Asela del Carmen Rodríguez-Varela
Rafael Chávez-López
Jonathan Franco-López

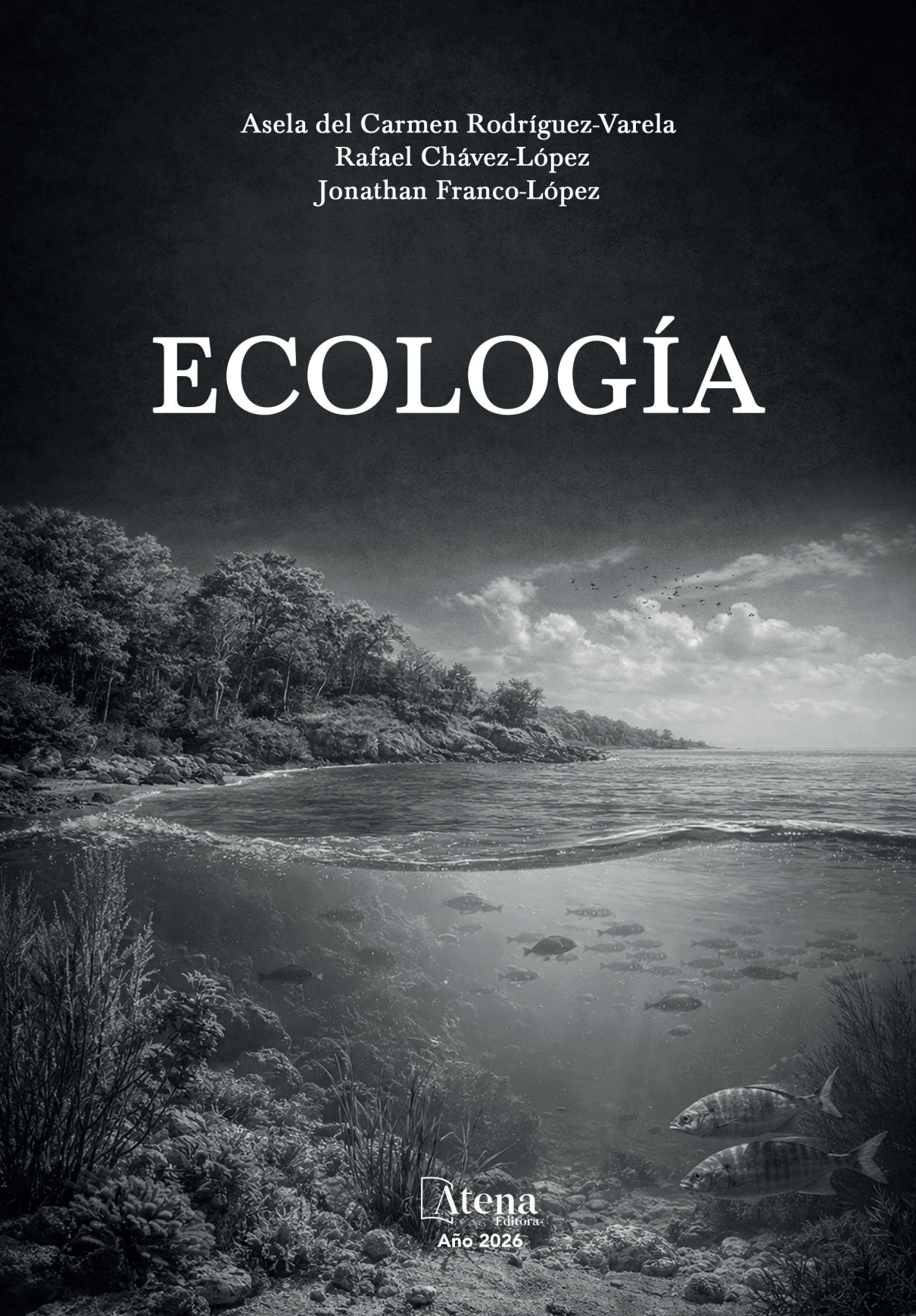
ECOLOGÍA



Atena Editora
Año 2026

Asela del Carmen Rodríguez-Varela
Rafael Chávez-López
Jonathan Franco-López

ECOLOGÍA



Atena Editora
Año 2026

2026 by Atena Editora
Copyright © 2026 Atena Editora
Copyright do texto © 2026, o autor
Copyright da edição © 2026, Atena Editora
Os direitos desta edição foram cedidos à Atena Editora pelo autor.
Open access publication by Atena Editora

Editora jefe
Profª Drª Antonella Carvalho de Oliveira
Editora ejecutiva
Natalia Oliveira Scheffer
Imágenes de la portada
iStock
Edición artística
Yago Raphael Massuqueto Rocha



Todo o conteúdo deste livro está licenciado sob a Licença Creative Commons Atribuição 4.0 Internacional (CC BY 4.0).

Atena Editorial mantiene un firme compromiso con la transparencia y la calidad en todo el proceso de publicación. Trabajamos para garantizar que todo se realice de manera ética, evitando problemas como plagio, manipulación de información o cualquier interferencia externa que pueda comprometer la obra.

Si surge alguna sospecha de irregularidad, será analizada con atención y tratada con responsabilidad.

El contenido del libro, textos, datos e informaciones, es de total responsabilidad del autor y no representa necesariamente la opinión de Atena Editorial. La obra puede descargarse, compartirse, adaptarse o reutilizarse libremente, siempre que se mencionen el autor y la editorial, de acuerdo con la Licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional (CC BY 4.0).

Cada trabajo recibió la atención de especialistas antes de su publicación.

El equipo editorial de Atena evaluó las producciones nacionales, y revisores externos analizaron los materiales de autores internacionales.

Todos los textos fueron aprobados con base en criterios de imparcialidad y responsabilidad.

Ecología

| Autores:
Asela del Carmen Rodríguez-Varela
Jonathan Franco López († junio de 2023)
Edgar Peláez Rodríguez
Rafael Chávez-López
Angel Morán-Silva
Sergio Cházaro-Olvera

| Revisión:
Os autores

| Diseño:
Jeniffer Paula dos Santos

| Portada:
Yago Raphael Massuqueto Rocha

Datos de catalogación en publicación internacional (CIP)

E19 Ecología / Asela del Carmen Rodríguez-Varela, Rafael Chávez-López, Jonathan Franco López, et al. – Ponta Grossa - PR: Atena, 2026.

Otros autores
Angel Morán-Silva
Edgar Peláez Rodríguez
Sergio Cházaro-Olvera

Formato: PDF
Requisitos del sistema: Adobe Acrobat Reader
Modo de acceso: World Wide Web
Incluye bibliografía
ISBN 978-65-258-4039-0
DOI: https://doi.org/10.22533/at.ed.390262302

1. Ecología. I. Rodríguez-Varela, Asela del Carmen. II. Chávez-López, Rafael. III. López, Jonathan Franco. IV. Título.

CDD 577

Preparado por Bibliotecario Janaina Ramos – CRB-8/9166

Atena Editora
+55 (42) 3323-5493
+55 (42) 99955-2866
www.atenaeditora.com.br
contato@atenaeditora.com.br

CONSEJO EDITORIAL

CONSEJO EDITORIAL

Prof. Dr. Alexandre Igor Azevedo Pereira – Instituto Federal Goiano
Profª Drª Amanda Vasconcelos Guimarães – Universidade Federal de Lavras
Prof. Dr. Antonio Pasqualetto – Pontifícia Universidade Católica de Goiás
Profª Drª Ariadna Faria Vieira – Universidade Estadual do Piauí
Prof. Dr. Arinaldo Pereira da Silva – Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará
Prof. Dr. Benedito Rodrigues da Silva Neto – Universidade Federal de Goiás
Prof. Dr. Cirênio de Almeida Barbosa – Universidade Federal de Ouro Preto
Prof. Dr. Cláudio José de Souza – Universidade Federal Fluminense
Profª Drª Daniela Reis Joaquim de Freitas – Universidade Federal do Piauí
Profª Drª. Dayane de Melo Barros – Universidade Federal de Pernambuco
Prof. Dr. Eloi Rufato Junior – Universidade Tecnológica Federal do Paraná
Profª Drª Érica de Melo Azevedo – Instituto Federal do Rio de Janeiro
Prof. Dr. Fabrício Menezes Ramos – Instituto Federal do Pará
Prof. Dr. Fabrício Moraes de Almeida – Universidade Federal de Rondônia
Profª Drª Glécilla Colombelli de Souza Nunes – Universidade Estadual de Maringá
Prof. Dr. Humberto Costa – Universidade Federal do Paraná
Prof. Dr. Joachin de Melo Azevedo Sobrinho Neto – Universidade de Pernambuco
Prof. Dr. João Paulo Roberti Junior – Universidade Federal de Santa Catarina
Profª Drª Juliana Abonizio – Universidade Federal de Mato Grosso
Prof. Dr. Julio Candido de Meirelles Junior – Universidade Federal Fluminense
Profª Drª Keyla Christina Almeida Portela – Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Paraná
Profª Drª Miranilde Oliveira Neves – Instituto de Educação, Ciência e Tecnologia do Pará
Prof. Dr. Sérgio Nunes de Jesus – Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia
Profª Drª Talita de Santos Matos – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Prof. Dr. Tiago da Silva Teófilo – Universidade Federal Rural do Semi-Árido
Prof. Dr. Valdemar Antonio Paffaro Junior – Universidade Federal de Alfenas

A la memoria de **Jonathan Franco López (†)**,

académico cuya visión, compromiso con la docencia y trabajo sostenido sentaron las bases intelectuales de esta obra.

Este libro da continuidad a una idea concebida por él hace más de tres décadas y representa el reconocimiento a su legado en la formación de biólogas y biólogos en México.

PREFACIO

La creación de este libro tiene una historia que merece ser contada. Su publicación formal es, en muchos sentidos, el cumplimiento de un proyecto académico y pedagógico que comenzó hace más de tres décadas en la entonces Escuela Nacional de Estudios Profesionales (ENEP) Iztacala, perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México.

La ENEP Iztacala fue fundada por acuerdo del H. Consejo Universitario el 13 de noviembre de 1974 y abrió sus puertas el 19 de marzo de 1975, incluyendo en su oferta educativa la carrera de Biología, que en ese momento adoptó el plan de estudios impartido por la Facultad de Ciencias. Desde su inicio, la licenciatura en Biología buscó formar profesionales con un enfoque integral, capaces de comprender y abordar la complejidad de los sistemas vivos, tanto en sus dimensiones estructurales como funcionales.

