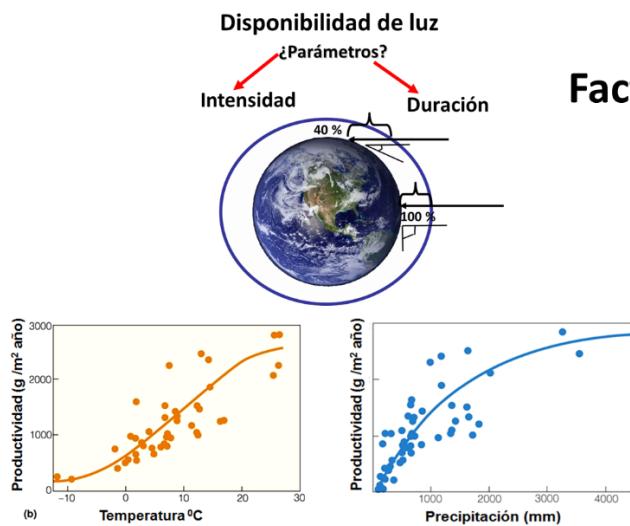
Como se analizó, la luz no es empleada eficientemente por los productores; en una parte del día (mañana y atardecer) la intensidad luminosa puede ser inferior al valor óptimo. Pero incluso cuando se alcanza este valor la mayor parte de las plantas tienen sus hojas en penumbra relativa debido a la superposición de estas. La luz puede ser empleada más eficientemente si otros recursos no son limitantes; así lo demuestran los valores más elevados de productividad en los ecosistemas agrícolas.

El agua si es a menudo un factor crítico; y existe relación asintótica entre la productividad y las precipitaciones en los bosques del mundo. Durante la transpiración se pierde grandes cantidades de agua, cuando existe déficit de agua las hojas cierran sus estomas para reducir la pérdida por la transpiración y ello previene la absorción de CO₂ con la consecuente reducción del ritmo fotosintético. En regiones áridas ocurre un aumento aproximadamente lineal de la PPN con las precipitaciones, pero en los ecosistemas nemoriales más húmedos existe una asintota en la cual la producción no sigue aumentando.

En muchos ecosistemas los nutrientes del suelo pueden actuar como limitantes directas de la producción primaria. Los nutrientes que ejercen una influencia más importante son el nitrógeno y el fósforo. Su liberación de la materia orgánica en descomposición se correlaciona a menudo con la productividad de las plantas. Probablemente no existe ningún sistema agrícola que no responda a la aplicación de nitrógeno con un incremento de la producción primaria.

Existe relación clara entre la PPN por encima del suelo y la temperatura media anual, pero la explicación de ello es compleja. El aumento de la temperatura conduce a un incremento de la tasa de fotosíntesis, pero la respiración también se incrementa casi exponencialmente con la temperatura; el resultado es que la PPN es máxima a temperaturas bastante inferiores a las del máximo de PPB. Las altas temperaturas se asocian también a una alta transpiración y por tanto incrementa la facilidad con que el agua puede llegar a ser limitante. La relación con la temperatura está fuertemente relacionada con los períodos de crecimiento, en los óptimos de temperatura se debe esperar los mayores valores de PPN y crecimiento.

Figura 117 Factores que limitan la productividad primaria.



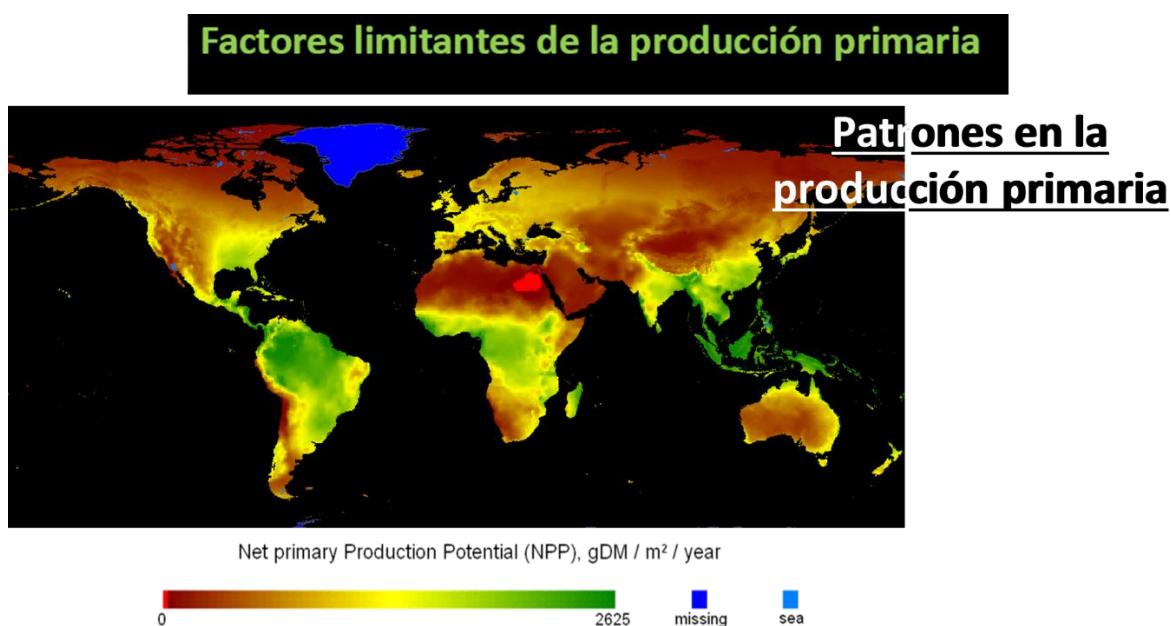
Factores limitantes de la PP

Depende de...

- Disponibilidad de luz
- Temperatura
- Precipitaciones
- Nutrientes
- Depredación
- ...

Los cálculos de producción para varias regiones del mundo basándose en el clima concluyen que una elevada producción se predice en áreas de gran pluviosidad del Ecuador; la producción disminuye en las latitudes intermedias, donde la temperatura es todavía bastante elevada pero la pluviosidad es escasa. En latitudes menores de 40°, la distribución de las lluvias es un factor importante, mientras que a latitudes superiores a 40° la temperatura es más importante. A grandes rasgos, la distribución de la producción está fuertemente relacionada con la distribución del clima global. Pero en un mismo clima existen variables que pueden contribuir a desigualdades en la producción primaria por lo tanto no pueden plantearse generalizaciones simplificadoras. Como el ambiente es multifactorial, en un mismo clima, variables como la exposición del lugar respecto al sol y el tipo de suelo pueden contribuir a desigualdades en la producción primaria (Figura 118).

Figura 118 Patrones espaciales de productividad primaria mundial

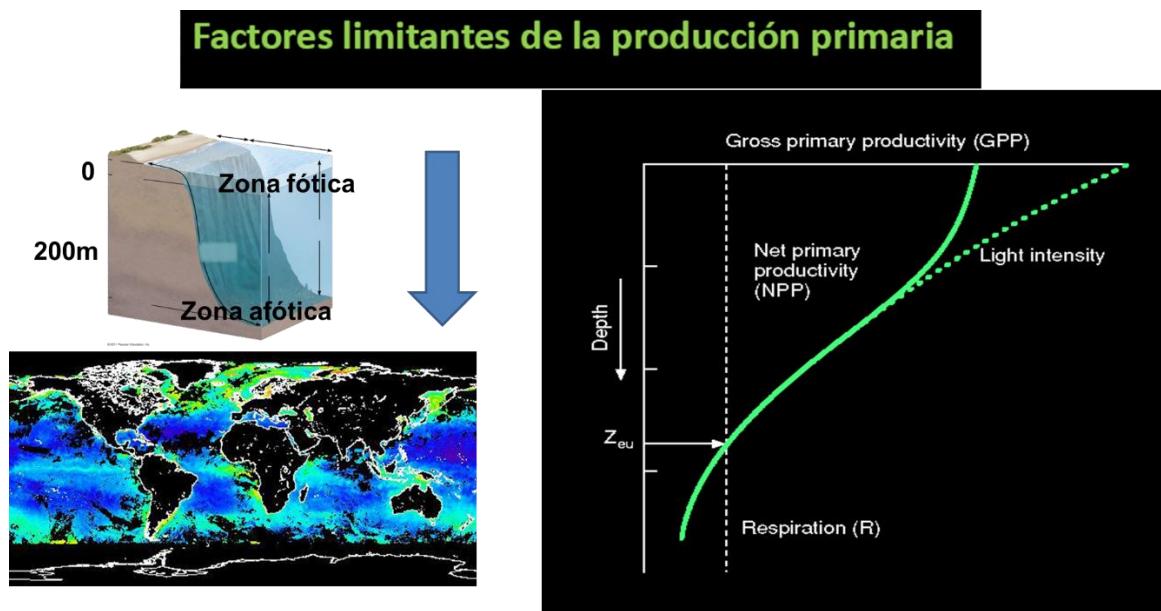


Un factor que puede afectar la PP es la herbivoría; el efecto de los herbívoros sobre la producción primaria se conoce muy poco, a pesar de la enorme importancia en la agricultura. Generalmente se considera que los efectos de los herbívoros sobre la producción primaria deben ser perjudicial, aunque muchas veces no es cierto. El pastoreo de las manadas de ungulados en el Parque Nacional de Serengueti puede imprimir un marcado efecto estimulante en la producción de los órganos aéreos, reconvirtiendo un prado senescente, característico de después de la floración, en un pasto de crecimiento activo. El consumo por parte de los herbívoros representa un estímulo para la producción hasta un cierto nivel. Si se sobrepasa una intensidad óptima de pastoreo, entonces la producción primaria disminuye.

La PPB disminuye exponencialmente con la profundidad, a partir del punto de máxima velocidad de fotosíntesis (en superficie). Esto se debe a que al aumentar la profundidad disminuye la cantidad de energía luminosa disponible producto de la absorción de esta por el agua. La PPN representa un balance entre la producción y la respiración; en alguna profundidad (40 m en el ejemplo) el ritmo instantáneo de fotosíntesis (representado por la curva) será igual al de respiración. A esta profundidad se le denomina de compensación y en ella la cantidad de O₂ y materia orgánica producida por fotosíntesis es igual a la consumida por respiración. En aguas costeras donde la profundidad real es menor que la profundidad de compensación se puede exportar materia orgánica y oxígeno a otros ecosistemas. O sea, si en toda la columna de agua la PPN > 0, entonces queda un “excedente” de estos productos fotosintéticos

Noten que por debajo de la profundidad de compensación la PPN es cero (esto lo indica el cambio negativo en las concentraciones de oxígeno en las botellas claras, sin embargo, existe aún producción primaria. El punto donde la producción primaria bruta es cero se le denomina profundidad crítica a ella llega aproximadamente un 1 % de la luz que incide en superficie, y se define como el límite de la capa fótica (Figura 119).

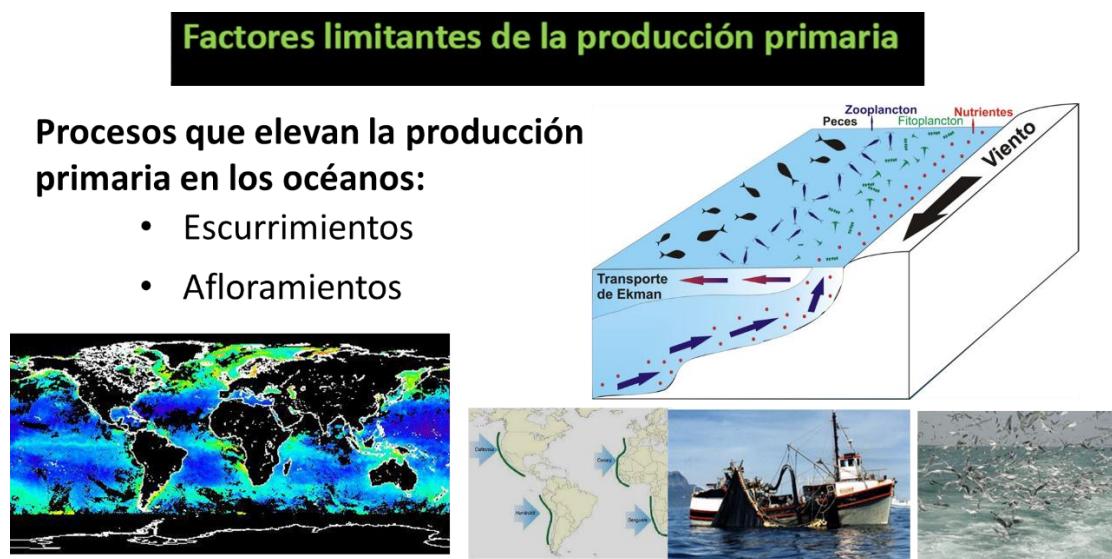
Figura 119 Factores que limitan la productividad primaria en los ecosistemas marinos.



Procesos que elevan la producción primaria en los océanos: **Escurrimientos y Afloramientos**

Ocurre que la capa profunda del océano es rica en nutrientes, pero a ella no llega la luz, por lo que no se realiza la fotosíntesis. La capa de mezcla o superficial tiene suministro de energía solar, pero es pobre en nutrientes. Esta situación permite comprender por qué solo unas pocas zonas en el océano tienen elevados ritmos de producción primaria. En estas zonas dicha producción se sostiene gracias a la entrada de nutrientes por dos procesos físicos: afloramiento y escurrimiento. La definición de afloramiento es muy simple, y es un ascenso de aguas profundas, frías y ricas en nutrientes a la zona superficial del océano. Se produce cuando el viento sopla en dirección paralela a la costa provocando que las masas de agua superficiales próximas a la tierra se muevan en dirección al mar. Al moverse estas masas de agua alejándose de la costa las aguas más profundas ricas en nutrientes “suben” a ocupar su lugar, constituyendo esto un proceso continuo mientras sopla el viento. Factores como la topografía del fondo y de la línea costera también son determinantes en el funcionamiento de los afloramientos. En las zonas de afloramiento se estructura un ecosistema con una zonificación biológica muy marcada (Figura 120).

Figura 120 Procesos de escorrentimientos y afloramientos en los océanos.



Métodos de estudio:

La producción primaria puede ser medida de 2 formas: 1) A partir de los incrementos de biomasa en un período de tiempo dado y 2) A partir de las variaciones de las concentraciones de los gases que intervienen en la reacción fotosintética.

1. Las medidas relacionadas con el aumento de peso incluye técnicas que suelen requerir determinados períodos de tiempo para su medición (días, meses) así como métodos de marcaje y recogida de los órganos fotosintéticos (hojas) y leñosos (tallos, raíces, rizomas). Hay que tomar también en consideración la hojarasca producida. Este tipo de técnicas se suelen utilizar como una medida *in situ* de la producción primaria y sus variaciones a lo largo de un ciclo de crecimiento.

a) Métodos alométricos

Se utilizan en comunidades forestales y con fines de explotación pues los silvicultores utilizan estos métodos para calcular la producción de madera. Se emplean relaciones alométricas que consideran dimensiones de los árboles como son su altura y el diámetro del tronco a nivel del pecho (DAP). El ajuste de las variables puede ser lineal, logarítmico o de cualquier otro tipo, pero lo que es importante es el establecer la función matemática que describa la relación entre los parámetros. El principal problema del método es que no se pueden hacer extrapolaciones a nivel del ecosistema ya que las relaciones alométricas son muy específicas, esto es, dependen de las características de las especies, aunque pueden ser utilizadas en comunidades poco

diversas y obteniendo la relación entre variables usando árboles de distintas edades y a todas o a la mayoría de las especies presentes.

b) Método de la cosecha

Es un método directo y relativamente sencillo para la medición de la producción primaria neta, comprende la remoción de la vegetación a intervalos específicos de tiempo y el secado del material hasta peso constante. Por sus características, es difícil emplear esta técnica en sistemas boscosos, por lo que es recomendable en pastizales y cultivos anuales donde el ritmo de producción va de cero, en el momento de la siembra, al máximo, que se alcanza en el momento de la recolección.

La diferencia en la biomasa en pie (materia orgánica acumulada en un área determinada y en un momento determinado) entre 2 períodos de cosecha expresado como $\text{g/m}^2/\text{unidad de tiempo}$ provee un estimado de la producción primaria neta. O sea, la cantidad de materia vegetal producida en una unidad de tiempo puede determinarse a partir de la diferencia entre la cantidad presente en los dos momentos:

$$\Delta B = B_2 - B_1$$

donde: ΔB : Cambio en la biomasa de la comunidad entre el momento 1 (t_1) y el 2 (t_2).

B_1 : Biomasa en t_1 y B_2 : Biomasa en t_2

Se puede expresar la cosecha en función de la biomasa por unidad de área y de tiempo, por ejemplo, $\text{g/m}^2/\text{año}$. Si se conoce el contenido calórico exacto del material (mediante un calorímetro), la biomasa puede expresarse en unidades de energía ($\text{kcal/m}^2/\text{año}$). Aunque se conoce el contenido calórico de muchas especies, cuando no se requiera mucha exactitud, se puede obtener una estimación a grandes rasgos, ya que se considera que el calor generado por el material vegetal es cerca de 4 a 4.5 kcal (16.7 – 18.8 kJ)/g de materia seca.

Realmente, debería hacerse para cada especie estudiada, así como para cada estación del año porque se ha observado que la vegetación recogida en estaciones diferentes variaba también en contenido calórico. Diferentes partes de la planta tienen un contenido de energía diferente; por ejemplo se muestra en la tabla 5 (media de 57 especies).

Tabla 5 Contenido medio de energía de diferentes partes de plantas (57 especies)

	cal/g peso seco	J/g peso seco
Hojas	4.229	17.694

Raíces	4.720	19.748
Semillas	5.065	21.192

Limitaciones:

- 1) se prescinde de la energía consumida en su propio metabolismo respiratorio por lo que se mide realmente es la cosecha en pie (producción neta). La producción primaria medida por este tipo de técnicas representa la producción primaria neta ya que solo mide lo que se invierte en crecimiento y no permite conocer lo que se pierde por respiración.
- 2) no se tiene en cuenta la cantidad consumida por los herbívoros, existe el inconveniente de subestimar la producción neta pues hay una parte de la biomasa que se pierde por la acción de herbívoros difícil de cuantificar.

Una metodología derivada de la anterior pero que no es destructiva y que se emplea como un índice de la producción primaria consiste en el cálculo de la producción anual de la hojarasca mediante la colecta periódica. Al igual que se procede con las estructuras epigeas, el material se separa en sus componentes y se obtiene el peso seco de cada una de las fracciones por separado. El estudio de los aspectos cuantitativos de la caída de hojarasca es una parte importante en la dinámica de los ecosistemas, ya que permite 1) juntamente con los valores de acumulación de hojarasca determinar los valores de la descomposición 2) conocer la fenología de las especies y 3) cuantificar en una etapa importante del ciclo de nutrientes la vía de flujo de estos al suelo.

Existen diversos factores que producen variaciones en la caída de hojarasca. En los trópicos la estacionalidad es una tendencia común y el pico de hojarasca se relaciona con el período de stress hídrico que caracteriza a la época de seca. Se ha calculado en varios ecosistemas que la producción de hojarasca representa cerca de un tercio de la producción primaria total. La caída de hojarasca ha sido determinada en más de 40 bosques tropicales. Los bosques tropicales son complejos en su estructura y una parte sustancial de hojarasca es interceptada y retenida en los árboles. En la selva tropical lluviosa de Los Tuxtlas, México, la litera es retenida y permanece en las bases de las hojas de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) por largo tiempo, debido a los pecíolos espinosos donde quedan atrapadas las hojas. La litera retenida en el follaje de las palmas se descompone en estas suministrando nutrientes a las plantas. En Los Tuxtlas *A. mexicanum* es una especie importante por su densidad. La capacidad de esta especie de interceptar y retener cantidades sustanciales de litera contribuye a mantener su dominancia en

la comunidad forestal. En el estudio realizado se concluyó que la cantidad interceptada es superior a la calculada en el piso del bosque, lo que indica que la producción de hojarasca es subestimada de forma significativa.

Un problema importante en los estudios de producción de hojarasca es el del reconocimiento adecuado de sus componentes. En la mayoría de los trabajos, la fracción foliar es la mejor definida, aunque en muy pocos casos se hace la separación por especie, dada la dificultad de la identificación. Frecuentemente, los períodos de observación son anuales y con colectas mensuales. Pocas veces los estudios han durado más de tres años. Los estudios con duración menor a un año deben ser tomados con precaución. En muchos estudios se hace un análisis químico del contenido y dinámica de nutrientes en los diferentes componentes de la hojarasca. El tiempo en que el material permanece en las trampas es importante para algunos elementos como el potasio, el cual es rápidamente lixiviado.

La producción de raíces es una parte importante de la producción primaria. Sin embargo, la mayor parte de las mediciones de la producción primaria de los ecosistemas terrestres representan mediciones de las partes aéreas. La producción primaria por debajo del nivel del suelo puede ser igual o incluso mayor que la de las partes aéreas. En comparación con los árboles, las especies herbáceas tienden a producir más raíces en relación con las partes aéreas.

Por tanto, las comparaciones de la producción basadas sólo en las partes aéreas de las plantas son imprecisas. No obstante, son escasos los trabajos donde se reporten estimaciones de este componente de la productividad debido en gran medida a la dificultad de medición. "Esta área de la ecología terrestre exige todavía mucho trabajo antes de que podamos entender correctamente los procesos de la producción terrestre".

Tabla 6 Producción de diferentes órganos de las plantas.

	Partes bajo tierra	% bajo tierra
Herbáceas de zonas templadas (28 spp)	3.9	40
Árboles de zonas templadas (4 spp)	1.9	18

Métodos:

- **Monolitos:** Extracción de bloques de suelo de 25 x 25 x 20 cm hasta la extensión más profunda del sistema radical.

- **Tubos plásticos.** Para evaluar la producción de raíces finas que son todas aquellas con diámetros menores de 5 mm y determinar los incrementos de la biomasa radical. La producción de raíces finas o raicillas brinda información acerca de la efectividad de la absorción de nutrientes. Son tubos perforados los cuales son enterrados en el suelo a una profundidad de aproximadamente 10 a 20 cm. Los tubos se llenan previamente del suelo del lugar tamizado o de vermiculita humedecida en una solución nutritiva o una mezcla de suelo tamizado y limpio de raíces, arena y turba en una proporción de 2:1:1. Los tubos tienen un diámetro de 7 cm y una longitud de 10 a 20 cm. Las perforaciones de los tubos tienen un diámetro de 4 a 5 mm que es el máximo registrado para raíces finas. Se entierra un cierto número de tubos de los cuales se extrae una cantidad determinada a intervalos de tiempo específicos.

En el laboratorio, dependiendo del suelo en el que se encuentren las raíces el lavado puede ser en seco o con agua. Para hacer un cálculo más preciso de la PPN hay que separar las raíces vivas de las muertas considerando la textura, coloración y turgencia lo que hace más difícil la tarea.

Vivas: turgentes, blancas o de coloración clara y textura firme.

Muertas: se rompen fácil y generalmente son muy oscuras.

2. A partir de las variaciones en el consumo o producción de CO₂ o O₂ de la reacción fotosintética. En este caso la producción primaria se expresa como mg O₂ producidos por gramo de peso seco de tejido y por hora o mg de CO₂ fijados por gramo de peso seco y por hora. Este grupo de técnicas puede ser realizado en períodos cortos de tiempo (horas) tanto *in situ* como en el laboratorio, y consisten en la medición de la concentración de CO₂ o de O₂ al principio y al final de un período de incubación del material vegetal bajo condiciones determinadas de luz y temperatura.

a) Asimilación del CO₂

Debido a que la atmósfera contiene poco CO₂ (0.03%), la absorción por las plantas puede reducir sensiblemente su concentración en cámaras cerradas durante un breve período. Esta concentración provee una medida directa de la tasa fotosintética.

La aplicación más conveniente del método es encapsular muestras de vegetación (plantas herbáceas enteras o ramas de árboles) dentro de cámaras claras (la luz debe penetrar para la

fotosíntesis) y medir la concentración de CO₂ en el aire que pasa a través de la cámara. La asimilación del CO₂ por gramo de peso seco o por cm² de superficie foliar es extrapolada a un árbol o bosque completo. El flujo de CO₂ durante el período iluminado del día incluye tanto la asimilación (entrada) como la respiración (liberación) y de esa forma se mide la producción neta. La respiración puede ser calculada separadamente midiendo la producción de CO₂ durante la noche, cuando no hay fotosíntesis. La producción bruta durante el día se calcula entonces adicionando a la tasa de respiración (determinada por la noche) la tasa diurna de producción neta.

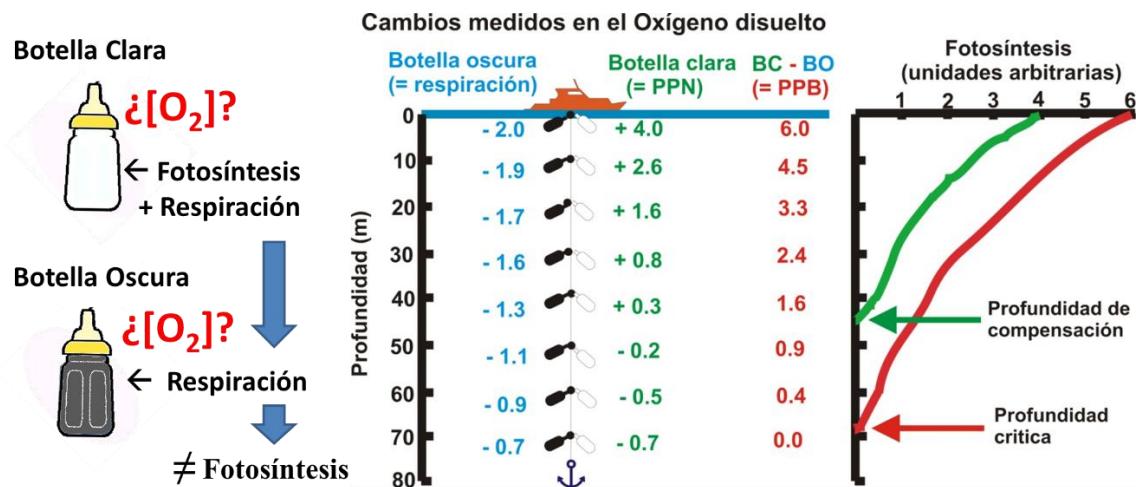
En ecosistemas terrestres el CO₂ se mide mediante un analizador infrarrojo de gases. Estos analizadores miden el cambio en la cantidad de CO₂ contenido en un recinto cerrado de área o volumen conocido, construido con un material transparente, como plexiglás, vidrio o plástico. Se supone que el CO₂ eliminado del aire encerrado en el recinto ha sido incorporado en forma de materia orgánica durante el período de observación indicando, por tanto, la velocidad y el valor total de la actividad fotosintética. Sin embargo, al mismo tiempo que se produce la fotosíntesis también tiene lugar la actividad respiratoria y por lo tanto lo que se obtiene es una medición de la producción neta a corto plazo. Si se lleva a cabo un estudio semejante en un recipiente opaco o de noche, no habrá fotosíntesis, pero sí respiración, y entonces la cantidad de CO₂ liberado en la cámara en un cierto tiempo será una medida de la cantidad e intensidad de la actividad respiratoria. Esta cifra, sumada a la que se obtuvo en el recinto transparente, puede usarse como una aproximación de la producción bruta o total. Muchos estudios miden la absorción de CO₂ por una planta completa encerrada. Aunque se emplean generalmente recintos pequeños, se utilizó un gran cilindro hermético de plástico 20 x 23 m que encerraba aproximadamente 260 m² de un bosque de montaña en Puerto Rico.

El isótopo radioactivo ¹⁴C también es útil para medir productividad. Cuando se adiciona una cantidad conocida de ¹⁴C a un recipiente hermético, las plantas asimilan los átomos de C radioactivo en proporción a su ocurrencia en el aire dentro de la cámara. Así se puede calcular la tasa de fijación de C dividiendo la cantidad de ¹⁴C en la planta entre la proporción de ¹⁴C en la cámara al inicio del experimento. Por ejemplo, si la planta asimila 10 mg de ¹⁴C en 1 hora y la proporción del isótopo de C en la cámara es de 0.05 se puede concluir que la planta asimila C en una tasa de cerca de 200 mg/h (10/0,05).

Método de las botellas claras y oscuras

En los ecosistemas acuáticos la producción primaria se mide generalmente por el desprendimiento de O₂ en lugar de la absorción de CO₂.

Figura 121 Ejemplificación del método de las botellas claras y oscuras para medir la producción primaria en los ecosistemas marinos



¿Por qué los océanos tropicales son improductivos cuando el régimen de luz es bueno durante todo el año? Los nutrientes parecen ser la principal limitación de la producción primaria en el océano. Dos elementos: nitrógeno y fósforo a menudo limitan la producción primaria de los océanos.

Una de las generalidades sorprendentes de muchas partes de los océanos son las concentraciones muy bajas de nitrógeno y fósforo en las capas superficiales, donde vive el fitoplancton. Mientras que las aguas profundas contienen concentraciones mucho más altas de nutrientes. El nitrógeno puede ser un factor limitante para el fitoplancton en muchas partes del océano, este descubrimiento, era completamente inesperado porque el nitrógeno es abundante en el aire y se puede convertir en una forma utilizable por las cianobacterias fijadoras de nitrógeno.

La expectativa había sido que el fósforo debía ser limitante de la productividad en el océano ya que no se produce en el aire. Pero esto resultó ser completamente equivocado - un buen ejemplo de por qué conclusiones "obvias" en la ciencia pueden no ser correctas.

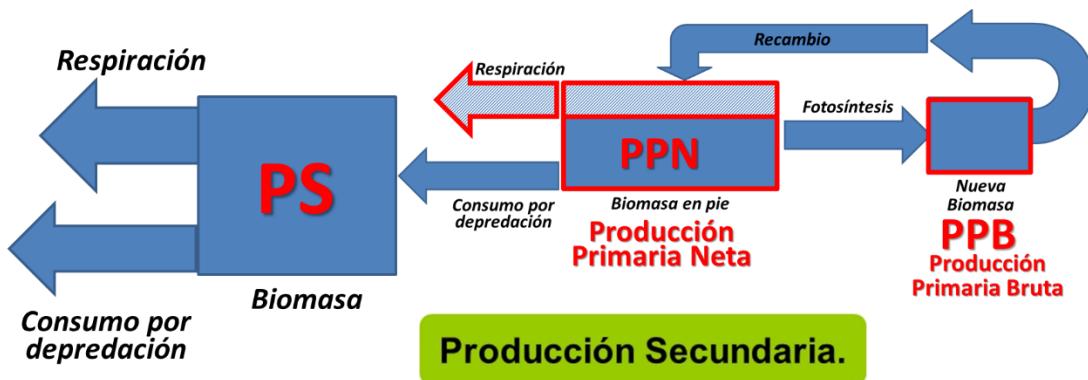
Pero la importancia de nitrógeno como un factor limitante plantea otro dilema debido a que en algunas regiones de los océanos existen altas cantidades de nitrato y un bajo número de fitoplancton. Por ejemplo, las aguas superficiales del Pacífico ecuatorial tienen tanto altas concentraciones de fosfato y nitrato, aunque la biomasa de algas es baja. Una explicación para estas regiones oceánicas es que son las comunidades dominadas por los procesos de arriba abajo en la que los herbívoros controlan la biomasa vegetal, y los nutrientes están siempre en exceso.

Como alternativa, estas podrían ser comunidades controladas de abajo hacia arriba, limitadas por algún nutriente distinto del nitrógeno o fósforo.

Producción secundaria (PS)

Es el proceso por el cual los heterótrofos emplean parte de la energía del alimento que consumen en la producción de nueva biomasa. Puesto que la producción secundaria depende de la primaria, existe una relación positiva entre estas 2 variables (Figura 122).

Figura 122 Esquema representativo de la producción secundaria.



Es el proceso por el cual los heterótrofos emplean parte de la energía del alimento que consumen en la producción de nueva biomasa.

Productores secundarios

Los organismos cuyos procesos de síntesis no dependen directamente de la energía solar.

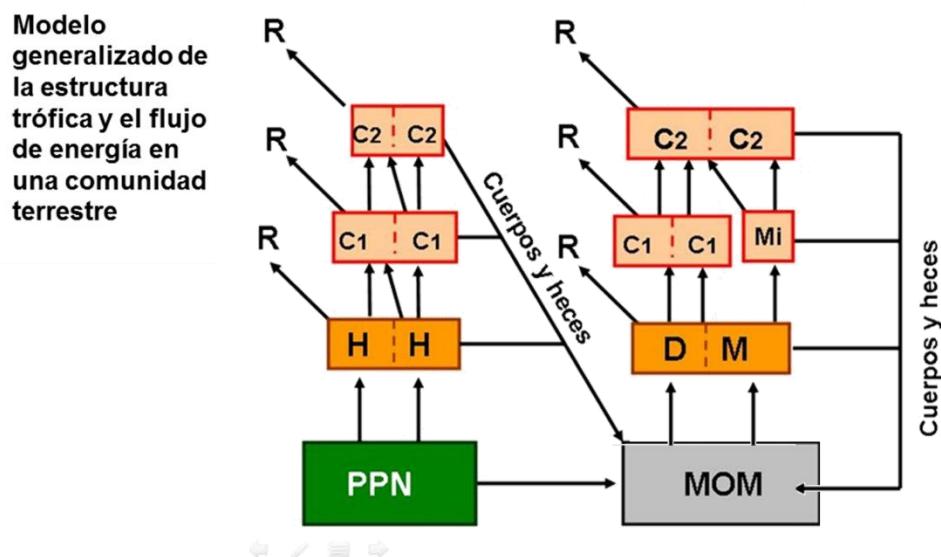
Un cierto número de cocientes se han calculado que ilustran la eficiencia con la cual la energía es transferida de un nivel trófico al siguiente nivel a través del ecosistema. La eficiencia ecológica o eficiencia de la cadena alimentaria es el resultado de la eficiencia con que los organismos explotan sus recursos alimentarios y los convierten en biomasa disponible para el próximo nivel trófico. Hay varias categorías:

Eficiencia de consumo, aprovechamiento o explotación:

$$EC = In/Pn - 1 \times 100$$

Es el porcentaje de la producción neta disponible en un nivel trófico ($Pn-1$) que es ingerido por el nivel superior (In).

Figura 123 Modelo generalizado de la estructura trófica y el flujo de energía en una comunidad terrestre.

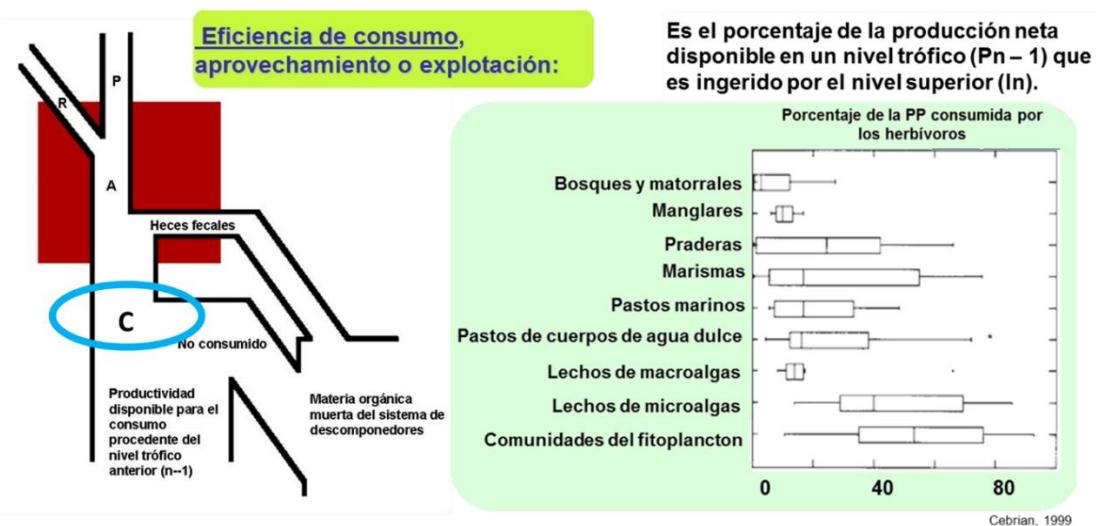


¿De qué depende la eficiencia de consumo?

- **Defensas físicas** (espinas, grosor de las hojas, pelos epidérmicos que atrapan insectos e impiden el ramoneo de los vertebrados herbívoros) y químicas (productos metabólicos secundarios, subproductos que se acumulan como alcaloides, terpenos, taninos, resinas). Por ejemplo, el contenido de taninos de las hojas de roble provoca una disminución en la tasa de crecimiento de las larvas de una plaga debido a la formación de complejos proteínas-taninos que no se digieren fácilmente.

- La **calidad del alimento** más que la cantidad puede ser un factor limitante.

Figura 124 Esquema de eficiencia de consumo.