Fue en 1978 cuando se fundó formalmente el Área de Ecología, gracias a la iniciativa del profesor Juan Manuel Chávez, entonces secretario técnico de la carrera. Él comisionó a varios docentes para estructurar el área, una tarea que quedó a cargo del Biólogo Gustavo de la Cruz Agüero. A partir de entonces, un grupo de profesores pioneros comenzó a impartir la asignatura de Ecología General I, entre ellos los Biólogos Jonathan Franco López, Enrique Kato Miranda, Samuel Marañón Herrera, Norma Navarrete Salgado y Alicia Pérez Chi, además de los ya mencionados Juan Manuel Chávez y Gustavo de la Cruz. En el ciclo siguiente se incorporaron docentes como Gonzalo Flores Martínez, Salvador Sánchez Colón, y recién egresados de la licenciatura de Biología de la ENEPI, los profesores Adolfo Cruz Gómez, Arturo Rocha Ramírez y Regina Sánchez Merino.

Durante la década de los ochenta, el área se fortaleció con la integración de nuevos académicos: Luis Gerardo Abarca Arenas, Rafael Chávez López, Sergio Cházaro Olvera, Miguel Jiménez Valdés, Héctor Miguel Molina Bezies, Ángel Morán Silva, Cesari Rico Galeana y quien ahora coordina esta obra, Asela del Carmen Rodríguez Varela. Los técnicos académicos fundadores Arturo Rocha Ramírez y Carlos Bedia Sánchez, jugaron también un papel clave en el desarrollo del área.

PREFACIO

Desde sus orígenes, el trabajo académico en el área de Ecología ha estado guiado por un compromiso sostenido de sus responsables, entre quienes destacan Gustavo de la Cruz Agüero, Jonathan Franco López, Norma Navarrete Salgado, Adolfo Cruz Gómez y la actual editora. Este equipo no solo consolidó la enseñanza de la Ecología en la carrera, sino que también sentó las bases para la creación del presente libro.

En 2004, la carrera de Biología fue objeto de una importante actualización curricular, liderada por el entonces jefe de carrera, Sergio Cházaro Olvera. Como parte de esta reforma, la asignatura de Ecología General I se transformó en el módulo de Ecología y Conservación, enfocado en los aspectos teóricos de la disciplina, y se creó como parte del eje curricular transversal del semestre el curso de Metodología Científica VI, destinado a la enseñanza de saberes prácticos y metodológicos para el trabajo ecológico. Ambas materias comenzaron a impartirse en 2005, consolidando un enfoque más integral y coherente en la formación ecológica del estudiante de Biología.

Fue precisamente durante la segunda gestión como jefe del módulo que el maestro Jonathan Franco López, un académico profundamente comprometido con la docencia y la formación de generaciones de biólogos, que surgió la idea de elaborar un libro de texto especialmente diseñado para los estudiantes del módulo de Ecología y Conservación. Su intención era clara: ofrecer un material académico riguroso, contextualizado en los problemas ambientales actuales, pero accesible para quienes cursan esta materia en el sexto semestre de la licenciatura. Con este propósito, se convocó a los profesores que impartían el módulo para colaborar en la escritura del texto, y se nombró como coordinadora del proyecto a quien hoy edita esta obra.

Aunque el contenido del libro ha sido utilizado ininterrumpidamente por los estudiantes desde entonces, en formato digital o impreso de manera interna, han tenido que pasar 35 años para que esta obra reconstituida vea la luz de manera formal y pública. El retraso en su publicación no ha disminuido su valor: al contrario, el uso constante del texto por parte de distintas generaciones de alumnos ha validado su pertinencia, claridad y utilidad didáctica. Por ello, en este nuevo esfuerzo editorial, los autores originales han decidido actualizar los contenidos, atendiendo a los

PREFACIO

avances del conocimiento ecológico y a los desafíos ambientales contemporáneos, pero conservando intacto el espíritu que lo originó: acompañar la formación de los estudiantes con un material pedagógico sólido, construido desde la experiencia docente y el trabajo colectivo.

Esta publicación también tiene un valor simbólico. El maestro Jonathan Franco López, impulsor del proyecto original, ya no se encuentra en este plano terrenal. Su legado, sin embargo, vive en esta obra, en la memoria de sus colegas y en el aprendizaje de miles de estudiantes que se formaron bajo su guía. Este libro es, por tanto, un homenaje a su visión educativa, a su entrega profesional y a su convicción de que la ecología no solo es una ciencia, sino una forma de entender y respetar la vida.

Con esta publicación, reafirmamos nuestro compromiso con la educación ecológica y con la excelencia académica en la formación de biólogos. Deseamos que esta obra no solo acompañe el proceso de aprendizaje de los estudiantes, sino que inspire nuevas preguntas, promueva el pensamiento crítico y fomente el amor por la naturaleza y su conservación.

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

Rafael Chávez-López

Editores

Área de Ecología

FES Iztacala, UNAM

2026

INTRODUCCIÓN

La ecología es la ciencia biológica que estudia las interacciones complejas entre los organismos y el ambiente. Como tal, constituye uno de los pilares fundamentales para comprender el funcionamiento de la vida en la Tierra. En las últimas décadas, esta disciplina ha evolucionado desde una aproximación meramente descriptiva hacia una ciencia integradora, cuantitativa y aplicada, capaz de generar conocimiento útil para enfrentar los principales problemas ambientales de nuestro tiempo: el cambio climático, la pérdida de biodiversidad, la contaminación y la degradación de los ecosistemas.

En este contexto, la formación en ecología adquiere una importancia estratégica dentro del currículo de la Licenciatura en Biología, al brindar a los estudiantes herramientas conceptuales y metodológicas indispensables para analizar y responder críticamente a los desafíos ambientales actuales. Comprender las interacciones entre los organismos y su entorno, así como los procesos que determinan la estructura y funcionamiento de los sistemas naturales, es clave para ejercer una biología comprometida con la sostenibilidad y la conservación de la vida.

Este libro ha sido diseñado como un texto teórico que acompaña la asignatura de Ecología, impartida en el sexto semestre de la carrera de Biología. Su objetivo es proporcionar una visión clara, ordenada y actualizada de los principios ecológicos, estructurada de forma progresiva desde los niveles más simples de organización biológica hasta los sistemas más complejos. A diferencia de los manuales técnicos dirigidos a investigadores o estudiantes de posgrado, esta obra busca equilibrar el rigor científico con un lenguaje accesible, facilitando la apropiación del conocimiento desde una perspectiva crítica, integradora y contextualizada.

El contenido del libro se organiza en seis CAPITULOs que reflejan una secuencia pedagógica coherente. El primer CAPITULO, Introducción, presenta los orígenes históricos de la ecología, sus fundamentos epistemológicos y su relación con otras ramas de la biología y las ciencias ambientales. También se abordan las principales ramas y enfoques que han dado forma a la disciplina, como la ecología de poblaciones, de comunidades, de ecosistemas y evolutiva, subrayando la importancia de los enfoques interdisciplinarios y sistémicos en la investigación contemporánea.

INTRODUCCIÓN

El segundo CAPITULO, El ambiente, se centra en los factores abióticos que influyen en la distribución, adaptación y supervivencia de los organismos. Se analizan variables como la temperatura, la luz, la humedad, el pH, la salinidad, entre otras, así como los ciclos biogeoquímicos que regulan la dinámica de la materia y la energía en la naturaleza. Este CAPITULO ofrece las bases para entender cómo el entorno físico y químico condiciona los patrones ecológicos de la distribución y abundancia de los organismos a distintas escalas espaciales y temporales.

En el tercer CAPITULO, La población, se abordan las características fundamentales de las poblaciones ecológicas: tamaño, densidad, distribución espacial, estructura por edades, tasas de natalidad y mortalidad, crecimiento poblacional y estrategias reproductivas. Se introducen modelos matemáticos básicos que permiten interpretar la dinámica de las poblaciones y se discute cómo los factores ambientales y bióticos influyen en su estabilidad o fluctuación.

El cuarto CAPITULO, Las interacciones poblacionales, describe los tipos de relaciones que ocurren entre los organismos de diferentes especies: competencia, depredación, mutualismo, comensalismo, entre otras. Estas interacciones son claves para entender la dinámica ecológica y los procesos de selección natural que moldean las adaptaciones de los seres vivos. En este CAPITULO también se analizan los efectos de estas relaciones en la estructura de las comunidades y en la evolución de las especies.

El CAPITULO cinco, La comunidad, explora el conjunto de poblaciones que coexisten e interactúan en un mismo espacio. Se examinan conceptos como riqueza y diversidad de especies, nicho ecológico, dominancia, sucesión ecológica, resiliencia y estabilidad. Además, se discuten los métodos para cuantificar la diversidad biológica y los factores que influyen en la organización y el ensamblaje de comunidades biológicas en diferentes tipos de ecosistemas.

El sexto y último CAPITULO, Los ecosistemas, integra los elementos abordados previamente para analizar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Se estudian los flujos de energía (producción primaria, cadenas tróficas, eficiencia ecológica) y los ciclos de nutrientes, así como los procesos que mantienen el equilibrio ecológico. Se presentan también ejemplos de ecosistemas terrestres y acuáticos, con énfasis en aquellos presentes en México, y se discuten conceptos clave como servicios ecosistémicos, restauración ecológica y resiliencia socioambiental.

INTRODUCCIÓN

Cada CAPITULO incluye esquemas conceptuales, figuras, ejemplos relevantes y referencias bibliográficas que permiten profundizar en los temas tratados. Además, se incorporan recuadros con estudios de caso y reflexiones críticas sobre problemáticas ambientales actuales, con el objetivo de vincular la teoría ecológica con la realidad concreta a la que se enfrentan los profesionales en su quehacer cotidiano.

Este libro es más que un manual académico: es una invitación a pensar ecológicamente. Esto implica comprender que los sistemas vivos no pueden ser entendidos de forma aislada, sino como partes de redes complejas de relaciones, influencias y retroalimentaciones. La ecología, como ciencia y como forma de ver el mundo, exige una mirada sistémica, interdisciplinaria y éticamente responsable. Por ello, esta obra busca no solo formar conocimientos, sino también actitudes críticas y comprometidas con la conservación del ambiente y el uso sustentable de los recursos naturales.

En su dimensión formativa, este texto representa una herramienta para que las y los futuros biólogos comprendan la complejidad del mundo natural y se preparen para incidir positivamente en los diversos campos donde la ecología tiene un papel relevante: investigación científica, gestión ambiental, educación, manejo de recursos, conservación, consultoría y formulación de políticas públicas. Aspiramos a que este libro sea el punto de partida para el desarrollo de una conciencia ecológica sólida, que oriente una práctica profesional comprometida con la sustentabilidad y la equidad socioambiental.

Este libro nace como una respuesta a esa necesidad formativa. Surge de la experiencia acumulada en la enseñanza de la asignatura de Ecología Teórica, que forma parte del plan de estudios de la Licenciatura en Biología y que se imparte durante el sexto semestre. En este curso, se espera que el estudiante ya haya adquirido una base sólida en disciplinas afines como la biología celular, genética, botánica, zoología y estadística, lo que le permite abordar ahora la ecología con una perspectiva integradora y sistémica. A su vez, el contenido de este texto complementa el curso práctico que se imparte en paralelo, "Laboratorio de Investigación Científica VI", lo que permite un desarrollo equilibrado entre el conocimiento teórico y la aplicación metodológica en el campo y en el laboratorio.

INTRODUCCIÓN

En un mundo donde los problemas ecológicos tienen implicaciones directas en la salud humana, la seguridad alimentaria y la estabilidad de los sistemas socioecológicos, el papel del ecólogo profesional adquiere una dimensión estratégica. Por ello, este libro busca también inspirar a los estudiantes a ver la ecología no sólo como un campo de estudio, sino como una vocación científica que requiere formación continua, pensamiento interdisciplinario y una actitud propositiva frente a los retos del siglo XXI. El ejercicio profesional en áreas como el manejo de recursos naturales, la educación ambiental, la conservación de especies y ecosistemas, la evaluación de impacto ambiental y la formulación de políticas públicas ambientales, exige una sólida base conceptual como la que aquí se propone.

Este libro es, finalmente, un esfuerzo colectivo. Como editores, hemos tenido el privilegio de convocar a un equipo académico plural y comprometido con la calidad educativa y el desarrollo del pensamiento ecológico. Esperamos que esta obra sirva como un punto de partida para muchas generaciones de estudiantes que deseen comprender la complejidad del mundo natural, contribuir a su conservación y participar activamente en la construcción de un futuro más justo, sustentable y biodiverso..

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

Rafael Chávez-López

Editores

Carrera de Biología

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Universidad Nacional Autónoma de México

2026

ÍNDICE

CAPITULO 1 1
INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA
Rafael Chávez-López
Asela del Carmen Rodríguez-Varela
Ángel Morán-Silva
https://doi.org/10.22533/at.ed.3902623021

CAPITULO 2 72
EL AMBIENTE
Rafael Chávez-López
Ángel Morán-Silva
Asela del Carmen Rodríguez-Varela
https://doi.org/10.22533/at.ed.3902623022

CAPITULO 3 122
LAS POBLACIONES
Asela del Carmen Rodríguez-Varela
Edgar Peláez-Rodríguez
https://doi.org/10.22533/at.ed.3902623023

CAPITULO 4 320
LAS RELACIONES ENTRE POBLACIONES
Rafael Chávez-López
https://doi.org/10.22533/at.ed.3902623024

CAPITULO 5 416
COMUNIDADES
Sergio Cházaro-Olvera
https://doi.org/10.22533/at.ed.3902623025

ÍNDICE

CAPITULO 6 445

LOS ECOSISTEMAS

Asela del Carmen Rodriguez-Varela

Edgar Peláez-Rodríguez

https://doi.org/10.22533/at.ed.3902623026

SEMBLANZA DE LOS AUTORES 575

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA

Rafael Chávez-López

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

Ángel Morán-Silva

DEFINICIÓN DE ECOLOGÍA

La palabra "ecología" fue utilizada por primera vez por Ernest Haeckel en 1869, sin embargo, él no definió a la ecología como un campo de conocimiento biológico; esta palabra tiene raíces derivadas del griego, como *oikos*, que significa 'hogar' y *logon* interpretado como "ciencia" o "tratado de". Por lo tanto, la ecología podría considerarse como el estudio científico de la "vida en el hogar" de los organismos vivos.

En este escenario natural, el entorno de un organismo consta de todos los factores y fenómenos externos a un organismo que lo influyen, categorizados como físicos y químicos (abióticos) y otros producidos por las relaciones con otros organismos (bióticos), con ambos conjuntos de factores algún organismo o algunos organismos en cuestión mantienen interacciones, que en términos generales influyen en su sobrevivencia, reproducción y su capacidad para ampliar la superficie que pueden ocupar en el planeta.

En la historia de la ecología han ocurrido diferentes intentos para establecer un concepto que de manera concisa explique qué es y a que se dedica esta disciplina biológica.

Scheiner y Willig (2008), hacen una compilación de diferentes definiciones publicadas, de estas se puede extraer alguna explicación del objeto de estudio principal de la Ecología como una ciencia biológica (Tabla 1.1)

Tabla 1.1. Definiciones seleccionadas a partir de Scheiner y Willig (2008), para describir que es la ecología.

Autor	Definición
Odum (1971)	Estudio de la estructura y función de la naturaleza.
McNaughton y Wolf (1973)	Estudio científico de las relaciones entre los organismos y sus ambientes
Ricklefs (1979)	Estudio del ambiente natural, particularmente las interrelaciones entre organismos y sus entornos
Colinvaux, 1986	Estudio de los animales y plantas en relación a sus hábitos y hábitats
Ehrlich y Roughgarden(1987)	Estudio de la relación entre organismos y sus ambientes físico y biológico
Stiling (1992)	Estudio de las interacciones entre organismos y entre los organismos y sus ambientes
Dodson et al. (1998)	Estudio de las relaciones, distribución y abundancia de organismos, o grupos de organismos, en un ambiente
Krebs (2001)	Estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos
Begon et al. (2006)	Estudio científico de las interacciones entre organismos y su ambiente
Gurevitch et al. 2006	Estudio de las relaciones entre los organismos vivos y sus ambientes, las interacciones de organismos con otros, y los patrones y causas de la abundancia y distribución de los organismos en la naturaleza.
Scheiner y Willig (2008)	Estudio de los patrones espaciales y temporales de la distribución y abundancia de los organismos, incluyendo causas y consecuencias.

Con base en estas definiciones seleccionadas sobre la Ecología, porque hay muchas más, el desglose de los textos apunta que en la descripción de ecología es una generalidad que se observe como un **estudio**, percibido por la mayoría como **científico**, aunque algunos autores lo obvian por la connotación implícita de este campo de conocimientos con la Biología (Fig 1.1).

El segundo contexto común en las definiciones, es que la mayoría integran la palabra **interacciones** (aquí tomamos como sinónimos relaciones o interrelaciones) para indicar la asociación entre **organismos** (animales, plantas o ambos); aunque en algunos casos se menciona estudiar, patrones, la estructura natural o la naturaleza, como en el enfoque propuesto por Odum (1971) que parte de considerar a los ecosistemas como la unidad funcional de la naturaleza.



Fig 1.1. Nube de palabras generada con los textos de las definiciones consideradas por Scheiner y Willig (2008) en la Tabla 1.1.

En el tercer contexto se complementan varias de las definiciones integrando a otros dos objetos importantes de investigación: **la distribución y la abundancia de los organismos,** añadiendo **causas, consecuencias,** y las **fases espaciales y temporales** en las que ocurren los procesos ecológicos.

La definición de Krebs (2001), que retoma la propuesta de Andrewartha y Birch de 1954, surge como el punto de partida para definir el objeto principal de estudio de la ecología cuando agrega que las interacciones entre los organismos y el ambiente son el fundamento principal de las interrogantes ecológicas, son precisamente las que ocurren entre los organismos y los factores ambientales; esta definición tiene el mérito de señalar que el producto de estas relaciones es la materia de atención de la Ecología: **la distribución y la abundancia de los organismos**, es decir, dónde ocurren los organismos, cuántos se presentan en ese lugar y sobre todo porqué ocurren en ese lugar, tomando al escenario natural como el espacio donde se manifiestan estos procesos en diferentes escalas de tiempo

En esta definición se identifica claramente que el objeto de estudio de la ecología concierne a las causas naturales que provocan la distribución y los cambios en la abundancia de los organismos, pero en este momento es necesario ampliar su explicación, por ejemplo, Begon, Harper y Townsend (1986) apuntan que la utilidad y aplicación de los conocimientos ecológicos sirve para "...la **descripción**, **explicación** y **predicción** de los individuos y comunidades en el espacio y en el tiempo…"**,** es decir, proponen que los saberes producidos anticipen lo que puede suceder en cualquier proceso ecológico, observando a la ecología como una disciplina científica que también tenga un carácter preventivo, sobre todo ante los conflictos generados por la humanidad cuando interfiere con sus actividades en el desarrollo de los procesos naturales.

Lo anterior abre otro punto de vista sobre la ecología y los campos de conocimiento que aquí llamaremos afines, como ejemplo Krebs (2008) excluye la influencia humana en el análisis de los eventos ecológicos, afirma que esto es más propio de "estudios ambientales", porque la ecología se ocupa de las interrelaciones de todos los organismos e incluye a la humanidad como especie preponderante por los impactos que produce, pero que, la ecología no se ocupa únicamente de los humanos.

Aún con la trascendencia de Charles J. Krebs en el devenir de la ecología actual, pasa por alto que la humanidad sigue siendo una especie animal que depende de los recursos de la Naturaleza, lo prueba fehacientemente la pasada pandemia COVID y las numerosas epidemias regionales y locales que siguen diezmando a poblaciones humanas, ciertamente los estudios de la influencia humana sobre el ambiente incorporan conocimientos de otras áreas científicas que ya participaban multidisciplinariamente para el análisis de los de los entornos físicos, químicos y biológicos de la Tierra, además, desde el ámbito del estudio de las sociedades humanas se han integrado saberes de áreas que parecían alejadas como la sociología, la economía, la antropología, las ciencias políticas y la filosofía, que le da a la ecología una potencialidad como disciplina científica integradora de conocimientos y con una capacidad de tratar por sí misma las relaciones complejas entre la Humanidad y el ambiente, aquí consideramos que es poco pertinente tratar los fenómenos ecológicos sin incluir la dimensión humana porque restringe a la ecología a enfoques descriptivos y analíticos propios de los naturalistas de los siglos pasados.