Valores medios de las eficiencias de consumo de los carnívoros:

- ✓ 50-100% para los vertebrados que depredan vertebrados
- ✓ 5% para los vertebrados que depredan invertebrados
- ✓ 25% para los invertebrados que depredan invertebrados

Eficiencia de asimilación (EA)

$$EA = An / In \times 100$$

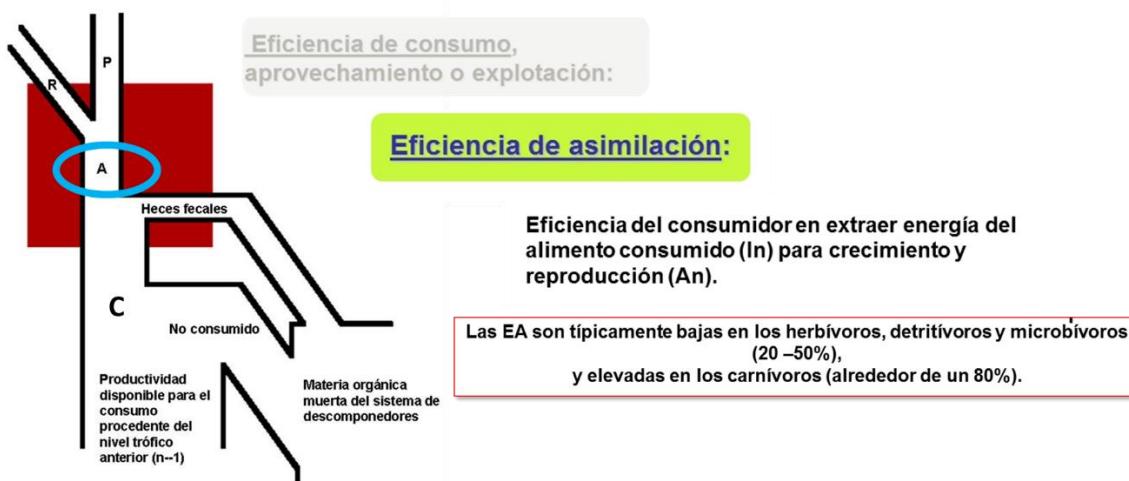
Mide la eficiencia del consumidor en extraer energía del alimento consumido (In) para crecimiento y reproducción (An).

Es el % de energía que es asimilada y queda disponible para su incorporación al crecimiento y reproducción o que es utilizada para efectuar un trabajo. El resto se pierde en las heces y pasa a la base del sistema de descomponedores.

Las EA son típicamente bajas en los herbívoros, detritívoros y microbívoros (20 –50%), y elevadas en los carnívoros (alrededor de un 80%). En general, los animales están mal equipados para utilizar la materia orgánica muerta (principalmente material vegetal) y la vegetación viva, en parte debido a la presencia de defensas físicas y químicas en las plantas, pero sobre todo como consecuencia de la celulosa y la lignina. En aquellos animales que presentan una microbiota intestinal simbiótica que produce celulasa se facilita la asimilación de la materia orgánica vegetal (Figura 125).

Figura 58.

Figura 125 Esquema de eficiencia de asimilación.



Eficiencia de producción (P)

$$EP = P_n / A_n \times 100$$

Mide la eficiencia con la cual un consumidor convierte energía asimilada en nuevo tejido o lo que es lo mismo, en producción secundaria.

Es el % de energía asimilada (A_n) que es incorporada a la nueva biomasa (P_n). El resto se pierde en forma de calor respiratorio. Los productos de secreción y excreción ricos en energía, que han tomado parte en los procesos metabólicos, pueden ser considerados como producción, P_n , y quedan disponibles, como los cuerpos muertos, para los descomponedores.

Los homeotermos (endotermos), con su elevado gasto energético ocasionado por el mantenimiento de una temperatura constante, convierten en producción secundaria tan sólo aproximadamente un 2%. Los poiquilotermos (ectotermos) presentan una eficiencia mucho mayor (30-40%), al perder relativamente poca energía en calor respiratorio y convertir en producción secundaria una gran parte de lo asimilado.

Si se tuviera que señalar una cifra fácilmente recordable de eficiencia media sería de 10%. Es decir, de la energía disponible en determinado nivel trófico, sólo el 10% es utilizada en la síntesis de nueva biomasa en el nivel siguiente. En general, sólo aproximadamente 10% de la energía consumida por un nivel es disponible para el otro (Figura 126).

Figura 126 Esquema de eficiencia de producción.



El ecosistema se mantiene en funcionamiento gracias al flujo de energía que va pasando de un nivel al siguiente, a través de la cadena trófica. La longitud de las cadenas tróficas está limitada. La productividad, teóricamente, debería estar relacionada directamente con la longitud de la red trófica.

Pirámides: tipos y comparación

La estructura trófica de los ecosistemas puede resumirse clasificando los diversos organismos según su nivel trófico (posición que ocupa el organismo con respecto a la entrada de energía en el ecosistema) estimando la energía disponible en cada nivel, la biomasa o el número de organismos.

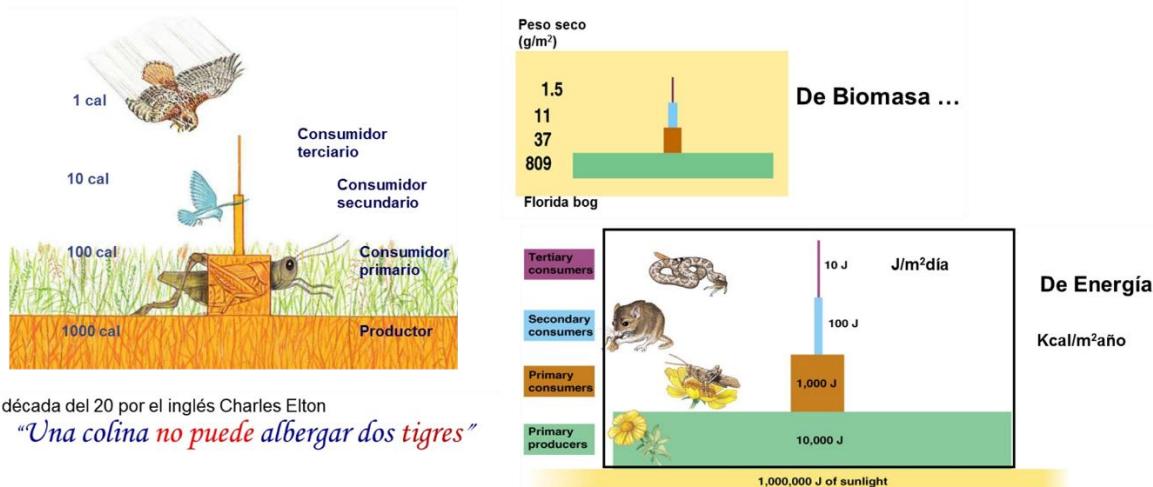
La transferencia de energía en una cadena alimentaria puede representarse como **pirámide de producción** en la cual los niveles tróficos se disponen en bloques cuyo tamaño es proporcional a la producción de cada nivel. En la estructura piramidal, la producción de las plantas proporciona una amplia base de la que depende una producción más reducida de los consumidores primarios, coronada por una más reducida aún de los secundarios.

La pérdida progresiva de energía en una cadena alimentaria limita considerablemente la biomasa de carnívoros del nivel superior que cualquier ecosistema puede soportar. Este fenómeno se refleja también en la **pirámide de biomasa** y en la **pirámide de números** formulada por primera vez en la década del 20 por el inglés Charles Elton, formó parte de una expedición a la isla de Spitsbergen y observó las relaciones alimentarias entre los habitantes de la tundra. Las pirámides de cantidades resultantes han sido denominadas, en su honor, **pirámides eltonianas**. Precisamente encabezó su obra con este proverbio chino: “Una colina no puede albergar 2 tigres”.

Tanto la pirámide de números como la de biomasa pueden invertirse. Las pirámides de números tienden a invertirse en ecosistemas como bosques, donde un árbol puede soportar muchos herbívoros. La biomasa es una medida alternativa, un árbol pesa más que sus insectos, pero también es discutible. En la red de detritos una pequeña biomasa de microorganismos soporta una biomasa mayor de microbívoros. Las pirámides de biomasa tienden a estar invertidas en los ecosistemas acuáticos donde los productores son pequeños, mientras que el tamaño del cuerpo y la duración de la vida aumentan al aumentar el nivel trófico.

Sin embargo, en ambos tipos de ecosistemas se cumple que el flujo de energía disminuye progresivamente hacia los niveles tróficos superiores.

Figura 127 Pirámides de biomasa y energía



Cadenas y tramas

Las cadenas no son lineales. Diferentes organismos comparten presa y depredador. Un número variable de cadenas se interconectan entre si formando las **tramas o redes tróficas**.

Hay dos tipos básicos de cadenas o tramas tróficas: la de los herbívoros con sus depredadores (sistema de ramoneadores o circuito del pastoreo) y la de los detritívoros-microbívoros junto con los descomponedores y depredadores (sistema de descomponedores o circuito de descomposición de detritos orgánicos). Las dos cadenas no están completamente aisladas una de la otra. Los detritívoros son ingeridos por pequeños carnívoros, conectándose entonces ambas cadenas. Por otra parte, los cadáveres y heces de animales que forman parte de la cadena de los herbívoros se incorporan a la cadena detrítica.

En la mayoría de los ecosistemas terrestres con su biomasa en pie elevada y relativamente baja cosecha de la PP, la cadena de detritos es dominante, a pesar de que la de herbívoros es la más obvia para nosotros: ganado, plagas de insectos.

Mucha literatura se ha generado en los últimos años donde se analiza cuántos niveles tróficos existen y por qué, cómo las cadenas se interconectan en redes o tramas y las relaciones entre la estructura de la red y la estabilidad de la comunidad. Este campo presenta varios problemas; uno de ellos se relaciona con las bases de datos utilizadas. La identidad de los organismos y sus relaciones alimentarias (con datos cuantitativos) son datos difíciles de obtener y consumen mucho tiempo. Como consecuencia, las redes son incompletas. Otra cuestión es que presentan una gran variabilidad en la resolución. Por ejemplo, un depredador de la cima puede ser identificado a especie y otro puede ser “varias especies de aves piscívoras”. Los hábitos alimentarios de muchos animales varían con la estación, el estadio del ciclo de vida, con su tamaño.

Por conveniencia, los animales son usualmente ligados a niveles tróficos simples. Sin embargo, en las redes de detritos, por ejemplo, ácaros que han sido considerados microbívoros o detritívoros pueden también depredar nemátodos. De modo que la presencia de omnívoros es un aspecto para destacar en las redes de detritos, capaces de atacar polisacáridos estructurales por medio de celulasas, carboximetilcelulasas, xilanases y pectinasas.

¿Qué determina la longitud de las cadenas? La mayoría consiste en 2 a 5 especies.

Ejemplo de 5: pasto → saltamontes → ratón → culebra → halcón

¿Por qué son tan cortas?

Sólo aproximadamente 1/1000 de la energía fijada por fotosíntesis llega a un consumidor terciario como un halcón. Esto explica por qué las cadenas usualmente incluyen sólo 3 a 5 niveles. No hay depredadores de leones, águilas, etc. porque su biomasa es insuficiente para soportar otro nivel trófico. La limitada biomasa en la cima de una pirámide se concentra en un número pequeño de individuos relativamente espaciados dentro de su hábitat. Como resultado, los grandes depredadores son muy susceptibles a la extinción cuando sus ecosistemas son perturbados.

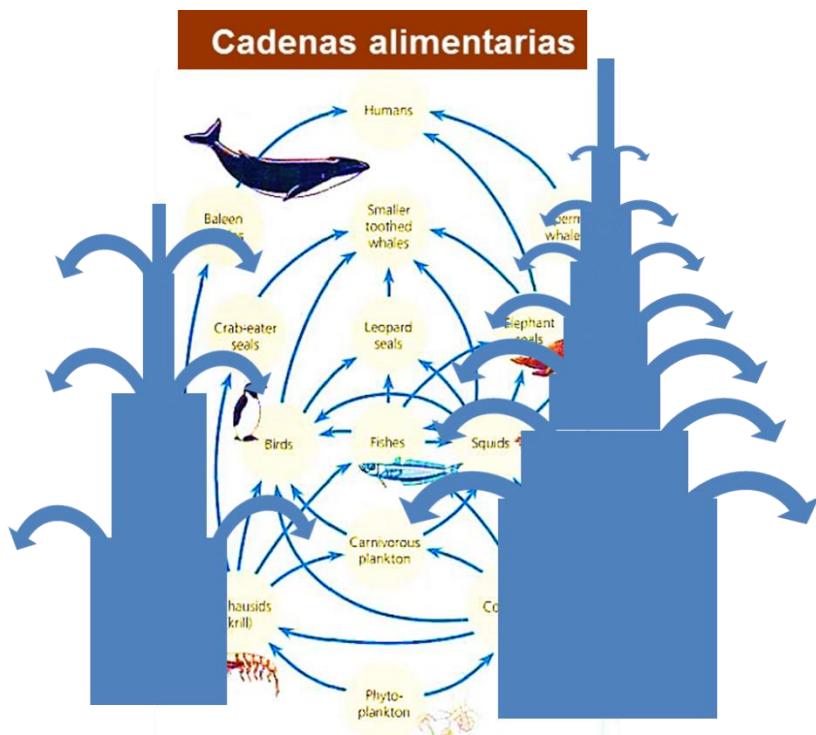
Algunos autores consideran que los niveles tróficos no son muy útiles y que resulta más conveniente subdividir cada nivel trófico en gremios que son grupos de especies que explotan un recurso básico común de modo semejante.

El estudio realizado por Golley (1960) sobre tres niveles tróficos de un campo abandonado en Michigan es un ejemplo clásico en la literatura ecológica de cadena trófica. El análisis de flujo de energía se limitaba a una única especie para cada nivel trófico. La cantidad total de energía consumida por cada nivel era pequeña comparada con la disponible en el nivel inmediatamente inferior. Sólo el 0.3% de la producción de las plantas era utilizado por los ratones y el 37.2% de la producción de los ratones, más la biomasa de ratones procedentes de otros lugares, era usado por las comadrejas. La energía no utilizada representaba aquellos materiales que no eran cosechados o que habían atravesado directamente el tracto digestivo y volvían al ambiente. Esta última pérdida constituía un porcentaje relativamente pequeño de la energía total no utilizada en cada nivel (0.1% hasta 1.3%).

De mayor importancia en cuanto a la energía disponible en cada eslabón de la cadena es la cantidad de producción bruta que se invierte en la respiración. En las plantas, este valor era relativamente bajo (15%), mientras que, en los consumidores, ambos homeotermos y por consiguiente con una temperatura constante relativamente alta e independiente de la fluctuación ambiental, el gasto respiratorio alcanza casi el 97% de la producción bruta. Esto significa que casi toda la energía asimilada por los organismos no se almacena en biomasa y por lo tanto no es disponible para el siguiente nivel trófico (Figura 128).

Debido a esta drástica reducción de la energía disponible en cada nivel trófico de los consumidores, un depredador de otro depredador se verá obligado a aumentar enormemente el área de caza para obtener la energía necesaria y mantener una población viable. Golley pensó que las lechuzas, cuyos territorios de caza excedían considerablemente el área de estudio sobre la cadena trófica, eran los depredadores potenciales de las comadrejas. Probablemente, las lechuzas pueden alimentarse tanto de ratones como de comadrejas.

Figura 128 Cadenas alimentarias en ecosistemas acuáticos y terrestres.



Comparación de tramas pelágicas en afloramientos y en el océano abierto

Las tramas tróficas pueden visualizarse como líneas que unen niveles tróficos a través de los cuales fluye la materia y la energía. Existen tramas “largas” y “cortas” en dependencia del número de niveles tróficos que existan en cada una.

Las tramas tróficas en el océano abierto son muy diferentes a las tramas en los ecosistemas de afloramiento, las cuatro principales diferencias son:

1. En el océano abierto las tramas son típicamente largas, por lo que incluyen muchos pasos de transferencia de energía, es común encontrar 5 y 6 niveles tróficos, y en ocasiones un mismo organismo (ejemplo: salmón) ocupa varios niveles tróficos (5to o 6to en dependencia de lo que ingiera). En contraste las tramas tróficas en los ecosistemas de afloramientos son cortas, típicamente con 2-3 niveles.
2. La producción primaria en los afloramientos es muy alta ($300 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en comparación con el océano abierto ($50 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$).
3. La eficiencia de transferencia (o sea que fracción de la energía en un nivel trófico pasa al nivel siguiente) promediada por todos los pasos es muy diferente, 10 % para los ecosistemas oceánicos y 20 % para los afloramientos.

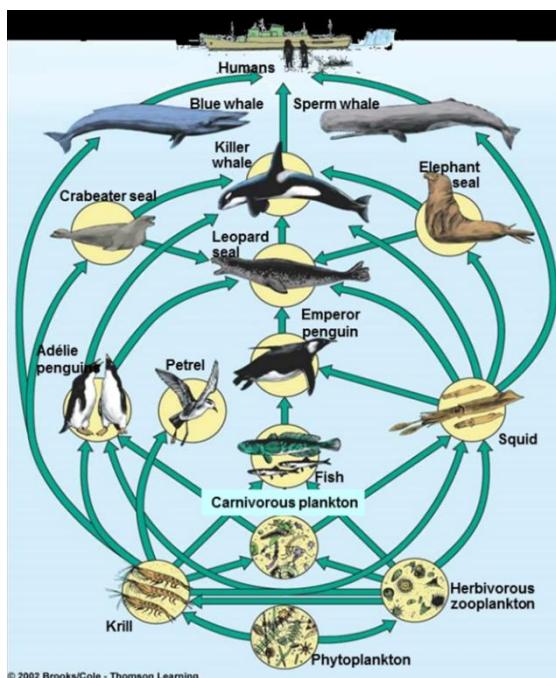
4. La producción secundaria del último nivel trófico (ejemplo: peces) es baja en el océano ($0.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), pero relativamente alta en los afloramientos ($36\,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$).

Estas diferencias entre ambos ecosistemas se deben a una combinación de factores. Los productores primarios en el océano son seres pequeños (dinoflagelados) para maximizar la relación superficie/volumen, ello les permite aumentar la fricción evitando así el hundimiento por debajo de la profundidad crítica y absorber con mayor eficiencia los escasos nutrientes disueltos en el agua a través de su pared corporal. En los afloramientos como existen turbulencias y corrientes verticales de agua que afloran los nutrientes, los problemas de hundimiento y escasez de nutrientes no se presentan, y dominan diatomeas de tamaño relativamente grande, que tienden a agregarse en grupos o largas cadenas.

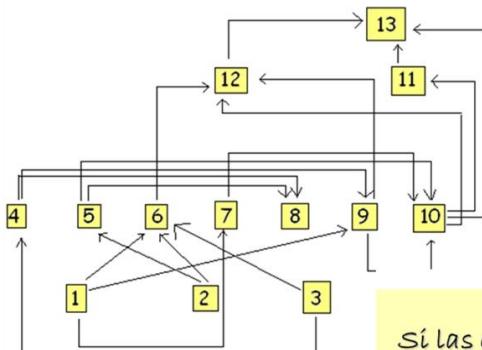
Se puede generalizar que las áreas altamente productivas del océano (afloramientos o zonas costeras con escurrimientos significativos) se caracterizan por cadenas tróficas cortas. En tales cadenas (o tramas) los depredadores (ejemplo: peces) consumen poca energía en cazar y crecen más rápido. Cerca de la mitad de las capturas mundiales de peces se realiza en áreas de afloramiento. Las áreas costeras (sin afloramientos) tienen productividad intermedia, realizada por fitoplancton de tamaño pequeño y con alta densidad. El tamaño de las células determina la velocidad de hundimiento, por lo que solo pueden existir células relativamente pequeñas. El promedio de energía que se transfiere entre niveles es de 15 %.

Pero el mundo es mucho más complicado que una cadena. Aun cuando muchos organismos tienen dietas especializadas en la mayoría de los casos esto no ocurre así. Los halcones no limitan sus dietas a las culebras y las culebras comen otras cosas además de ratones. Los ratones comen yerba además de saltamontes. Una representación más realista puede ser una red alimentaria o trama trófica. Una trama trófica consiste en cadenas interrelacionadas entre sí (Figura 129).

Figura 129 Complejidad de las tramas tróficas.



- 1 Detritus
- 2 Macroalgas
- 3 Fitoplancton costero
- 4 Mejillón
- 5 Lapas
- 6 Tomates de mar
- 7 Crustáceos de superficie
- 8 Estrellas de mar
- 9 Decápodos
- 10 Peces costeros
- 11 Focas
- 12 Hidras
- 13 Ser humano



- Cohen (1989)

Sí las comunidades fuesen contempladas como ciudades, entonces las redes serían sus planos.

Atributos de las redes tróficas:

1. **Posición trófica:** especies basales (son comidas pero no comen), intermedias (comen y son comidas), y culminales (comen pero no son comidas).

Las especies claves de un ecosistema son aquellas que si se eliminan producen un cambio importante en el sistema. Se considera un cambio importante la desaparición de otra especie.

2. **Densidad de la conexión:** es el número de conexiones respecto al número de especies. A más complejidad en la red, mayor será esta densidad.

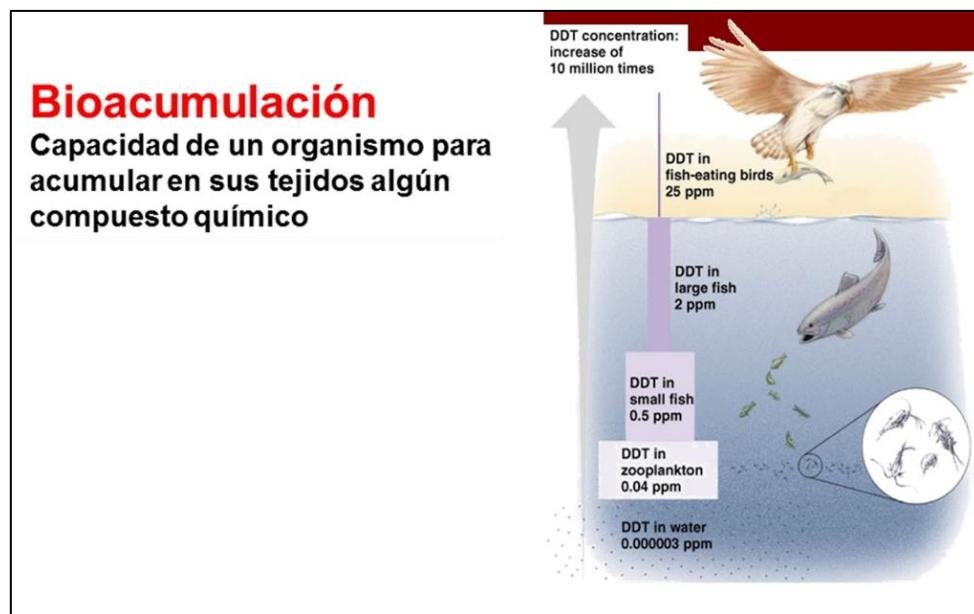
3. **Longitud de la red trófica:** longitud promedio de las cadenas que la conforman.

Métodos de estudio

1. Observación directa
2. Análisis de contenido estomacal y heces fecales
3. Análisis bioquímicos: ácidos grasos, ADN
4. Análisis de isótopos estables
5. Modelación

Existen dos procesos importantes que debemos conocer a la hora de consumir nuestros alimentos procedentes de las cadenas tróficas: **Bioacumulación** y **Biomagnificación** (Figura 130).

Figura 130 Esquematización del proceso de bioacumulación.

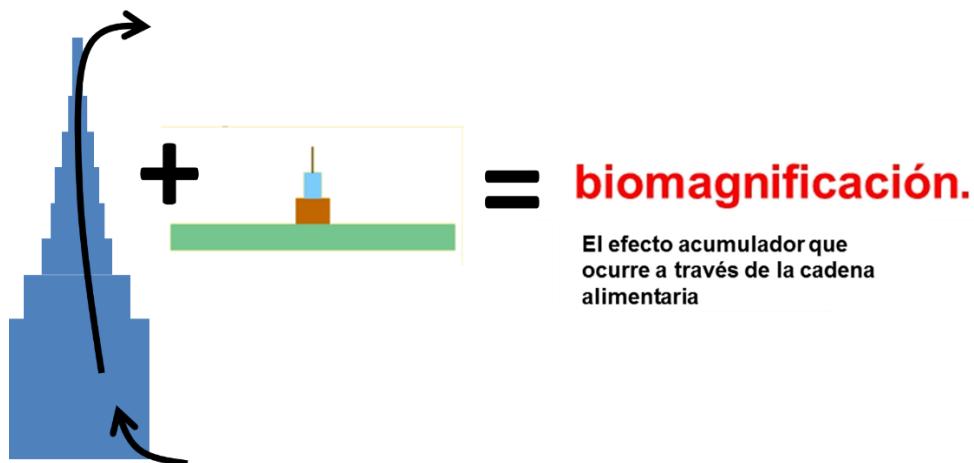


Los organismos actúan como un filtro para metales pesados y compuestos orgánicos sintéticos no biodegradables. Penetran disueltos en agua, pero una vez unidos a enzimas, los metales son removidos de la solución. Los compuestos sintéticos son muy solubles en lípidos y escasamente solubles en agua. Cuando atraviesan las membranas celulares que son lipídicas, se asocian a los lípidos, mientras que el agua pasa a la orina. Puesto que no existen mecanismos para excretar metales pesados o compuestos orgánicos sintéticos, o para metabolizarlos, se van acumulando gradualmente y producen efectos tóxicos. Cada organismo acumula una concentración de contaminante en su cuerpo que es muchas veces superior a la presente en su alimento, de modo que el próximo nivel en la cadena tendrá un alimento más

contaminado y acumula el contaminante a un nivel superior. El efecto acumulador que ocurre a través de la cadena alimentaria es llamada biomagnificación.

Como pasa poca energía de un nivel trófico al siguiente, un consumidor tiene que consumir mucha biomasa del nivel inferior. Si esa biomasa contiene el contaminante, será consumido en grandes cantidades por el consumidor (Figura 131).

Figura 131 Esquema del proceso de biomagnificación.

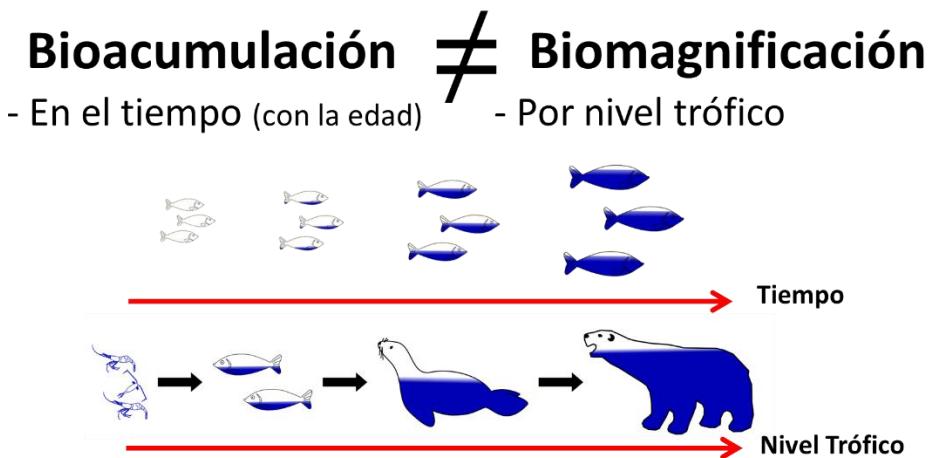


Varios ejemplos ilustran este fenómeno:

La presencia de metales pesados en la Zona de Tiro en Vieques es el resultado de la descomposición de desperdicios sólidos que la Marina de Guerra deja en el lugar para utilizarlos como blanco de tiro: tanques, aviones, bombas, fragmentos de proyectiles, entre otros. Se evidenció la movilización de cadmio desde los sedimentos de la Laguna Gato al tejido de cangrejos violinistas (*Uca pugnax rapax*) que allí habitan. Mientras en el hábitat del cangrejo se detectaron aproximadamente 3.32 mg de Cd por kilogramo de sedimento, en el tejido de los crustáceos la concentración de este metal fue 2 - 3 veces mayor. El Cd es muy tóxico y se asocia a enfermedades renales, hipertensión y cáncer.

Esta especie forma parte de la dieta de al menos cinco especies de aves residentes permanentes de Vieques, las cuales recibirán una dosis amplificada del contaminante ambiental (Figura 132).

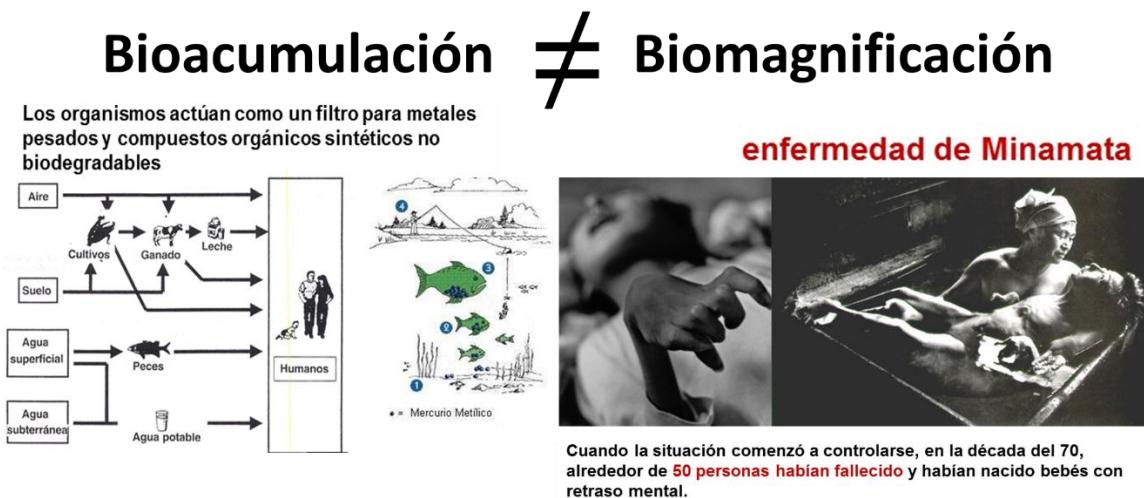
Figura 132 Diferencias entre el proceso de bioacumulación y biomagnificación.



Otros ejemplos: la enfermedad de Minamata se detectó como consecuencia de arrojar desechos mercuriales de las fábricas a las aguas de la bahía de Minamata, Japón; el mercurio diluido fue concentrado lentamente a través de la cadena alimentaria hasta llegar a peces comestibles. Los principales síntomas son: adormecimiento de extremidades, cansancio, dolores de cabeza, pérdida parcial de la visión, del oído y de la coordinación muscular. Cuando la situación comenzó a controlarse, en la década del 70, alrededor de 50 personas habían fallecido y habían nacido bebés con retraso mental.

El 13 de noviembre de 2002 el petrolero Prestige, con 77 000 toneladas de crudo, se hundió frente a las costas de Galicia. Según especialistas de la Universidad de La Coruña los hidrocarburos aromáticos policíclicos (agentes cancerígenos) entraron a la cadena alimentaria y el nivel detectado es muy superior al normal. Las especies más afectadas fueron las sedentarias: almejas, percebes, pulpos (Figura 133).

Figura 133 Consecuencias de la contaminación de ecosistemas acuáticos sobre la salud de las personas por consumo de animales que almacenan químicos sintéticos y metales pesados en sus tejidos.



Preguntas de autoevaluación

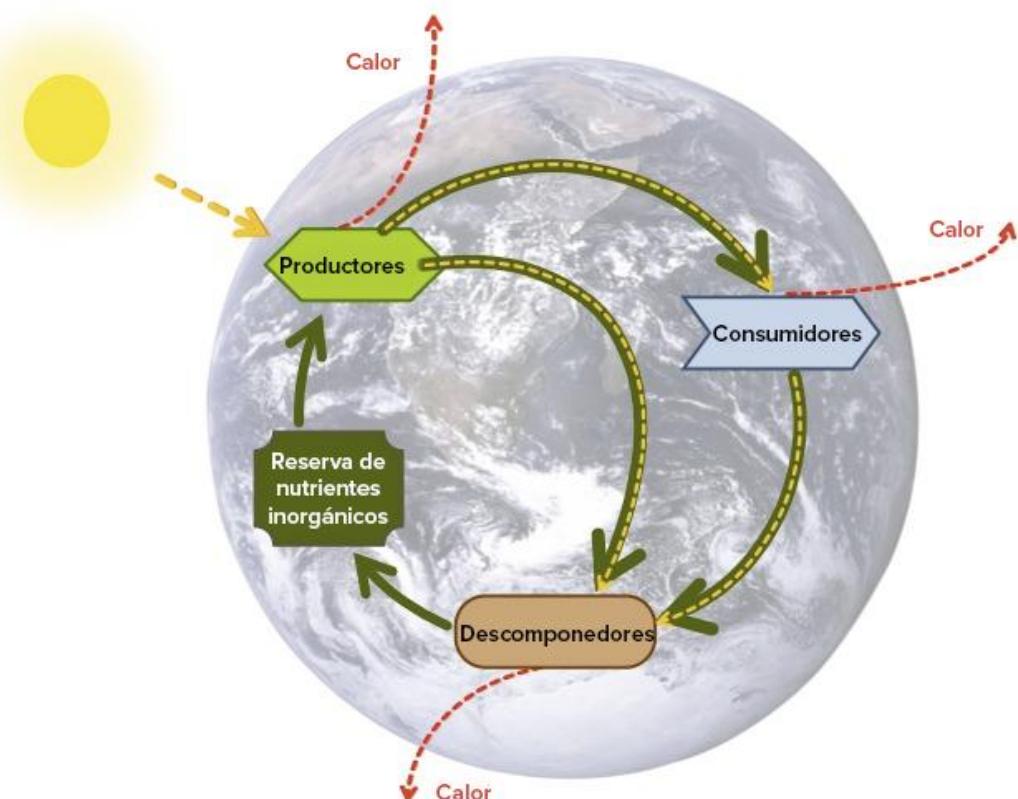
1. ¿Cuál es la diferencia entre producción primaria neta y bruta?
2. ¿Por qué varía la relación brotes-raíces de la vegetación de diferentes ecosistemas?
3. ¿Cuál es el fundamento del método de intercambio gaseoso?
4. ¿Qué ecosistemas terrestres tienen mayor producción primaria neta? ¿Por qué?
5. ¿Cómo influye la concentración de CO₂ en la atmósfera en la producción primaria?
6. ¿Qué diferencia existe entre producción primaria y secundaria?
7. Proponer un ejemplo de una cadena trófica y otro de una red trófica.
8. Explicar la importancia de las pirámides tróficas.
9. ¿Cuál es el significado de eficiencia ecológica? ¿Cómo se cuantifica?
10. ¿Cómo podría verse afectada una red trófica por la utilización de pesticidas?
11. ¿Cuál es el papel de los descomponedores o detritívoros en términos de reciclado de nutrientes?

Tema 4: Ciclo de nutrientes

Ciclo de materia en los ecosistemas

La Tierra es un sistema cerrado para la materia, excepto para pequeñas cantidades de partículas cósmicas que entran en la atmósfera terrestre, o de tarde en tarde, materiales sólidos, como los meteoritos, que se precipitan sobre su superficie. Ello significa que todos los elementos necesarios para la estructura y los procesos químicos de la vida provienen de los elementos que estaban presentes cuando la Tierra se formó hace 4.500 millones de años. Estos elementos hacen continuamente un recorrido cíclico a través de los ecosistemas, atmósfera, hidrosfera y geosfera, en escalas de tiempo que van desde pocos días a millones de años (Figura 134).

Figura 134 Flujo de energía. El flujo de la energía se muestra con flechas amarillas y rojas. El amarillo indica energía utilizable, y el rojo energía perdida en la forma de calor no utilizable. Las flechas verdes muestran el reciclaje continuo de los nutrientes químicos

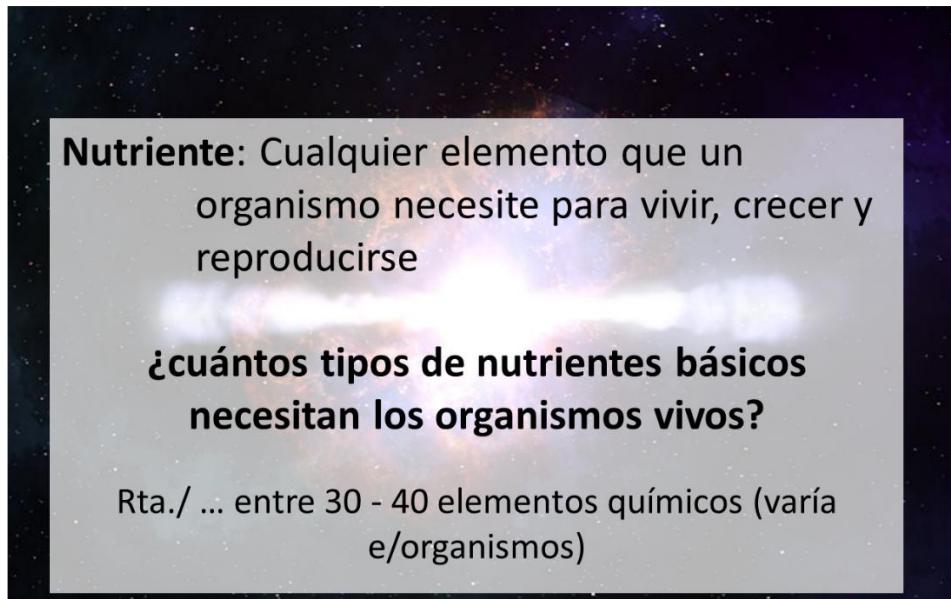


Fuente: Principles of Biology: Robert Bear, David Rintoul, Bruce Snyder, Martha Smith-Caldas, Christopher Herren, Eva Horne: Free Download, Borrow, and Streaming: Internet Archive

Muchos de ellos son elementos traza que no influyen en los procesos biológicos, pero otros son componentes esenciales de todos los seres vivos, y puesto que estos elementos son componentes clave de la vida deben de estar asequibles para su continuidad (Figura 135).

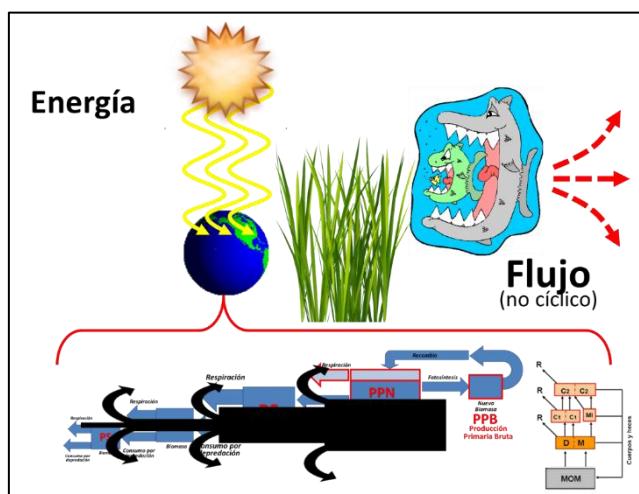
Figura 135 Número de nutrientes elementales para la vida.

¿Componentes químicos de la vida?



En el tema anterior se ha visto que el flujo de energía en el ecosistema es abierto, puesto que al ser utilizada en el seno de los niveles tróficos para el mantenimiento de las funciones vitales de los seres vivos se degrada y disipa en forma de calor, no sigue un ciclo y fluye en una sola dirección (Figura 136).

Figura 136 Flujo de energía a lo largo de la cadena trófica.



Por el contrario, el flujo de materia es cerrado ya que los nutrientes se reciclan. Este reciclaje es fundamental por dos razones: evitar que los residuos causen problemas y asegurar que el ecosistema no se quede sin elementos esenciales. Esta es la base del *primer principio de sostenibilidad de los ecosistemas*:

Los ecosistemas para su sostenibilidad reciclan todos los elementos de modo que se libran de los desechos y reponen los nutrientes.

El *ciclo de materia* comienza cuando las plantas transforman la materia inorgánica en orgánica y acaba cuando los descomponedores transforman la materia orgánica en inorgánica. Los procesos implicados en estas transferencias son biológicos, tales como la respiración, transpiración, fotosíntesis y descomposición; geológicos como erosión, formación de suelos y sedimentación; y químicos que consisten básicamente en reacciones de oxidación-reducción.

¿Ecosistema?

Sistema constituido por una comunidad (parte viva) y el ambiente físico (no vivo), que interactúan constituyendo una entidad estable, que se mantiene mediante un flujo de energía y un ciclo de nutrientes.

En los océanos al igual que en la tierra se lleva a cabo un intercambio mineral. El alimento se acabaría pronto si no fuese por las corrientes que provocan las subidas de agua. Las corrientes superficiales y las diferencias de temperatura en el agua causan que las aguas más profundas suban periódicamente a la superficie. Estas subidas acarrean minerales y sustancias esenciales a la superficie donde son utilizadas por todos los tipos de vida marina. En las áreas de subidas hay muchos peces que son atraídos por la gran abundancia del alimento. Por otro lado, muchos animales que viven en el fondo de los océanos se alimentan de organismos muertos que llegan de zonas más superficiales y en el lodo del fondo del océano existen bacterias que degradan los organismos muertos que han llegado hasta allí.

El que exista un ciclo de materia cerrado impulsó a J. Lovelock y a L. Margulis, en 1969, a postular la teoría o hipótesis Gaia en la que se considera la homeostasis biogeoquímica global.

Según esta teoría Gaia es el conjunto de la biosfera, atmósfera, océanos y suelo y es como un ser vivo capaz de autorregularse a fin de mantener las condiciones óptimas para la vida.

Aunque no se han descubierto los mecanismos de control, se supone que los microorganismos son las únicas formas de vida que pueden funcionar como un quimiostato. La hipótesis de Gaia no ha sido aceptada por todos los ecólogos, pero nos ayuda a entender el comportamiento de los ecosistemas y las interacciones de la circulación biogeoquímica.

Ciclos biogeoquímicos

Como se acaba de ver, los ciclos de la materia consisten en transferir los elementos químicos desde los sistemas biológicos a los geológicos, y viceversa, e incluyen una gran variedad de procesos biológicos, geológicos y químicos por lo que se les denomina **ciclos biogeoquímicos**, los cuales guardan y transportan estos elementos tan importantes para que puedan ser utilizados por los organismos vivos.

En Ecología se define ciclo biogeoquímico como el circuito donde un nutriente se mueve entre los componentes abiótico y biótico de los ecosistemas.

La energía solar que permanentemente incide sobre la corteza terrestre permite mantener el ciclo de los nutrientes y el mantenimiento del ecosistema. Por tanto, estos ciclos son activados directa o indirectamente por la energía que proviene del Sol.

Cada ciclo tiene diferentes rutas y diferentes **reservorios**, o lugares de almacenamiento, también llamados **reservas, fuentes o compartimentos**, donde los elementos pueden permanecer durante períodos cortos o largos de tiempo. Los átomos de carbono en los sedimentos de las profundidades del océano pueden permanecer cientos o miles de años hasta que el ciclo se completa. Sin embargo, una molécula de agua reside en la atmósfera unos diez días, por término medio, hasta que regresa a la tierra en forma de lluvia, aunque haya sido transportada a gran distancia. Ello depende de la reactividad química de los elementos y de si pueden o no encontrarse en estado gaseoso, ya que la fase gaseosa permite un fácil transporte, lo que no puede hacer, por ejemplo, el fósforo que por eso se mueve muy lentamente a través de su ciclo.

La biosfera constituye la reserva biótica de los elementos y trata de retenerlos el mayor tiempo posible en sus estructuras. Los ciclos biogeoquímicos de los elementos comprenden una serie de caminos realizados por la materia que escapa de la biosfera a través de otros sistemas, como la atmósfera, la hidrosfera o litosfera, antes de regresar a ella.

Durante millones de años los ciclos biogeoquímicos se han repetido sin cesar, dando lugar a un determinado equilibrio ecológico que ha condicionado las distintas formas de vida que actualmente se conocen sobre la Tierra. Los ciclos biogeoquímicos están perfectamente regulados por diversas realimentaciones y en ellos se encuentran implicados el ciclo del agua o los procesos vitales de fotosíntesis y respiración.

A partir de la revolución industrial, a principios del siglo XX, las actividades humanas relacionadas con el uso de los recursos naturales han dado lugar a importantes alteraciones del entorno físico y biológico que ponen en peligro el mantenimiento del equilibrio y la producción sostenida de los ecosistemas naturales. Las actividades humanas tienden a alterar los ciclos biogeoquímicos poniendo en peligro sus delicados mecanismos de autorregulación. Ejemplo de ello es la extracción de los elementos de sus fuentes o reservorios para después depositarlos como residuos, hecho frecuente en la industria minera, en la extracción de combustibles fósiles, o en la tala de árboles indiscriminada, arrancando billones de toneladas de la profundidad de la Tierra.

Básicamente hay dos tipos de ciclos biogeoquímicos: los de tipo sedimentario y los de tipo gaseoso.

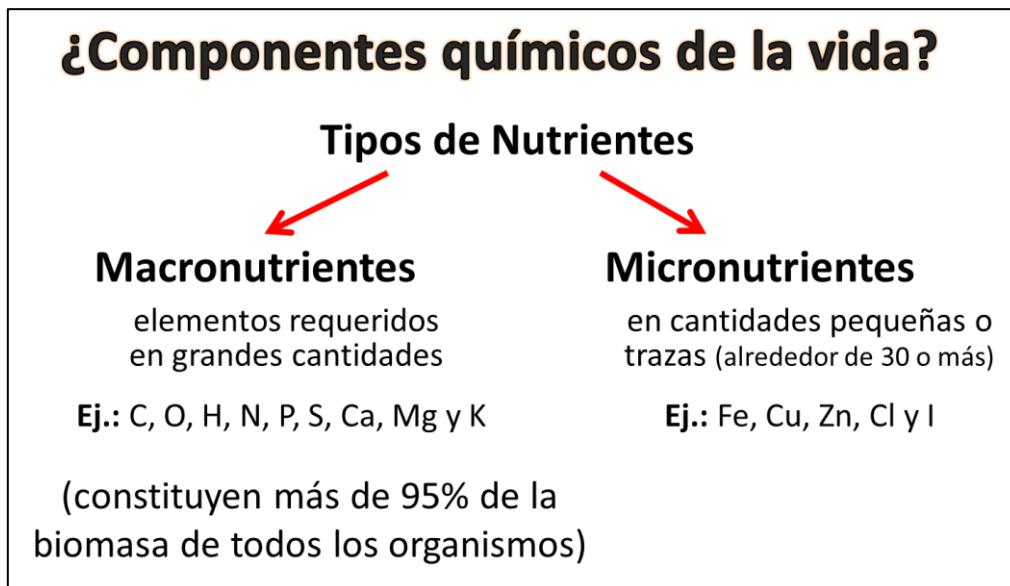
Los **ciclos de tipo sedimentario** están íntimamente ligados al ciclo hidrológico. En ellos los nutrientes circulan principalmente por la corteza terrestre (suelo, rocas, sedimentos, etc.), la hidrosfera y los organismos vivos. Los elementos en este tipo de ciclos son generalmente reciclados mucho más lentamente que en el ciclo gaseoso, además el elemento se transforma química y biológicamente en un mismo lugar geográfico. Los elementos son retenidos en las rocas sedimentarias durante largo periodo de tiempo con frecuencias de miles a millones de años. Ejemplos de este tipo de ciclos son el del fósforo y el del azufre (también es gaseoso).

En los **ciclos de tipo gaseoso** los nutrientes circulan principalmente entre la atmósfera y la biosfera. En la mayoría de estos ciclos los elementos son reciclados rápidamente, con frecuencia de horas o días. Este tipo de ciclo se refiere a que la transformación de la sustancia involucrada cambia de ubicación geográfica y que se fija a partir de una materia prima gaseosa. Ejemplos de ciclos gaseosos son el del carbono, el nitrógeno y el oxígeno.

Ambos tipos de ciclos están íntimamente relacionados con la distribución de los seis elementos más importantes: hidrógeno, carbono, oxígeno, nitrógeno, fósforo y azufre, ya que estos elementos representan el 95% de los constituyentes de la materia viva. Aunque en la corteza

terrestre existe abundancia de estos elementos, la disponibilidad de estos es limitada, ya que no siempre están en la forma química adecuada para que puedan ser asimilados por los diferentes seres vivos, por ello han de reciclarse continuamente para que sean accesibles (Figura 137).

Figura 137 Componentes químicos elementales para la vida.



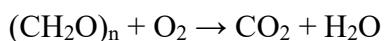
Ciclo del carbono

El **carbono** es un elemento esencial de la biosfera ya que es el componente principal de la materia viva. El carbono se encuentra en la atmósfera formando tres tipos de compuestos: dióxido de carbono, CO₂, monóxido de carbono, CO y metano, CH₄; en la litosfera está presente formando parte de las rocas en forma de carbonatos metálicos, como el carbonato cálcico, CaCO₃, los silicatos cálcicos o en forma de combustibles fósiles; aparece también en la hidrosfera como dióxido de carbono disuelto y como iones carbonato, CO₃²⁻, o bicarbonato, HCO₃⁻.

Los océanos contienen el 71% de los recursos de carbono del Planeta, fundamentalmente en forma de carbonatos y bicarbonatos; un 3% se encuentra en el fitoplancton y la materia orgánica muerta, otro 3% en los bosques, un 1% se utiliza en la fotosíntesis, y se encuentra circulando en la atmósfera, y el 22% restante permanece fuera del ciclo en forma de combustibles fósiles y depósitos calizos.

El ciclo del carbono es de suma importancia para la regulación del clima, así como para el proceso de fotosíntesis. Mediante la **fotosíntesis**, el carbono, en forma de CO₂, es retenido por las plantas pasando a formar parte de las moléculas biológicas vitales. La fotosíntesis moviliza

al año el 5% del CO₂ atmosférico, lo que significa que en 20 años lo renueva totalmente, y se estima que la vegetación terrestre asimila del orden de 110 billones de kilos de carbono. Dentro de la biosfera, los animales se alimentan de plantas. Este alimento se oxida biológicamente para producir dióxido de carbono y agua. Este proceso se denomina respiración y mediante el mismo el carbono es devuelto a la atmósfera. Por tanto, los animales de la tierra y del mar devuelven el CO₂ a la atmósfera y a la hidrosfera.



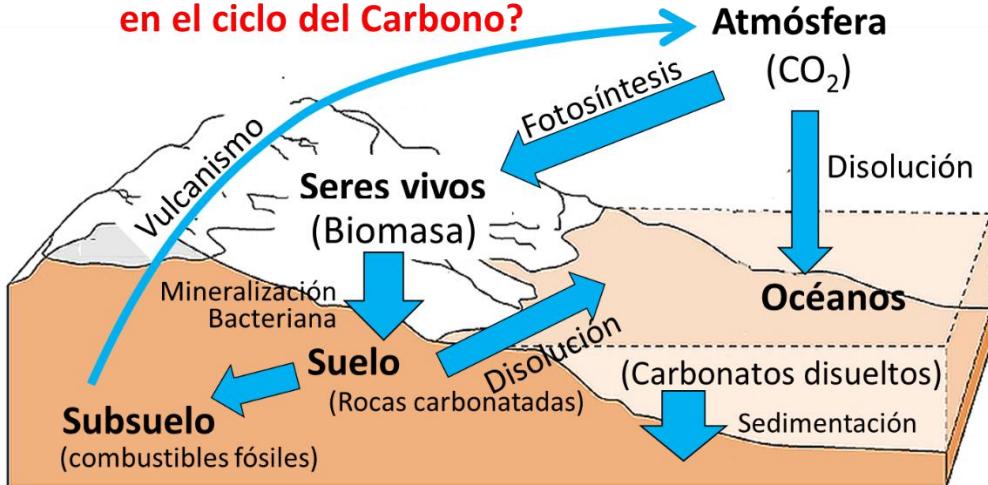
El ciclo del carbono se completa gracias a los organismos descomponedores mediante un proceso de oxidación biológica que se efectúa en los suelos de la litosfera y en ciertas regiones de la hidrosfera, e incluye la mineralización y la descomposición de materia muerta vegetal o animal (putrefacción). Por lo general, esta descomposición se logra mediante microorganismos y bacterias, y en la mayoría de los casos se produce CO₂ y H₂O.

Como resultado de los fenómenos geológicos que se produjeron hace millones de años, algunos conjuntos de organismos quedaron atrapados dentro de la litosfera, formando una mezcla de hidrocarburos que se han transformado, por medio de la presión y calor, en depósitos de carbón, petróleo y gas natural que son los denominados **combustibles fósiles**. El ser humano al quemar estos combustibles libera gran cantidad de CO₂ a la atmósfera y, por tanto, desequilibra el ciclo de este elemento. También se vierte a la atmósfera CO₂ de forma natural mediante las erupciones volcánicas (Figura 138).

Figura 138 Ciclo del carbono.

Ciclo del Carbono

¿Cómo influyen los seres vivos en el ciclo del Carbono?



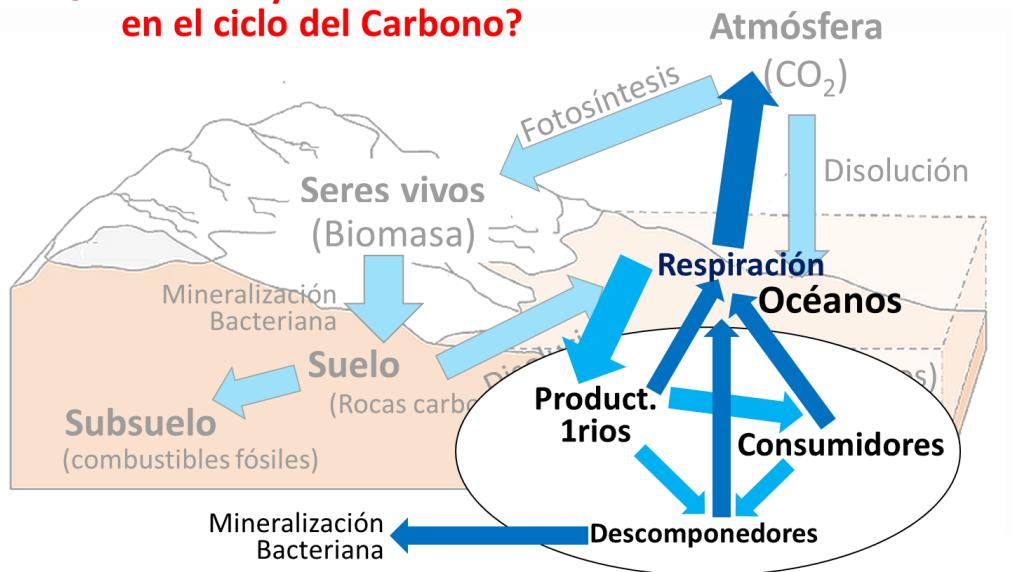
Otras actividades antropogénicas pueden llegar a alterar significativamente los niveles de CO₂ atmosférico. Una de ellas es la **deforestación**, principalmente en zonas tropicales, y se estima que por esta causa se emite un 30% de CO₂ de las emisiones totales, al quemar la biomasa. Todo ello hace que el balance del carbono en la biosfera quede seriamente mermado.

De forma independiente al ciclo del carbono terrestre, tiene lugar también otro ciclo de características similares en el océano. Ello es lógico puesto que contiene grandes cantidades de CO₂ disuelto, estimándose que un 50% del CO₂ emitido a la atmósfera es atrapado por el océano (Figura 139).

Figura 139 Ciclo del carbono en ecosistemas marinos

Ciclo del Carbono

¿Cómo influyen los seres vivos en el ciclo del Carbono?

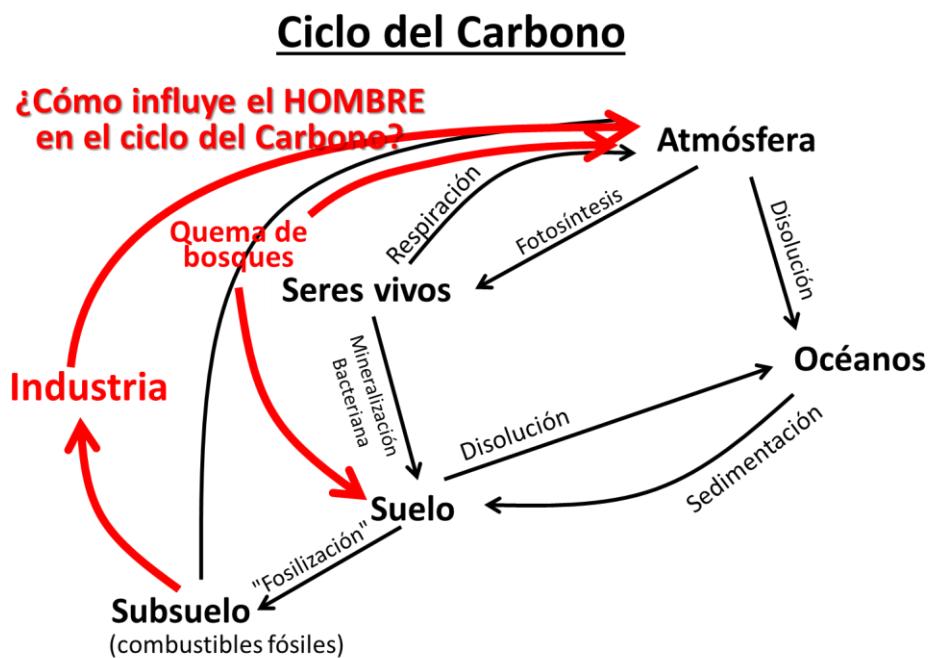


Otros gases que participan en el ciclo del carbono son el metano, CH₄, y el monóxido de carbono, CO, que también están presentes en la atmósfera, aunque en concentraciones mucho menores. El CH₄ tiene un origen natural, pues se forma a partir de procesos de fermentación anaeróbica en zonas húmedas, que contienen poco oxígeno disuelto (pantanos, arrozales, bosques húmedos, etc.) y se produce también en la fermentación intestinal en animales.

Todos estos fenómenos originan la mitad de metano presente en la atmósfera, la otra mitad es de origen antropogénico, sobre todo por la deforestación, ya que contribuye indirectamente a la emisión de CH₄ a causa de los procesos asociados a la combustión de biomasa.

La principal fuente de CO se debe a la vegetación debido a la oxidación. El resto de las cantidades emitidas de este gas está relacionado con las actividades humanas (combustión de carburantes fósiles, quema de biomasa, procesos industriales, etc.) (Figura 140).

Figura 140 Influencia de las actividades antropogénicas en el ciclo del carbono.



Cabe recordar que tanto el dióxido de carbono, CO₂, como el metano, CH₄, son dos de los principales gases de **efecto invernadero**.

Ciclo del nitrógeno

El nitrógeno como el carbono, es un ingrediente básico de los organismos vivos. Se encuentra, por ejemplo, en el ADN, en las proteínas y en la clorofila. Es un elemento esencial en todos los ecosistemas, factor limitante de la producción primaria. El nitrógeno comparte otra característica importante del carbono: su abundancia, representando el 78% de la composición de gases de la atmósfera, pero casi todo este nitrógeno atmosférico es dinitrógeno o nitrógeno molecular, en forma de dos átomos de nitrógeno unidos, N₂.

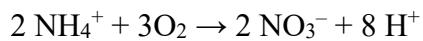
El nitrógeno molecular no puede ser metabolizado por la mayoría de los organismos vivos. Sólo se hace biológicamente activo cuando se produce una **fijación de nitrógeno** y es convertido a distinta forma molecular, principalmente ion amonio, NH₄⁺ y nitrato, NO₃⁻. Se estima que anualmente se fijan alrededor de 4.000 millones de toneladas de nitrógeno en todo el planeta.

En la fijación biológica intervienen bacterias; las cianobacterias se encargan de esta función en el medio acuático, junto con el plancton marino, siendo las mayores fijadoras en amplias zonas

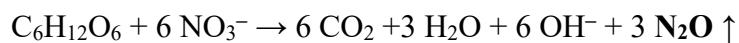
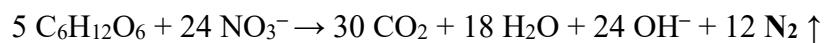
oceánicas contribuyendo de forma importante a la cantidad total de nitrógeno fijado, mientras que en el medio terrestre lo realizan las bacterias simbióticas *Azotobacter* y las de los géneros *Rhizobium* y *Frankia* que viven formando nódulos en las raíces de las plantas, sobre todo leguminosas como el guisante, trébol o la alfalfa, y también determinadas algas, líquenes, etc. Las bacterias se alimentan de estas plantas, pero a cambio le entregan abundantes compuestos nitrogenados. Es muy común en agricultura cultivar leguminosas en determinados terrenos pobres en nitrógeno, o que han quedado agotados por otras cosechas, para permitir rotar los sembrados en el mismo lugar.

La asimilación de nitrógeno en procesos biológicos es catalizada por la enzima nitrogenasa, capaz de transformar el nitrógeno molecular en ion amonio, NH_4^+ . En el suelo, el ion amonio, NH_4^+ , es oxidado por la intervención de bacterias nitrificantes, las cuales transforman esta especie química en nitrito y nitrato, dejando el suelo ácido.

El proceso global denominado **nitrificación** es:



A su vez el nitrato puede disolverse en las aguas subterráneas y unirse con las aguas superficiales. Otra posibilidad es que los nitratos se vuelvan a transformar en nitrógeno, cerrándose el ciclo. Este proceso se denomina **desnitrificación** y hay bacterias que catalizan la oxidación de materia orgánica por parte del ion nitrato, con lo que éste a su vez se reduce, ya sea totalmente para dar nitrógeno gas, o bien parcialmente para dar óxidos nitrosos.



El óxido de dinitrógeno, N_2O , es un gas extremadamente estable que, una vez formado, se difunde hacia la atmósfera, donde inicia un largo recorrido durante el cual se irá transformando poco a poco a otros óxidos, como NO y NO_2 , con las consecuencias que ello implica (formación de lluvia ácida, radicales libres, etc.).

El nitrógeno fijado también fluye a lo largo de la cadena alimentaria: primero es absorbido por las plantas, luego por los animales herbívoros y posteriormente por sus depredadores y parásitos. En cada nivel trófico se libera al ambiente nitrógeno por muerte o en forma de excreciones, que son utilizadas por los organismos descomponedores para realizar sus funciones vitales donde interviene el proceso de **amonificación**. Según este proceso, se transforman los desechos de animales y los residuos de las plantas en ion amonio, NH_4^+ . A

través de este proceso se estima que se transforman al año del orden de 2.000 millones de toneladas de nitrógeno.

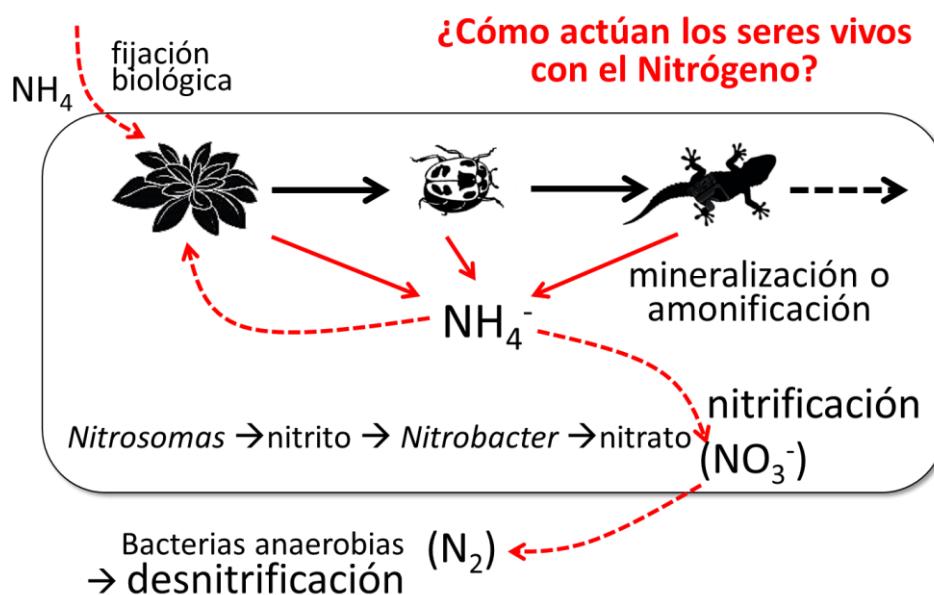
En resumen, los procesos principales que componen el ciclo del nitrógeno que pasa por la biosfera, la atmósfera y la geosfera son:

- ✓ Fijación del Nitrógeno
- ✓ Nitrificación
- ✓ Desnitrificación
- ✓ Amonificación

El proceso de fijación es lo que hace al ciclo del nitrógeno ser tan diferente al del oxígeno. A pesar de la abundancia de nitrógeno, el nitrógeno fijado a menudo escasea, por lo que la cantidad de nitrógeno disponible es un regulador importante en los procesos biológicos, y es un factor limitante de la productividad de muchos ecosistemas (Figura 141).

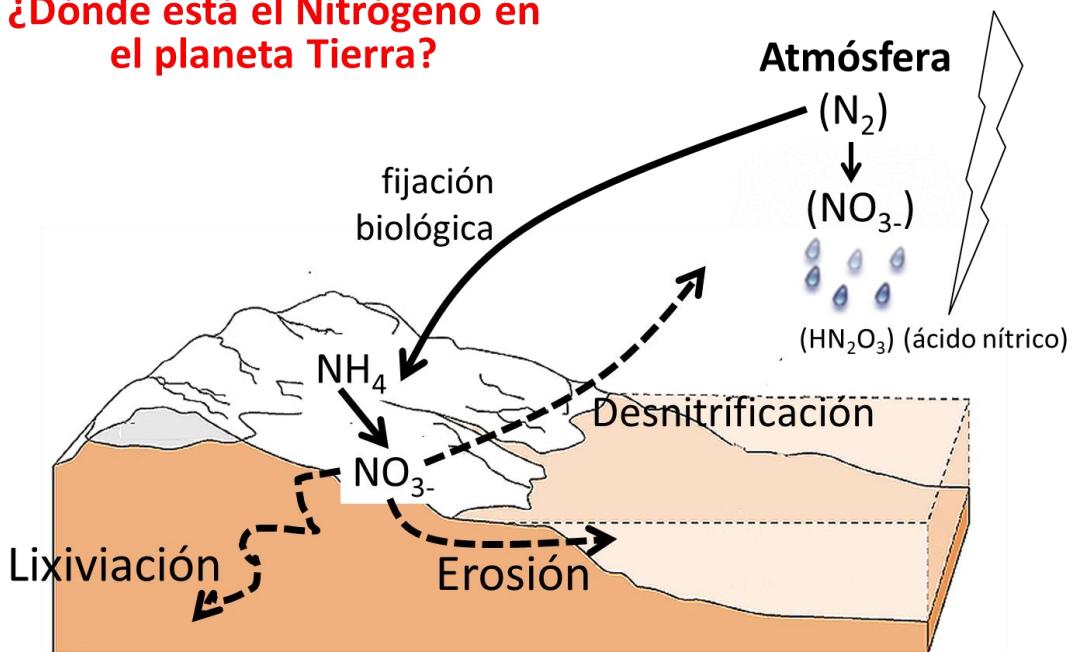
Figura 141 Ciclo del nitrógeno.

Ciclo del Nitrógeno



Ciclo del Nitrógeno

¿Dónde está el Nitrógeno en el planeta Tierra?



El ciclo del nitrógeno puede ser desestabilizado por la contaminación del aire proveniente de los óxidos de nitrógeno generados en la quema de combustibles fósiles, siendo el componente básico, junto con los óxidos de azufre, de las *lluvias ácidas* que afecta al suelo y a las aguas dulces en muchas partes del mundo. Las aguas cada vez más ácidas tienen menos formas de vida acuática. De forma similar, la acidificación de la tierra tiende a empobrecer los organismos del suelo. En parte se debe a que el ácido libera los iones de aluminio de la matriz mineral en la que está normalmente. El aluminio libre es tóxico para las plantas, y para muchos organismos acuáticos en los arroyos. Por ejemplo, en medios de pH muy bajo el aluminio asociado a las partículas de arcilla se libera.

El ácido nítrico también provoca la lixiviación de ciertos minerales, como el calcio, magnesio y potasio. Al reducirse su aportación, el crecimiento de las plantas se resiente y numerosas especies pueden desaparecer. Estos minerales se incorporan al suelo a través del desgaste de las rocas, en un proceso muy lento. La acidificación podría reducir la productividad de los suelos y algunos podrían *envejecer* por un periodo equivalente a 5.000 años. El exceso de nitrógeno en el suelo afecta también de otras maneras a campos y bosques, ya que, por ejemplo, puede reducir la resistencia al frío de ciertas especies y hacerlos más propensos a enfermedades o a la muerte durante el invierno.

El caso extremo son algunos cultivos, donde el exceso de fertilizantes podría jugar el papel de las lluvias ácidas. Tradicionalmente se han abonado los suelos con nitratos para mejorar los rendimientos agrícolas y durante muchos años se usaron productos naturales ricos en nitrógeno como el guano o el nitrato de Chile. Desde que se consiguió la síntesis artificial de amoníaco fue posible fabricar abonos nitrogenados que se emplean actualmente en grandes cantidades en la agricultura, y ello conlleva, muchas veces, problemas de contaminación en las aguas: ***la eutrofización*** (enriquecimiento en nutrientes de las aguas que produce un crecimiento excesivo de algas y otras plantas acuáticas, las cuales al morir se depositan en el fondo de los ríos, embalses o lagos, generando residuos orgánicos que, al descomponerse, consumen gran parte del oxígeno disuelto y de esta manera pueden afectar a la vida acuática y producir la muerte por asfixia de la fauna y flora) (Figura 142).

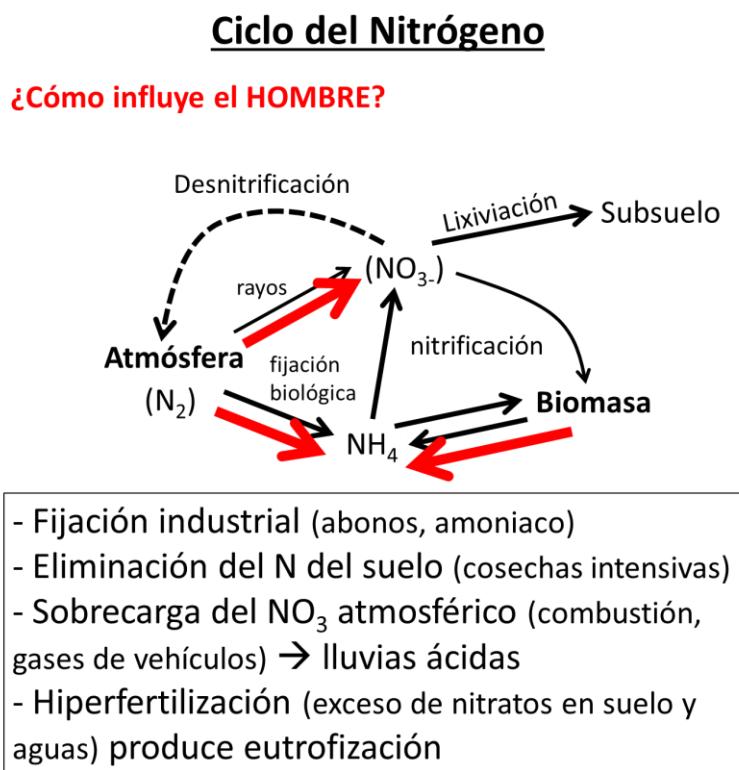
Figura 142 *La eutrofización en una salida de aguas residuales en el río Potomac, Washington, D.C.* de *Alexandr Trubetskoy, CC BY-SA 3.0*



La desestabilización del ciclo del nitrógeno puede ser observada bien en los cultivos intensivos, por un lado, que obligan a añadir fertilizantes nitrogenados para fertilizar las tierras, y bien la

tala de árboles, por otro, ya que hacen descender el contenido de nitrógeno de los suelos. La estabilización del ciclo del nitrógeno es una tarea tan apremiante como la del ciclo del carbono. Una de las medidas a tomar será la de optar por una agricultura ecológica basada en cambiar los monocultivos por policultivos (Figura 143).

Figura 143 Afectaciones antropogénicas sobre el ciclo del nitrógeno

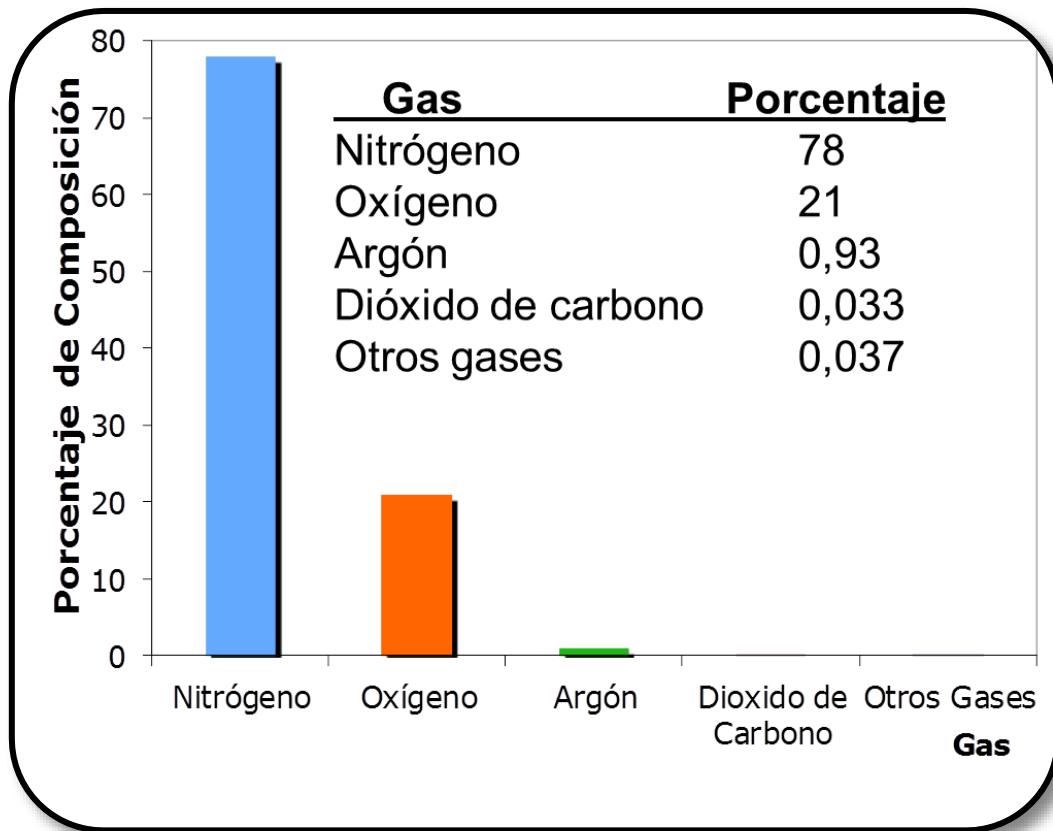


Ciclo del oxígeno

El oxígeno y el nitrógeno son los dos gases más abundantes de la atmósfera, pero el primero, a diferencia del segundo, es mucho más reactivo. En la atmósfera se encuentra en forma molecular, O_2 , (y formando parte del dióxido de carbono, CO_2 , en el agua, H_2O y en el ozono, O_3). En la litosfera se encuentra en combinación con muchos metales formando óxidos o sales, como por ejemplo, óxido de hierro, Fe_2O_3 o carbonatos, CO_3^{2-} , sulfatos, SO_4^{2-} , etc. La hidrosfera contiene oxígeno en el estado combinado con el hidrógeno formando agua, H_2O . En la biosfera, el oxígeno es un elemento esencial en casi todos los compuestos químicos importantes desde el punto de vista biológico. El oxígeno es indispensable para la vida porque interviene en la respiración celular. El oxígeno que liberan las plantas en el aire proviene del

agua absorbida por las raíces. Los seres vivos, al respirar, lo combinan con el carbono y lo devuelven a la atmósfera en forma de dióxido de carbono (Figura 144).

Figura 144 Proporción de gases en la atmósfera.



Las tres sustancias, agua, dióxido de carbono y oxígeno molecular, junto con las moléculas de los seres vivos, constituyen las principales sustancias que participan en el ciclo del oxígeno, el cual está íntimamente unido al ciclo del carbono y al ciclo del agua.