Como veremos al final de este CAPITULO se reconocen varios problemas que aquejan a la Humanidad en su totalidad y que no pueden ser abordados solamente desde un enfoque descriptivo porque el mundo actual requiere de esfuerzos interdisciplinarios para resolver cuestiones globales como el cambio climático y sus efectos, la contaminación en todas sus facetas, la pérdida de la Biodiversidad y el deterioro continuo de la condición del planeta.

¿CÓMO SURGE LA ECOLOGÍA?

Esta sección es una sinopsis de información seleccionada a partir de los escritos publicados por Frank N. Egerton y las referencias que cita, (Egerton, 2001a; Egerton, 2001b; Egerton, 2001c; Egerton, 2001d; Egerton, 2002a; Egerton, 2002b; Egerton, 2002c; Egerton, 2003; Egerton, 2005; Egerton, 2006; Egerton 2007a; Egerton, 2007b; Egerton, 2007ª; Egerton, 2009b; Egerton, 2009c; Egerton 2010a; Egerton 2010b; Egerton, 2011; Egerton, 2012; Egerton, 2013a; Egerton, 2013b;Egerton, 2014a; Egerton, 2014b; Egerton, 2014c; Egerton, 2015a; Egerton, 2015b; Egerton, 2015c; Egerton, 2016), complementados por lo escrito por Allaby (2010 y referencias citadas por e**ste** autor); para los interesados en la historia de la Ecología se sugiere la lectura de los escritos de Frank Egerton disponibles en el siguiente enlace: https://esapubs.org/bulletin/current/history_links_list.htm.

EL ORIGEN

Como parte del corpus de conocimientos de las ciencias biológicas, la Ecología identifica sus inicios en la Historia natural, considerando las formas como nuestros ancestros acumularon experiencias, conocimientos y aprendizajes sobre los procesos naturales de los que dependió su existencia.

En este momento es apropiado preguntarnos cómo fue que la humanidad ancestral, en esos tiempos nómadas, aprendió a distinguir a las presas que le servían de alimento, cuáles eran las estrategias más adecuadas que debían realizar para obtenerlas, cómo aprendieron a discriminar a las plantas y los animales que servían de alimento y cuáles no, cómo se logró definir a los momentos adecuados para su colecta y consumo, discriminando los sitios de pesca, caza por las especies que podían estar presentes; por sencillo que parezca en el tiempo actual, estos procesos demandaban un conocimiento preciso sobre el manejo de estos recursos.

Por supuesto, que la acumulación de este conocimiento empírico derivó en la sedentarización acompañada de la domesticación de plantas y animales, este es un buen ejemplo de la aplicación práctica de los procesos ecológicos, que fue un fundamento que permitió el asentamiento y esplendor de diferentes civilizaciones en los pasados 10,000 años.

La ecología como una ciencia es joven y su historia no es bien conocida, sobre esta hay diferentes versiones que intentan describir sus orígenes y su desarrollo en el tiempo, así como el de sus diferentes conceptos básicos.

De las realidades de la Ecología es que como ciencia se organiza alrededor de ciertos conceptos y perspectivas, considerando su carácter multidisciplinario y transdisciplinario, muchos ecólogos se han abrigado en campos "especializados", por ejemplo, se habla de ecología marina, limnología, ecología vegetal o animal; los expertos en estas áreas escriben textos de estas especialidades y para su enseñanza.

Entonces, ¿Cuándo inicia la historia de la ecología? los textos antiguos que ahora nos parecen irrelevantes señalan que la ecología empieza su historia con los escritos del siglo XIX, con esta visión cualquier evento anterior resulta innecesario; pero tan solo el concepto del "*Balance de la Naturaleza*" se postuló hace un par de milenios, fue el primer concepto temprano con una noción ecológica y ha permanecido como una idea ecológica fundamental hasta nuestros tiempos.

LAS APORTACIONES DE LOS GRIEGOS

La ciencia es un producto del pensamiento crítico, y en el pensamiento crítico de los primeros griegos se incluyeron ideas que se pueden considerar en el contexto de la Ecología, siguiendo un camino entre la transición del pensamiento basado en las creencias míticas hacia el pensamiento crítico basado en las evidencias del mundo natural; por ejemplo, Tales (c. 460–c. 547 AC) creyó que todas las cosas provenían del agua, en su tiempo creían que todas las cosas tenían alma, Tales, se enfocó en la sustancia como la manera de explicar el cambio, digamos si el agua puede cambiar a hielo y aire (*pneuma*) entonces bajo ciertas circunstancias puede cambiar en un árbol (aplicando agua a una semilla) o en una roca.

Anaximandro fue un contemporáneo de Tales, estuvo en desacuerdo, proponiendo que el agua era solo uno entre un par de "opuestos", en contraste a Tales, se enfocó en el proceso, propuso que la vida vino del mar y que los humanos evolucionaron de algunas especies que maduraron más rápidamente que los propios humanos.

Después que los filósofos milesianos iniciaron sus debates, Pitágoras (c. 560–480 AC), inició la enseñanza de la filosofía natural que se enfocó sobre las cantidades y los patrones más que en la sustancia y los procesos. Creyó que ocurrían armonías numéricas en la Naturaleza y que las matemáticas son la clave para encontrarlas.

A Hipócrates el padre de la Medicina, se le consignan más de 50 trabajos médicos (el Corpus Hipocrático) en escritos breves entre 350 a 250 AC, en sus trabajos "*Aires, Aguas y Lugares",* plantea una meta ecológica al correlacionar las condiciones cambiantes del clima con las enfermedades que ocurrían en una comunidad.

En la filosofía natural que se desarrolló con los griegos influyó la historia, Heródoto (reconocido como el Padre de la Historia y que murió por 425 AC) escribió narraciones compiladas en sus viajes por Egipto, Fenicia y los mares Mediterráneo, Negro y Egeo. Su interés en las plantas fue notable e incluyó reportes sobre la polinización de palmeras e higueras; en sus obras incluyó reportes de animales salvajes. En Egipto, describió la experiencia de los desbordamientos del Río Nilo, este hecho lo refiere más como un acto bondadoso de los dioses que como un proceso ecológico.

También relató las relaciones comensales entre el cocodrilo del Nilo (que en su tiempo era el animal más grande que se conocía) y la garza *Hoplopterus armatus* que le limpia el hocico de sanguijuelas. Heródoto aporta evidencias para el concepto del balance natural, indicó que la sabiduría de las deidades determinaba las características de las especies, combinando a las prolíficas y de carácter tímido cuyo destino era ser las presas de otros animales, en contraste pocos jóvenes nacen de criaturas crueles y dañinas.

Tomó como ejemplo a las leonas, según escribió, aunque son fuertes solo tienen una cría una vez en su vida, porque cuando el cachorro crece en el útero sus garras lo rasgan más cuando rasca y llora, por esto después del parto sería difícil que el útero quedase íntegro.

Otras explicaciones basadas en mitos las ofreció para las serpientes de Arabia, primero las presentó como verdaderas limitantes para la vida de los hombres, explicaba que sus hábitos reproductivos tendían a ser punitivos y en esto resultaba en algún castigo, señalando que cuando se apareaban la hembra se enrolla al cuello del macho hasta que le muerde y lo mata, la hembra es castigada por la muerte del macho, pues las crías jóvenes vengan a su padre, mordiéndole mientras están en ella y no la sueltan hasta que la han devorado.

Protágoras de Abdera (485 – 411 AC) fue un sofista que probablemente no tomó tan en serio a los mitos, pues nombra un Diálogo que se consigna con el nombre de Platón, en el que este narra un mito sobre la creación: "El dios Epimeteo diseñó todas las especies de animales: *Él le puso fuerza sin velocidad a algunos, mientras al débil lo equipó con velocidad, a algunos los armó, mientras para otros los concibió, en una condición desarmada, como una facultad diferente para la preservación*".

El punto principal del mito es que cuando Epimeteo finalizó su tarea, olvidó dejar cualquier ventaja física a los humanos, por lo que su hermano Prometeo aportó la inteligencia en los humanos; si bien las creaciones de Epimeteo son generalizaciones míticas del Balance Natural que propuso Heródoto, tanto él como Platón contribuyeron a la llamada "Ecología Providencial": Dios o los Dioses, crearon a las especies con características permanentes tales que cualquier especie no se puede extinguir de alguna manera.

La participación de Aristóteles en la Ecología inicia cuando Filipo II conquistó a los estados griegos, dejó Atenas en 347 AC para servir al rey macedonio en Assos, ciudad situada en la costa de Asia Menor, al mismo tiempo visitaba Mitilene en la isla de Lesbos, donde trató a Teofrasto (c.371–c.287 AC) quién tiempo después se unió a su grupo. Luego, la historia señala que ambos regresaron a Pella, donde los relatos señalan que Aristóteles se convirtió en mentor de Alejandro, hijo del rey Filipo que fue asesinado en 336 AC.

Alejandro tomó las riendas del imperio, asumiendo que en Atenas se gestó el asesinato de Filipo se dispuso a escarmentar a esta ciudad-estado, pero se presume que Aristóteles intervino para evitar esta acción, convenciéndolo que Atenas era más provechosa para su imperio si florecía, Aristóteles le ofreció abrir su propia escuela: el **LICEO**, en la cual se podían formar los administradores del imperio y a la vez le permitirían mantenerse informado de los devaneos políticos que los atenienses podían gestar en su contra.

Aristóteles fue director del Liceo hasta 323 AC, año en el que Alejandro murió, por eso salió de Atenas bajo la sospecha de ser un espía macedonio.

Teofrasto sucede a Aristóteles, encabezó el Liceo durante 36 años, se ha creído que varios tratados atribuidos a Aristóteles son obras escritas por Teofrasto, aún con esta duda no pueden negarse sus contribuciones al campo natural, ya que mucha de la información conocida sobre la biología marina provenía de Lesbos, isla donde vivió por algunos años.

Así, los tratados biológicos del Liceo se atribuyen a Aristóteles y los de Botánica a Teofrasto, además de la participación de un número desconocido de sus escolapios. Se reconoce que los tratados tienen la misma estructura, estilo y apariencia, contienen una Historia y también tratos causales, como "La Generación de los Animales", "Partes de los Animales" y otros, además "*De Causis Plantarum"* para las plantas.

En los tratados zoológicos se discuten más de 500 especies de animales y en los botánicos más de 500 especies de plantas, lo que constituye un compendio de saberes muy amplios para su tiempo.