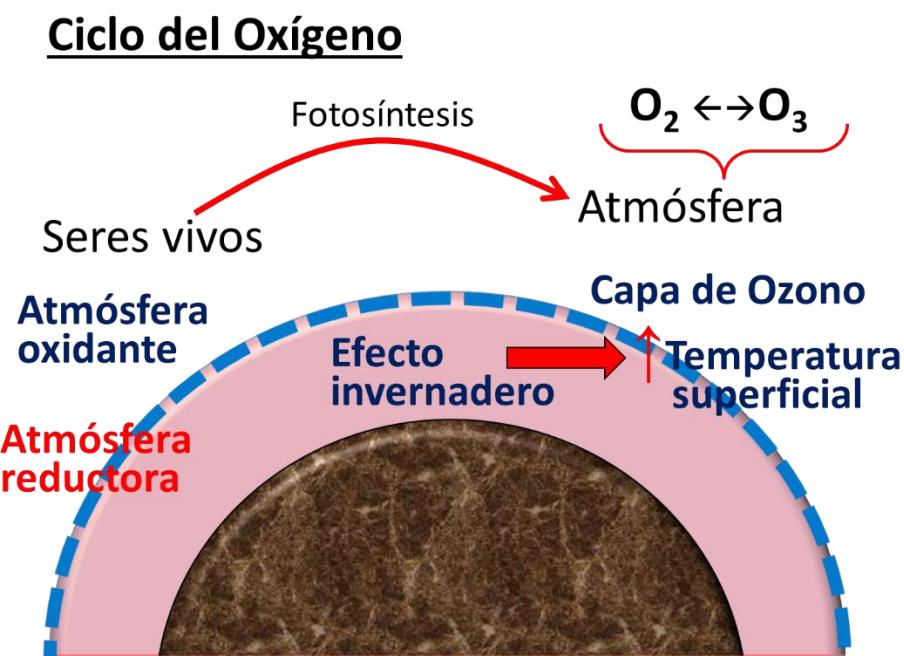
Los procesos de fotosíntesis y respiración que se efectúan en la biosfera estimulan el intercambio de oxígeno entre las diversas esferas del medio ambiente. Por cada molécula de oxígeno utilizada en la respiración celular, se libera una molécula de dióxido de carbono. Inversamente, por cada molécula de dióxido de carbono absorbida en la fotosíntesis, se libera una molécula de oxígeno. La cantidad de oxígeno que consumen los animales es muy similar a la aportada por la vegetación, por tanto, no hay prácticamente ningún cambio en la cantidad de oxígeno en la atmósfera.

Una fuente adicional de oxígeno procede de la fotolisis del agua y óxido de dinitrógeno, por mediación de la radiación ultravioleta de alta energía.

Parte del oxígeno molecular de las regiones más altas de la atmósfera se convierte en la fórmula molecular triatómica denominada **ozono, O_3** . El ozono se descompone con rapidez para volver a formar oxígeno diatómico. Puesto que la capa superior de la atmósfera está expuesta a la luz solar de un modo continuo, existe una cantidad más o menos constante de ozono en una zona de la atmósfera superior llamada ozonosfera (aproximadamente a 50 Km de altura del suelo). Esta producción de ozono sirve de barrera química, que constituye una pantalla protectora de la superficie terrestre que la protege de la radiación ultravioleta de alta energía. Es la denominada **capa de ozono** (Figura 145).

En la troposfera el ozono es creado a partir de las reacciones fotoquímicas de los óxidos de nitrógeno con el oxígeno del aire, formando, junto con otros contaminantes una neblina tóxica para la vegetación denominada **smog**.

Figura 145 Ciclo del oxígeno y formación del ozono.



Ciclo del azufre

El azufre se encuentra almacenado principalmente en la hidrosfera en forma de sulfato, SO_4^{2-} . Los sulfatos son abundantes también en los suelos, porque, aunque se pierdan por lixiviación de las tierras, son repuestos por las lluvias de forma natural. En la biosfera se presenta dentro de todos los organismos en pequeñas cantidades, pero resulta imprescindible para la síntesis de

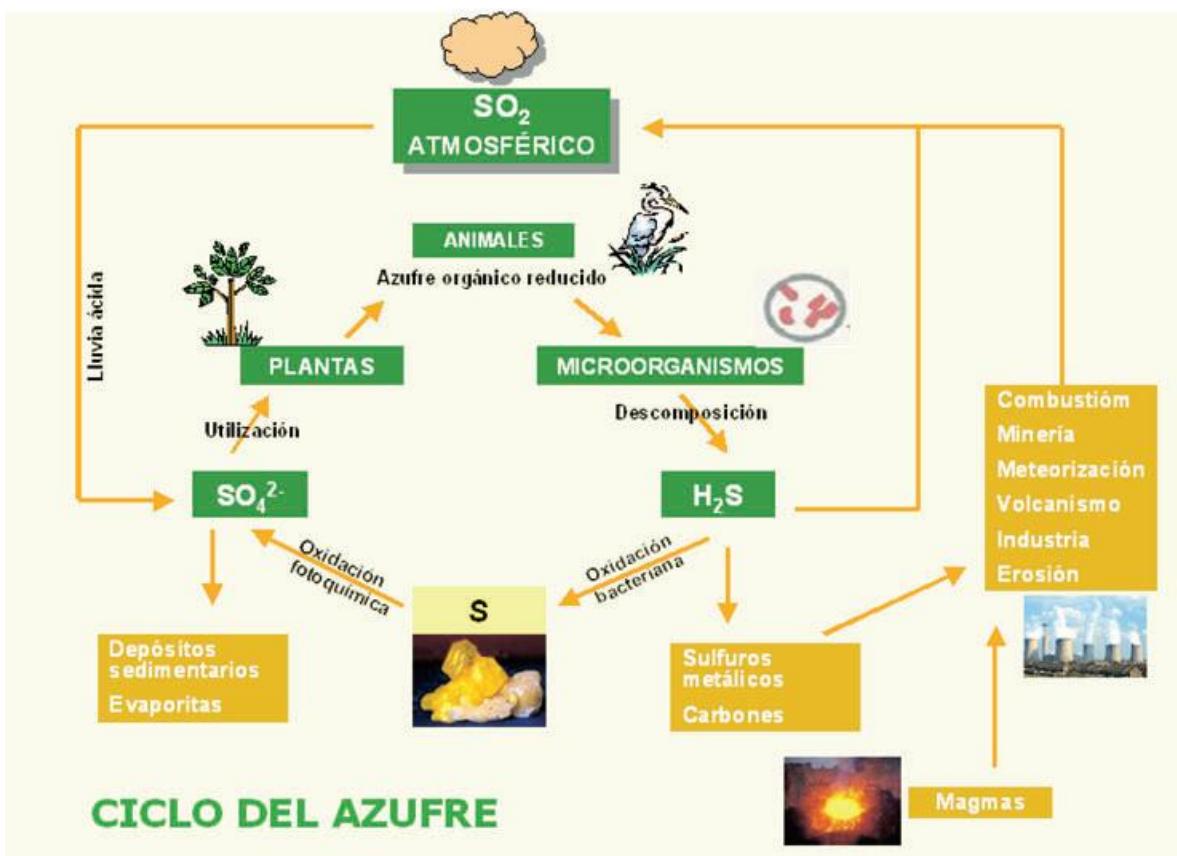
ciertas moléculas orgánicas como las proteínas, vitaminas, etc. Sólo las plantas, bacterias y hongos son capaces de incorporarlos directamente en forma de SO_4^{2-} utilizable en síntesis vegetal. De esta forma pueden ser transferidos a los demás niveles tróficos. Los seres vivos al morir liberan ácido sulfídrico, H_2S , a la atmósfera y a otros sistemas terrestres.

Algunos de los sulfatos presentes en la tierra son llevados al mar por los ríos, y este azufre es devuelto a la tierra por un mecanismo que consiste en convertirlo en compuestos gaseosos tales como H_2S y dióxido de azufre, SO_2 . Estos penetran en la atmósfera y vuelven a tierra firme. Generalmente, son lavados por las lluvias, aunque parte del dióxido de azufre puede ser directamente absorbido por las plantas desde la atmósfera.

En la profundidad de los océanos y lugares pantanosos en ausencia de O_2 , el sulfato, SO_4^{2-} , es reducido a H_2S mediante la acción de bacterias sulfatorreductoras. Durante el proceso se libera oxígeno, que es aprovechado por otros organismos para la respiración. El ácido sulfídrico, H_2S , así formado puede seguir dos caminos: uno ascendente, hasta alcanzar lugares oxigenados donde se oxida de nuevo a SO_4^{2-} mediante un proceso fotosintético o quimiosintético, en función de la presencia o ausencia de luz, y otro descendente, que combinándose con hierro precipita en forma de pirita, FeS_2 .

El paso de H_2S del océano a la atmósfera sirve para compensar las pérdidas de SO_4^{2-} . Las elevadas concentraciones de H_2S producen el típico olor a huevos podridos, pero en pequeñas concentraciones provocan un agradable olor a mar. En la atmósfera el H_2S se oxida rápidamente por los iones OH^- formando ácido sulfúrico, H_2SO_4 , que, haciendo el papel de núcleo de condensación, favorece las lluvias, que devuelven el azufre al mar o al continente, cerrándose el ciclo (Figura 146).

Figura 146 Ciclo del azufre.



Los volcanes de forma natural y las industrias con la quema de combustibles fósiles incrementan en la atmósfera la cantidad de SO_2 , que reacciona con el agua formando gotas de ácido sulfúrico, H_2SO_4 , originando, junto con los óxidos de nitrógeno, el problema de la **lluvia ácida**. El ácido sulfúrico pasa al suelo dando sulfatos de nuevo. Los sulfatos del suelo se hallan en su mayoría en forma de anhidrita (sulfato de calcio, CaSO_4) y yeso (sulfato de calcio hidratado, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), siendo un componente de los depósitos marinos, lo que hace que el mar sea el principal reservorio de este elemento.

Ciclo del fósforo

El fósforo se encuentra mayoritariamente en la corteza terrestre, y en los depósitos de rocas marinas. La proporción de fósforo en la materia viva es relativamente pequeña, pero el papel que desempeña es vital. Es componente de los ácidos nucleicos como el ADN, de los fosfolípidos, que constituyen las membranas de todas las células, y muchas sustancias intermedias en la fotosíntesis y en la respiración celular están combinadas con fósforo, y además los átomos de fósforo proporcionan la base para la formación de los enlaces de alto contenido

de energía del adenosín trifosfato, ATP. Forma parte también de las estructuras rígidas como caparazones, huesos y dientes de animales.

Las rocas fosfatadas y las cenizas volcánicas contienen fosfatos y liberan iones fosfato, PO_4^{3-} , que son transportados de forma soluble por las aguas corrientes hasta los lagos o hasta el mar, donde precipitan para formar reservorios. Su proceso de liberación es muy lento por depender del ciclo geológico (105-108 años), razón por la que constituye el principal factor limitante, considerándose por ello un recurso no renovable.

El ciclo del fósforo difiere con respecto al del carbono, nitrógeno y azufre en que no forma compuestos volátiles que le permitan pasar de los océanos a la atmósfera y desde allí retornar a tierra firme. Una vez en el mar, sólo existen dos mecanismos para el reciclaje del fósforo desde el océano hacia los ecosistemas terrestres. Uno es mediante las aves marinas que recogen el fósforo que pasa a través de las cadenas alimentarias marinas y que pueden devolverlo excretándolo en tierra firme, lo que constituye el **guano**. También existe la posibilidad de un levantamiento geológico de los sedimentos del océano hacia tierra firme, un proceso que puede tardar miles de años.

El ciclo del fósforo se ve afectado por las actividades humanas tales como la pesca, el abuso de fertilizantes y el uso de detergentes con fosfatos. Debido al empleo indiscriminado de fertilizantes y todo tipo de productos químicos se presentan los siguientes problemas en las aguas tanto superficiales como subterráneas:

- ✓ Acumulación de **nitritos y fosfatos**, que se traduce en una pérdida de la potabilidad.
- ✓ **Eutrofización** de las aguas continentales y mares costeros, al aumentar hasta niveles nocivos los productos orgánicos e inorgánicos derivados de aguas residuales y fertilizantes agrícolas, originando graves cambios en las características del medio y desoxigenación de las aguas profundas.
- ✓ **Salinización** de los acuíferos por sobreexplotación de las aguas subterráneas.

La eutrofización y las zonas muertas

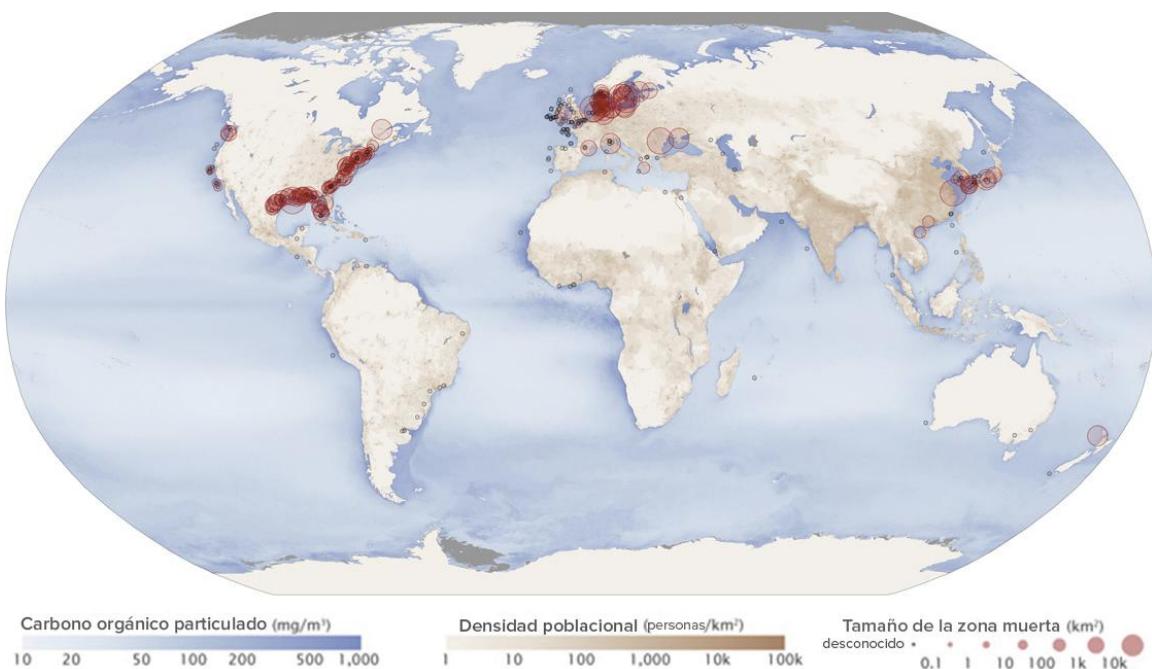
La mayoría de los fertilizantes que se usan en la agricultura, y en los huertos y jardines, contiene tanto nitrógeno como fósforo, los cuales pueden llegar hasta los ecosistemas acuáticos mediante escurrimientos superficiales. El fertilizante en los escurrimientos puede provocar el crecimiento excesivo de algas y otros microbios que estaban previamente limitados por la cantidad de

nitrógeno o fósforo. Este fenómeno se conoce como *eutrofización*. En algunos casos, parece que el agente principal de la eutrofización es el fósforo y no el nitrógeno.

¿Por qué es perjudicial la eutrofización? Algunas algas hacen que el agua huela o sepa mal o producen compuestos tóxicos. Además, cuando todas esas algas mueren y son descompuestas por microbios, se usan grandes cantidades de oxígeno en el proceso. Este aumento en el uso de oxígeno puede disminuir fuertemente los niveles de oxígeno disuelto en el agua y conducir a la muerte por hipoxia —falta de oxígeno— de otros organismos acuáticos como los peces y moluscos.

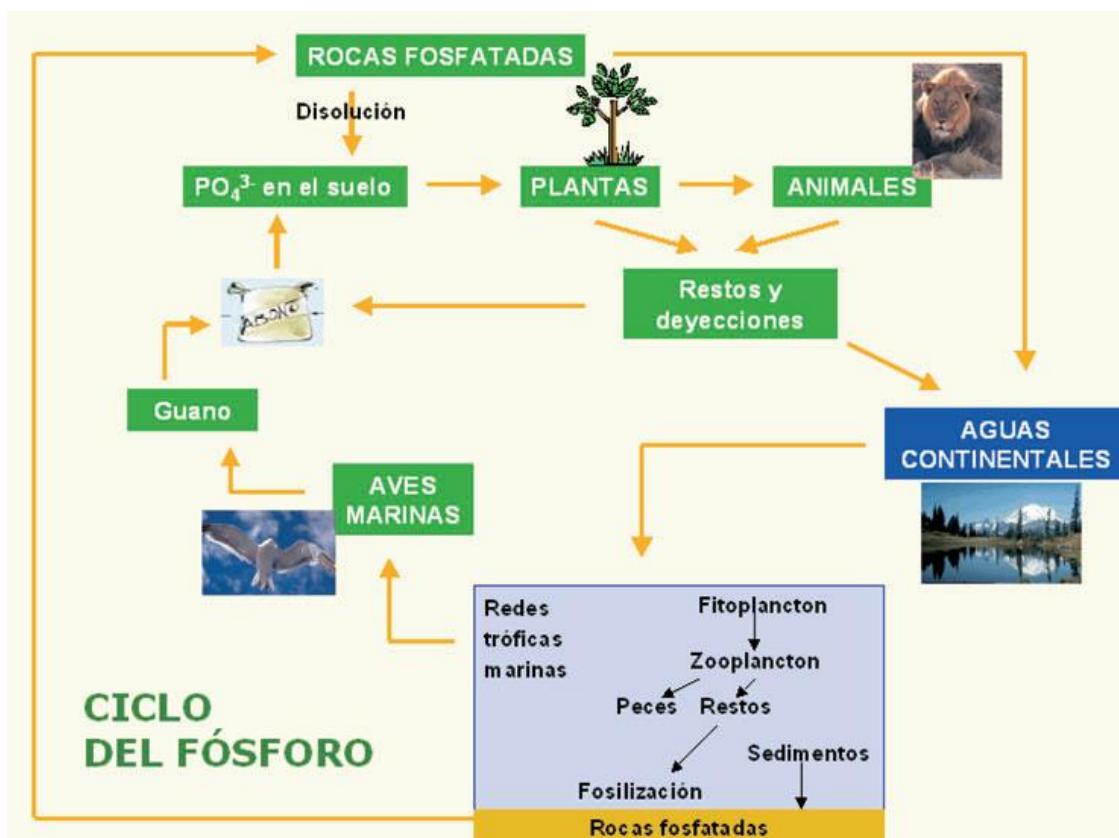
Las regiones de los lagos y océanos que quedan sin oxígeno debido a la afluencia de nutrientes se llaman *zonas muertas*. El número de zonas muertas se ha ido incrementando durante varios años y para el 2008 existían más de 400. Una de las peores zonas muertas se encuentra frente a la costa de los Estados Unidos en el Golfo de México. El escurrimiento de fertilizantes de la cuenca del río Misisipi creó una zona muerta de 21 919 km². Como puedes ver en la figura siguiente, las zonas muertas se encuentran en áreas muy industrializadas y con alta densidad poblacional alrededor del mundo (Figura 147).

Figura 147 Crédito de la imagen: Ciclos biogeoquímicos: figura 6 de OpenStax College, Concepts of Biology, CC BY 4.0; obra original: Aquatic dead zones (Zonas acuáticas muertas) de Robert Simmon y Jesse Allen, NASA Earth Observatory



Una teoría muy interesante propone que el fósforo en el océano ayuda a regular la cantidad de oxígeno atmosférico. El fósforo es un nutriente esencial para la fotosíntesis y uno de los factores limitantes. Un nivel alto de oxígeno en el océano promueve que la productividad de ciertos tipos de bacterias aumente, ya que son capaces de incorporar fósforo a su estructura. Esto provoca una disminución de fósforo disponible y por tanto una disminución de la población fotosintetizadora, con una menor producción de oxígeno. Un nivel bajo de oxígeno conduce al incremento de la mortalidad de los organismos, que, durante la descomposición, vierten fósforo al océano. Este incremento de disponibilidad de fósforo subsecuentemente eleva el crecimiento de la población fotosintetizadora y se aumenta la producción de oxígeno.

Figura 148 Ciclo del fósforo.



Ciclo de metales pesados

Los metales pesados tienen sus propios ciclos biogeoquímicos. Son poco móviles en suelos y tienden a acumularse en la parte superficial (a excepción de pH ácidos) en el horizonte biológicamente más activo, lo que hace que los metales estén fácilmente accesibles para los vegetales. La dinámica de los metales una vez depositados en el suelo puede seguir varias vías:

- a) quedar retenidos en el suelo, disueltos o fijados por procesos de adsorción, complejación o precipitación,
- b) ser absorbidos por las plantas incorporándose a la cadena trófica,
- c) volatilizarse pasando a la atmósfera, depositándose posteriormente en el suelo o en la vegetación y seguir las vías a) o b), y
- d) pasar a las aguas superficiales o subterráneas.

Una característica particular de los metales pesados es su persistencia en el ambiente, como consecuencia de que no son degradables en la naturaleza, ni biológica ni químicamente, y la principal fuente de contaminación por metales pesados proviene de la actividad minera.

Entre los metales pesados se pueden distinguir dos grupos:

- ✓ Oligoelementos o micronutrientes y
- ✓ Metales pesados sin función biológica conocida

Los del primer grupo son requeridos en pequeñas cantidades por plantas o animales para completar su ciclo vital, aunque si superan unos niveles determinados producen efectos tóxicos. Es el caso de **B, Co, Cr, Cu, Fe, Mo, Mn, Se y Zn**.

Los del segundo grupo resultan altamente tóxicos en cantidades variables, y presentan la propiedad de acumularse en la cadena trófica, lo que origina que, a pesar de encontrarse en dosis muy bajas en el ambiente, pueden llegar a concentrarse en los organismos vivos como plantas o animales y producir disfunciones en estos organismos. Los más peligrosos son principalmente: **Cd, Pb, Hg, As, Ni, Sb y Bi**.

Preguntas de autoevaluación

1. Indicar por qué existe un ciclo cerrado de materia.
2. ¿Cómo ha intervenido la actividad humana en el ciclo del carbono?
3. ¿Cómo intervienen los descomponedores en el ciclo del nitrógeno?
4. ¿Por qué el azufre tiene un ciclo gaseoso y el fósforo un ciclo sedimentario?
5. ¿Qué problemas puede plantear la tala de árboles en el ciclo del oxígeno?
6. ¿Son muy diferentes los ciclos biogeoquímicos en el medio terrestre y en el acuático?

Guías prácticas

Guía Nro.	1
Tema:	Experimento del Efecto Invernadero
Objetivo:	Identificar los cambios de los ciclos biogeoquímicos del carbono y del agua, originados por el efecto invernadero incrementados.
Fundamento teórico:	<p>El efecto invernadero es un fenómeno natural que permite que la Tierra mantenga una temperatura adecuada para la vida. Sin embargo, las actividades humanas han intensificado este proceso mediante la emisión excesiva de gases como el dióxido de carbono (CO_2), metano (CH_4) y óxidos de nitrógeno (NO_x), alterando el equilibrio del ciclo del carbono.</p> <p>El ciclo del carbono se ve afectado principalmente por:</p> <ul style="list-style-type: none">• La quema de combustibles fósiles, que libera CO_2 acumulado durante millones de años.• La deforestación, que reduce la capacidad de los ecosistemas para capturar carbono.• La oxidación del metano, que transforma CH_4 en CO_2 y vapor de agua, contribuyendo al calentamiento global. <p>Estos procesos aumentan la concentración de gases de efecto invernadero, intensificando el calentamiento global y modificando el balance climático del planeta.</p> <p>El calentamiento global, impulsado por el efecto invernadero, altera significativamente el ciclo del agua. Entre los principales impactos se encuentran:</p> <ul style="list-style-type: none">• Aumento de la evaporación, lo que intensifica las precipitaciones en algunas regiones y provoca sequías en otras.• Derretimiento de glaciares y casquetes polares, que eleva el nivel del mar y reduce las reservas de agua dulce.• Eventos climáticos extremos, como huracanes e inundaciones, que contaminan fuentes de agua y afectan su calidad.• Acidificación de los océanos, debido a la absorción de CO_2, lo que altera la química del agua y afecta la vida marina <p>Los ciclos biogeoquímicos del carbono y del agua están interconectados. El aumento de gases de efecto invernadero altera</p>

	<p>ambos ciclos, generando retroalimentaciones que intensifican el calentamiento global. Por ejemplo, el deshielo del permafrost libera metano, lo que acelera aún más el calentamiento.</p>
Procedimiento:	<p>Material</p> <ul style="list-style-type: none"> • Recipiente de plástico • Dos termómetros (de laboratorio) • Plástico transparente (similar al de forrar libros) • Cinta adhesiva • Tierra recién obtenida de un jardín con plantas pequeñas • Agua <p>Proceso</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Vierta la tierra recién obtenida a un recipiente de plástico. Se esparce de tal forma que toda la superficie interna del recipiente quede cubierta uniformemente. 2. Se humedece la tierra, echándole agua en proporción a la tierra que hay en el recipiente. 3. Se pone el termómetro interno de modo que entre en contacto con la tierra húmeda. 4. Se tapa el recipiente con el plástico transparente de manera que se pueda abrir y cerrar fácilmente siempre que sea necesario. 5. Se expone el recipiente al Sol y se deja a su lado el termómetro externo. 6. Se registra la temperatura interna y externa cada 30 minutos. <p>Con los datos obtenidos elabora dos gráficas, que muestren los cambios de temperatura en los distintos períodos de tiempo del día.</p> <ul style="list-style-type: none"> • Explica la relación que existe entre el vapor de agua y el CO₂ (dióxido de carbono) respecto del Efecto Invernadero en la atmósfera. • Elabora un informe sobre los resultados de esta actividad experimental.

Ejercicios resueltos

Ejercicio 1. ¿Qué es mutualismo?

Mutualismo es la interacción entre especies en donde cada especie se beneficia de su asociación con la otra. En algunos casos, el mutualismo es necesario para ambas especies; con frecuencia el mutualismo no es esencial para ninguno de los dos individuos.

Ejercicio 2. ¿Qué pasa cuando las especies compiten por recursos?

En algunas interacciones, una especie bloquea activamente el acceso de otra a los recursos. En otras interacciones, una especie es simplemente mejor que otra para explotar un recurso compartido. Cuando dos especies compiten la selección favorece a los individuos cuyas necesidades son menores que las de los individuos de la especie con la que compiten.

Ejercicio 3. ¿Cómo cambian las poblaciones de depredadores y presas con el tiempo?

Las poblaciones de depredadores muestran tres patrones generales de respuesta a los cambios en la densidad de las presas. Los niveles poblacionales de las presas pueden mostrar oscilaciones recurrentes.

El número de poblaciones de depredadores y presas a menudo varía de maneras complejas que reflejan los múltiples niveles de interacción en una comunidad. Las poblaciones de depredadores y presas ejercen presiones selectivas unas sobre otras.

Ejercicio 4. ¿Qué es sucesión?

Sucesión, un proceso en el que una serie de especies reemplaza a otra, en un periodo de tiempo. Puede ocurrir en un hábitat desolado (sucesión primaria) o en una región en la que anteriormente hubo una comunidad (sucesión secundaria). Los eventos fortuitos hacen que los cambios de sucesión sean difíciles de predecir.

Ejercicio 5. ¿Cómo una sola especie puede afectar la estructura comunitaria?

Una especie clave es aquella que ejerce un efecto importante sobre la riqueza y la abundancia relativa de especies en un hábitat. La eliminación de una especie clave o la introducción de una especie exótica puede afectar el tipo y la abundancia de especies en una comunidad.

Ejercicio 6. ¿Cuáles son algunos de los patrones biogeográficos en la riqueza de especies?

Por lo general, la riqueza de especies es mayor en los trópicos y más baja en los polos. Los hábitats tropicales tienen condiciones que muchas especies pueden tolerar, y las comunidades tropicales a menudo han estado evolucionando por más tiempo que las comunidades templadas. Cuando se forma una nueva isla, la riqueza de especies aumenta con el tiempo y luego se nivela. El tamaño de una isla y la distancia a la que se encuentra de una fuente de colonos influye en su riqueza de especies.

Ejercicio 7. *¿Qué es la estructura trófica de un ecosistema?*

Un ecosistema incluye una comunidad de organismos que interactúan con su entorno físico por flujo unilateral de energía y reciclado de materiales.

Los autótrofos utilizan una fuente de energía del entorno y fabrican sus compuestos orgánicos a partir de materia prima inorgánica. Son los productores primarios del ecosistema. Los autótrofos ocupan el primer nivel trófico de la cadena trófica, una secuencia lineal de relaciones de alimentación y flujo de energía que procede a través de uno o más niveles de heterótrofos o consumidores.

Ejercicio 8. *¿Cómo afecta el flujo de energía a las cadenas y redes tróficas?*

Los tejidos de las plantas vivas y otros productores son la base de las cadenas tróficas de herbívoros. Los restos de los productores son la base de las redes tróficas de detritívoros.

Casi todos los ecosistemas incluyen cadenas tróficas de herbívoros y cadenas tróficas de detritívoros que están interconectadas formando la red trófica del sistema. Las pérdidas acumulativas de energía por transferencias de esta entre niveles tróficos limitan la longitud de las cadenas tróficas. Aunque el ecosistema tenga muchas especies, las interacciones tróficas interconectan a cada especie con muchas otras.

Ejercicio 9. *¿Cómo fluye la energía en los ecosistemas?*

Los productores primarios captan energía y la transforman en biomasa. Este proceso se mide como productividad primaria. La pirámide de biomasa ilustra el peso seco de organismos en cada nivel trófico de un ecosistema. El escalón más grande suele corresponder a los productores, pero la pirámide de algunos ecosistemas acuáticos está invertida.

La pirámide de energía ilustra la cantidad de energía que entra en cada nivel. Su escalón más grande suele estar en la parte más baja (los productores).

La eficiencia de las transferencias tiende a ser mayor en los sistemas acuáticos, donde los productores primarios suelen carecer de lignina y los consumidores suelen ser ectotermos.

Ejercicio 10. ¿Cómo afecta el flujo de energía a las cadenas y redes tróficas?

Los ciclos biogeoquímicos describen el flujo continuo de nutrientes entre reservorios ambientales inertes y organismos vivos. Los procariontes desempeñan un papel de enlace en las transferencias entre porciones vivas y no vivas del ciclo. Los elementos que ocurren a manera de gases se desplazan a través de ciclos atmosféricos. Los elementos que no forman gases normalmente se desplazan en ciclos sedimentarios.

Ejercicios propuestos

Ejercicio 1. La destrucción de la selva del Amazonas

Las actividades humanas descontroladas sobre el medio ambiente han alterado en muchos sitios los ciclos naturales, lo cual ha deteriorado gravemente a los ecosistemas. Un ejemplo lo observamos en la selva del Amazonas. La selva del Amazonas tiene fauna y flora únicas en el planeta. Se estima que su desarrollo tardó más de 22 mil años, libera el 50% del oxígeno necesario para la vida de los seres humanos y de las demás especies animales; también es la generadora de las corrientes de calor que, expandiéndose hacia el norte y hacia el sur, consiguen templar el clima del planeta; por otra parte, el Río Amazonas, de 7 millones de metros de longitud, es el mayor sistema hidrográfico del planeta: contiene las dos terceras partes del agua dulce disponible y lo habitan 200 000 especies de peces.

¿Cuáles son los factores abióticos y bióticos que constituyen el ecosistema de la selva del Amazonas?

¿Qué efectos tendría la destrucción de la selva del Amazonas para los ciclos biogeográficos?

¿Qué importancia tiene este ecosistema para la vida de todos los seres que habitamos el planeta?

¿Cómo podría estudiar la ecología los efectos de la contaminación del río Amazonas y la destrucción de la selva?

Ejercicio 2.

En la mayoría de los ecosistemas, los productores primarios emplean energía de _____ para sintetizar compuestos orgánicos.

- a. la luz solar; b. el calor; c. la descomposición de desechos y residuos; d. la descomposición de sustancias inorgánicas en los hábitats

Ejercicio 3.

Cuando ocurre magnificación biológica _____ tendrán niveles más altos de toxinas en sus sistemas.

- a. los productores; b. los herbívoros; c. los carnívoros primarios; d. los carnívoros superiores

Ejercicio 4.

El carbono es liberado en la atmósfera por _____.

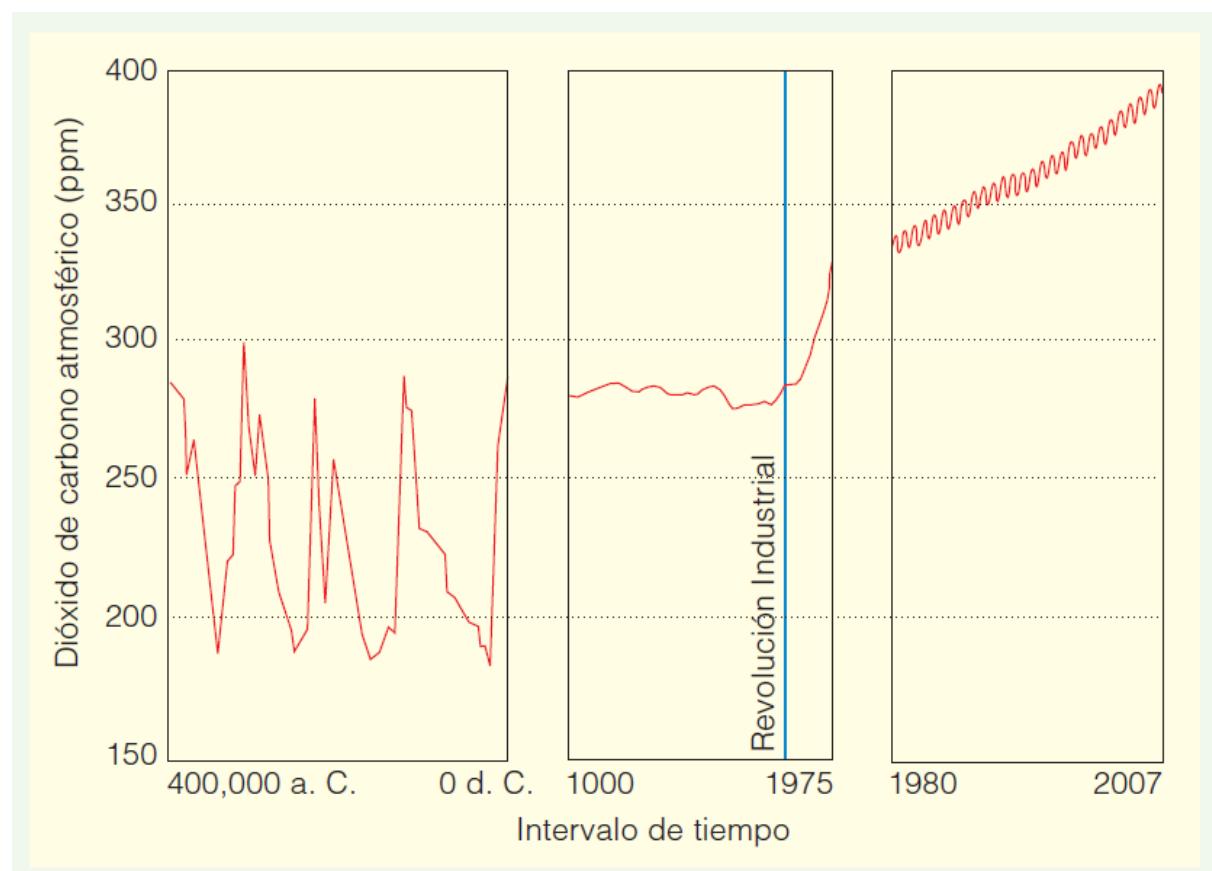
- a. la fotosíntesis; b. la respiración aeróbica; c. el uso de combustibles fósiles; d. b y c

Ejercicio 5.

El ciclo de _____ es un ciclo sedimentario.

- a. el agua; b. el carbono; c. el nitrógeno; d. el fósforo

Ejercicio 6. Para evaluar el impacto de la actividad humana sobre el nivel de dióxido de carbono en la atmósfera terrestre, es conveniente remontarnos en el tiempo. Un conjunto útil de datos proviene de muestras de hielo tomadas de las profundidades de la Antártida. La capa más antigua de hielo que ha sido analizada data de aproximadamente 400 mil años. Las burbujas de aire atrapadas en el hielo suministran información sobre el contenido de gas en la atmósfera de la Tierra en el momento en que el hielo se formó. Combinando los datos de esa capa de hielo con medidas directas más recientes del dióxido de carbono en la atmósfera los científicos pueden colocar los cambios actuales de dióxido de carbono atmosférico dentro de una perspectiva histórica.



1. Cual fue el nivel más alto de dióxido de carbono entre el año 400,000 a.C. y el 0 d.C.?
2. Durante este periodo, ¿cuántas veces el dióxido de carbono alcanzó un nivel comparable al que se midió en 1980?
3. La Revolución Industrial ocurrió alrededor del año 1800. ¿Cuál era la tendencia en el nivel de dióxido de carbono en los 800 años anteriores a este acontecimiento? ¿Y que podemos decir acerca de los 175 años posteriores a él?
4. Indica si el aumento en el dióxido de carbono entre 1800 y 1975 fue mayor o menor que el aumento entre 1980 y 2007.

Ejercicio 7. En la fijación del nitrógeno _____ se convierte en _____.

- a. el nitrógeno gaseoso; amoniaco
- b. los nitratos; nitritos
- c. el amoniaco; nitrógeno gaseoso de nitrógeno
- d. el amoniaco; nitratos
- e. el nitrógeno; óxidos

Ejercicio 8. Relaciona cada término de la columna izquierda con la descripción más adecuada.

- | | |
|------------------------|--|
| _____ productores | a. pasos que los separan de la fuente de energía |
| _____ herbívoros | b. se alimentan de pequeños pedazos de materia orgánica |
| _____ descomponedores | c. degradan desechos y residuos orgánicos o formas inorgánicas |
| _____ detritívoros | d. captan la energía solar |
| _____ nivel trófico | e. se alimentan de plantas |
| _____ biomagnificación | f. acumulación de toxinas |

Ejercicio 9. Margarita cultiva vegetales en Maine y Eduardo los cultiva en la Florida. ¿Cuáles son algunas de las variables que influyen en la producción primaria de cada sitio?

Ejercicio 10. La productividad primaria en tierra firme se ve afectada por _____.

- a. disponibilidad de nutrientes; b. cantidad de luz solar; c. temperatura; d. todos los anteriores

Recursos extras

[El ciclo del nitrógeno \(artículo\) | Ecología | Khan Academy](#)

[Introducción a los ciclos biogeoquímicos \(artículo\) | Khan Academy](#)

[Estructura de la comunidad \(artículo\) | Khan Academy](#)

Unidad 3: Ecología del paisaje

Enfoque al Contenido de la Unidad

La unidad de Ecología del Paisaje se centra en el análisis de los patrones espaciales y sus implicaciones ecológicas, abordando el paisaje como una unidad dinámica compuesta por mosaicos de ecosistemas interconectados. Se exploran los elementos fundamentales de esta disciplina, incluyendo la estructura, función y cambio del paisaje, así como la importancia de la escala espacial y temporal en la interpretación de procesos ecológicos. Se profundiza en la fragmentación del hábitat como fenómeno clave que altera la conectividad ecológica, afecta la biodiversidad y modifica interacciones ecológicas esenciales. Además, se incorpora la Teoría de Biogeografía de Islas como marco conceptual para comprender la dinámica de colonización y extinción en paisajes fragmentados, permitiendo establecer paralelismos entre islas oceánicas y fragmentos de hábitat en matrices antropizadas. Esta unidad busca desarrollar en el estudiante una visión crítica y aplicada de los principios ecológicos en contextos reales de transformación del paisaje.

Objetivos de la Unidad

1. Comprender el concepto de paisaje desde una perspectiva ecológica, reconociendo su estructura, componentes y dinámica en distintos contextos espaciales y temporales.
2. Identificar los elementos clave de la ecología del paisaje, incluyendo patrones espaciales, procesos ecológicos y flujos de energía y materia entre parches.
3. Aplicar el concepto de escala ecológica en la interpretación de los procesos y patrones que varían según la resolución y extensión espacial y temporal del análisis.
4. Evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad, la conectividad ecológica y las funciones ecosistémicas, considerando tanto causas naturales como antrópicas.
5. Interpretar la Teoría de Biogeografía de Islas como un modelo conceptual para comprender la dinámica de colonización, extinción y riqueza de especies en paisajes fragmentados.

Resultado de Aprendizaje de la Unidad

Al finalizar la unidad, el estudiante será capaz de analizar críticamente los patrones espaciales y procesos ecológicos en paisajes heterogéneos, aplicando conceptos clave como estructura del paisaje, escalas ecológicas, fragmentación del hábitat y la Teoría de Biogeografía de Islas, para interpretar sus efectos sobre la biodiversidad, la conectividad ecológica y la funcionalidad de los ecosistemas, con una visión integradora y aplicada a contextos reales de transformación del territorio.

Tema 1: Concepto de paisaje

El paisaje es un recurso natural que posee unos valores estéticos, culturales y educativos; por ello debe ser bien gestionado, protegido y, si se introducen alteraciones en él, restaurado. Para establecer el concepto de paisaje se deben tener en cuenta varios enfoques. El *enfoque estético*, basado en la combinación de formas y colores del territorio observado. Este es el enfoque que el diccionario de la Real Academia de la Lengua recoge en sus dos primeras acepciones «pintura o dibujo que representa cierta extensión de terreno» o «porción de terreno considerado en su aspecto artístico».

Si se considera el paisaje como un medio natural fuertemente condicionado por las actividades socioeconómicas y que además es el escenario de la actividad humana, se estaría estableciendo una definición de paisaje desde un *enfoque cultural*.

Otro enfoque sería el *ecológico o geográfico*, establecido por M.C. Dunn (1974), que define el paisaje como «el complejo de interrelaciones derivadas de la interacción de rocas, agua, aire, plantas y animales», es decir se refiere al estudio de los sistemas naturales que lo configuran.

González Bernáldez (1978) consideró al paisaje como la manifestación del conjunto de componentes y procesos ecológicos que concurren en un territorio y estableció un concepto de paisaje integrador: «el paisaje es la información que el ser humano recibe de su entorno ecológico».

Existen numerosos criterios para clasificar los paisajes. Puede hacerse en función de su localización latitudinal en el planeta, lo que se asocia a los biomas y se habría de paisaje polar, paisaje de taiga, paisaje de tundra, etc. También por su uso o funcionalidad, ya sean rurales, urbanos, de ocio, etc. Según el estado en que se encuentran, podrán ser paisajes en equilibrio o en regresión. Finalmente, un paisaje puede clasificarse atendiendo a sus características como geosistema, es decir según el predominio de uno u otro de los elementos abióticos, bióticos y antrópicos. Este criterio se traduciría en paisajes con dominancia de los elementos abióticos como los desiertos y canchales, paisajes en los que dominan los elementos bióticos, por ejemplo, las selvas y los bosques, o los paisajes urbanos en los que predominan las formas antrópicas.

El **paisaje**, o *landscape* en inglés, es una unidad distingible y medible en la superficie terrestre, es un mosaico donde se repite de forma similar un conjunto de ecosistemas locales

interactuantes. Dicho mosaico varía en extensión desde unos kilómetros hasta decenas de kilómetros cuadrados. Ejemplos: bosque fragmentado, paisaje urbano.

Sorprendentemente, existen muchas definiciones de este bien usado término. La disparidad en las definiciones lo hace difícil de comunicar con claridad y resulta aún mucho más difícil establecer políticas de manejo consistentes. Las definiciones invariablemente aluden a un área de terreno que contiene un mosaico de parches o elementos de paisaje.

Forman y Godron (1986: 11) definen el paisaje como una “área de terreno heterogénea compuesta por un conjunto de ecosistemas interactuantes que se repite a su alrededor de forma similar”. El concepto difiere del concepto tradicional de ecosistema al centrar su atención en grupos de ecosistemas y las interacciones que ocurren entre ellos (Figura 149).

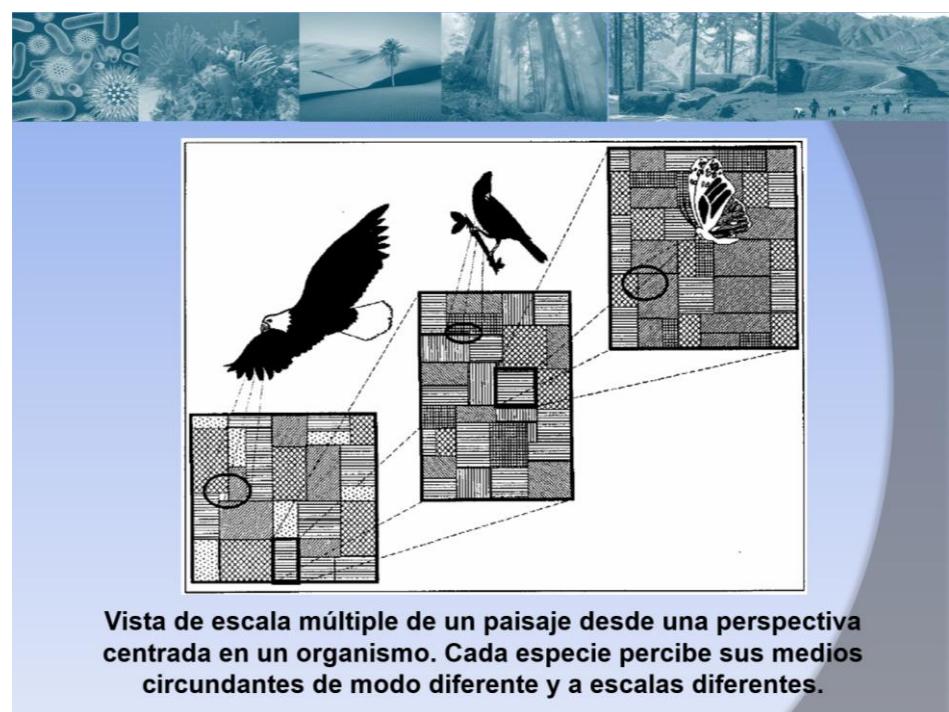
Existen muchas variantes de la definición en dependencia del contexto de la investigación o de manejo. Desde el punto de vista de la vida silvestre, por ejemplo, el paisaje debiera ser definido como un área de tierra que contiene un mosaico de parches de hábitat dentro del cual un hábitat parche propósito o focal se encuentra frecuentemente enclavado (Dunning et al. 1992). Debido a que los parches de hábitat pueden ser definidos solamente con relación a la percepción que hace un organismo del medio ambiente (es decir cada organismo define el hábitat parche de modo diferente y a escalas diferentes), el tamaño del paisaje podría diferir entre los organismos (Wiens 1979); sin embargo, los paisajes ocupan generalmente alguna escala espacial intermedia entre el rango de hogar de un organismo normal y su distribución regional.

En otras palabras, debido a que el organismo escala el medio ambiente de modo diferente (por ejemplo, una salamandra y un halcón valoran su medio circundante a escalas diferentes), no existe un tamaño absoluto de un paisaje. Desde una perspectiva centrada en un organismo, el tamaño de un paisaje difiere en dependencia de lo que constituye un mosaico de hábitat de recursos, parches significativos para ese organismo en particular (Figura 150).

Figura 150 Ejemplos de paisajes



Figura 151 Vista de escala múltiple de un paisaje desde una perspectiva centrada en un organismo. Debido a que el águila, el cardenal y la mariposa perciben sus medios circundantes de modo diferente y a escalas diferentes, lo que constituye un hábitat parche simple para el águila puede constituir un paisaje completo o un mosaico de parche para el cardenal, asimismo un simple hábitat parche para el cardenal puede incluir un paisaje completo para una mariposa que percibe los parches a una escala aún más selecta.



Tema 2: Elementos de ecología del paisaje

La **Ecología del Paisaje** estudia los patrones espaciales y estructurales del territorio teniendo en cuenta los procesos y flujos que tienen lugar en el mismo. Como punto de partida asume que la heterogeneidad espaciotemporal del paisaje, resultante de la interacción dinámica de las sociedades humanas con el medio, controla diversos movimientos y flujos de organismos, materia y energía (Forman y Godron, 1986; Noss, 1991; Pickett y Cadenasso, 1995).

La Ecología del Paisaje entiende este como la manifestación en el espacio de la interacción dinámica entre las sociedades humanas y el medio (Bertrand, 1975), formado por un mosaico espacial heterogéneo de teselas con diferentes características (Forman y Godron, 1985). Existe como estructura y sistema ecológico, independientemente de la percepción (Bertrand, 1975). Así, en el marco de la Ecología del Paisaje, este constituye un nivel de organización de los sistemas ecológicos, por encima del ecosistema y por debajo de la ecorregión (Forman, 1995; Burel y Baudry, 1999). En un nivel superior de organización, la ecorregión constituye un territorio en el que se da una característica combinación de paisajes (Forman, 1995).

La Ecología del Paisaje presenta dos componentes fundamentales, uno geográfico, que se ocupa de estudiar los patrones espaciales del paisaje, y otro ecológico, referida a los procesos ecológicos que tienen lugar en este a diferentes escalas. Adopta un enfoque integrado y sistémico de estudio del territorio, con una dimensión claramente transdisciplinar. Las potencialidades de la Ecología del Paisaje en el estudio de las repercusiones de la dinámica territorial sobre la vida silvestre, así como en el planteamiento de soluciones aplicadas a la conservación de la biodiversidad y a la planificación territorial con base ecológica, confieren a esta disciplina un importante papel en la investigación y en la toma de decisiones.

Es un campo transdisciplinario: **Ecología del Paisaje = Geografía + Biogeografía + Ecología**.

Surgimiento: década de 1960, a través de los trabajos de algunos geógrafos y biogeógrafos que comenzaron a interpretar el paisaje en su composición de elementos del paisaje. El término Ecología del Paisaje fue acuñado por el geógrafo alemán Carl Troll (Landscape Ecology).

Ecología del paisaje

(Campo transdisciplinario)

Paisaje (*Landscape*)

- Es un mosaico donde se repite de forma similar un conjunto de ecosistemas locales interactuantes.
- Unidad distingible y medible en la superficie terrestre
- Varía en extensión desde unos kilómetros hasta decenas de kilómetros cuadrados.

La concepción de la Ecología del Paisaje sobre éste coincide con la consideración del territorio como un tejido vivo a modo de trama, en la que los diferentes componentes, físicos y biológicos, se encuentran relacionados y conectados mediante procesos de interacción (Díaz Pineda y Schmitz, 2003). Paralelamente, se parte de la base de que en los sistemas ecológicos se producen procesos a diferentes escalas espaciotemporales (Turner et al., 1989). Así, como sujetos dinámicos, los sistemas ecológicos incluidos en la corteza terrestre están sometidos a cambios ambientales de escala espacial y temporal muy variable. La dinámica climática del planeta y los regímenes naturales de perturbación no pueden explicar por sí solos la evolución de los ecosistemas. Así, la incidencia de las actividades antrópicas como poderosos agentes de modificación, transformación y creación de ecosistemas y paisajes ha adquirido una importancia crucial en el estudio de los espacios humanizados (Zonneveld, 1995). Ello viene a contradecir o, como mínimo, matizar considerablemente, la escasa importancia que estudios, investigaciones y tradiciones científicas han venido otorgando al peso que las actividades del ser humano han tenido en el devenir y desarrollo de los distintos ecosistemas.

La Ecología del Paisaje se caracteriza por estudiar el territorio, a diferentes escalas espaciales, de forma integrada y con un enfoque sistémico. En todo sistema o conjunto de elementos relacionados, las variaciones en las características de un elemento modifican al conjunto. Por ello, en el análisis del sistema resulta crítico considerar las relaciones existentes entre los elementos. En la medida en que la estructura de un sistema está formada tanto por las características de los elementos, cuya modificación es difícil, como por las relaciones entre dichos elementos, éstas destacan como responsables esenciales de la dinámica del sistema, y por tanto de toda problemática de este que se pretenda analizar y corregir.

En esta línea, la Ecología del Paisaje se caracteriza por dar mayor relevancia a los procesos que, en la escala espacial y temporal, relacionan a los factores (vegetación, fauna, suelo, agua, actividades antrópicas, etc.) y componentes (unidades espaciales) del paisaje, que a las características intrínsecas de los factores y componentes mismos. De esta manera, para la completa comprensión del funcionamiento del paisaje es necesario, además de identificar los procesos de interacción entre los elementos, considerar las escalas espaciotemporales a las que se manifiestan y sus relaciones de dependencia jerárquica (Zonneveld, 1995; Montes, 1998; Burel y Baudry, 1999; De Lucio et al., 2003).

La ecología del paisaje se ha centrado en estudiar los patrones espaciales de los mosaicos y las interacciones entre sus elementos, primariamente a una escala de kilómetros (de algunas hectáreas a algunos kilómetros). De esta manera la ecología del paisaje estudia las relaciones espaciales y las interacciones funcionales entre los parches de un área de tierra extensa y heterogénea, y cómo cambian estos en estructura y función en el mosaico ecológico a través del tiempo (Selman 1993).

Las características antropogénicas están incluidas explícitamente, con acciones humanas que responden y provocan efectos recíprocos sobre los procesos ecológicos. Los estudios funcionales se centran en flujos de energía, de especies, de agua y de nutrientes entre los elementos del paisaje.

Tema 3: Escala

El concepto de **escala** puede definirse como la dimensión espacial y temporal que se requiere para un cambio en la tasa a la cual ocurren los procesos y la importancia relativa de los factores que explican dichos procesos. La definición de escala implica heterogeneidad; conforme la ventana de observación de espacio o de tiempo aumenta, cambia la importancia de los organismos, sus características y parámetros ambientales. Por tanto, la incorporación del análisis espacial puede ayudar a identificar la heterogeneidad en diferentes escalas espaciales y temporales sobre las cuales operan los procesos que explican los patrones en amplias escalas geográficas.

Un aspecto clave al estudiar la dinámica espacial de cualquier ecosistema es la apreciación de la importancia de la escala. Un problema existente en los análisis de los patrones de distribución y abundancia de las especies es el de la escala (Figura 152).

Figura 152 Necesidad de considerar a la escala como elemento clave en las investigaciones ecológicas

ESCALA

**Se ha reconocido recientemente en
ecología que la problemática de la escala
es fundamental para todas las
investigaciones ecológicas** (Wiens 1989, Maurer 1994).

El problema de la escala, por su efecto, se puede abordar tanto a nivel espacial como temporal. Se sabe que dependiendo de la escala en que se trabaje, se podrán observar efectos diferentes en los patrones que se intentan definir. De esta manera, los procesos que ocurren a una escala pequeña pueden no tener un efecto importante, o no se denominan, a escalas grandes. Por ejemplo, pueden existir efectos importantes de competencia entre dos especies a una escala de 1-2 hectáreas produciendo que una de las dos especies sea menos abundante que otra, bajo ciertas condiciones. Dependiendo de la escala en que se trabaje, se podrán observar efectos diferentes en los patrones que se intentan definir.



Un aspecto también importante es la escala a la que se debe medir o determinar una variable ambiental para que se exprese una relación con una determinada especie. Dependiendo de la escala en que se trabaje, se podrán observar efectos diferentes en los patrones que se intentan definir. Una especie de pulgón que vive en un tipo de árbol puede tener diferentes patrones de distribución dependiendo de la escala del estudio: nivel del bosque (patrón agregado), nivel de árbol (patrón aleatorio), nivel de hoja (patrón regular) (Figura 153). Esta escala de medición de las variables dependerá en muchos casos de las estrategias de forrajeo de las especies y de las áreas de desplazamiento durante los forrajeos (Figura 154).

Por ejemplo: se consideró importante medir la orientación y pendiente de un sitio porque estas variables determinan la insolación y humedad del suelo y del ambiente, y por lo tanto pueden influenciar la vegetación que se presente en un sitio. Pero las escalas a las que la variable orientación o pendiente influyen, por ejemplo, en *Myiarchus* (peso aprox. 40 g), son diferentes a cómo influyen en un ave rapaz *Buteo jamaicensis* (pero aprox. 1200 g). Mientras para el primero la orientación puede ser importante en un área de 1 hectárea para estar o no presente en un sitio, para *Buteo* puede ser más importante la pendiente media del área de campeo, que generalmente es de varios kilómetros. Sin embargo, el valor de la pendiente u orientación del punto de observación donde fue medida la variable puede ser relativamente poco importante (Figura 154).

Figura 153 Patrones de distribución espacial de un pulgón que vive en un tipo de árbol, en función de la escala del estudio.

Problema de la escala

Distribución espacial → depende de la escala espacial del estudio

Por ejemplo: una especie de pulgón que vive en un tipo de árbol.

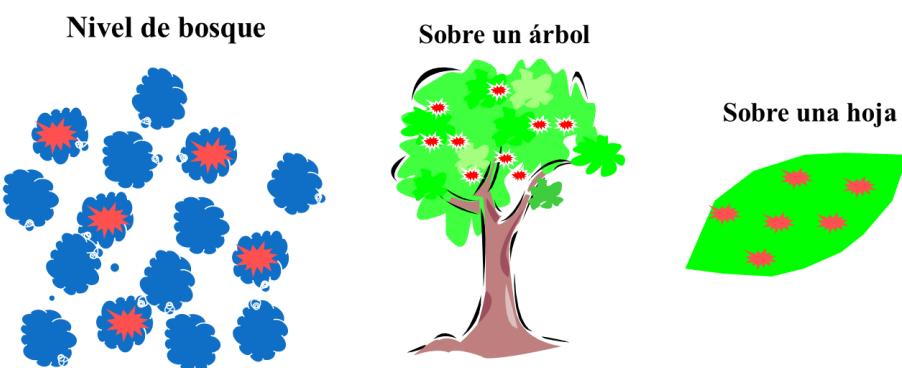


Figura 154 Ejemplo de la percepción de la escala desde el punto de vista de animales con diferente ámbito de hogar

Problema de la escala

Por ejemplo:

Montañas

-orientación - pendiente de un sitio -----→ vegetación

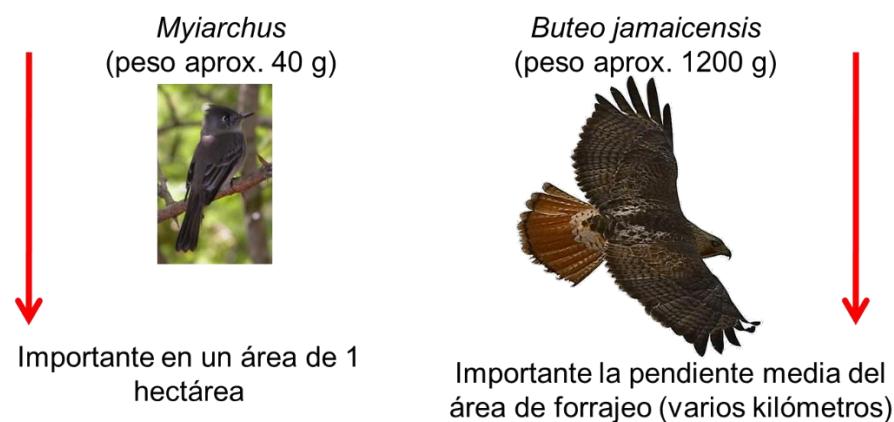
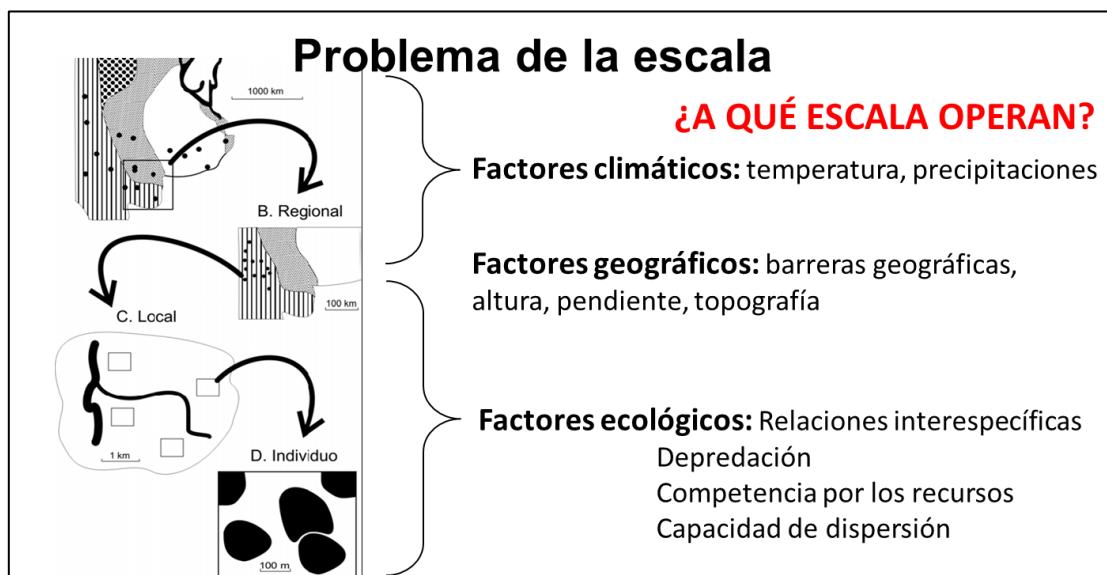


Figura 155 Escala de operación de diferentes factores ambientales



La información puede estar disponible en varias escalas, y puede ser necesario extraer información de una escala a otra. También puede ser necesario integrar los datos representados a diferentes escalas espaciales (Figura 156). Se sugiere que la información sea transferida entre escalas si se especifican tanto el **grano** como la **extensión**. El trabajo limitado en este tópico sugiere que las métricas del paisaje difieren en cuanto a sensibilidad ante los cambios de escalas y que los cambios cuantitativos y cualitativos en las mediciones entre escalas espaciales serán diferentes en dependencia de cómo se define la escala.

Haslett (1994) considera que una de las debilidades de la disciplina de la ecología del paisaje en su forma actual, es que el paisaje se visualiza desde perspectivas de escala humana, con poca consideración para el punto de vista del organismo (planta o animal).

Figura 156 Escala desde el punto de vista geográfico

ESCALA

Concepto geográfico de escala espacial

Ej.: **escala 1:50000**

Proporción que establece las relaciones entre las distancias medidas en el mapa y las distancias sobre el terreno, por lo que se representa por una fracción.

1 unidad de distancia sobre el mapa \longleftrightarrow 50 000 unidades en el terreno.

El patrón detectado en cualquier mosaico ecológico constituye una función de la escala, y el concepto ecológico de escala espacial encierra tanto la **extensión** como el **grano**.

La **extensión** es el área completa que abarca una investigación o el área incluida dentro del límite de un paisaje. Desde el punto de vista estadístico, la extensión espacial de una investigación es el área que define a una población para hacer un muestreo. Por ejemplo, un mapa de grano fino podría estructurar información en unidades de una hectárea, mientras que un mapa con resolución de un orden de magnitud rústico tendría la información estructurada en unidades de 10 ha.

La **extensión** y el **grano** definen los límites más altos y bajos de resolución de un estudio y cualquier inferencia acerca de la dependencia de la escala en un sistema está restringida a la extensión y al grano de la investigación. Durante la valoración de la estructura del paisaje, no podemos detectar patrones que estén por debajo del paisaje o de la resolución del grano (Figura 157 y 158).

Figura 157 El grano y la extensión definen los límites más altos y bajos de resolución en un estudio, y los límites de cualquier inferencia. No se detectan patrones por encima de la extensión ni por debajo del grano.

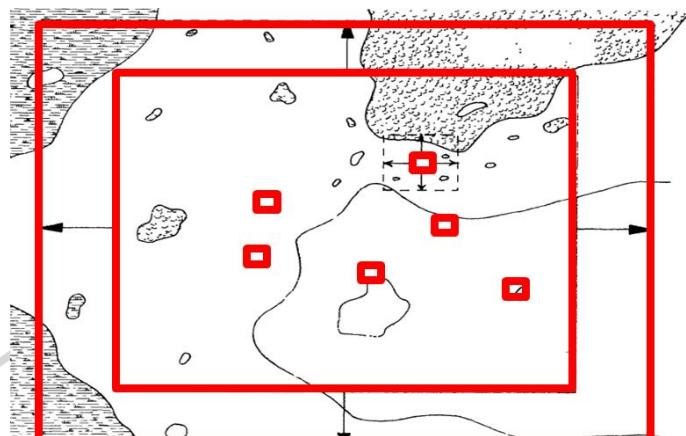


Figura 158 Efecto de cambiar la extensión y grano de un estudio

Efecto de cambiar la extensión y grano de un estudio en un paisaje fragmentado

Extensión

Grano



Elementos de Ecología del paisaje

¿ESCALA?



Extensión

Inversamente proporcionales



Grano

Otro elemento conceptual importante es la **teoría de las jerarquías**, la cual considera a los sistemas ecológicos como sistemas complejos, postula la existencia de una relación entre la entidad (el objeto de estudio) y su contexto (interrelaciones con la matriz), por lo que cada nivel jerárquico posee un grupo de relaciones diferentes. La importancia de este concepto es que nos ayuda a entender las diferentes tasas a las que ocurren los procesos ecológicos. Los fenómenos que se estudian a pequeñas escalas espaciotemporales no son muy predecibles porque los sistemas biológicos son poco persistentes y muy variables, lo cual se debe al límite y a la baja extensión espaciotemporal de los datos. La escala de observación también cambia el número de variables involucradas. A escalas pequeñas existe un gran número de variables que explican un proceso, por tanto, los fenómenos que ocurren a esta escala tienen gran variabilidad y poca

generalidad. Por el contrario, en grandes escalas, pocas variables explican los procesos, por lo cual aumenta la predictibilidad.

Todos los sistemas ecológicos presentan heterogeneidad y formación de parches en grandes escalas espaciales y temporales. Estas características son fundamentales para entender la dinámica de las poblaciones, la estabilidad y organización de las comunidades y el reciclaje de elementos en los ecosistemas (Tabla 7 y 8).

Tabla 7 Características generales de los atributos ecológicos que pueden depender de la escala de análisis

Atributos ecológicos	Escala pequeña	Escala grande
Tasa de cambio de los procesos	Rápida	Lenta
Capacidad del sistema para seguir /ajustarse a pequeñas variaciones ambientales	Alta	Baja
Potencial para cambiar el grado de apertura de los sistemas	Alto	Bajo
Efecto de movilidad de los individuos sobre los patrones	Alto	Bajo
Tipo de heterogeneidad que se puede detectar	Manchones, parches	Tipo de paisajes
Factores que pueden influir sobre la distribución de las especies	Distribución de los recursos, hábitats, tolerancia fisiológica	Barreras, capacidad dispersiva

Tabla 8 Características generales de las posibilidades de investigación que pueden depender de la escala de análisis

Posibilidades de investigación	Escala pequeña	Escala grande
Detalle o resolución	Alta	Bajo
Calidad de muestreo	Alta	Baja
Efecto del error de muestreo	Alto	Bajo
Manipulación experimental	Possible	Difícil

Replicación	Possible	Difícil
Rigor empírico	Alto	Bajo
Potencial para derivar patrones generales	Bajo	Alto
Potencial para formular modelos macanísmicos	Alto	Bajo
Potencial para las pruebas de hipótesis	Alto	Bajo
Tipo de mediciones	Cuantitativas	Cualitativas
Duración de los estudios	Cortas	Larga

Tema 4: Atributos del paisaje

Los paisajes no existen aisladamente. Ellos están anidados dentro de otros paisajes más grandes, que a su vez están anidados dentro de otros más grandes y así sucesivamente (Figura 159). En otras palabras, cada paisaje tiene un contexto o ubicación regional, independientemente de la escala y de cómo el paisaje es definido. El contexto del paisaje puede obstaculizar los procesos que operan dentro del mismo. Los paisajes son sistemas ‘abiertos’: energía, materiales y organismos se mueven dentro y fuera del paisaje. Esto es especialmente verídico en la práctica, donde los paisajes son frecuentemente algo que es delineado arbitrariamente. El hecho de que los procesos de escala amplia actúan para obstaculizar o influenciar fenómenos de escala más fina constituye uno de los principios claves de la teoría de la jerarquía.

Figura 159 Ejemplo de análisis de paisaje anidado



!Los paisajes no existen aisladamente! ... Están anidados unos dentro de otros más grandes y así sucesivamente.

Ya vimos que un paisaje se define como un área terrestre heterogénea integrada por un conjunto de comunidades que interactúan y se repiten de forma similar (Forman, 1995; Forman y Godron, 1986). El paisaje es resultado de tres mecanismos: procesos geomorfológicos que tienen lugar en períodos de tiempo muy largos, patrones de colonización de los organismos, y

perturbaciones locales en las comunidades puntuales (Forman y Godron, 1986). La ecología del paisaje enfatiza escalas espaciales amplias y los efectos ecológicos del patrón espacial de las comunidades (Farina, 1998).

Atributos del paisaje

Los paisajes tienen las siguientes características o atributos:

- ✓ **Estructura:** Relaciones espaciales entre los ecosistemas o elementos presentes. Más específicamente se refiere a la distribución de energía, materia y especies en relación con el tamaño, forma y número de dichos ecosistemas.
- ✓ **Función:** Interacciones entre los elementos espaciales, o sea, los flujos de energía, materia y especies entre los ecosistemas del paisaje.
- ✓ **Cambio:** Alteraciones temporales en la estructura y función del paisaje.

Estructura

Modelo parche (fragmento)-corredor-matriz

Parche: Un parche es un área no marcadamente lineal, y relativamente homogénea que difiere de sus alrededores.

Desde un punto de vista ecológico: representan áreas, relativamente discretas, de condiciones ambientales relativamente homogéneas, con límites que se distinguen por la discontinuidad de un carácter ambiental que es percibido o relevante para un organismo o fenómeno ecológico en cuestión (Wiens 1976).

Tipos de parches (en cuanto a su origen y persistencia):

1. **Ambiental:** causado por el carácter parcheado del ambiente, por ej., el tipo de suelo, diferencias en el relieve, lo cual propicia que existan condiciones diferentes con carácter localizado, que se diferencian de la matriz.
2. **Perturbación:** el disturbio en un área pequeña de la matriz produce un parche de perturbación. Ej: claro en un bosque después de un incendio, ataque de una plaga, fuertes vientos.
3. **Remanente:** se forma de manera contraria al parche por perturbación. En este caso la perturbación afecta el área que rodea al parche, o sea, la matriz.
4. **Regenerado:** similar al remanente, pero luego de la perturbación comienzan a regenerarse condiciones similares a las existentes antes de la acción de la perturbación.

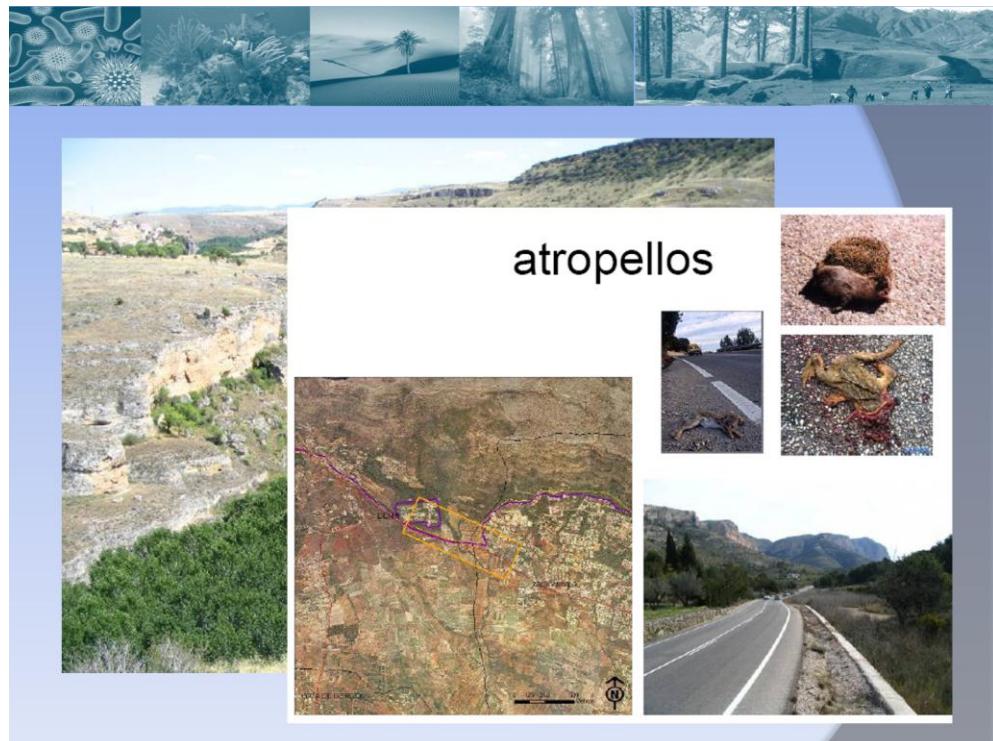
5. **Introducido:** Se crean por las personas mediante la plantación de árboles y prácticas agrícolas, construcción de edificaciones. es el más extendido y puede dominar durante un largo tiempo en dependencia de la actividad humana.

Figura 160 Paisajes fragmentados



Corredor: son franjas que difieren, en ambos lados o fronteras, de los elementos del paisaje con que colindan. Pueden ser naturales o antrópicos según su origen (Figura 161). Los corredores suelen estar conectados a otros corredores o parches, y conforman redes. Ej.: carreteras, ríos...

Figura 161 Los corredores como carreteras en ecosistemas fragmentados provocan el atropellamiento de muchos animales



Matriz: Es el elemento de la estructura del paisaje en la que se encuentran ubicados o embebidos los parches y los corredores (Figura 162).

- Suele presentar mayor extensión y conectividad
- Ejerce el control más importante sobre los procesos y dinámica del paisaje.

Figura 162 Matriz como elemento de la estructura del paisaje



En general, para las fronteras entre **elementos del paisaje** se reconocen las siguientes **funciones**:

- ✓ **Hábitat:** Se refiere a las condiciones que se producen en las fronteras, que propician que algunas especies sean frecuentes en estas zonas. Suelen ser especies generalistas, que toleran las perturbaciones y las condiciones ambientales contrastantes que existen en los bordes que conforman la frontera. Contienen ensambles característicos de especies.
- ✓ **Filtro:** Se refiere a cómo las condiciones en las fronteras inciden en los movimientos y flujos entre elementos del paisaje o ecosistemas. Dichos movimientos o flujos ocurren asociados a seis vectores o factores: viento, agua, fauna, personas, máquinas.
- ✓ **Conducto:** Está descrito principalmente para los movimientos que hacen las especies a lo largo de las fronteras. Muchas veces se refiere a depredadores que aprovechan la alta densidad de presas que puede haber en esta parte del paisaje.
- ✓ **Fuente:** Se manifiesta cuando la frontera funciona como emisora, por ejemplo, de individuos que se trasladan a alimentarse o realizar parte de su nicho en otra parte del paisaje.
- ✓ **Sumidero:** Cuando tienen un flujo mantenido de entrada de elementos. Se evidencia claramente cuando los depredadores capturan presas en las fronteras, ocasionando que ocurra una entrada neta de presas.