En la zoología y la botánica, más que hacer tratamientos especie por especie, se presentan comparaciones por grupos de especies de acuerdo a su anatomía, fisiología, reproducción y hábitos. Abundaban las observaciones ecológicas, pero el Corpus Aristotélico-Teofrastiano desarrolló el concepto de la teleología fisiológica para reemplazar la ecología providencial de Heródoto y Platón.

Por ejemplo, explican que las tasas reproductivas de las especies presa son más altas que las de las especies de depredadores debido a que fueron diseñadas de una forma tal que los propios depredadores previnieran la extinción de sus presas, en el Liceo se explicaron las tasas reproductivas como una función de las necesidades fisiológicas del depredador. Otro caso es que un ratón puede producir más jóvenes por preña que un elefante, debido a que la cantidad de materia para organizarse en un ratón es poca comparada a la que se necesita la formación de un embrión de elefante.

En el Liceo se asumió que los fenómenos naturales tenían propósitos, en "Partes de Animales" se describen numerosas explicaciones al respecto, afirmando que los conejos producen conejos no gatos o ratas y todos los órganos tienen funciones definidas, por ejemplo, los ojos para ver lo que se come, los dientes para morder la comida y el estómago para digerirla. La relevancia ecológica de la explicación teleológica se observa cuando se establecen las diferencias entre aves:

"La misma ave nunca posee espolones y garras y la razón es que la Naturaleza no hace nada que sea superfluo e innecesario. Los espolones están sin ningún uso para un pájaro que tiene garras y puede volar bien; los espolones son útiles para las peleas en el suelo y ese es el por qué algunas aves pesadas las tienen, mientras que los garras no les serían inútiles, pero sí serían una desventaja real…" De manera similar, los ciervos no tienen dientes incisivos superiores porque tienen astas.

La historia de Heródoto sobre la reproducción de las leonas fue rechazada explícitamente en la *Historia Animallum*, el mito que las leonas pierden el útero durante el parto es un sin sentido y parece que se hizo más para explicar la escasez de leones, los cuales "no son encontrados en muchos lugares de toda Europa, solamente ocurre en el territorio del país que se encuentra entre los ríos Aqueloo y Nessos".

Describen que los dientes de los caballos se usaron para establecer su edad, considerando que los dientes se pulían más desde las mejillas hasta el inicio de la mandíbula, así estimaron que un caballo vivía hasta 75 años y una mula hasta los 80 años; los cazadores determinaban la edad de los ciervos por sus cornamentas; las puntas aparecían en el segundo año, luego se bifurcaban cuando aparecían al tercer año, se trifurcaban al cuarto año y así hasta el sexto año, después de eso la edad se estimaba por el número y apariencia de los dientes

En esta obra las plagas animales fueron descritas como espectáculos sorprendentes además de una amenaza seria a la sobrevivencia y el abasto de alimentos. Cuando una plaga de ratones o topos atacaban los cultivos, dejaban poco alimento para los granjeros a pesar de que intentaran erradicarlos. Establecen que el único control para estas poblaciones es: "la lluvia es la única cosa que controla sus ataques - entonces ellos desaparecen con rapidez".

En "*Indagatoria de la Plantas*" y "*De Causis Plantarum*", se asumió que las plantas conducían su alimentación desde el suelo, el agua y los vientos; aprendieron en Mesopotamia que el polvo de las flores de las palmas datileras masculinas debía sacudirse sobre las flores femeninas para que el fruto se desarrollara. Las suposiciones griegas acerca de la presencia de sexos en otras especies de árboles se basaron en el hecho que los árboles hembras presentaban flores y frutos y los árboles machos no.

El Liceo también describió que los frutos de la higuera no crecían a menos que estuvieran presentes algunos insectos pequeños y que el muérdago y el viscum crecen sobre otras plantas, lo cual se comparó con la situación de la pinna y su cangrejo blanco y el parasitismo del cuco en los nidos de otras aves.

Otras discusiones de contenido ecológico incluyeron la distribución de las especies refiriéndolas al hábitat y al rango geográfico particulares. Algunas especies acuáticas se encontraron en los mares, otras en lagos y corrientes de agua. Algunas especies terrestres crecían en los pantanos, otras en suelos rocosos, algunas en las sombras y otras en el campo abierto, montañas y praderas.

Uno de los más importantes trabajos médicos de la antigüedad fue la farmacopea del médico griego Pedanio Dioscorides (entre 60-70 DC), que trascendió hasta la edad Media y en el Renacimiento, hacia el campo de la ecología este libro no tiene una influencia directa, pero narra como el uso medicinal de las plantas, se organizó alrededor de las especies vegetales, de las cuales mencionó aproximadamente 537 especies acomodadas en 12 categorías de información, entre otras: (1) nombre e ilustración, (2) hábitats, (3) descripción botánica, y (12) localidades geográficas, este fue el primer escrito organizado en una base especie por especie, importante tanto para la farmacia como para la botánica, dando importancia a la determinación particular de las especies, a un nivel tal que los médicos de épocas posteriores se preocuparon más por la identificación de las especies y su distribución geográfica, porque confiaban que las recetas se preparaban mejor y eran más efectivas si se usaban las plantas tomadas de sus lugares de origen.

Como resultado de las observaciones de actividades de esparcimiento, como la pesca de entretenimiento permitió que Opiano de Cilicia, por 170 DC, escribiera la "Halieutika" donde aporta mucha información sobre los hábitos, hábitat, crianza, alimentación y relaciones parasitarias de peces e invertebrados acuáticos; un homónimo suyo, Opiano de Apamea escribió una versión corta de "Cynegetika", se interesó en las relaciones entre especies de vertebrados como la depredación y el mutualismo; además de la conducta de los mamíferos grandes durante la crianza.

LA HISTORIA NATURAL ROMANA

La historia natural Romana fue el producto de la transferencia de los conocimientos desde la cultura griega. La conquista gradual de los estados griegos y sus imperios (entre 200 a 30 AC), más que interrumpir a la ciencia griega, le permitió expandir su influencia en el mundo occidental como ha sucedido hasta nuestros días.

De esos tiempos sobrevivieron cinco tratados romanos sobre agricultura, en su información presentaron observaciones sobre la influencia de los factores ambientales como la fertilidad del suelo, las plagas en los cultivos, la humedad y sobre parásitos animales en animales y plantas domesticadas.

LA HISTORIA NATURAL BIZANTINA

El Emperador Constantino I se encargó de transformar al antiguo imperio Romano, haciendo del catolicismo la religión hegemónica en una extensión tan vasta que dificulta su gobierno desde un solo lugar; por eso constituyó el Imperio en Bizancio y su nueva capital fue Constantinopla.

Los bizantinos tuvieron una civilización que combinó a las culturas griegas, romanas y cristianas antiguas; los componentes romanos y cristianos negaron la ciencia, lo que explica la debilidad de sus contribuciones respecto a las de los antiguos griegos y como un preámbulo al Oscurantismo que predominó en la Edad Media.

Durante los años 500 de nuestra era existieron tres centros culturales del imperio bizantino: Atenas, Alejandría y Constantinopla, cuando los árabes toman Alejandría en 642 DC, esta ciudad y Atenas declinaron su significancia académica, mientras que en Constantinopla se privilegió el aprendizaje de la Teología por encima de la filosofía y la ciencia, pero la educación médica se realizaba en los hospitales, hecho que se sigue prodigando en nuestros días.

De las contribuciones bizantinas a la ciencia se incluyen la botánica y la zoología; pero también ensamblaron los compendios del conocimiento antiguo de la Medicina, Farmacopea y Agricultura, además de algunos manuales de medicina veterinaria y cetrería.

La contribución más importante de la cultura bizantina fue la preservación de los escritos griegos antiguos que se lograron transmitir tanto a los árabes como posteriormente a los europeos latino-hablantes. Los bizantinos también sintetizaron el conocimiento pagano y cristiano, Basilio (c. 329–379), obispo de Cesárea en Capadocia, escribió un trabajo "Sobre el Hexameron" que intentó reconciliar el conocimiento pagano con la historia del Génesis sobre la creación del mundo en seis días; Basilio rechazó la idea de Platón de que Dios le dio forma al mundo con materia pre-existente y la de Aristóteles de que el universo es eterno sin principio y sin fin, con la única razón de que ambas contradicen el Génesis, este ejercicio más teológico que científico propuso que el estudio de la naturaleza debía contribuir a complementar los detalles omitidos en el libro bíblico del Génesis.

La botánica como ciencia fue desdeñada, pero los usos de la farmacopea se apreciaron en mayor medida; por supuesto que este tópico no se relaciona a las ciencias ecológicas, pero un códice de la obra de Dioscórides, "Materia Medica" se presentó a la princesa Anicia Juliana en 512 DC, este códice presentaba 498 ilustraciones de plantas, además de otras ilustraciones de animales, se considera que esta obra constituyó el puente que generó la tradición medioeval de la ilustración de animales y plantas.

Timoteo de Gaza (c.491–518) fue un poeta y zoólogo que escribió un libro popular de animales, donde compila las historias de Aeliano y los dos Opianos; aludiendo con frecuencia la "Historia Animalum" de Aristóteles.

Aunque podría decirse que Timoteo tuvo un interés ecológico, este estuvo provisto de mitos, escribió que las hienas podían aparearse con lobos y osos, produciendo lobos solitarios que depredaban a los hombres y a los animales y que también eran ladrones de tumbas. Estos lobos solitarios vomitaban su comida para atraer perros y atraparlos; además afirmó que la bilis de las hienas mejoraba la visión.

En las enciclopedias de agricultura y medicina veterinaria compiladas por Constantino VII a mediados de 900 DC, se discutieron parásitos de plantas y animales. Durante el año 900 un autor desconocido escribió en "Epitome" sobre la Zoología de Aristóteles, los bizantinos también manifestaron su interés en las actividades de cacería y pesca, sobre todo en sus contribuciones a la cetrería, que ellos denominaron como "el deporte de los reyes".

Conforme los turcos avanzaron sobre Europa a principios del siglo XV, los griegos con educación y posibilidades económicas migraron hacia Italia, una habilidad de estos migrantes radicó en su habilidad para traducir los textos griegos al latín con menos errores que los textos que ya se producían en Arabia; un ejemplo fue Theodoros Gazes (c.1400–1476) quien tradujo numerosas obras del griego, incluida la "De causis plantarum", las ediciones posteriores fueron enriquecidas con ilustraciones y anotaciones hechas por botánicos como corrección a la traducción original de Gazes, quien desconocía esta disciplina. El legado principal del imperio bizantino en la historia natural fue la conservación de la información disponible en su momento, que sin duda permitió un avance más ágil de las ciencias ecológicas en los siguientes siglos.