Estructura del paisaje: Los paisajes se distinguen por las relaciones espaciales entre las partes componentes. Un paisaje puede estar caracterizado tanto por su **composición** como por su

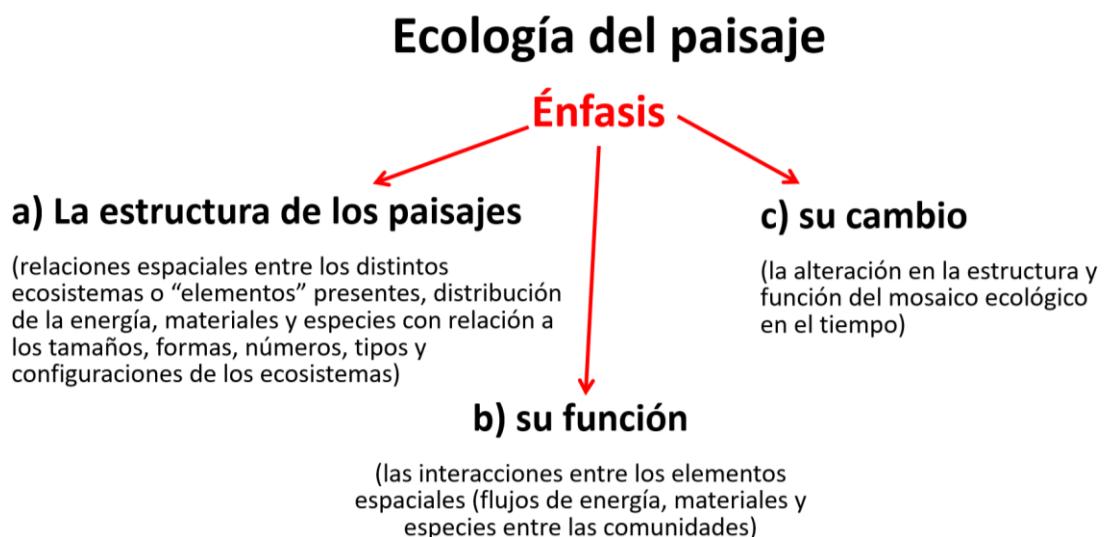
configuración (algunas veces referida como la fisionomía del paisaje o el patrón del paisaje), y estos dos aspectos de un paisaje pueden afectar ya sea en combinación o de modo independiente a los procesos ecológicos y a los organismos (Figura 163).

La **composición** del paisaje se refiere a características asociadas con la presencia y cantidad de cada tipo de parche dentro del paisaje, pero sin llegar a ser explícita desde el punto de vista espacial. La composición del paisaje es importante para muchos procesos ecológicos y organismos.

Por ejemplo, muchas especies vertebradas requieren tipos de hábitat específicos y la cantidad total del hábitat adecuado probablemente ejerce alguna influencia en la ocurrencia y abundancia de estas especies vertebradas.

Se han realizado muchos intentos para modelar las poblaciones de los animales dentro de los paisajes basadas solamente en la composición del paisaje, tales modelos han sido referidos como ‘modelos de islas’. Los modelos de islas representan el mosaico de parches discreto del paisaje; la característica fundamental de estos modelos es la subdivisión de la población. Sin embargo, estos modelos no especifican las distancias relativas entre los parches o las posiciones relativas de cada uno. Por tanto, aunque estos modelos suministran fuertes soluciones analíticas, pueden ser simplificados para la mayoría de las poblaciones naturales, pero hemos aprendido mucho acerca de la dinámica de las poblaciones en ambientes complejos desde el punto de vista espacial basados en modelos de composición de paisaje solamente.

Figura 163 Ejes principales de estudio en la Ecología del Paisaje



Todos estos elementos teóricos han sido cuantificados, o al menos se ha intentado, a través de numerosos índices, denominados de forma conjunta como **índices de paisaje**. Cada grupo de autores han definido una serie de índices de aplicación para territorios concretos. Estos se han definido en función de las singularidades de los elementos que conforman el paisaje estudiado. No obstante, se puede establecer una serie de categorías genéricas de tipos de índice de paisaje:

- ✓ Índices centrados en la **dimensión y número** de fragmentos existentes.
- ✓ Índices centrados en la **morfología** de los fragmentos existentes.
- ✓ Índices centrados en el **habitat interior, borde y ecotonos**.
- ✓ Índices centrados en las **distancias** entre fragmentos, **conectividad** y la **vecindad**.
- ✓ Índices centrados en la **diversidad** de los fragmentos.

Todos estos elementos e índices pueden ser utilizados a diferentes escalas lo que determina su aplicación como herramienta de análisis (Figura 164 y 165). Los principales niveles o escalas son los siguientes:

- ✓ **Nivel de fragmento o parche.** Se aplican a cada fragmento de forma individualizada.
- ✓ **Nivel de hábitat.** Se aplican a conjuntos de fragmentos de la misma clase.
- ✓ **Nivel de conjunto de hábitats.** Se aplican a todos los fragmentos y clases a la vez.

Figura 164 Ejemplo de métricas que se calculan a nivel de parche



Figura 16.

Figura 165 Ejemplos de métricas que se pueden medir en los corredores



La conectividad espacial se refiere a la contigüidad o adyacencia de los parches de hábitat en el espacio. Así, cuanto más separados o distanciados estén los fragmentos de hábitat entre ellos, menor conectividad espacial tendrá dicho hábitat en el paisaje. Sin embargo, la conectividad es descriptor de las relaciones entre los parches tanto desde el punto de vista espacial como funcional.

Conectividad funcional se refiere a la capacidad del territorio para permitir los desplazamientos de los organismos entre las teselas o ecotopos con recursos (Taylor et al., 1993).

Conectividad funcional es la capacidad de un individuo o sus formas de propagación para desplazarse entre parches, independientemente de la distancia que separe estas (Baudry y Merriam, 1998).

La conectividad funcional es una propiedad del territorio para una especie determinada o para un conjunto de especies con similares requerimientos ecológicos y capacidad dispersiva (Del Barrio et al., 2000). De esta forma, especies similares en su grado de movilidad, perfil ecológico y modo de percibir la estructura del paisaje, conforman un grupo funcional, con relación al cual puede estudiarse, desde un enfoque integrado multiespecífico, la conectividad funcional del paisaje (Gurrutxaga, 2007).

La permeabilidad se refiere a una propiedad más general del paisaje referida al mantenimiento de la conectividad para el conjunto de las diferentes especies que lo habitan (De Lucio et al., 2003). Suele usarse en referencia al grado de permeación de organismos que una barrera lineal, normalmente antrópica (carreteras, vías férreas, canales y conducciones hídricas, etc.) puede ejercer.

Desde un punto de vista espacial, los procesos de fragmentación de hábitats pueden definirse como la división de uno o varios fragmentos de hábitat original en una serie de fragmentos que suman una superficie total menor a la inicial. La fragmentación del paisaje está estrechamente relacionada con el tamaño de los fragmentos de hábitat presentes en el mismo. Aunque, en suma, la superficie total de hábitat disponible sea la misma, un paisaje está más fragmentado cuanto menor es el tamaño de los fragmentos de hábitat y por consiguiente el número de fragmentos es mayor. Asimismo, el grado de separación entre los fragmentos de hábitat se integra dentro del concepto de fragmentación espacial, en oposición al término de conectividad espacial, que se refiere a la contigüidad o adyacencia de los fragmentos de hábitat en el espacio (Figura 17).

La alteración de los patrones espaciales de los parches de hábitat, derivada de los procesos de fragmentación (Figura 166), se manifiesta a través de ciertas tendencias fundamentales (Saunders et al., 1991; Andrén, 1994; Fahrig, 2003):

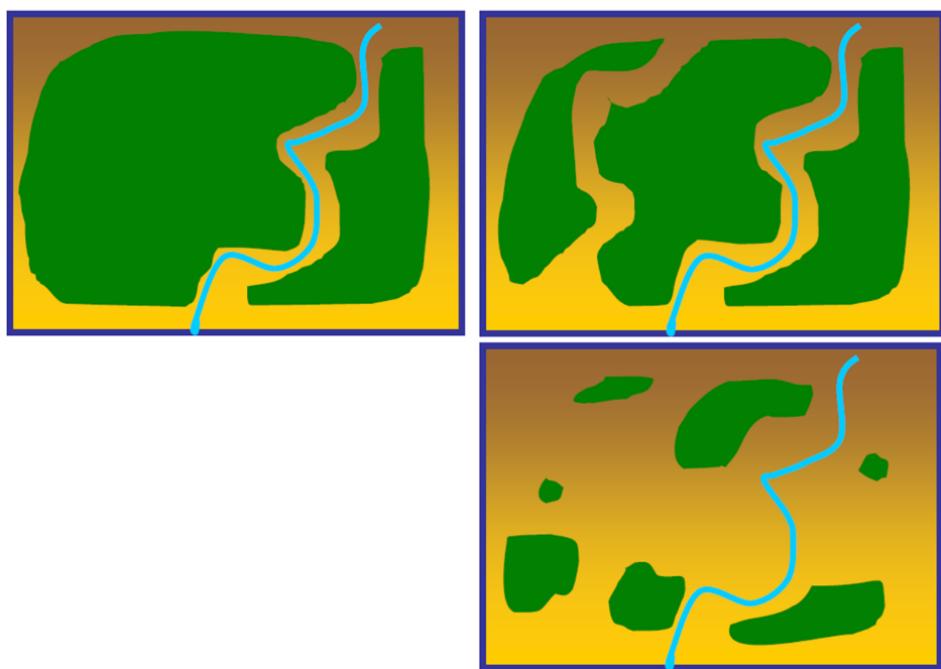
- a) disminución de la superficie total de hábitat,
- b) disminución del tamaño de los fragmentos,
- c) aumento del número de fragmentos,
- d) aumento de la separación entre los fragmentos,
- e) aumento de la relación perímetro/superficie de los fragmentos.

Figura 166 Estados de creciente fragmentación del hábitat

Destrucción del hábitat



Destrucción del hábitat → Fragmentación



Fragmentación: Proceso durante el cual una gran extensión del hábitat se transforma en una serie de pequeñas manchas o parches de menor superficie total, aislados unos de otros por una matriz de hábitat diferente al original (Wilcove *et al.* 1986). Reemplazo de grandes áreas de bosque nativo por otros ecosistemas, dejando parches (o islas) separados, con consecuencias deletéreas para la biota nativa (Murcia 1995). Proceso a escala de paisaje en el que participan la pérdida de hábitat y la ruptura del hábitat (Fahrig 2010) (Figura 167).

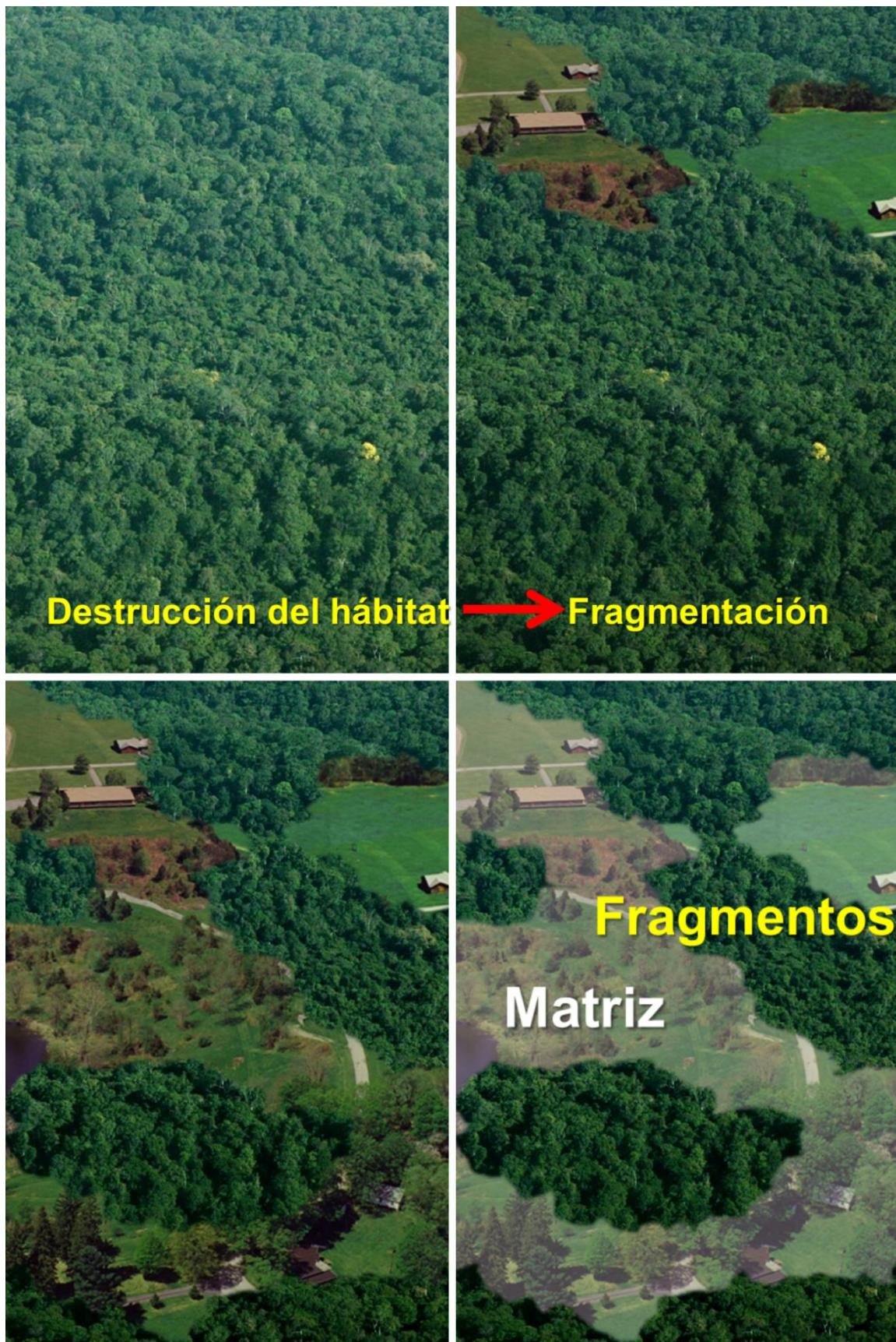
Figura 167 Características de la fragmentación de hábitat

Fragmentación

- ✓ La fragmentación es contexto-específica.
- ✓ Involucra reducción de área total y efectos varios en bordes, conectividad y otros atributos del paisaje.
- ✓ Incluye, y de alguna manera, requiere efectos secundarios asociados con discontinuidades causadas por el hombre

Otra aproximación al concepto de fragmentación en relación con las especies se refiere a la dinámica de la distribución espacial de estas, de forma que las mismas tendencias apuntadas para la fragmentación de hábitats pueden afectar a las áreas ocupadas por los núcleos de población de los taxones (Figura 168). Conceptualmente, la diferencia más importante entre ambos procesos estribaría en que, en el caso de los organismos, además de que estos solo ocupan parte de los territorios donde podrían encontrarse (Antúnez y Mendoza, 1992), al aumentar la fragmentación se producirían fenómenos de extinción local, al formarse fragmentos demasiado pequeños para ser ocupados por la especie, de manera que lo que puede ser un fragmento de hábitat adecuado no siempre corresponde a un núcleo de población ni al área de distribución.

Figura 168 Proceso de fragmentación del paisaje



Esto enlaza con conceptos de componente espacial referidos a la dinámica de poblaciones, como el área mínima viable (MVA, minimum viable area) (Shaffer, 1987), que se refiere a la superficie mínima de hábitat aislado que necesita la población para sobrevivir a largo plazo. En cambio, cuando los fragmentos no están aislados para la especie y existe intercambio de individuos, las manchas no constituyen diferentes poblaciones. Esto enlaza con el concepto de metapoblación, propuesto por Levins (1970) como una población formada por un conjunto de poblaciones locales, distribuidas en diferentes parches, que se extinguen y recolonizan localmente.

Como proceso fundamentalmente antropogénico, causado por la incidencia de ciertas actividades humanas sobre el territorio, los procesos de fragmentación de hábitats modifican los patrones espaciales y la configuración del paisaje, pudiendo alterar no solo la distribución de los organismos, sino la integridad de ciertos procesos ecológicos (Figura 169). La fragmentación de hábitats se asocia fundamentalmente a rápidos y severos cambios en los usos del suelo acontecidos globalmente a partir del siglo XX, favorecidos por el gran aumento demográfico de la población humana y por el desarrollo industrial y tecnológico. De entre el complejo conjunto de flujos y procesos que pueden verse afectados por la fragmentación de hábitats, son los de desplazamiento, dispersión y migración de los organismos silvestres a través del territorio uno de los más estudiados, así como los flujos de intercambio genético entre poblaciones, estrechamente relacionados con los anteriores (Vandewoestijne y Baguette, 2004) (Figura 170).

Figura 169 Expresión geográfica y funcional de la fragmentación del paisaje

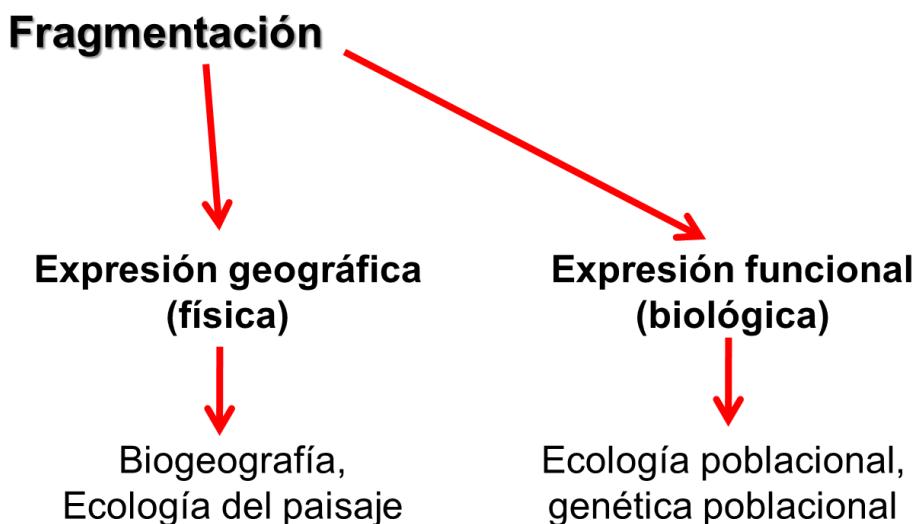
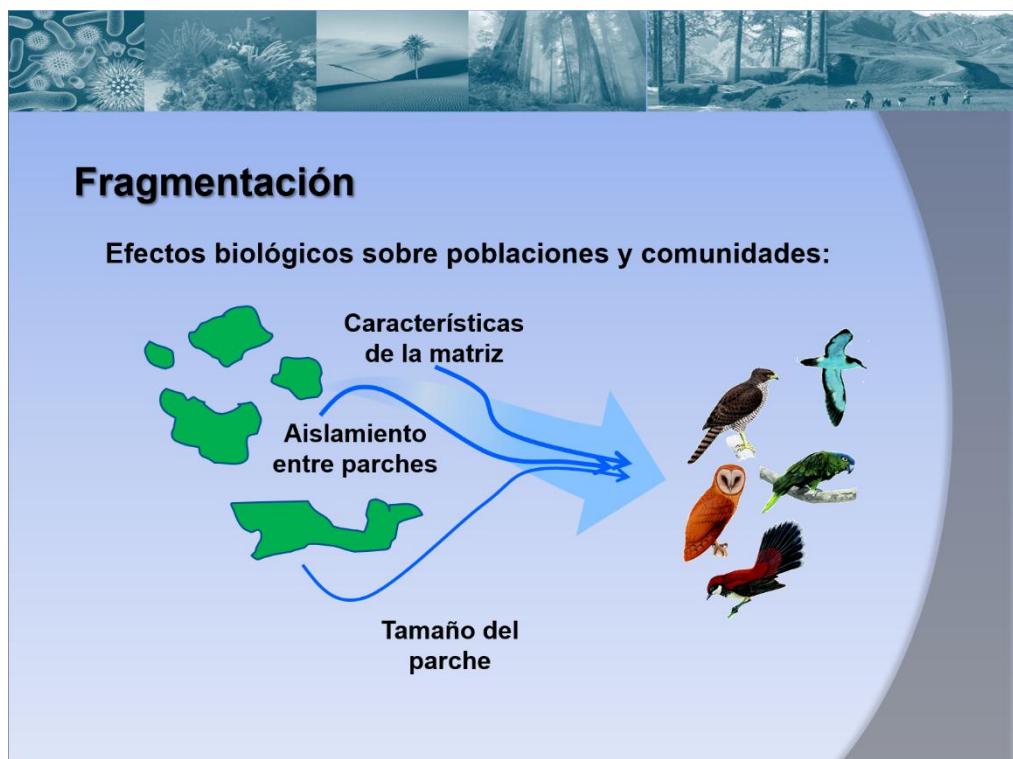


Figura 21.

Figura 170 Efectos biológicos del proceso de fragmentación del paisaje



Fragmentación

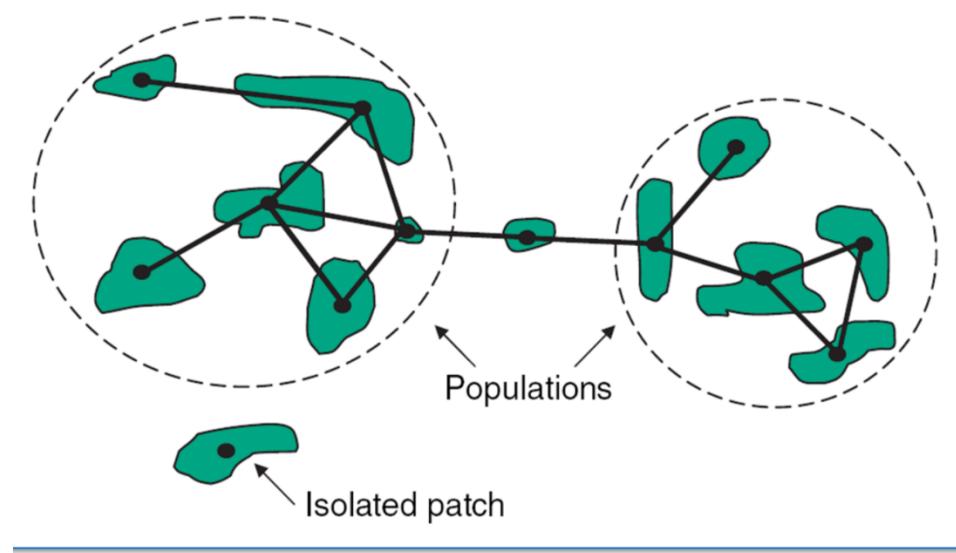
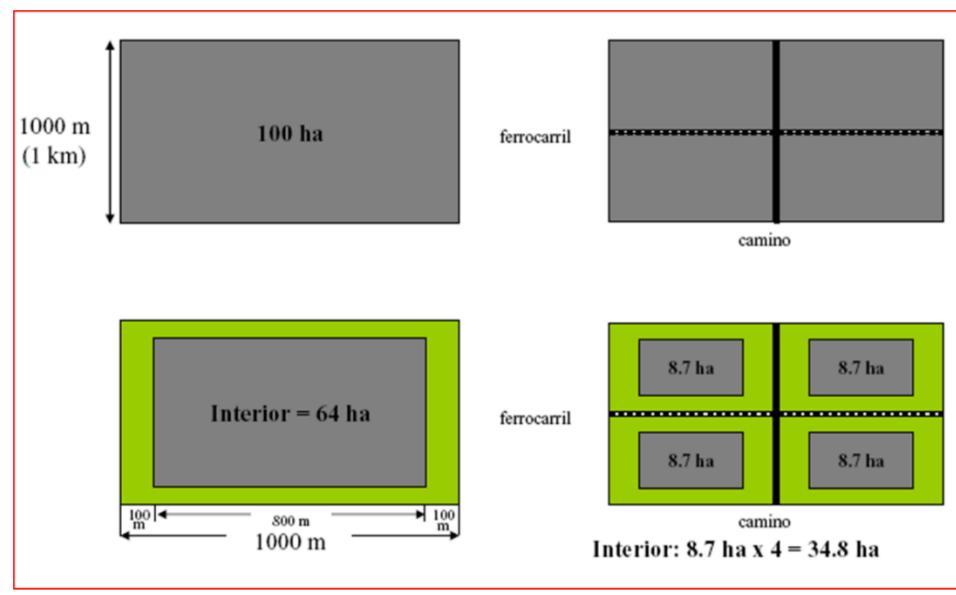
Efectos biológicos sobre poblaciones y comunidades:

- Se producen *variaciones en las abundancias* relativas de las especies.
- Se produce *amontonamiento*.
- Se incrementa el *efecto de borde*.
- Se incrementa la *susceptibilidad a depredadores*.
- Se produce una *disminución de los recursos alimenticios*.
- Se producen *cambios en la estructura de las comunidades*.
- Se incrementa la *competencia intra e interespecífica*.
- Se incrementa el *aislamiento*.
- Se puede alterar el fondo genético de las poblaciones.
- Aumenta la mortalidad infligida por humanos.

La relación entre la conectividad espacial y la conectividad funcional en el paisaje no siempre es estrecha. Los medios de desplazamiento y dispersión de ciertas especies permiten que, incluso en paisajes donde el hábitat de estas se distribuya en escasos parches muy distanciados (conectividad espacial muy baja), la conectividad funcional sea elevada (Figura 171). Este es el caso de ciertas especies vegetales cuyas semillas se dispersan por el viento, así como de ciertas especies de invertebrados y aves que se desplazan a grandes distancias volando.

En el otro extremo se encuentran ciertos taxones con escasa movilidad y alta especialización de hábitat, para los cuales la relación entre la conectividad espacial y funcional es muy estrecha. Por ejemplo, insectos que dependen de la presencia de parches de árboles viejos situados a escasa distancia, que presenten oquedades con madera en descomposición, para mantener poblaciones. Estos quedan aislados y tienden a la extinción si no existen otros parches cercanos, dado que la capacidad dispersiva de la especie es unos pocos metros.

Figura 171 Aumento del efecto de borde y el aislamiento entre parches con la fragmentación del paisaje



La relación entre conectividad espacial y funcional se relaciona, a su vez, con la vulnerabilidad de los taxones a la fragmentación del hábitat, de forma que los organismos más sensibles se corresponden con los que requieren grandes extensiones de hábitat (superficie de hábitat), y con

los que presentan una elevada especialización de hábitat y una limitada capacidad dispersiva (distancia entre parches con recursos).

Tipos de especies que se identifican como especialmente vulnerables a los efectos de la fragmentación (Figura 172):

- ✓ Especies raras
- ✓ Especies con rangos de hogar grandes
- ✓ Especies con pocas posibilidades para la dispersión
- ✓ Especies con bajo potencial reproductivo
- ✓ Especies que nidifican en el suelo
- ✓ Especies de hábitats interiores (que no toleran el efecto de borde)
- ✓ Especies explotadas o perseguidas por el hombre

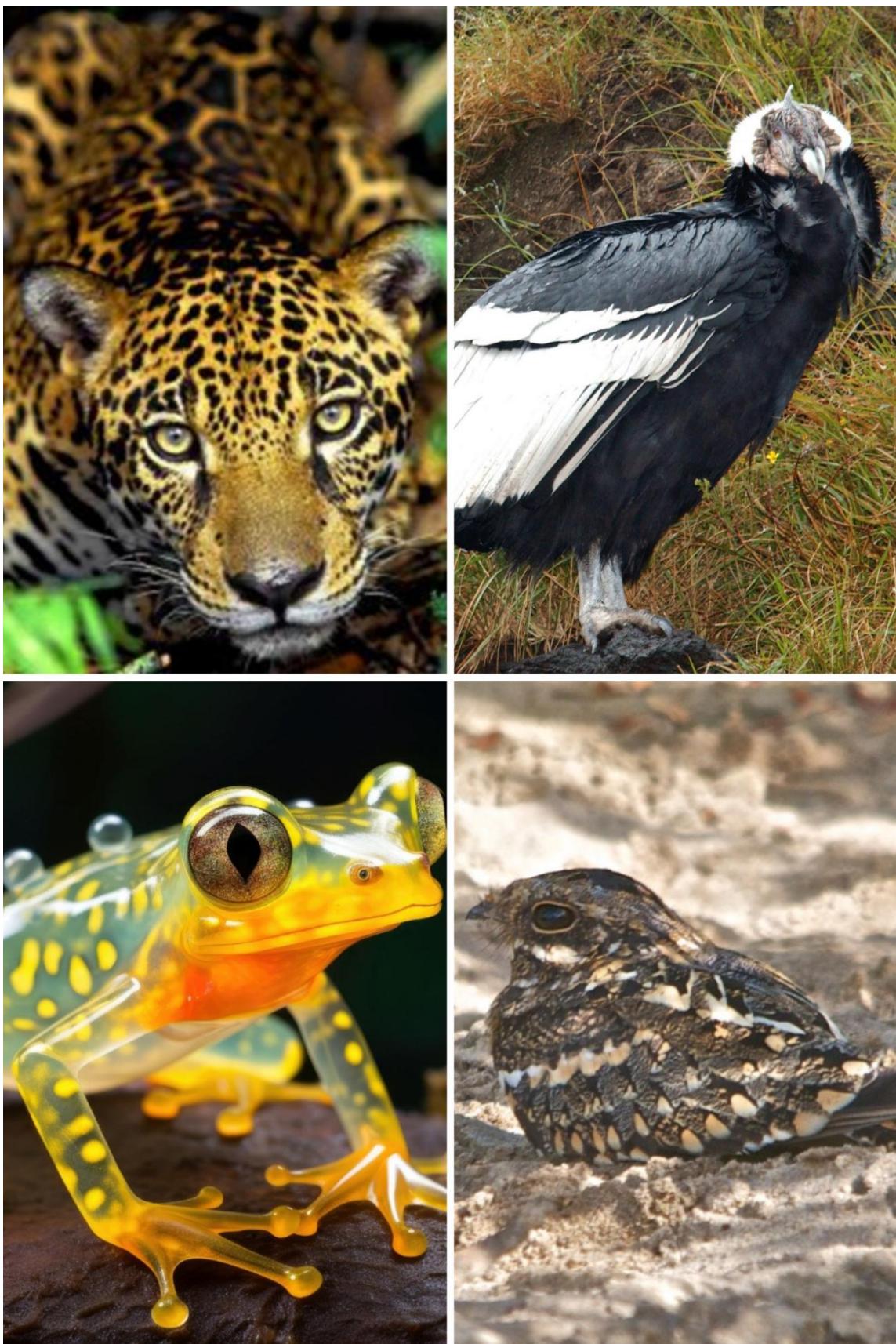
Uno de los efectos más drásticos de la fragmentación ecológica no se hace evidente hasta que no pasan centurias o décadas y es la inhabilidad de las especies en los fragmentos aislados para enfrentar los cambios en las condiciones ambientales relacionados con los cambios climáticos.

Por otro lado, la conectividad funcional está estrechamente asociada al concepto de corredor ecológico. Dentro de la Ecología del Paisaje, el corredor fue concebido como un lugar preferencial para el paso de organismos que se desplazan entre parches con recursos. En un principio los modelos estructurales del paisaje concebían a la matriz como un elemento hostil. En este contexto, los corredores se planteaban como estructuras lineales de hábitat que ponían en contacto parches de hábitat afín. Así, las primeras propuestas derivadas de los estudios de fragmentación de hábitats argumentaban que los fragmentos que están unidos por corredores de un hábitat similar tienen un mayor valor para la conservación que los fragmentos de igual tamaño que se encuentran aislados. Estos primeros modelos evolucionaron, incorporándose la heterogeneidad de la matriz y el importante papel de esta en la regulación de la conectividad ecológica entre los parches.

Actualmente, se asume que los corredores ecológicos no se restringen a elementos lineales, sino que constituyen sectores de alta conectividad funcional de la matriz territorial (Del Barrio et al., 2000). Se evita así adoptar un enfoque reduccionista que base el mantenimiento de los flujos biológicos a través de paisajes fragmentados en los elementos paisajísticos lineales y continuos, es decir, en corredores estructurales del modelo matriz-parche-corredor. De esta forma, se ha

reconocido el papel fundamental de la heterogeneidad del paisaje en la dinámica de poblaciones.

Figura 172 Tipos de especies afectadas por la fragmentación del paisaje.



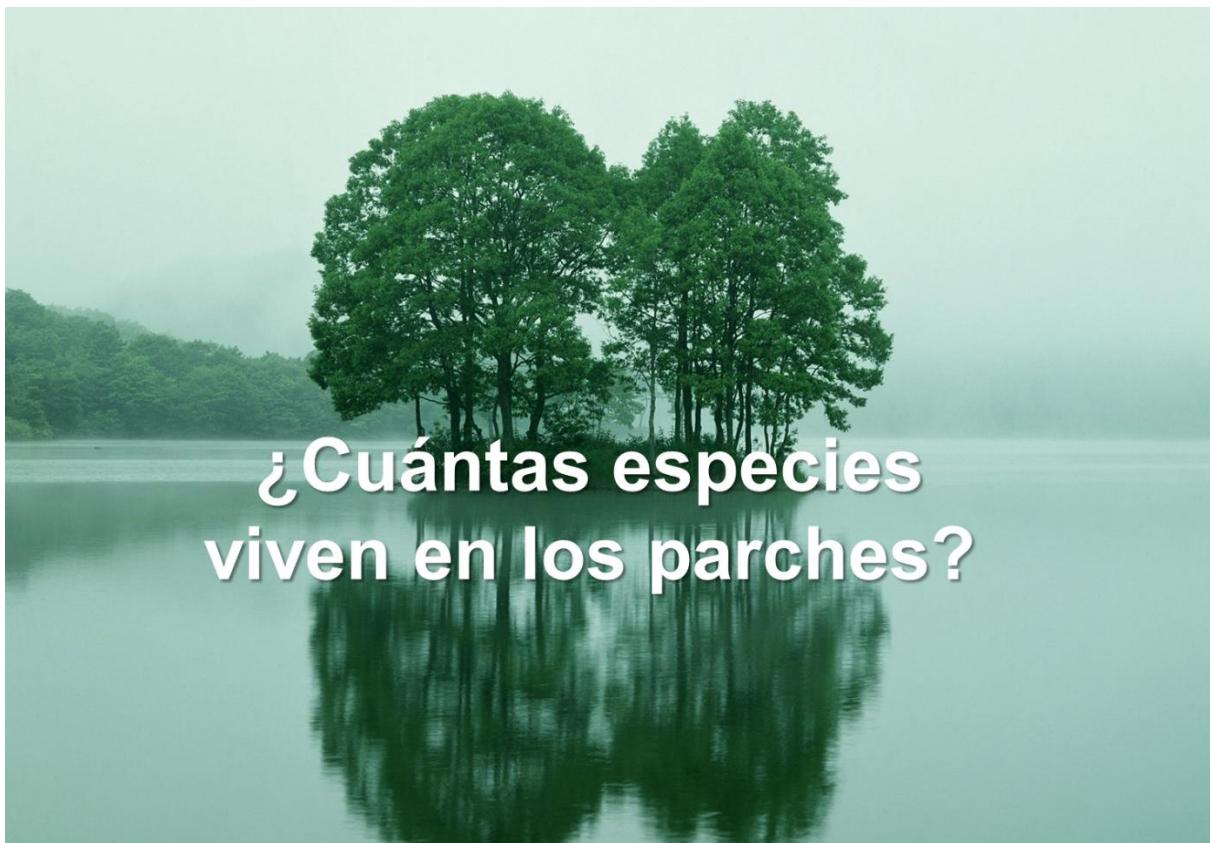
Principios Generales de los Paisajes

- ✓ **Principio de Estructura y Función:** La heterogeneidad espacial o la fragmentación del paisaje tiende a disminuir la abundancia de especies raras de interior, e incrementa la abundancia de especies de borde y de otras especies que requieren de dos o más elementos (o unidades) de paisaje, y aumenta el potencial del total de especies coexistentes.
- ✓ **Principio de Diversidad Biológica:** La expansión y la contracción de la distribución de especies entre elementos de paisaje diferentes, está controlada por la heterogeneidad (diversidad) del paisaje, y tiene ella misma efecto en la heterogeneidad misma del paisaje.
- ✓ **Principio del flujo de nutrientes:** La tasa de redistribución de nutrientes minerales entre diferentes elementos del paisaje se incrementa con el nivel de perturbación en esos elementos de paisaje.
- ✓ **Principio del flujo energético:** Los flujos de energía calórica y de biomasa a través de los límites de los elementos de paisaje (parches, corredores, matriz) se incrementan con el aumento en la heterogeneidad del paisaje.
- ✓ **Principio de cambio del paisaje:** En ausencia de perturbaciones, la estructura horizontal del paisaje tiende a homogenizarse. Perturbaciones moderadas aumentan rápidamente la heterogeneidad, mientras que perturbaciones severas pueden incrementar o disminuir la heterogeneidad. En ausencia de perturbaciones la heterogeneidad vertical de las unidades de paisaje, tienden por su parte a aumentar.
- ✓ **Principio de la estabilidad de un paisaje:** La estabilidad (o capacidad de control homeostático o resiliencia) de un paisaje es alta en tres condiciones:
 1. Por estabilidad física del sistema (paisajes caracterizados por ausencia de biomasa, ej. Desierto)
 2. Por una rápida capacidad de recuperación de las perturbaciones (paisajes con presencia de baja cantidad de biomasa, ej. comunidades herbáceas)
 3. Por una mayor resistencia a las perturbaciones (paisajes generalmente con alta presencia de biomasa, ej. comunidades forestales)

Tema 5: Teoría de biogeografía de islas

El número de especies es una de las variables que más se ha estudiado en relación con el tamaño de los parches (Figura 173). En estos estudios han influido mucho los trabajos sobre área mínima en ecología de comunidades, y la teoría de la biogeografía de islas, aunque se reconoce que ninguna alcanza a dar explicaciones completamente satisfactorias en el contexto de la ecología del paisaje.

Figura 173 Pregunta clave dentro de la Ecología del Paisaje



Teoría de la biogeografía de las islas

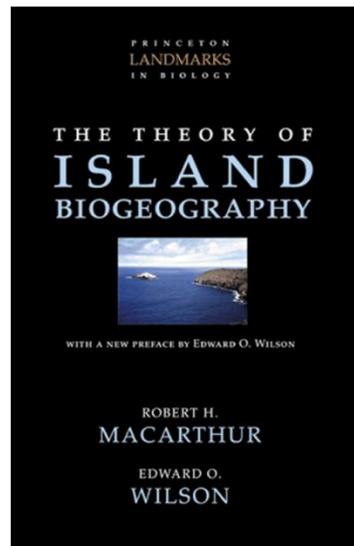
El empleo de los planteamientos de la teoría de la biogeografía de islas en Ecología del Paisaje partió de la intención de interpretar el aislamiento de los parches en el paisaje, análogamente al aislamiento de las islas en los océanos (Figura 174).

La condición de insularidad en biogeografía no se restringe a la condición de isla: Cualquier porción de tierra, o zona embebida en una matriz de dimensiones mayores puede cumplir con la condición de insularidad.

Figura 174 Teoría de biogeografía de islas

¿Cuántas especies viven en los parches?

Trabajos sobre área mínima en ecología de comunidades Teoría de la biogeografía de islas



Ejemplos de islas ecológicas:

- ✓ Las partes altas de las montañas
- ✓ Los parches de vegetación en medio de áreas agrícolas o de pastizales.

La teoría de la biogeografía de islas incorporó para interpretar el número de especies, no solo la relación con el área de la isla, sino también el hecho de que las islas muchas veces están considerablemente aisladas del continente, y que en ellas las condiciones no son homogéneas pues difieren hacia su centro o interior debido a la influencia marina en la línea de costa de la isla (Figura 175).

Figura 175 Elementos incorporados en la Teoría de Biogeografía de Islas

Teoría de la biogeografía de islas

Las islas se definen como los parches disjuntos, aislados que nunca fueron contiguos con otros parches y que han desarrollado su biota exclusivamente por colonización (~ Whittaker, 1998).



Otros sistemas insulares: praderas alpinas, cuevas, lagos de sal, ciertos tipos de humedales (los oasis del desierto, los pantanos) y los macizos de roca.

Relación especie-área

En ecología de comunidades, desde principios del siglo XIX se estudió consistentemente la forma de la curva de especies al ir aumentando el área de muestreo dentro de una comunidad, esta es la llamada **curva de especies vs área**. La misma, para la mayoría de las especies en la mayoría de los hábitats, tiene una pendiente mayor en los valores menores de área, luego tiene un punto de inflexión a partir del cual el número de especies crece mucho más lentamente o tiende a mantenerse constante. La forma de la curva resultante es la siguiente (Figura 176 y 177):

Figura 176 Anfibios y Reptiles en el Caribe, Wilson (1989)

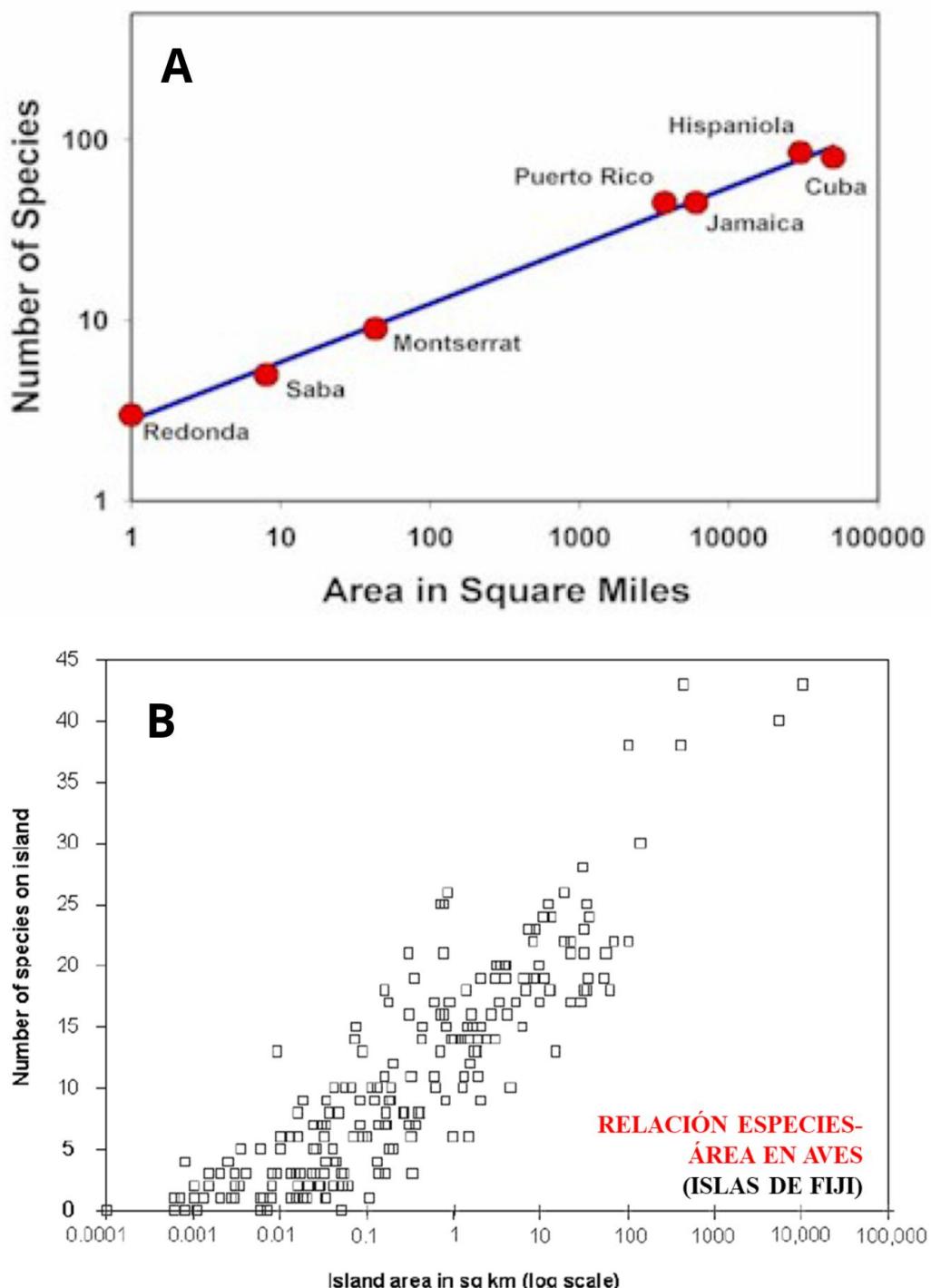
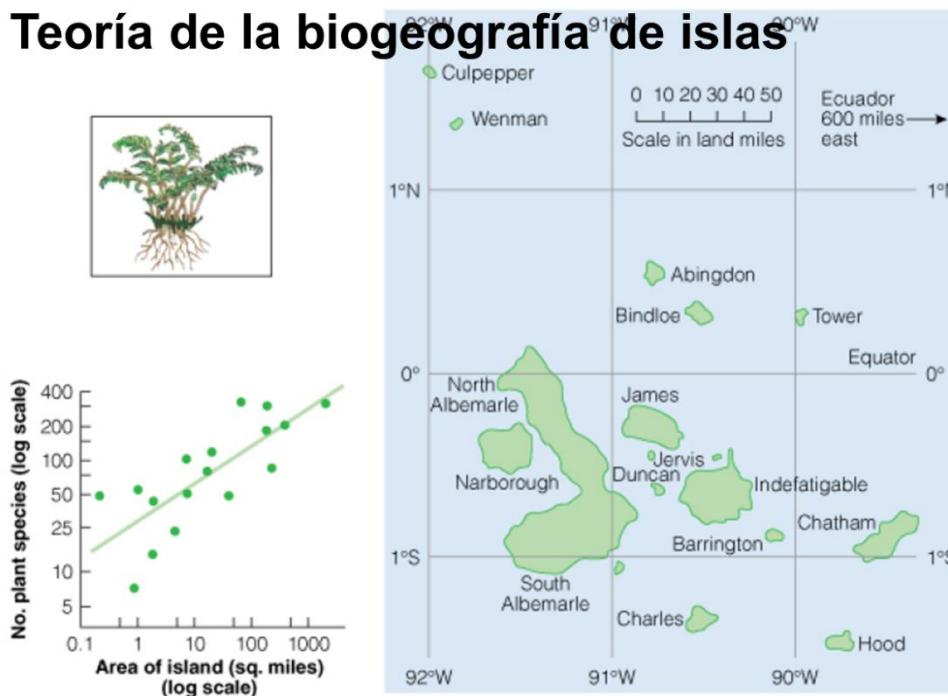


Figura 177 Especies de plantas en Islas Galápagos



Planteamientos de la teoría de la biogeografía de islas (desarrollados principalmente por Robert MacArthur y Edward Wilson) **que se han tratado de aplicar a los parches** (Figura 178):

1. El número de especies en una isla representa el balance entre la tasa de colonización y la de extinción.
2. Las islas cercanas a los continentes tienen una tasa de colonización mayor que las islas más distantes. En este caso el continente funciona como una fuente de especies.
3. Las islas mayores presentan también una tasa de colonización mayor, debido a la mayor cantidad de lugares que pueden ser potencialmente colonizados.
4. La tasa de extinción es mayor en las islas menores, por sus menores tamaños de población.
5. Las islas jóvenes, o de más reciente formación, tienen baja riqueza de especies, la cual se incrementa hasta que los procesos de extinción y colonización alcanzan un valor de equilibrio.

Figura 178 Planteamientos de la Teoría de Biogeografía de Islas



El empleo de los planteamientos de la teoría de la biogeografía de islas en Ecología del Paisaje partió de la intención de interpretar el aislamiento de los parches en el paisaje, análogamente al aislamiento de las islas en los océanos (Figura 179).

Figura 179 Aplicación de la Teoría de Biogeografía de Islas en el contexto de paisajes fragmentados

Teoría de la biogeografía de islas



La diferencia fundamental entre estos sistemas es su origen:

- Las islas siempre han estado restringidas y aisladas en su extensión espacial.
- Los fragmentos son restos de un hábitat que previamente había estado más extendido.

Preguntas de autoevaluación

1. ¿En base a qué se puede considerar que un paisaje es un sistema?
2. ¿Qué diferencias existen entre componentes y elementos visuales del paisaje?
3. Citar tres factores que pueden modificar la percepción del paisaje, poniendo ejemplos de estos.
4. Señalar la influencia de algunos elementos o componentes del paisaje en la fragilidad visual del mismo.
5. ¿Qué se entiende por impactos en el paisaje? Clasificarlos en función de los efectos que producen.

Guía práctica

Guía Nro.	3
Tema:	Ecología del Paisaje: Estructura, Función y Dinámica Espacial de los Ecosistemas
Objetivo:	Analizar la estructura espacial de los ecosistemas, sus interacciones funcionales y los procesos ecológicos que ocurren en el paisaje, con el fin de comprender cómo el uso del suelo, la fragmentación y la conectividad influyen en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos.
Fundamento teórico:	<p>La Ecología del Paisaje es una rama de la ecología que estudia la organización espacial de los ecosistemas y cómo esta organización afecta los procesos ecológicos. Se basa en conceptos clave como:</p> <ul style="list-style-type: none">• Parche, matriz y corredor: unidades básicas del paisaje.• Fragmentación del hábitat: división de ecosistemas en partes más pequeñas.• Conectividad ecológica: grado en que los parches están conectados para permitir el flujo de especies y procesos.• Escala espacial y temporal: importancia de analizar los fenómenos ecológicos en diferentes dimensiones.• Servicios ecosistémicos: beneficios que los humanos obtienen de los ecosistemas, influenciados por la configuración del paisaje. <p>Autores clave: Forman & Godron (1986), Turner (1989), Wiens (1995).</p>
Procedimiento:	<p>Introducción al paisaje de estudio</p> <ul style="list-style-type: none">• Seleccionar un área geográfica local o regional (puede ser una reserva natural, zona agrícola, urbana, etc.).• Obtener imágenes satelitales o mapas de uso del suelo (Google Earth, QGIS, etc.). <p>Caracterización del paisaje</p> <ul style="list-style-type: none">• Identificar y delimitar los parches (bosques, cuerpos de agua, áreas urbanas, etc.).• Determinar la matriz dominante y los corredores ecológicos.• Clasificar los tipos de cobertura vegetal y uso del suelo. <p>Análisis de fragmentación y conectividad</p> <ul style="list-style-type: none">• Calcular métricas del paisaje: número de parches, tamaño promedio, índice de conectividad.

- Evaluar la fragmentación del hábitat y su impacto en especies clave.

Evaluación de servicios ecosistémicos

- Identificar los servicios presentes (regulación climática, polinización, recreación, etc.).
- Analizar cómo la configuración del paisaje favorece o limita estos servicios.

Propuesta de manejo ecológico

- Diseñar estrategias para mejorar la conectividad (creación de corredores, restauración de parches).
- Sugerir prácticas de uso del suelo sostenibles.

Presentación de resultados

- Elaborar un informe con mapas, gráficos y análisis.
- Exponer los hallazgos en clase, fomentando el debate sobre la planificación territorial.

Ejercicios resueltos

Ejercicio 1. Según la Teoría de Biogeografía de Islas de MacArthur y Wilson, ¿cuál de las siguientes combinaciones de características de una isla predice una mayor riqueza de especies?

- A) Isla pequeña y lejana del continente
- B) Isla grande y cercana al continente
- C) Isla grande y lejana del continente
- D) Isla pequeña y cercana al continente

Respuesta correcta: B) Isla grande y cercana al continente

Justificación: Las islas grandes tienen menor tasa de extinción por mayor disponibilidad de recursos y hábitats, y las islas cercanas tienen mayor tasa de inmigración.

Ejercicio 2. En un paisaje fragmentado, ¿cuál de los siguientes factores mitiga más eficazmente los efectos negativos de la fragmentación sobre la biodiversidad?

- A) Aumento del tamaño de los fragmentos
- B) Reducción de la matriz hostil
- C) Aumento de la distancia entre fragmentos
- D) Disminución de la heterogeneidad del hábitat

Respuesta correcta: B) Reducción de la matriz hostil

Justificación: Una matriz menos hostil (por ejemplo, agroecosistemas amigables) permite mayor conectividad funcional entre fragmentos, facilitando el movimiento de especies.

Ejercicio 3. En un archipiélago, la extinción de una especie clave puede desencadenar una serie de extinciones secundarias. Este fenómeno se conoce como:

- A) Efecto de borde
- B) Efecto de resaca
- C) Extinción en cascada
- D) Efecto de colonización diferencial

Respuesta correcta: C) Extinción en cascada

Justificación: La pérdida de una especie clave puede alterar redes tróficas o mutualismos, provocando extinciones adicionales.

Ejercicio 4. ¿Cuál de los siguientes modelos espaciales se considera más adecuado para simular la dinámica de metapoblaciones en paisajes fragmentados?

- A) Modelo logístico clásico
- B) Modelo de Lotka-Volterra
- C) Modelo de Levins
- D) Modelo de Hardy-Weinberg

Respuesta correcta: C) Modelo de Levins

Justificación: El modelo de Levins describe la dinámica de ocupación de parches en función de tasas de colonización y extinción, siendo clave en estudios de metapoblaciones.

Ejercicio 5. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones describe mejor el efecto de borde en un paisaje fragmentado?

- A) Aumento de la diversidad genética en el centro del fragmento
- B) Reducción de la tasa de depredación en los bordes
- C) Alteración de condiciones abióticas y aumento de especies generalistas en los bordes
- D) Mayor estabilidad ecológica en los bordes debido a la mezcla de hábitats

Respuesta correcta: C) Alteración de condiciones abióticas y aumento de especies generalistas en los bordes

Justificación: Los bordes presentan cambios en luz, humedad, temperatura y mayor presencia de especies oportunistas, lo que puede afectar negativamente a especies especialistas.

Ejercicio 6. Según la Teoría de Biogeografía de Islas, ¿qué ocurre cuando la tasa de inmigración es igual a la tasa de extinción?

- A) La isla pierde todas sus especies
- B) Se alcanza un equilibrio dinámico en la riqueza de especies
- C) La tasa de especiación se vuelve negativa
- D) La diversidad alfa se maximiza permanentemente

Respuesta correcta: B) Se alcanza un equilibrio dinámico en la riqueza de especies

Justificación: El modelo predice que la riqueza de especies se estabiliza cuando las tasas de inmigración y extinción se igualan, aunque las especies específicas pueden cambiar con el tiempo.

Ejercicio 7. ¿Cuál de los siguientes efectos no es una consecuencia directa de la fragmentación del paisaje?

- A) Aumento del aislamiento de poblaciones
- B) Disminución de la diversidad beta
- C) Incremento del efecto de borde
- D) Reducción del tamaño efectivo poblacional

Respuesta correcta: B) Disminución de la diversidad beta

Justificación: La fragmentación tiende a aumentar la diversidad beta (diferencias entre comunidades) debido al aislamiento y la diferenciación de hábitats.

Ejercicios propuestos

Ejercicio 1. En un paisaje altamente fragmentado, ¿qué estrategia de conservación sería más efectiva para mantener la conectividad funcional entre poblaciones?

- A) Aumentar la densidad de bordes en cada fragmento
- B) Crear corredores biológicos entre fragmentos
- C) Reducir la diversidad de hábitats en la matriz
- D) Aumentar la fragmentación para promover la dispersión

Ejercicio 2. ¿Cuál de las siguientes críticas es válida respecto a la Teoría de Biogeografía de Islas?

- A) No considera la distancia entre islas y el continente
- B) Asume que todas las especies tienen la misma capacidad de dispersión
- C) Ignora completamente la tasa de extinción
- D) No puede aplicarse a hábitats continentales fragmentados

Ejercicio 3. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones describe mejor la importancia de la escala espacial en el estudio de procesos ecológicos en paisajes fragmentados?

- A) Los procesos ecológicos son independientes de la escala espacial
- B) La escala espacial solo afecta a procesos abióticos, no bióticos
- C) La escala espacial determina qué patrones y procesos son detectables y relevantes
- D) La escala espacial solo es importante en estudios de biodiversidad genética

Ejercicio 4. ¿Cómo afecta típicamente la fragmentación del hábitat a los procesos de dispersión de especies?

- A) Aumenta la conectividad funcional entre hábitats
- B) Mejora la colonización de hábitats especializados
- C) Reduce la conectividad estructural y limita el flujo génico
- D) No tiene efectos significativos sobre la dispersión

Ejercicio 5. En el contexto de la fragmentación del paisaje, ¿cómo influye la escala temporal en la evaluación de la resiliencia de los ecosistemas?

- A) La resiliencia solo puede evaluarse en escalas temporales cortas
- B) Las escalas temporales largas permiten detectar efectos acumulativos y retardados
- C) La escala temporal no afecta la evaluación de la resiliencia
- D) La resiliencia es una propiedad estática, no depende del tiempo

Ejercicio 6. ¿Cuál de los siguientes procesos ecológicos es más susceptible a alteraciones por la fragmentación del hábitat?

- A) Fotosíntesis en plantas
- B) Interacciones planta-polinizador
- C) Formación de suelos
- D) Ciclo del agua

Ejercicio 7. ¿Por qué es importante considerar múltiples escalas jerárquicas en estudios de ecología del paisaje?

- A) Porque los organismos solo responden a escalas locales
- B) Porque los procesos ecológicos operan de forma uniforme en todas las escalas
- C) Porque diferentes procesos ecológicos operan a distintas escalas espaciales y temporales
- D) Porque las escalas jerárquicas solo son relevantes en estudios de cambio climático

Ejercicio 8. Un grupo de investigadores estudia un archipiélago compuesto por 12 islas de diferentes tamaños y distancias al continente. En los últimos 30 años, se ha observado una disminución significativa en la riqueza de especies de aves endémicas. Las islas más pequeñas y lejanas presentan mayores tasas de extinción. Además, se ha detectado una pérdida de interacciones mutualistas entre aves y plantas nativas.

Pregunta: ¿Cuál de las siguientes estrategias de conservación sería más efectiva para mitigar la pérdida de biodiversidad en este archipiélago, considerando los principios de la biogeografía de islas y la ecología del paisaje?

- A) Aumentar la vigilancia en las islas más grandes para evitar la introducción de especies invasoras
- B) Establecer corredores ecológicos entre las islas más pequeñas para facilitar la dispersión de especies
- C) Priorizar la restauración ecológica en las islas más cercanas al continente y de mayor tamaño
- D) Implementar programas de reproducción en cautiverio exclusivamente en las islas más remotas

Ejercicio 9. En una región tropical, un paisaje originalmente continuo de bosque ha sido fragmentado por la expansión agrícola. Los fragmentos de bosque varían en tamaño y están rodeados por una matriz de cultivos intensivos. Se ha observado una disminución en la polinización de plantas nativas y una reducción en la diversidad de mamíferos medianos. Un análisis multiescalar revela que los efectos negativos son más intensos en fragmentos pequeños y aislados.

Pregunta:

Desde una perspectiva de escala ecológica y procesos funcionales, ¿cuál sería la mejor estrategia para restaurar la funcionalidad ecológica del paisaje?

- A) Aumentar la diversidad de cultivos en la matriz para reducir su hostilidad
- B) Reforestar únicamente los fragmentos más grandes para maximizar la cobertura
- C) Eliminar los bordes de todos los fragmentos para reducir el efecto de borde
- D) Introducir especies exóticas que cumplan funciones ecológicas perdidas

Unidad 4: Cambio climático y adaptación ecológica

Enfoque al Contenido de la Unidad

Esta unidad se centra en las bases físicas y científicas del cambio climático, así como en sus impactos sobre la estructura, funcionamiento y resiliencia de los ecosistemas. Se analizan los cambios en la distribución de especies, la alteración de ciclos biogeoquímicos, y las estrategias de adaptación ecológica y mitigación que permiten enfrentar los riesgos y vulnerabilidades ecológicas asociadas. La unidad también examina el papel de políticas internacionales y escenarios futuros.

Objetivos de la Unidad

1. Explicar los fundamentos del cambio climático y su evidencia científica.
2. Analizar los efectos ecológicos del cambio climático sobre especies, comunidades y ecosistemas.
3. Evaluar estrategias de adaptación y mitigación frente al cambio climático.
4. Comprender el contexto internacional de políticas, tratados y compromisos ambientales.

Resultado de Aprendizaje de la Unidad

El estudiante será capaz de analizar los principales efectos del cambio climático sobre los ecosistemas y proponer estrategias de adaptación y mitigación, incorporando herramientas de modelaje, evaluación de riesgos y el marco político internacional actual.

Tema 1: Bases físicas del cambio climático

El cambio climático tiene bases físicas sólidas, evidenciadas científicamente, y genera impactos proyectados sobre factores abióticos y bióticos.

Bases Físicas y Evidencia Científica

El cambio climático se origina principalmente por el aumento de gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera, resultado de actividades humanas como la quema de combustibles fósiles y la deforestación. Estos GEI (CO_2 , metano, óxidos de nitrógeno) absorben radiación infrarroja, intensificando el efecto invernadero natural y elevando la temperatura global (Jain, 1993; Houghton et al., 2001; Kramer et al., 2021; Bellouin et al., 2020; Shine, 2000). Observaciones satelitales y mediciones directas confirman un aumento sostenido del forzamiento radiativo y de la temperatura media global desde la era preindustrial (Kramer et al., 2021; Jain, 1993; Houghton et al., 2001).

Proyecciones Climáticas

Modelos climáticos globales (CMIP6, IPCC) proyectan aumentos de temperatura entre 1.5 y 4 °C para 2100, dependiendo de los escenarios de emisiones. Se prevén cambios en patrones de precipitación, aumento de eventos extremos (olas de calor, sequías, lluvias intensas), derretimiento de glaciares y aumento del nivel del mar (Houghton et al., 2001; Zhang et al., 2025; Kim et al., 2022; Tebaldi et al., 2020; Scafetta, 2023). Las proyecciones incluyen incertidumbres, pero la tendencia al calentamiento y la intensificación de extremos es robusta (Zhang et al., 2025; Tebaldi et al., 2020; Kim et al., 2022).

Efectos sobre factores abióticos y bióticos

Factores Abióticos

- **Temperatura:** Aumento global y regional, olas de calor más frecuentes (Quratulann et al., 2021; Teshome et al., 2020; Kim et al., 2022; Jain, 1993).
- **Precipitación:** Cambios en distribución y estacionalidad, sequías y lluvias extremas (Quratulann et al., 2021; Zhang et al., 2025; Kim et al., 2022; Tebaldi et al., 2020).
- **Océanos:** Acidificación, aumento del nivel del mar, cambios en corrientes y salinidad (Jain, 1993; Stetson et al., 2006).
- **Otros:** Derretimiento de permafrost, reducción de nieve y hielo, alteración de ciclos hidrológicos (Quratulann et al., 2021; Kim et al., 2022; Jain, 1993).

Factores Bióticos

- **Biodiversidad:** Cambios en distribución de especies, migraciones hacia polos o altitudes mayores, extinciones locales (Quratulann et al., 2021; Weiskopf et al., 2020; Pecl et al., 2017; Arif et al., 2024).
- **Ecosistemas:** Alteración de interacciones ecológicas, cambios en productividad, aparición de nuevas comunidades y pérdida de servicios ecosistémicos (Quratulann et al., 2021; Pugnaire et al., 2019; Weiskopf et al., 2020; Pecl et al., 2017; Arif et al., 2024).
- **Salud y comportamiento:** Cambios en fenología (ciclos de vida), reproducción, migración y susceptibilidad a enfermedades (Quratulann et al., 2021; Weiskopf et al., 2020; Pecl et al., 2017).

Tema 2: Impactos ecológicos del cambio climático

El cambio climático reduce la persistencia de las especies al alterar sus áreas de distribución y estaciones, aumentar el riesgo de extinción y degradar los hábitats; los efectos se amplifican cuando se combinan con el cambio en el uso del suelo y la fragmentación. Las proyecciones muestran que muchas especies están próximas a la extinción en escenarios de calentamiento medio-alto y grandes pérdidas de hábitats regionales.

Efecto directo sobre las especies

El calentamiento climático y la alteración de las precipitaciones provocan respuestas cuantificables en las especies en tres ejes - tiempo, espacio y fisiología- lo que produce un aumento de las extinciones locales, cambios en la distribución y cambios fenológicos que varían según el taxón y la región. Las síntesis de modelos cuantitativos y las observaciones muestran tanto las respuestas históricas como las grandes pérdidas previstas en escenarios futuros.

Cambios fenológicos. Las especies ajustan su calendario (por ejemplo, reproducción, aparición), uno de los tres ejes de respuesta comunes al cambio climático identificados en síntesis globales (Mantyka-Pringle et al. 2015).

Cambios en el área de distribución. Los cambios en el área de distribución hacia los polos y las subidas de altitud son generalizados; en dos décadas se observaron retrocesos de 70 a 100 km hacia el norte y subidas de 130 a 150 m en las mariposas británicas, lo que coincide con los cambios climáticos estimados provocados por la temperatura (Giam et al. 2010).

Compromisos de extinción. Las proyecciones sobre la distribución de las especies estiman que entre el 15 % y el 37 % de las especies terrestres muestreadas podrían estar en peligro de extinción para 2050 en escenarios de calentamiento medio-alto, con escenarios medios que arrojan un promedio de ~24 % de peligro de extinción en las regiones muestreadas (Bellard et al. 2012).

Extinciones locales. Los estudios empíricos de campo muestran extinciones locales sustanciales (por ejemplo, pérdidas superiores al 50 % en algunos lugares para algunas especies

de mariposas), cuyas causas pueden dividirse entre la degradación del hábitat y los efectos climáticos en diferentes casos (Giam et al. 2010).

Incertidumbre de los modelos. Las revisiones destacan la gran variabilidad entre métodos, taxones y métricas; los conjuntos de modelos más pesimistas indican magnitudes de extinción que podrían acercarse a niveles de extinción masiva, pero los resultados dependen en gran medida del escenario y la elección del modelo (Mantyka-Pringle et al. 2015).

Efectos a nivel del ecosistema

El cambio climático altera la extensión y la calidad del hábitat, desestabiliza las funciones de los ecosistemas y puede empujar a los sistemas hacia puntos de inflexión. Estos impactos a nivel de los ecosistemas se transmiten en cascada a la biodiversidad y los servicios humanos. Las interacciones con el cambio en la cobertura del suelo y las deficiencias en la protección amplifican aún más el riesgo.

Redistribución del hábitat. Los cambios en la extensión de los biomas provocados por el clima (por ejemplo, la extensión del clima mediterráneo) son desiguales a nivel regional: las proyecciones indican que la zona mediterránea de Chile podría expandirse hasta alcanzar entre el 129 % y el 153 % de su tamaño actual a finales de siglo, mientras que la de Australia podría reducirse hasta entre el 77 % y el 49 % de su tamaño actual, lo que tendría importantes repercusiones en la disponibilidad de hábitats (Segan et al. 2016).

Vacíos en la protección. Actualmente, solo una pequeña parte de algunos biomas sensibles al clima está protegida (por ejemplo, alrededor del 4 % de la superficie actual con clima mediterráneo), y se prevé que solo entre el 50 % y el 60 % de esas áreas protegidas seguirán estando dentro de un clima adecuado en el futuro, lo que reducirá los refugios efectivos (Segan et al. 2016).

Pérdida de hábitats mediada por el clima. El cambio climático modifica el riesgo para la biodiversidad asociado al cambio en la cobertura del suelo, de modo que las zonas en las que se prevé una pérdida de hábitats debido al cambio en el uso del suelo pueden sufrir una mayor pérdida de especies si se tiene en cuenta el clima (Rinawati et al. 2013).

Puntos de inflexión y alteración de los ecosistemas. Las revisiones advierten que superar los umbrales de los ecosistemas puede desencadenar cambios bruscos y potencialmente

irreversibles en el estado y el funcionamiento de estos, lo que agravaría la pérdida de biodiversidad y el deterioro de los servicios (Mooney et al. 2009).

Efectos amplificados con la fragmentación. Los metaanálisis revelan que los efectos negativos de la pérdida y fragmentación del hábitat sobre la densidad y diversidad de las especies son mayores en las regiones más cálidas, lo que indica fuertes efectos de interacción entre el clima y el hábitat sobre la integridad del ecosistema (Ponce-Reyes et al. 2013).

Mecanismos e interacciones

Existen múltiples mecanismos que vinculan el forzamiento climático con la pérdida de biodiversidad, entre ellos los límites fisiológicos directos, la alteración de las interacciones entre especies, los límites de dispersión y los efectos sinérgicos con la pérdida y fragmentación del hábitat. Comprender estas vías explica cuándo y por qué algunas especies no logran persistir.

Límites fisiológicos. El calentamiento empuja a los individuos hacia los límites térmicos, reduciendo su aptitud física y supervivencia cuando la fisiología no puede compensarlo, uno de los tres ejes no exclusivos de la respuesta de las especies (tiempo, espacio, individuo) destacados en las revisiones (Mantyka-Pringle et al. 2015).

Fallo en la dispersión y el seguimiento. Los modelos de dispersión y seguimiento muestran umbrales críticos en la tasa de cambio climático más allá de los cuales las especies no pueden adaptarse. Las especies especializadas en hábitats concretos y con poca capacidad de colonización son las más vulnerables a la extinción en caso de cambios rápidos (Thomas et al. 2004).

Sinergia con la pérdida de hábitat. Las síntesis empíricas indican que las temperaturas máximas actuales y las tendencias históricas de precipitación modulan la gravedad con la que la pérdida y fragmentación del hábitat reducen las densidades de especies locales, por lo que el cambio climático puede magnificar los impactos de la pérdida de hábitat (Ponce-Reyes et al. 2013).

Interacciones y funciones alteradas. Las manipulaciones experimentales muestran que los regímenes de precipitaciones alterados pueden reducir la actividad microbiana en aproximadamente un 58 % y cambiar qué especies o rasgos funcionales mantienen los procesos

ecosistémicos, lo que demuestra que el cambio climático altera los mecanismos comunitarios y la redundancia funcional (Habibullah et al., 2021).

Vías de extinción compuestas. Los estudios de casos regionales que utilizan modelos de ocupación y de parches muestran que la pérdida de idoneidad inducida por el clima, sumada a la conversión de la tierra, aumenta considerablemente las probabilidades de extinción conjunta, especialmente en el caso de las especies que requieren grandes superficies o tienen una dispersión limitada (Valle et al., 2025).

Ejemplos de biomas y taxones

Los ejemplos que se muestran a continuación ilustran diversos impactos climáticos documentados en distintos biomas y grupos taxonómicos, y muestran métricas específicas cuando están disponibles.

Tabla 1: Efectos del cambio climático observados o previstos sobre biomas o taxones

Bioma o taxón	Efecto observado o previsto	Métrica clave o resultado
Mariposas templadas (Gran Bretaña)	Extinciones locales en los bordes posteriores y retrocesos del área de distribución hacia los polos y las zonas más elevadas.	Extinciones locales: entre el 24% y el 52% de los sitios para especies focales; retrocesos del área de distribución entre 70 y 100 km hacia el norte, entre 130 y 150 m hacia arriba; cambios de temperatura equivalentes a unos 19 años.
Vertebrados del bosque nuboso tropical (Méjico)	Fuerte disminución de la superficie de bosques nubosos climáticamente adecuados, elevado riesgo de extinción cuando se pierde el hábitat fuera de las áreas protegidas.	El área adecuada disminuye entre 2030 y 2080; su persistencia requiere protección y una alta dispersión.
Ecosistemas mediterráneos	Grandes cambios irregulares en la extensión del clima mediterráneo; refugios protegidos limitados.	
Bosques de algas marinas (marinas templadas)	Reducción de la productividad debido al calentamiento de los	La restauración que utilizaba materiales tradicionales podría disminuir entre un

	océanos a mediados de siglo; la adaptación asistida puede compensar en parte las pérdidas.	16% y un 22% a mediados de siglo; el abastecimiento selectivo podría mejorar la productividad restaurada hasta en un 9%.
Ecosistemas microbianos de la criósfera (polares)	Pérdida y cambios en la composición de las comunidades microbianas adaptadas al frío con consecuencias para la función del ecosistema.	Las regiones polares sufren impactos desproporcionados en los hábitats de la criósfera y en la función y los servicios de la comunidad microbiana.

Implicaciones de las proyecciones futuras

Los resultados previstos en materia de biodiversidad dependen de las trayectorias de las emisiones, las características de las especies y el contexto paisajístico. Muchos estudios advierten de grandes pérdidas si el calentamiento continúa y persisten las presiones sobre el uso del suelo. Por lo tanto, las estrategias de conservación deben integrar medidas climáticas y de hábitat.

Límites de extinción previstos. Las proyecciones de distribución de especies para mediados del siglo XXI estiman que entre el 15% y el 37% de las especies de las regiones terrestres muestreadas podrían estar abocadas a la extinción en escenarios de calentamiento medio-alto, con promedios cercanos al 24 % en escenarios intermedios.

Variabilidad de los modelos y peores escenarios. Las revisiones señalan una gran variabilidad entre los métodos y los taxones; algunas trayectorias en los peores escenarios se asemejan a magnitudes de extinción masiva si el calentamiento a gran escala y el cambio en el uso del suelo continúan sin control.

Importancia de las interacciones. Las evaluaciones globales y los metaanálisis muestran que el cambio climático suele magnificar los efectos negativos de la pérdida y fragmentación del hábitat, por lo que reducir la conversión de tierras y mejorar la conectividad altera notablemente las trayectorias futuras de la biodiversidad.

Implicaciones para la gestión. Una adaptación eficaz requiere proteger y gestionar los refugios climáticos, aumentar la conectividad del paisaje y tener en cuenta los límites de dispersión de las especies y los umbrales de los ecosistemas a la hora de priorizar las áreas para la conservación.

Límites de las soluciones basadas en un solo factor. Los trabajos experimentales y de modelación demuestran que la biodiversidad puede amortiguar algunos impactos climáticos (efectos de seguro), pero se necesitan estrategias transversales que aborden tanto los factores climáticos como la integridad del hábitat para evitar colapsos provocados por el rebasamiento de umbrales (Habibullah et al. 2021).

Efectos sobre ciclos biogeoquímicos

El cambio climático altera la velocidad y dirección de los ciclos del carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y agua (H_2O) mediante el aumento de la temperatura, las variaciones en la precipitación y la redistribución hidrológica. Esas alteraciones modifican el secuestro, las emisiones y los procesos microbianos, lo que genera retroalimentaciones que varían entre ecosistemas y muestran proyecciones cuantificables pero inciertas.

Efectos en el ciclo del carbono

El calentamiento y los cambios hidrológicos afectan tanto la captura como la liberación de carbono, alterando reservas de suelo, exportes fluviales y la bomba biológica marina. Estos efectos combinan respuestas vegetales (fotosíntesis y asignación), actividad microbiana (respiración y descomposición) y cambios físicos (escorrentía, pérdida de hielo/nieve).

- ✓ **Mecanismos forestales.** A largo plazo el calentamiento puede aumentar la mineralización del carbono orgánico del suelo, pero también inducir mayor asignación de carbono hacia raíces; un estudio de campo muestra que un aumento en la asignación subterránea redujo pérdidas de carbono del suelo bajo calentamiento prolongado (Achat et al. 2016).
- ✓ **Exportes marinos.** La biomasa de la macrofauna oceánica y su contribución al exporte de carbono disminuyen con el calentamiento: cada grado de calentamiento reduce la biomasa $\sim 4.2\%$ y la exportación de carbono $\sim 2.46\%$, y bajo SSP5-8.5 la exportación podría caer $\sim 13.5\% \pm 6.6\%$ para 2100 respecto de 1990s, con la pesca amplificando esas pérdidas.
- ✓ **Redistribución por hidrología.** Cambios observados en temperatura y precipitación (34 años, cuenca finlandesa) explicaron la reducción de cubierta de nieve y mayor escorrentía invernal; eso aumentó la contribución de fuentes difusas a las pérdidas de

nutrientes y favorece mayor transporte de carbono orgánico hacia cuencas (Bouraoui et al., 2004).

Efectos en el ciclo del nitrógeno

La temperatura y la oxigenación cambian radicalmente las transformaciones microbianas de N (fijación, nitrificación, desnitrificación) y por ende la disponibilidad y las emisiones de N₂O. Los cambios son fuertes en proyectos experimentales y en océanos con zonas de mínima oxigenación.