LOS ÁRABES

La civilización árabe fue una síntesis de las culturas árabe primitiva, la bizantina y la persa, destacaron los alcances en matemáticas, astronomía, alquimia, física y geografía. Casi todas las investigaciones árabes negaron la zoología y a veces la botánica; entonces la zoología se diseminó por las historias de animales, pero también se conocieron hechos en la medicina, la veterinaria, la cacería y el control de plagas.

En sus tradiciones indígenas los árabes carecieron de alguna ciencia, pero desde los movimientos de expansión de Mahoma se procuró aprender de los pueblos conquistados, en un siglo, el imperio se hizo vasto desde el Atlántico a través del norte de África, Siria, Mesopotamia, Persia y el Indostán.

Las instituciones superiores de educación llamadas madrasas, procuraron la educación religiosa más que la científica, sin embargo, siguiendo el ejemplo bizantino, la medicina se enseñaba en hospitales.

Desde Basora, ahora en Irak, surgieron dos escritores que produjeron trabajos sobre animales salvajes, caballos, camellos y ovejas: Abd al-Malik al- Asma'i,(c.739–c.831) que a su vez influyó en un contemporáneo más joven y famoso Abu 'Uthman 'Amr ibn Bahr (Al-Jahiz) (c.776–869), quien siguió la tradición de Aelianus y Timoteo, se sabe que tuvo acceso a la Historia Animalium de Aristóteles concluyendo su paráfrasis por el año 815, escribió alrededor de 350 historias sobre animales con observaciones originales.

Se considera que Al-Jahiz emitió algunos juicios evolucionistas, porque fue el primero que afirmó sobre "el efecto de los factores ambientales sobre la vida animal", se reconoce que Al-Jahiz discutió sobre las cadenas alimenticias, aunque sin muchos detalles; también señaló que los mosquitos buscan su comida por instinto y que la sangre es la sustancia que los mantenía vivos, aunque proponía que las moscas cazaban a los mosquitos, lo válido de su afirmación radicó en señalar que la vida de los animales no puede transcurrir sin alimento. La trascendencia de Al-Jahiz fue altamente popular al grado que influyó en escritores posteriores.

Abd al-Latif (1162–1231) nació en Bagdad y fue un médico notable, vivió en el Cairo (1191–1204) y colectó información propia sobre los cocodrilos del Nilo y de diferentes lagartijas, señaló que los huevos de cocodrilo eclosionaban ya sea en cocodrilos o mofetas dependiendo si el nido se colocaba en el agua o en la arena esta creencia se volvió parte de la cultura natural tradicional.

Otro naturalista fue Ibn Qutayba (828-884/889) que escribió ampliamente sobre animales, plantas y rocas, sus documentos también están plagados de creencias populares como: los caballos no tienen bazo, los camellos no tienen bilis y los avestruces machos no tienen médula en sus huesos; las jirafas se producen a partir de cruzas entre camellos hembras y hienas machos, y los machos de ese apareamiento se aparean, a su vez, con vacas salvajes. Parte de su información parece estar basada en la observación, pero a menudo va acompañada de generalizaciones poco atinadas.

La botánica y la geografía fueron más prominentes en la ciencia medieval del idioma árabe que la zoología, sin embargo, la botánica fue estudiada principalmente en relación con las plantas utilizadas para medicinas y alimentos. La civilización islámica era geográficamente mucho más grande que las civilizaciones anteriores de Grecia, Roma y Bizancio, y su interés en la geografía también era proporcionalmente mayor.

Estudios de la botánica medieval en lengua árabe indican la extensa literatura disponible no dejó de manifestar la influencia de griega en la organización como en el contenido de estas obras, pero los eruditos para ampliar su conocimiento también se basaron en obras del norte de África, Mesopotamia, Persia, India y otras regiones de Asia.

Los estudiosos estaban muy preocupados por la identificación adecuada de las plantas utilizadas en la preparación de medicamentos y poco preocupados de que los medicamentos fueran realmente efectivos. Debido a que la civilización islámica absorbió el conocimiento botánico y médico de prácticamente todas las regiones, había una necesidad urgente de un Linneo en botánica. Por ejemplo, al-Kindi (c.800-870) escribió un formulario médico "*Aqrabadhin"*, en el que los nombres farmacológicos (incluidos los nombres de plantas) eran 33% mesopotámicos (transmitidos a través del siríaco, arameo, hebreo y persa), 23% griegos, 18% persas, 13% indios, 5% árabes y 3% egipcios, y el resto de origen desconocido.

Para satisfacer esta necesidad botánica, Abu Hanifa al-Dinawari (m. 895), de Dinawar, Irak, escribió su obra más importante "*Kitab alnabat"* (Libro de las plantas), a partir de la investigación literaria y oral, en esta, presenta un listado organizado de nombres de plantas y analiza varias plantas, sus usos e importancia ambiental. Por ejemplo, ciertas plantas enferman a los camellos y las ovejas si las comen en abundancia, también explica porque las plagas de langostas son tan destructivas para la vegetación y explica que las abejas melíferas se alimentan de flores, citando la información de la "*Historia Animallum" de Aristóteles*.

En los siguientes siglos se enfatizó la escritura sobre temas principalmente de teología, agricultura y geografía, se considera que los primeros sirvieron de base para la agronomía que se desarrolló en los territorios conquistados de la península ibérica; el otro gran tema fue la geografía, de la que se escribieron infinidad tomos; prácticamente otros conocimientos sobre la Naturaleza y la ecología ya no sucedieron.

La declinación de la ciencia árabe coincidió con la contracción de sus territorios, retomados por los cristianos en Europa y luego por las presiones de los mongoles desde Asia. En España, con la reconquista de Andalucía en 1031 inició el decaimiento del Califato que concluyó en 1492. La herencia naturalista árabe fue tan difusa que no se identifican elementos que sustenten la fundación de la ciencia ecológica, sin embargo, los alcances de la historia natural latina son una herencia de la cultura árabe.

LOS MURMULLOS ECOLÓGICOS DE LOS SIGLOS XVII, XVIII Y XIX

En el siglo XVII aparece el marco de referencia de los inicios de la Ecología como ciencia, John Graunt en 1662 realizó las primeras descripciones cuantitativas de las poblaciones humanas en Inglaterra, calculó medidas como la natalidad, mortalidad, proporciones entre sexos, estableciendo la importancia de definir la estructura de las poblaciones, además realizó una aproximación al crecimiento poblacional en Londres concluyendo que sin procesos de inmigración la población londinense se duplicaría en 64 años, por estos aportes se le considera como el fundador de la Demografía.

Sir Matthew Hale, coetáneo de Graunt, agregó otras causas que pueden influir en el crecimiento poblacional humano, además escribió sobre el crecimiento y la regulación poblacional de otros organismos como gatos, perros, lobos y zorros, diferenciando los procesos de las aves domésticas respecto a las silvestres, asumió que estas últimas son más afectadas por las inclemencias ambientales

Los peces fueron los motivadores principales del pensamiento demográfico de Hale ya que señala: "…sus incrementos parecen ser mucho más grandes que los del Hombre o las bestias…".

Si bien influido por las ideas aristotélicas, Hale discutió cinco factores limitantes: 1) los huevos no fertilizados por los machos son infructuosos y otros peces se comen los huevos, 2) las personas comen peces, 3) también lo hacen otros peces depredadores, 4) además las aves de presa, 5) las temperaturas frías extremas matan a los peces de los estanques por que se congelan o "por la exclusión del aire del ambiente" y los grandes calores y sequías también matan a los peces en lagos, estanques y ríos. Un aporte destacado de Hale, es que, si bien acepta el balance de la Naturaleza como un hecho, argumenta que este balance no influye de la misma manera para las personas.

Otro personaje destacado en la Historia de la Ecología fue Anton van Leewnhoek, quien, si bien es más reconocido por sus aportes a la microscopia desde 1673, sin duda aporta hechos sobre procesos ecológicos sobresalientes para su tiempo.

Leeuwenhoek también quiso conocer el tamaño y la cantidad de los organismos que estudiaba y para el caso de algunos, también establecer su edad, él fue el primero en explicar el uso de los anillos anuales para determinar la edad de árboles, expandiendo esta aproximación con escamas de peces y colmillos de elefantes.

Estudió la reproducción en una mosca, probablemente *Calliphora erythrocephala,* que pone cerca de 144 huevos. Hizo el seguimiento de la puesta de huevos hasta los estadios de pupas y adultos, a partir de los números que registró, calculó la tasa teórica de incremento para un lapso de tres meses asumiendo que, en ausencia de mortalidad, resultarían en 746,496 moscas. Este fue un paso importante para la demografía animal y el primer ejemplo de lo que mucho después los ecólogos poblacionales llamarían potencial biótico y otros como "tasa intrínseca de incremento natural de una población".

Leewenhoek hizo otros intentos de calcular las tasas teóricas del incremento en la abundancia de las especies animales, por ejemplo, en escarabajos de los granos, moscas carroñeras y piojos, sugiriendo que las tasas de incremento potencial en las poblaciones de otros organismos pueden ser limitadas por el clima y el alimento; también planteó la idea de las cadenas alimenticias en las que participaban peces y camarones.

Para el siglo XVIII, la historia natural se volvió una ocupación cultural importante en las clases acomodadas de Europa, un ejemplo fue Georges-Louis Leclerc, Conde de Buffon (1707–1788) quien escribió en 1756 su "Histoire Naturelle", en su tiempo Buffon creó polémicas fuertes al omitir la edad de la Tierra asignada por la religión católica, además de proponer la participación de una teoría primitiva sobre la relación gen-cromosoma, en sus tiempos esta propuesta fue desafiante a las explicaciones vigentes sobre la herencia.

En el contexto ecológico, contribuyó a explicar la fertilidad de las especies, considerando la explicación ecológica de Herodoto y Platón, la cual asume que las especies de depredadores fueron creadas con menos habilidades para la reproducción respecto a su presa y por eso no serían capaces de comerse a todas; y la explicación de la necesidad fisiológica de Aristóteles que propone que las especies grandes generan menor progenie que las de talla pequeña debido a que les lleva más tiempo organizar un embrión grande que uno pequeño.