- ✓ **Fijación y suministro autóctono.** En biofilms de arroyos experimentales, el aumento de temperatura incrementó fuertemente la fijación de N₂ (hasta 120-veces entre tratamientos frío y cálido) y aumentó la captación de NH₄⁺, de modo que la fijación biológica llegó a suplir la mayor parte del N disponible en aguas cálidas.
- ✓ **Desnitrificación y N₂O marina.** En océanos, la expansión de zonas con baja oxigenación altera la nitrificación y desnitrificación, procesos clave para producir o consumir N₂O. La retroalimentación con productividad superficial hace impredecible la dirección neta de cambios en flujos de N y emisiones de N₂O.
- ✓ **Movilización por hidrología.** A escala de cuenca, la mayor escorrentía estacional y reducción de nieve aumentaron pérdidas difusas de N hacia aguas receptoras, con variaciones estacionales notables.

Efectos en el ciclo del fósforo

El cambio climático influye sobre la disponibilidad de fósforo y su control del sumidero de carbono, con resultados dependientes del sitio, tiempo y CO₂.

- ✓ **Limitación y CO₂.** La limitación de P frecuentemente constriñe la respuesta al fertilizante de CO₂. En general, el aumento de CO₂ tiende a exacerbar la limitación por P en muchos ecosistemas terrestres, especialmente en sitios más cálidos y húmedos, y los modelos que acoplan P a la vegetación reproducen estas tendencias, aunque persisten incertidumbres sobre dinámicas interanuales y decadales.
- ✓ **Mecanismos de cambio.** Cambios en la producción de exudados radiculares, mineralización microbiana y alteraciones en sorción/retención de P por suelos sometidos a calentamiento o cambios de humedad pueden modificar la fracción de P disponible y la capacidad de los ecosistemas para sostener la captura de carbono.

Efectos en el ciclo del agua

El ciclo hidrológico modificado por temperatura y precipitación cambia la evapotranspiración, la precipitación local, el patrón de escorrentía y mezcla de masas de agua, con consecuencias biogeoquímicas inmediatas.

- ✓ **Evapotranspiración y albedo.** Respuestas vegetales (cierre estomático por CO₂, cambios en cobertura) alteran la evapotranspiración y el balance de energía, con efectos locales sobre precipitación y estrés hídrico.
- ✓ **Precipitación y escorrentía.** En la cuenca finlandesa, tendencias observadas en 34 años (aumento de temperatura y precipitación) produjeron menor cobertura de nieve y mayor escorrentía invernal. A escala anual se observaron pequeños incrementos en pérdidas de nutrientes, pero con fuertes diferencias estacionales y mayor aporte difuso a la carga total.
- ✓ **Estratificación y oxígeno.** Variabilidad de caudal y episodios extremos (sequías/inundaciones) alteran la estratificación en embalses, prolongando condiciones hipóxicas que afectan el pH, los nutrientes y la biota.
- ✓ **Ríos árticos y permafrost.** En cuencas frías, el deshielo de permafrost y cambios en la temporada de deshielo reconfiguran el transporte de agua y solutos (C, N, P) hacia ríos y océano, alterando magnitudes y temporización de flujos.

Interacciones y retroalimentaciones

Los ciclos C, N y P están fuertemente acoplados y las respuestas al cambio climático crean retroalimentaciones que pueden amplificar o moderar el calentamiento. Integrar esas interacciones es crítico para proyecciones robustas.

A continuación, se resumen impactos por sistema con ejemplos numéricos y proyecciones observadas o modeladas.

Tabla 9 Cambios observados o proyectados en diferentes sistemas como consecuencia del cambio climático.

Sistema	Cambios observados o proyectados	Ejemplo cuantitativo	Mecanismo principal

Marino (pelágico y macrofauna)	Reducción de biomasa y de exporte de C con el calentamiento	Cada $+1^{\circ}\text{C} \rightarrow$ biomasa -4.2% y exporte de C -2.46% ; bajo SSP5-8.5 exporte $-13.5\% \pm 6.6\%$ hacia 2100 (1990s refer.)	Menor productividad y cambios tróficos que reducen la bomba biológica; sobre pesca amplifica la pérdida
Agua dulce (biofilms, ríos, embalses)	Aumento de metabolismo y cambios en rutas de N y P; mayor exporte difuso por mayor escorrentía	Biofilms: biomasa $2.8-24\times$; productividad neta $44-317\times$; N ₂ -fijación hasta $120\times$ entre tratamientos fríos y cálidos; NH ₄ ⁺ upt $2.8-6.8\times$	Mayor T \rightarrow mayor metabolismo microbiano/algas; hidrología alterada moviliza nutrientes río-lago
Terrestre (bosques y suelos)	Cambios en stocks de SOC por interacción entre respiración microbiana y asignación a raíces	Estudio de campo: asignación subterránea incrementada redujo pérdidas de C del suelo bajo calentamiento prolongado	Calentamiento \rightarrow \uparrow respiración microbiana (emisión) pero también cambios en asignación y en eficiencia microbiana que modulan stocks
Ártico y cuencas frías	Cambio en descarga, temporada de deshielo y liberación de C/N orgánico desde permafrost	Observaciones documentan alteración de descargas y de química fluvial por permafrost y disturbios	Deshielo de permafrost y cambios en hidrología exponen material orgánico antiguo y lo movilizan

Proyecciones clave

Para la macrofauna oceánica, la reducción proyectada del exporte de carbono ($\approx 13.5\% \pm 6.6\%$ a 2100 bajo SSP5-8.5) ilustra una cuantificación de pérdida de servicio de secuestro por calentamiento global, con la pesca como factor multiplicador.

Incertidumbres

La dirección neta de emisiones (por ejemplo, si suelos pasan a fuente neta permanente) depende de la interacción temperatura-humedad-nutrientes y de respuestas microbianas y vegetales que varían regionalmente. La literatura pide modelos C–N–P mejorados y más datos de larga duración para reducir la incertidumbre.

Tema 3: Estrategias de adaptación ecológica

Las estrategias de adaptación ecológica pueden mitigar los efectos negativos del cambio climático sobre la biodiversidad al aumentar la resiliencia de los ecosistemas, facilitar la migración de especies, proteger refugios climáticos y promover el manejo adaptativo y la restauración ecológica.

Resiliencia de ecosistemas y manejo adaptativo

Fortalecer la resiliencia de los ecosistemas mediante la reducción de otros estresores (como la fragmentación y la contaminación), la restauración de hábitats y el mantenimiento de la conectividad permite que especies y comunidades resistan y se adapten a los cambios climáticos. El manejo adaptativo, que ajusta las acciones de conservación según el monitoreo y los cambios observados, es clave para responder a la incertidumbre y la variabilidad climática (Hylander et al. 2021; Aurelle et al. 2022).

Migración de Especies y Refugios Climáticos

Facilitar la migración de especies a través de corredores ecológicos y la protección de refugios climáticos (áreas menos afectadas por el cambio climático) ayuda a mantener la biodiversidad al permitir que las especies sigan sus nichos climáticos y encuentren condiciones adecuadas para sobrevivir. Los refugios y la conectividad entre hábitats son esenciales para la persistencia de especies vulnerables (Carroll y Ray 2021; Hylander et al. 2021; Aurelle et al. 2022, Su et al. 2024).

Restauración Ecológica

La restauración de ecosistemas degradados, utilizando una diversidad de especies y genotipos adaptados a condiciones futuras, aumenta la capacidad de adaptación y la funcionalidad ecológica. La restauración debe considerar la creación de ecosistemas novedosos y la gestión de cambios inevitables, en vez de intentar regresar a estados históricos (Simonson et al. 2021).

Sinergias y Consideraciones Sociales

Las soluciones basadas en la naturaleza, como la protección y restauración de ecosistemas, pueden generar beneficios conjuntos para el clima y la biodiversidad, pero requieren planificación cuidadosa para evitar impactos negativos y maximizar la equidad social (Gorman et al. 2022).

Tabla 10 Ejemplos de Estrategias y Beneficios para la biodiversidad

Estrategia	Beneficio principal	Citas
Restauración ecológica	Aumenta resiliencia y adaptación de especies	Pörtner et al. 2023; Muluneh (2021); Simonson et al. (2021)
Corredores y conectividad	Facilita migración y dispersión de especies	Aurelle et al. (2022); Hylander et al. (2021); Carroll y Ray (2021); Su et al. (2024)
Protección de refugios climáticos	Mantiene poblaciones en áreas menos afectadas	Hylander et al. (2021); Morelli et al. (2020); Su et al. (2024)
Manejo adaptativo	Permite ajustes ante incertidumbre y cambios rápidos	Aurelle et al. (2022); Weiskopf et al. (2020); Simonson et al. (2021)

Las estrategias de adaptación ecológica, implementadas de manera integrada y flexible, son fundamentales para contrarrestar los efectos negativos del cambio climático sobre la biodiversidad, asegurando la persistencia de especies y la funcionalidad de los ecosistemas a largo plazo.

Tema 4: Mitigación del cambio climático

La reducción de emisiones, la captura de carbono y las soluciones basadas en la naturaleza son fundamentales para mitigar el cambio climático, pero deben implementarse de manera complementaria y estratégica para maximizar su efectividad.

Mecanismos de Mitigación

1. Reducción de Emisiones

Disminuir las emisiones de gases de efecto invernadero, especialmente CO₂, mediante la transición a energías renovables, eficiencia energética y cambios en el transporte y la industria, es la estrategia más directa y efectiva para limitar el calentamiento global. Sin reducciones drásticas, no se alcanzarán los objetivos del Acuerdo de París (Fawzy et al., 2020; Fekete et al., 2021; Evro et al., 2024; Van Heerden et al., 2025).

2. Captura y Almacenamiento de Carbono (CCS/CCUS)

Las tecnologías de captura y almacenamiento de carbono (CCS/CCUS) permiten capturar CO₂ de fuentes industriales y energéticas, almacenándolo de forma segura en formaciones geológicas o utilizándolo en procesos industriales. Estas tecnologías pueden estabilizar emisiones y son viables a gran escala, pero requieren inversiones, desarrollo tecnológico y políticas de apoyo (Meylani et al., 2025; Gür, 2022; Eyitayo et al., 2024; Davoodi et al., 2023; Szulczewski et al., 2012; Akimoto et al., 2021; Pasupuleti, 2025; Hanssen et al., 2020).

3. Soluciones Basadas en la Naturaleza (NbS)

La restauración y protección de ecosistemas (bosques, humedales, océanos) secuestra carbono de manera natural y aporta beneficios adicionales como la conservación de la biodiversidad y la resiliencia social. Plantar árboles y restaurar bosques es esencial, pero tiene límites ecológicos y no sustituye la reducción de emisiones. Las NbS deben implementarse con criterios de equidad y sostenibilidad, evitando monocultivos y respetando los derechos de comunidades locales (Bussotti & Pollastrini, 2025; Chausson et al., 2020; Kabisch et al., 2016; Seddon et al., 2021; Seddon et al., 2020).

Sinergias y Limitaciones

Ninguna estrategia es suficiente por sí sola. La combinación de reducción de emisiones, tecnologías de captura y NbS es necesaria para lograr la neutralidad de carbono y limitar el calentamiento a 1.5–2 °C. Las NbS y la captura de carbono complementan, pero no reemplazan,

la reducción de emisiones (Fawzy et al., 2020; Adun et al., 2024; Bussotti & Pollastrini, 2025; Seddon et al., 2021; Seddon et al., 2020; Hanssen et al., 2020).

Tabla 11 Estrategias y su Rol en la Mitigación

Estrategia	Rol principal	Limitaciones/Consideraciones	Citas
Reducción de emisiones	Disminuye CO ₂ en origen	Requiere cambios estructurales	(Fawzy et al., 2020; Evro et al., 2024; Van Heerden et al., 2025; Fekete et al., 2021)
Captura y almacenamiento	Elimina CO ₂ residual de sectores difíciles	Costos, escalabilidad, aceptación	(Meylani et al., 2025; Gür, 2022; Eyyitayo et al., 2024; Davoodi et al., 2023; Szulczewski et al., 2012)
Soluciones basadas en la naturaleza	Secuestra CO ₂ , aporta co-beneficios	Límites ecológicos, equidad social	(Bussotti & Pollastrini, 2025; Chausson et al., 2020; Kabisch et al., 2016; Seddon et al., 2021; Seddon et al., 2020)

La mitigación efectiva del cambio climático requiere combinar la reducción de emisiones, la captura de carbono y las soluciones basadas en la naturaleza, considerando sus límites y sinergias para alcanzar los objetivos climáticos globales.

Preguntas de autoevaluación

1. ¿Qué es el cambio climático y cuáles son dos causas principales identificadas en la actualidad?
2. Explica dos consecuencias del cambio climático para la biodiversidad de los ecosistemas terrestres o acuáticos.
3. ¿Cuáles son los gases de efecto invernadero más relevantes y qué papel cumple el CO₂ en el calentamiento global?
4. Menciona una acción basada en la naturaleza que permita la adaptación o mitigación frente al cambio climático y justifica su importancia.
5. ¿Por qué es fundamental la conectividad ecológica entre áreas protegidas ante escenarios de cambio climático?

Guía práctica

Guía Nro.	4
Tema:	Identificación y diseño de soluciones basadas en la naturaleza (SbN) para mejorar la calidad ambiental urbana
Objetivo:	Reconocer problemas ambientales del entorno universitario para la propuesta de una solución integrando conceptos ecológicos básicos y el enfoque de SbN.
Fundamento teórico:	Las soluciones basadas en la naturaleza (SbN) son intervenciones que aprovechan procesos ecológicos y la diversidad biológica para abordar retos ambientales y sociales. Ejemplos incluyen jardines de lluvia, corredores verdes, restauración de espacios degradados y control biológico natural. Estas acciones incrementan la resiliencia urbana frente al cambio climático, restauran hábitats y mejoran el bienestar humano. La Ecología Aplicada vincula la teoría ecológica a la práctica para diagnosticar y corregir problemas como la degradación del suelo,

	<p>contaminación, pérdida de biodiversidad y alteraciones del ciclo del agua.</p>
Procedimiento:	<p>Materiales sugeridos: Papel, lápiz, cámara o teléfono, acceso a espacio verde universitario.</p> <p>1. Diagnóstico inicial</p> <ul style="list-style-type: none"> • Realiza una caminata por tu campus identificando un problema ambiental visible: exceso de residuos, poca vegetación, compactación del suelo, presencia de fauna invasora, etc. • Registra el problema con una breve descripción y una fotografía. <p>2. Análisis ecológico</p> <ul style="list-style-type: none"> • Indaga las posibles causas y consecuencias ecológicas del problema encontrado. • Aplica conceptos vistos en clase: ¿Qué factores abióticos/bióticos están implicados? ¿Qué servicios ecosistémicos se están perdiendo? <p>3. Investigación sobre SbN</p> <ul style="list-style-type: none"> • Busca ejemplos de SbN apropiados para el tipo de problema detectado (investiga en clase, libros o sitios web confiables). • Explica brevemente cómo funciona la solución elegida y por qué es adecuada. <p>4. Diseño de la solución</p> <ul style="list-style-type: none"> • Realiza un esquema simple mostrando cómo se implementaría la SbN en el lugar identificado. • Considera materiales básicos, etapas de instalación/implementación y posibles obstáculos. <p>5. Valoración y proyección</p> <ul style="list-style-type: none"> • Enumera al menos 3 beneficios ambientales y sociales que se esperan con la SbN propuesta. • Explica cómo podría mantenerse efectiva en el tiempo (mantenimiento, monitoreo, participación ciudadana). <p>6. Presentación y discusión</p> <ul style="list-style-type: none"> • Exposición del trabajo ante el grupo y sube el diagnóstico y propuesta a la actividad asignada por el docente en el SGA. • Participa en la retroalimentación de los demás compañeros. • Reflexiona sobre cómo las soluciones ecológicas sencillas pueden transformarse en acciones sostenibles si se diseñan y gestionan de manera colaborativa.

Ejercicios resueltos

Ejercicio 1. Explica la relación entre el aumento de gases de efecto invernadero y el incremento de la temperatura global usando un ejemplo numérico.

Respuesta: El aumento de CO₂ de 280 ppm a 415 ppm desde 1850 ha incrementado el forzamiento radiativo global en +1.82 W/m², lo que ha elevado la temperatura media global en aproximadamente 1.1 °C.

Ejercicio 2. Describe dos impactos abióticos del cambio climático sobre los ecosistemas acuáticos.

Respuesta:

- La acidificación de los océanos aumenta cuando el CO₂ atmosférico se disuelve en el agua, reduciendo el pH y afectando organismos calcificantes.
- El aumento de temperatura favorece el derretimiento de glaciares y eleva el nivel del mar.

Ejercicio 3. ¿Qué patrón de redistribución presentan las especies frente al calentamiento global? Argumente usando datos numéricos.

Respuesta: Muchas especies han retrocedido de 70 a 100 km hacia los polos y subido 130 a 150 m en altitud en dos décadas, especialmente en mariposas británicas, como respuesta a aumentos regionales de temperatura.

Ejercicio 4. ¿En qué consiste la extinción local según los escenarios de cambio climático? Dé un ejemplo real.

Respuesta: Por ejemplo, cerca del 24-52% de los sitios de mariposas templadas en Gran Bretaña han sufrido extinciones locales, vinculadas a cambios en hábitat y temperatura regional.

Ejercicio 5. Diferencie dos mecanismos que vinculan el cambio climático con la pérdida de biodiversidad.

Respuesta:

- Límites fisiológicos: Las especies superan su tolerancia térmica y disminuye su supervivencia.
- Sinergia con pérdida de hábitat: El cambio climático exacerba los efectos negativos de la fragmentación.

Ejercicio 6. ¿Cuál es el papel de los corredores ecológicos en la adaptación al cambio climático?

Respuesta: Los corredores permiten que las especies migren y sigan sus nichos climáticos, facilitando la dispersión y la sobrevivencia ante cambios acelerados del clima y hábitat.

Ejercicio 7. Identifica una estrategia de mitigación basada en la naturaleza y su beneficio principal.

Respuesta: La restauración ecológica aumenta la resistencia de especies frente al cambio climático y mejora la resiliencia funcional de los ecosistemas.

Ejercicio 8. ¿Qué efecto tiene el calentamiento sobre el ciclo del carbono en el suelo?

Respuesta: El calentamiento prolongado puede inducir mayor asignación de carbono a raíces, lo que reduce la pérdida de carbono del suelo por mineralización microbiana.

Ejercicio 9. Enumera dos consecuencias del cambio climático en el ciclo del agua.

Respuesta:

- Reducción de la cubierta de nieve y mayor escorrentía invernal, como se observó en Finlandia.
- Variaciones estacionales más notables en las cargas difusas de nutrientes hacia cuerpos de agua.

Ejercicio 10. Propón una medida práctica para mitigar los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad local.

Respuesta: Incrementar la conectividad ecológica y proteger refugios climáticos reduce el riesgo de pérdida de especies y facilita la adaptación a cambios ambientales extremos.

Ejercicios propuestos

Ejercicio 1. En un modelo de ciclo del carbono global, ¿cuál de las siguientes alteraciones podría causar una retroalimentación positiva en el cambio climático?

- A) Incremento en la fijación de CO₂ por plantas marinas
- B) Aumento de la tasa de descomposición microbiana en suelos árticos
- C) Disminución de emisiones volcánicas de metano

D) Incremento del secuestro de carbono en manglares

Ejercicio 2. Se observa que una especie de insecto forestal incrementa su rango latitudinal hacia zonas más frías en las últimas décadas. ¿Cuál sería la hipótesis ecológica más robusta para explicar este fenómeno?

A) Interacciones bióticas disminuidas por depredación

B) Aumento de la diversidad genética

C) Cambio climático que altera el rango térmico óptimo

D) Disponibilidad creciente de recursos tróficos

Ejercicio 3. Durante un evento de sequía extrema, ¿cómo afecta la alteración hidrológica al ciclo de nutrientes en un ecosistema acuático?

A) Aumenta la retención de nitrógeno por el fitoplancton

B) Facilita la exportación de fósforo por escorrentía superficial

C) Reduce la mineralización bacteriana del carbono

D) Favorece la acumulación de detritos orgánicos por baja recirculación

Ejercicio 4. ¿Cuál sería el impacto ecológico más probable de una reducción sostenida en la cobertura de nieve en regiones boreales por el cambio climático?

A) Incremento en la albedo superficial y enfriamiento local

B) Disminución de la infiltración y mayor escorrentía invernal

C) Reemplazo de especies adaptadas al frío por especies templadas

D) Reducción en la mineralización de materia orgánica

Ejercicio 5. Un humedal costero sufre intrusión salina por aumento del nivel del mar, ¿cuál sería la consecuencia funcional esperada en los ciclos biogeoquímicos locales?

A) Incremento del secuestro de nitrógeno por bacterias desnitrificantes

B) Disminución de la diversidad y eficiencia de flora halófila

C) Aumento sostenido de la tasa de evaporación

D) Alteración del ciclo de carbono por reducción de materia vegetal

Bibliografía

- Akimoto, K., Sano, F., Oda, J., Kanaboshi, H., & Nakano, Y. (2021). Climate change mitigation measures for global net-zero emissions and the roles of CO₂ capture and utilization and direct air capture. *Energy and Climate Change*. <https://doi.org/10.1016/j.egycc.2021.100057>
- Arif, A., Yosif, S., & Bayati, A. (2024). The Impact of Climate Change on Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Academic International Journal of Pure Science*. <https://doi.org/10.59675/p222>
- Aurelle, D., Thomas, S., Albert, C., Bally, M., Bondeau, A., Boudouresque, C., Cahill, A., Carlotti, F., Chenuil, A., Cramer, W., Davi, H., De Jode, A., Ereskovsky, A., Farnet, A., Fernandez, C., Gauquelin, T., Mirleau, P., Monnet, A., Prévosto, B., Rossi, V., Sartoretto, S., Van Wambeke, F., & Fady, B. (2022). Biodiversity, climate change, and adaptation in the Mediterranean. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3915>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bellouin, N., Quaas, J., Gryspenert, E., Kinne, S., Stier, P., Watson-Parris, D., Boucher, O., Carslaw, K., Christensen, M., Daniau, A., Dufresne, J., Feingold, G., Fiedler, S., Forster, P., Gettelman, A., Haywood, J., Lohmann, U., Malavelle, F., Mauritzen, T., McCoy, D., Myhre, G., Mülmenstädt, J., Neubauer, D., Possner, A., Rugenstein, M., Sato, Y., Schulz, M., Schwartz, S., Sourdeval, O., Storelvmo, T., Toll, V., Winker, D., & Stevens, B. (2020). Bounding Global Aerosol Radiative Forcing of Climate Change. *Reviews of Geophysics* (Washington, D.C.: 1985), 58. <https://doi.org/10.1029/2019rg000660>
- Bussotti, F., & Pollastrini, M. (2025). Planting Trees as a Nature-Based Solution to Mitigate Climate Change: Opportunities, Limits, and Trade-Offs. *Forests*. <https://doi.org/10.3390/f16050810>
- Carroll, C., & Ray, J. (2021). Maximizing the effectiveness of national commitments to protected area expansion for conserving biodiversity and ecosystem carbon under climate change. *Global Change Biology*, 27, 3395-3414. <https://doi.org/10.1111/gcb.15645>
- Chausson, A., Turner, B., Seddon, D., Chabaneix, N., Girardin, C., Kapos, V., Key, I., Roe, D., Smith, A., Woroniecki, S., & Seddon, N. (2020). Mapping the effectiveness of nature-based solutions for climate change adaptation. *Global Change Biology*, 26, 6134-6155. <https://doi.org/10.1111/gcb.15310>
- Davoodi, S., Al-Shargabi, M., Wood, D., Rukavishnikov, V., & Minaev, K. (2023). Review of technological progress in carbon dioxide capture, storage, and utilization. *Gas Science and Engineering*. <https://doi.org/10.1016/j.jgsce.2023.205070>
- Evro, S., Oni, B., & Tomomewo, O. (2024). Global Strategies for a Low-Carbon Future: Lessons from the US, China, and EU's Pursuit of Carbon Neutrality. *Journal of Cleaner Production*. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2024.142635>

Eyitayo, S., Arbad, N., Okere, C., Gamadi, T., & Watson, M. (2024). Advancing geological storage of carbon dioxide (CO₂) with emerging technologies for climate change mitigation. *International Journal of Environmental Science and Technology*. <https://doi.org/10.1007/s13762-024-06074-w>

Fawzy, S., Osman, A., Doran, J., & Rooney, D. (2020). Strategies for mitigation of climate change: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 18, 2069-2094. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01059-w>

Fekete, H., Kuramochi, T., Roelfsema, M., Elzen, M., Forsell, N., Höhne, N., Luna, L., Hans, F., Sterl, S., Olivier, J., Van Soest, H., Frank, S., & Gusti, M. (2021). A review of successful climate change mitigation policies in major emitting economies and the potential of global replication. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2020.110602>

Giam, X., Bradshaw, C. J. A., Tan, H. T. W., & Sodhi, N. S. (2010). Future habitat loss and the conservation of plant biodiversity. *Biological Conservation*, 143(7), 1594-1602. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.019>

Gorman, C., Torsney, A., Gaughran, A., McKeon, C., Farrell, C., White, C., Donohue, I., Stout, J., & Buckley, Y. (2022). Reconciling climate action with the need for biodiversity protection, restoration and rehabilitation. *The Science of the Total Environment*, 159316. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159316>

Gür, T. (2022). Carbon Dioxide Emissions, Capture, Storage and Utilization: Review of Materials, Processes and Technologies. *Progress in Energy and Combustion Science*. <https://doi.org/10.1016/j.pecs.2021.100965>

Habibullah, M. S., Din, B. H., Tan, S.-H., & Zahid, H. (2022). Impact of climate change on biodiversity loss: Global evidence. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(6), 15702-15718. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15702-8>

Hanssen, S., Daioglou, V., Steinmann, Z., Doelman, J., Van Vuuren, D., & Huijbregts, M. (2020). The climate change mitigation potential of bioenergy with carbon capture and storage. *Nature Climate Change*, 1-7. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0885-y>

He, X., Liang, J., Zeng, G., Yuan, Y., & Li, X. (2019). The effects of interaction between climate change and land-use/cover change on biodiversity-related ecosystem services. *Global Challenges*, 3(9), 1800095. <https://doi.org/10.1002/gch2.201800095>

Houghton, J., Ding, Y., Griggs, D., Noguer, M., Linden, P., Dai, X., Maskell, K., & Johnson, C. (2001). Climate change 2001: The scientific basis. *Foreign Affairs*, 81, 208. <https://doi.org/10.2307/20033020>

Hylander, K., Greiser, C., Christiansen, D., & Koelemeijer, I. (2021). Climate adaptation of biodiversity conservation in managed forest landscapes. *Conservation Biology*, 36. <https://doi.org/10.1111/cobi.13847>

Jain, P. (1993). Greenhouse effect and climate change: scientific basis and overview. *Renewable Energy*, 3, 403-420. [https://doi.org/10.1016/0960-1481\(93\)90108-s\[11\]](https://doi.org/10.1016/0960-1481(93)90108-s)

Kabisch, N., Frantzeskaki, N., Pauleit, S., Naumann, S., Davis, M., Artmann, M., Haase, D., Knapp, S., Korn, H., Stadler, J., Zaunberger, K., & Bonn, A. (2016). Nature-based solutions to climate change mitigation and adaptation in urban areas: perspectives on indicators, knowledge gaps, barriers, and opportunities for action. *Ecology and Society*, 21, 39. <https://doi.org/10.5751/es-08373-210239>

Kim, S., Shin, J., An, S., Kim, H., Im, N., Xie, S., Kug, J., & Yeh, S. (2022). Widespread irreversible changes in surface temperature and precipitation in response to CO₂ forcing. *Nature Climate Change*, 12, 834-840. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01452-z>

Kramer, R., He, H., Soden, B., Oreopoulos, L., Myhre, G., Forster, P., & Smith, C. (2021). Observational Evidence of Increasing Global Radiative Forcing. *Geophysical Research Letters*, 48. <https://doi.org/10.1029/2020gl091585>

Lamichhane, B. R., Khanal, G., Jnawali, S. R., Subedi, N., & Thapa, G. J. (2021). Tigers on the move: The impact of climate change on tiger distribution in Nepal. *Ecology and Evolution*, 11(7), 3695-3704. <https://doi.org/10.1002/ece3.72397>

Li, C., Chen, Z., Huang, L., Wen, W., Guo, W., Kong, L., Chen, L., & Chen, G. (2025). Carbon-nitrogen coupling in plateau lake ecosystems: Dual-isotope fingerprints of climate warming and anthropogenic intensification. *Water Research*, 289(Pt A), 124793. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.124793>

Mantyka-Pringle, C. S., Visconti, P., Di Marco, M., Martin, T. G., Rondinini, C., Rhodes, J. R., & Nicholson, E. (2015). Climate change modifies risk of global biodiversity loss due to land-cover change. *Biological Conservation*, 187, 103-111. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.016>

Mariani, G., Guiet, J., Bianchi, D., Bertram, D., Fawcett, S. E., & Claustre, H. (2025). The combined impact of fisheries and climate change on future carbon sequestration by oceanic macrofauna. *Nature Communications*, 16, Article 8845. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-64576-8>

Mooney, H. A., & Hofgaard, A. (2009). Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 1(1), 46-54. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2009.07.006>

Morelli, T., Barrows, C., Ramirez, A., Cartwright, J., Ackerly, D., Eaves, T., Ebersole, J., Krawchuk, M., Letcher, B., Mahalovich, M., Meigs, G., Michalak, J., Millar, C., Quiñones, R., Stralberg, D., & Thorne, J. (2020). Climate-change refugia: biodiversity in the slow lane. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18, 228-234. <https://doi.org/10.1002/fee.2189>

Muluneh, M. (2021). Impact of climate change on biodiversity and food security: a global perspective—review article. *Agriculture & Food Security*, 10. <https://doi.org/10.1186/s40066-021-00318-5>

Pasupuleti, M. (2025). Development of Innovative Carbon Capture and Storage Technologies. *International Journal of Academic and Industrial Research Innovations (IJAIRI)*. <https://doi.org/10.62311/nesx/rp2025>

Pecl, G., Araújo, M., Bell, J., Blanchard, J., Bonebrake, T., Chen, I., Clark, T., Colwell, R., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R., Griffis, R., Hobday, A., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H., Martin, V., McCormack, P., McDonald, J., Mitchell, N., Mustonen, T., Pandolfi, J., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, S., Scheffers, B., Shaw, J., Sorte, C., Strugnell, J., Sunday, J., Tuanmu, M., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E., & Williams, S. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355. <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>

Ponce-Reyes, R., Nicholson, E., Baxter, P. W. J., Fuller, R. A., & Possingham, H. P. (2013). Extinction risk in cloud forest fragments under climate change and habitat loss. *Diversity and Distributions*, 19(5-6), 518-529. <https://doi.org/10.1111/ddi.12064>

Pörtner, H., Scholes, R., Arneth, A., Barnes, D., Burrows, M., Diamond, S., Duarte, C., Kiessling, W., Leadley, P., Managi, S., McElwee, P., Midgley, G., Ngo, H., Obura, D., Pascual, U., Sankaran, M., Shin, Y., & Val, A. (2023). Overcoming the coupled climate and biodiversity crises and their societal impacts. *Science*, 380. <https://doi.org/10.1126/science.abl4881>

Pugnaire, F., Morillo, J., Peñuelas, J., Reich, P., Bardgett, R., Gaxiola, A., Wardle, D., & Van Der Putten, W. (2019). Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Science Advances*, 5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz1834>

Quratulann, S., Ehsan, M., Rabia, E., & Sana, A. (2021). Review on climate change and its effect on wildlife and ecosystem. *Open Journal of Environmental Biology*. <https://doi.org/10.17352/ojeb.000021>

Rinawati, F., Stein, K., & Lindner, A. (2013). Climate change impacts on biodiversity-The setting of a lingering global crisis. *Diversity*, 5(1), 114-123. <https://doi.org/10.3390/d5010114>

Scafetta, N. (2023). Impacts and risks of "realistic" global warming projections for the 21st-century. *Geoscience Frontiers*. <https://doi.org/10.1016/j.gsf.2023.101774>

Schindlbacher, A., Badr, H. S., Li, M., Zhu, K., Giardina, C. P., & Tang, J. (2025). Increased belowground carbon allocation reduces soil carbon losses under long-term warming. *Global Change Biology*, 31(10), e70561. <https://doi.org/10.1111/gcb.70561>

Segan, D. B., Murray, K. A., & Watson, J. E. M. (2016). A global assessment of current and future biodiversity vulnerability to habitat loss-climate change interactions. *Global Ecology and Conservation*, 5, 12-21. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.11.002>

Seddon, N., Chausson, A., Berry, P., Girardin, C., Smith, A., & Turner, B. (2020). Understanding the value and limits of nature-based solutions to climate change and other global challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0120>

Seddon, N., Smith, A., Smith, P., Key, I., Chausson, A., Girardin, C., House, J., Srivastava, S., & Turner, B. (2021). Getting the message right on nature-based solutions to climate change. *Global Change Biology*, 27. <https://doi.org/10.1111/gcb.15513>

Shine, K. (2000). Radiative Forcing of Climate Change. *Space Science Reviews*, 94, 363-373. <https://doi.org/10.1023/a:1026752230256>

Simonson, W., Miller, E., Jones, A., García-Rangel, S., Thornton, H., & McOwen, C. (2021). Enhancing climate change resilience of ecological restoration-a framework for action. *Perspectives in Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.05.002>

Stetson, L., Slovinsky, P., Dickson, S., Knuuti, K., Johnson, W., Millett, B., Gleason, R., Euliss, N., Bridgham, S., Megonigal, P., Reed, D., & Powell, J. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228-241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>

Szulczewski, M., MacMinn, C., Herzog, H., & Juanes, R. (2012). Lifetime of carbon capture and storage as a climate-change mitigation technology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 5185-5189. <https://doi.org/10.1073/pnas.1115347109>

Tagliaro, C. H., Silva, T. C., Malukiewicz, J., & Schneider, M. P. C. (2021). Genetic diversity of Cebuella Gray, 1866 (Primates, Callitrichinae) from the western Amazonia lowlands and predictions of climate change impacts on its distribution. *Folia Primatologica*, 92(1), 1-11. <https://doi.org/10.1163/14219980-bja10061>

Tebaldi, C., Debeire, K., Eyring, V., Fischer, E., Fyfe, J., Friedlingstein, P., Knutti, R., Lowe, J., O'Neill, B., Sanderson, B., Van Vuuren, D., Riahi, K., Meinshausen, M., Nicholls, Z., Tokarska, K., Hurt, G., Kriegler, E., Lamarque, J., Meehl, G., Moss, R., Bauer, S., Boucher, O., Brovkin, V., Byun, Y., Dix, M., Gualdi, S., Guo, H., John, J., Kharin, S., Kim, Y., Koshiro, T., Olivière, D., Panickal, S., Qiao, F., Rong, X., Rosenbloom, N., Schupfner, M., Séférian, R., Sellar, A., Semmler, T., Shi, X., Song, Z., Steger, C., Stouffer, R., Swart, N., Tachiiri, K., Tang, Q., Tatebe, H., Volodin, E., Wyser, K., Xin, X., Yang, S., Yu, Y., & Ziehn, T. (2020). Climate model projections from the Scenario Model Intercomparison Project (ScenarioMIP) of CMIP6. *Earth System Dynamics*. <https://doi.org/10.5194/esd-12-253-2021>

Teshome, D., Zharare, G., & Naidoo, S. (2020). The Threat of the Combined Effect of Biotic and Abiotic Stress Factors in Forestry Under a Changing Climate. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.601009>

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., ... & Hughes, L. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>

Van Heerden, R., Edelenbosch, O., Daioglou, V., Gallic, T., Baptista, L., Di Bella, A., Colelli, F., Emmerling, J., Fragkos, P., Hasse, R., Hoppe, J., Kishimoto, P., Leblanc, F., Lefèvre, J., Luderer, G., Marangoni, G., Mastrucci, A., Pettifor, H., Pietzcker, R., Rochedo, P., Van Ruijven, B., Schaeffer, R., Wilson, C., Yeh, S., Zisarou, E., & Van Vuuren, D. (2025). Demand-

side strategies enable rapid and deep cuts in buildings and transport emissions to 2050. *Nature Energy*. <https://doi.org/10.1038/s41560-025-01703-1>

Weiskopf, S., Rubenstein, M., Crozier, L., Gaichas, S., Griffis, R., Halofsky, J., Hyde, K., Morelli, T., Morisette, J., Muñoz, R., Pershing, A., Peterson, D., Poudel, R., Staudinger, M., Sutton-Grier, A., Thompson, L., Vose, J., Weltzin, J., & Whyte, K. (2020). Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. *The Science of the Total Environment*, 137782. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137782>

Wilhelm, L., Jungblut, A. D., & Vincent, W. F. (2025). Current and projected effects of climate change in cryosphere microbial ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 23, 545-561. <https://doi.org/10.1038/s41579-025-01251-1>

Yu, Y., Sun, J., & Wang, X. (2025). Transcriptional responses and nutrient cycling dynamics in sea anemone *Exaiptasia pallida* under thermal stress and nitrogen pollution. *Marine Pollution Bulletin*, 203, 118792. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2025.118792>

Zhang, Q., Cheng, S., Liu, L., Zhang, L., Xu, J., She, D., & Yuan, Z. (2025). Projections of climate change and its impacts based on CMIP6 models—calling attention to quantifying and constraining uncertainty. *Environmental Research Letters*, 20. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/adb1f7>

Ziveri, P., Langer, G., Chaabane, S., de Vries, J., Gray, W. R., Keul, N., Hatton, I. A., Manno, C., & Norris, R. (2025). Calcifying plankton: From biomineralization to global change. *Science*, 384(6678), eadq8520. <https://doi.org/10.1126/science.adq8520>