Acérrimo rival científico de Linnaeus, este último reconoció que ninguna propuesta explicaba todos los hechos aun usando ambos principios. Por su parte, Buffon enfatizó en el principio de la necesidad fisiológica: "En general los animales grandes son menos prolíficos que los pequeños." Una consecuencia de este principio fue: "Los animales que producen solo un nacimiento casi alcanzan su crecimiento completo antes de que ellos se ajusten para la generación. Pero aquellos que producen muchos, generan antes que estén en su tamaño a la mitad". Él pensó que los animales salvajes criaban en primavera debido a que en el invierno carecen de suficientes alimentos para producir moléculas orgánicas para la reproducción.

Buffon no analizó a las poblaciones animales matemáticamente, sin embargo, discutió las fluctuaciones de las poblaciones animales varias veces bajo la premisa de la multiplicación rápida, sus explicaciones estuvieron inscritas en las necesidades fisiológicas, considerando con menos importancia a los factores ecológicos, tomó como caso las plagas, explicó que los aumentos rápidos de los organismos eran seguidos por la destrucción de los individuos, lo que guiaba a la restauración de los números usuales de las especies.

Consideró que varios factores participaban en esta disminución de la abundancia, como la acción de los depredadores y el consumo humano, proponiendo pautas para establecer las propuestas de regulación poblacional que se emitieron hasta el siglo XX.

Linnaeus, revisado alejado de la sistemática

La gran importancia de Linnaeus (1707–1778) para la historia de la Ecología, tiene que ver con sus discusiones sobre los números de animales, en su obra de 1744, *"Oratio de Telluris habitabilis incremento"* explicó cómo las plantas y los animales pudieron extenderse desde el Jardín del Edén hacia el resto del mundo, postulando que la pareja original de cada especie y uno de cada especie hermafrodita incrementaron sus números en cada generación, apoyó sus argumentos con base en los números grandes de semillas presentes en flores como *Helenieum (3,000), Zea (2,000), Helianthus (4,000), Papaver (3,200) y Nicotina* (40,320), con estos datos Linnaeus sugirió que "una planta sencilla, si fuese preservada de animales u otros accidentes podría cubrir la superficie del globo".

Linnaeus también usó las dos explicaciones bogantes en su tiempo para explicar los potenciales reproductivos diferentes de las especies animales en la "*Oeconomia Naturae*" (1749). Señaló, considerando la necesidad fisiológica, que "los ácaros y muchos otros insectos se multiplicarán por miles en un lapso de pocos días. Mientras que el elefante produce escasamente un joven en dos años" en tanto "una clase de halcón no pone más de dos huevos, cuando mucho cuatro, mientras que una gallina llegaría a 50".

También se impresionó con otro principio, que ahora llamamos de diversidad ecológica, propuso sobre este principio que la Naturaleza aseguraba que algunas especies no exterminaran a otras "si de los muchos miles de especies de vegetales que crecen juntos en uno y el mismo lugar, algunas podrían infaliblemente predominar sobre otras y extirparlas," y "Cada planta tiene su propio insecto alojado que restringe su exuberancia, que le impide multiplicarse para la exclusión de otras"

El principio también se aplicó a las relaciones entre las especies de animales "el más débil generalmente está infestado por el más fuerte en una serie continua", y "nosotros conocemos escasamente a un animal, que no tenga a un enemigo que lo contienda". En "Politia Naturae" enfatizó que la depredación y la función de una especie en la Naturaleza como el factor principal que regula las poblaciones. En el caso de los humanos, "los desórdenes contagiosos y la guerra también ayudan a controlar las poblaciones".

Thomas Malthus y el modelaje matemático incipiente para explicar procesos ecológicos poblacionales

Thomas Robert Malthus (1766–1834) se encontró entre una educación liberal influida por los pensadores de la Revolución francesa y la conservadora típica de la Sociedad Inglesa, su libro más famoso, "An Essay on the Principle of Population", fue un argumento influyente contra las instituciones religiosas y estatales de su tiempo ya que apoyaban a la pobreza sin una provisión de espacios de trabajo, se asume que Malthus compartió ampliamente la preocupación de Wallace acerca que el crecimiento poblacional se podría convertir en un problema difícil, en coincidencia, en sus tiempos ocurrió un crecimiento rápido de la población inglesa.

A pesar que esta idea no era nueva, Malthus logró mayor atención de los círculos de estudiosos de su tiempo, señalando que las poblaciones tienden a incrementarse más rápido que la producción de alimentos, este es el punto central de su declaración famosa del CAPITULO 1 de su libro: "La población, cuando no se limita, se incrementa en una proporción geométrica (1, 2, 4, 16, etcétera). Los incrementos de la subsistencia lo hacen en una proporción aritmética (1, 2, 3, 4, etcétera)". Esta desproporción tan evidente llevó a Malthus a la conclusión que el crecimiento de la población sería limitado por la producción de alimentos, Darwin utilizaría este argumento como uno de los fundamentos de su teoría de la Selección Natural.

La geografía botánica de Alexander von Humboldt

En el siglo XVIII y principios del XIX, la potencia marítima de países como Inglaterra, España, Francia y Portugal les permitió enviar muchas expediciones de exploración alrededor del mundo con el objetivo principal de ampliar el comercio marítimo con países de otros continentes y sin duda encontrar materias primas valiosas, esto les permitió "descubrir" nuevos recursos naturales y la generación de catálogos donde se describían a las "nuevas" especies, al inicio del siglo XVIII se conocían 20,000 especies de plantas un siglo después a partir de estas actividades se duplicó esta cantidad, respecto a las más de 400,000 que se han determinado hasta nuestros días.

Estas expediciones se componían de diferentes tipos de naturalistas, incluyendo a botánicos como Alexander von Humboldt, que por sus aportes es considerado como uno de los fundadores de la ecología; él fue de los primeros en señalar la relación de los organismos con el ambiente, proponiendo la asociación entre los tipos de vegetación respecto a cinturones latitudinales definidos, considerando el clima y la posición geográfica, se considera que von Humboldt es quien funda la disciplina conocida como Geobotánica.

Darwin y la incorporación de las propuestas evolutivas a los procesos ecológicos

Una faceta del aporte de Darwin a la Ecología se deriva de las notas que logró registrar durante su travesía en el buque Beagle, poco se ha mencionado un estudio sobre cirripedios, de los que describe especies nuevas y define una distribución regional en los diferentes océanos, Darwin encontró que los bálanos no se confinan a zonas frías, conoció 1467 especies, siete de estas con un registro dudoso de su hábitat, de las restantes, colocó a 37 como habitantes de zonas templadas y cálidas, 46 fueron exclusivas de zonas cálidas y 57 de zonas templadas, estas zonas aunque de menor extensión tuvieron más especies, mostró que la separación de las zonas templadas hemisféricas reflejaba procesos de aislamiento de las especies de balanos. *Balanus* fue el género que registró más de 36 especies, nueve las registró en zonas tórridas, 15 en templadas y 12 en ambas zonas, así dividió los océanos con balanos en cinco provincias y señaló las listas de especies para cada provincia (Darwin 1854:164–171).

Para 1859, Darwin logró concluir y publicar su obra cumbre "*On the Origin of Species",* considerando las ideas de Thomas Malthus y Alfred Rusell Wallace entre otros*, el CAPITULO* 3, "Struggle for Existence," se basó en su interpretación del modelo Malthusiano más el soporte de los datos de historia natural de Linnaeus, Alphonse de Candolle, Charles Lyell entre otros. Uno de sus ejemplos fue el elefante, que es un animal con el período de reproducción más lento conocido. En este caso, hizo un cálculo hipotético sobre el crecimiento de la población asumiendo que toda la progenie se

"*…si crían cuando tengan treinta años de edad y continúan reproduciéndose hasta los 90 años, trayendo tres pares de jóvenes en este intervalo, si esto es así, al final del quinto siglo habría quince millones de elefantes vivos, descendientes de la primera pareja*."

De los CAPITULOs que aportan las evidencias que usó Darwin para explicar su teoría evolutiva, los CAPITULOs 11 y 12 describen distribuciones geográficas, que incluyen información de su viaje en el Beagle, diferentes autores coinciden que la forma de trabajar de Darwin finaliza el naturalismo descriptivo e inicia un período de interpretación, especulación y revisión de la distribución geográfica de la vida de las plantas y los animales.

Uno de los discípulos más fervientes de Darwin, Ernst Haeckel (1834–1919), señaló no solo la necesidad de una nueva ciencia de biología evolucionaria, sino también de una nueva ciencia, que él nombró como Ecología en su "*Generelle Morphologie der Organismen"* (1866). Haeckel dedicó esta obra a Goethe, Lamarck y Darwin, a quien le envió una copia en 1866.

El siguiente libro de Darwin de 1862, fue "The *origin* was *of the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing"*, en este texto se benefició de su conocimiento amplio de los insectos y fue el paso siguiente de la conversión de Darwin *como* botánico, aprendiendo que las orquídeas tienen un enorme rango de mecanismos de polinización donde intervienen los insectos.

Con esta oportunidad, Darwin mostró que las estructuras inusuales de las orquídeas no eran el resultado de un capricho natural o de un designio divino sino producto de la selección natural, su libro sobre orquídeas determinó como la fertilización ocurría de acuerdo a cada especie y a su manera explicar cómo evolucionaron los mecanismos de entre las orquídeas y sus insectos polinizadores para asegurar una fertilización cruzada más que por procesos de autofertilización.

Los libros de Darwin, "*The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom"* (1876) y "The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species" (1877) son relevantes para la ecología por que destaca la función ecológica de los insectos como polinizadores importantes. Señala la importancia de la fertilización cruzada en "*Orchids"*, que impulsó la investigación en este grupo floral. Darwin enfatizó la importancia de la fertilización cruzada para la fertilidad y el vigor e ilustró el mecanismo que evolucionó en *Primula veris* para asegurar la fertilización cruzada.

El último libro de Darwin fue *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on Their Habits* (1881). Los científicos del suelo juzgan que este libro es un precursor sorprendente de las ciencias de la tierra, en

temas tan variados como la erosión, la transferencia de materia en una escala de los lechos de agua vastos, la alteración de los procesos paedogenéticos, ecología, el bio-funcionamiento del suelo y la paedo-arqueología.

Sin duda los escritos de Darwin son plenos de observaciones y comentarios ecológicos, su *Journal of Researches* (1839) y otros escritos derivados de su viaje en el *Beagle* fueron importantes fundamentos en la ciencia ecológica (Egerton 2010*b*); pero el clímax de sus contribuciones ecológicas estuvieron en el "*Origen de las Especies"*. Aunque Linnaeus sentó una base importante en 1749 con la economía de la naturaleza (Egerton 2007*b*:81– 82) creía en la inmutabilidad de las especies, creencia que fue rebatida en la primera mitad del siglo 19 cuando los naturalistas y sus hallazgos cambiaron este concepto, pero el algo más que se necesitaba para convertirse en el fundamento de la nueva ciencia ecológica fue aportado por la teoría evolutiva Darwin que se consolidó dos décadas después de su muerte.

LOS NATURALISTAS INGLESES EN LOS TIEMPOS DE DARWIN

Hooker, Huxley y Wallace fueron biólogos británicos de la era Victoriana del Imperio Británico, en este tiempo el gobierno inglés y sin duda otros gobiernos europeos también, tenían un interés profundo en la catalogación de las plantas y animales y más los de interés económico para sus gobiernos, al grado que financiaban a los científicos que quisieran incrementar el conocimiento en este campo mediante el descubrimiento de nuevos usos de la biota. Así que estos tres hombres estuvieron orgullosos de tomar estas oportunidades de avanzar en sus ciencias, como la biología y la biogeografía, ambas importantes para la construcción futura de la ciencia ecológica. Hooker, Huxley y Wallace también fueron los líderes de los naturalistas ingleses durante la revolución darwiniana e hicieron contribuciones sustanciales al pensamiento ecológico en muchas de sus publicaciones.

Joseph Dalton Hooker (1817–1911) fue hijo del botánico William Jackson Hooker (1785–1865), quién fue director del Kew Royal Botanic Gardens; alcanzó el mejor conocimiento de la distribución de las plantas vasculares, tal como lo hizo Wallace con el conocimiento sobre la distribución de los animales.

Inspirado por las crónicas de viaje de Humboldt y Darwin, tuvo las conexiones para obtener el puesto de cirujano asistente y naturalista, pero Hooker se acomodó como botánico con tareas más simples que las hechas por Darwin en sus viajes en los que colectaba animales, plantas y fósiles; Hooker además de colectar plantas, también realizó arrastres de redes de plancton, publicó los registros de las plantas que colectó y artículos breves sobre musgos y algas.

Su "*Botany of the Antarctic Voyage"* está compuesta de tres trabajos en seis volumenes: "*Flora Antarctica"* (dos partes, 1844–1847), "*Flora Nouvae-Zelandiae"* (dos partes, 1852–1855) y "*Flora Tasmaniae"* (dos partes, (1855–1860). Ya que el viaje antártico circunnavegó el Polo Sur, Hooker pudo comparar las floras de islas separadas como las Kerguelen, Auckland y las Falkland, encontrando similitudes entre ellas.

En la mayoría de los casos, estableció los hábitats y rangos de distribución de las numerosas especies que describió, comparó las floras regionalmente e intentó explicar las afinidades y diferencias considerando la existencia de "comunicaciones terrestres" entre las áreas en cuestión, considerando la presencia común de los órdenes superiores de plantas; en el caso de las plantas con esporas, explicaba que estas podían ser acarreadas grandes distancia por "*los vientos violentos y prevalecientes del oeste*", propuso que las plantas sub-antárticas bien adaptadas al frío aisladas de las montañas de Nueva Zelanda debieron ser dispersadas mientras que el clima era más frío, y que su distribución en las cimas de las montañas fue causada por el cambio a un clima cálido en las partes bajas.

Las observaciones sobre las correlaciones entre el clima y la vegetación que inició en el Antártico las continuó en un viaje a la India, ahí encontró que la botánica de la cordillera Parasnath era interesante, porque a pesar de la elevación no hubo un cambio en la flora como esperaba, no dudó en señalar que este se debía al clima seco y el suelo estéril de la zona, esto lo confirmó cuando describió la flora de los Montes Himalayas.

Thomas Henry Huxley (1825–1895) rápidamente fue aprendiz de los practicantes médicos, su ambición lo motivó a leer extensamente y a unirse a la Marina como cirujano asistente. En el viaje del *Rattlesnake* en las aguas costeras de Nueva Guinea de 1846–1850, estudió la anatomía de invertebrados como Coelenterata, Cefálopodos y Tunicata más que enfocarse en los corales.

Los descubrimientos de Huxley tuvieron implicaciones para la historia natural, como sus descripciones del tracto digestivo, anatomía reproductiva y distribución de estos grupos en los océanos, marcando la necesidad para los ecólogos modernos de aprender sobre la anatomía y la fisiología de los organismos que estudian.

Ernst Haeckel y "OECOLOGY," el estudio de la casa propia

"El origen de las especies" fue un éxito comercial inmediato, a pesar de que el texto se calificó como técnico por carecer de ilustraciones*, "Natürliche Schöpfungsgeschichte*" (La Historia Natural de la Creación) apareció en Alemania en 1868, escrito por un profesor de Zoología de la Universidad de Jena llamado Ernst Haeckel, la traducción al inglés incluyó el título completo "The Story of Creation: or the Development of the Earth and its Inhabitants by the Action of Natural Causes; a Popular Exposition of the Doctrine of Evolution in General, and that of Darwin, Goethe, and Lamarck in Particular" *(1876).*

Haeckel fue un seguidor entusiasta de Darwin y su libro introdujo la teoría evolutiva a un público lector amplio, aunque la versión de Haeckel no fue completamente relacionada a la de Darwin, sobre todo porque apoyaba la evolución pero difería acerca de que la selección natural fuese el mecanismo evolutivo único.

Él pensaba que Lamarck estuvo más cerca de la verdad, por sus aportes sobre la adquisición de las modificaciones físicas como adaptación a sus condiciones ambientales, las cuales podían ser heredadas a su progenie, creyó que la evolución ocurría en fases distintas, la primera consistió en el eslabón perdido entre los simios y humanos, en esos tiempos llamado *Pithecanthropus alalus* ("simio humano sin habla"), que luego fue corregido por el anatomista holandés Eugene Dubois (1858 –1940) que descubrió los restos fósiles del Hombre de Java, consideró que era el eslabón perdido de Haeckel y lo renombró como *Homo erectus*.

Haeckel fue un zoólogo hábil, especializado en anatomía de invertebrados, arregló a los organismos vivos de acuerdo a su propio orden evolutivo, proponiendo un árbol de la vida donde ubicó a los humanos en el pináculo, no olvidó agregar a los llamados "antropoides" como gibones, simios (incluyendo a los chimpancés) y humanos.

En "*The Story of Creation*", Haeckel expuso las ideas que había desarrollado en "*Generelle Morphologie der Organismen*" (Morfología General de los Organismos, 1866), en esta obra exploró las implicaciones de la evolución, en particular las relaciones entre los organismos vivos y su entorno, durante el desarrollo de este tema acuñó la palabra *Ökologie* para describir el estudio de esas relaciones, derivando la palabra de dos palabras griegas: oikos que significa casa y logos que significa discurso pero luego se extendió su significado a universo (logon) y ciencia; también acuñó otros términos de uso común en el lenguaje biológico como phylum, filogenia y el reino Protista. Los científicos no han hecho a un lado algunas de las ideas de Haeckel, particularmente aquella que "la ontogenia recapitula la filogenia", sobre todo a la luz del avance de la Biología del Desarrollo en los últimos siglos.

CÓMO ÖKOLOGIE SE VOLVIÓ "ECOLOGÍA"

Ernst Haeckel definió "Ökologie" en su "*Generelle Morphologie*" como "la ciencia comprehensiva de las relaciones de los organismos con el ambiente". Luego, en 1870, expandió la definición como sigue: "Por *Ökologie*, entendemos el cuerpo de conocimientos relacionados a la economía de la naturaleza- la investigación de las relaciones totales de los organismos tanto con su ambiente orgánico e inorgánico, incluyendo, sobre todo, las relaciones amistosas y hostiles con aquellos animales y plantas con las que entra en contacto directa o indirectamente- en una palabra, *Ökologie* es el estudio de esas interrelaciones complejas referidas por Darwin como las condiciones de la lucha por la existencia".

Esta idea inspiró al botánico danés Eugenius Bülow Warming (1841-1924), profesor de Botánica en el Royal Institute of Technology de Copenhagen, quien fue el primer científico que enseñó un curso universitario de ecología vegetal y que publicó un libro de texto de la disciplina titulado "*Plantesamfund: Grudtroek af den økologiske Plantegeografi*", traducido al inglés como "*Oecology of Plants: An Introduction to the Study of Plant Communities*" (1909).

Warming fue un geógrafo vegetal, como el botánico alemán Andreas Franz Wilhelm Schimper (1856-1901), ambos combinaron la aproximación de Haeckel a las comunidades de plantas con los descubrimientos acerca de la distribución de la vegetación que hizo Alexander von Humboldt. Su trabajo influyó a Karl Willdenow del Berlin Botanical Garden, quien tomó la oportunidad de la revisión necesaria de los esquemas sobre la vegetación para re-arreglarlo de acuerdo a líneas ecológicas.

Ya que el alfabeto inglés no tiene las letras ö o ø, oe se usa en su lugar, esta es la transliteración que hicieron los traductores con el libro usado por Warming, por ese tiempo la nueva ciencia fue conocida como "oecology", o alguna veces como "oikologie", usándose así hasta el tiempo que el libro de Warming empezó a caer en desuso; el interés sobre este nuevo tópico científico se extendió de Europa a los Estados Unidos, donde los botánicos pasaron por alto el uso de o y llamaron a su disciplina "**ecology**".

La escritura de la palabra se cambió finalmente de "oecology" a "ecology" después de una revisión realizada como una tarea posterior a un congreso botánico realizado en Madison, Wisconsin, en 1893, después de esta fecha se adoptó el uso de "ecology", traduciéndose al español como ecología.

Aparte del interés natural de conocer el origen del término que identifica a la ciencia que estudiamos aquí, en el momento que se adopta su uso también se refleja el interés de ese grupo de botánicos para investigar sobre las maneras en las que las plantas se adaptan a sus ambientes, en contraste al estudio tradicional de la fisiología vegetal basada en la investigación en el laboratorio.

Los fundadores de la nueva disciplina –los primeros ecólogos- también ampliaron los horizontes de los estudios taxonómicos, pues los colectores debieron poner mayor atención a los "ambientes" en los que recolectaban sus especímenes. "*Ecology*" o Ecología, no fue el único término que este grupo de botánicos procuró estandarizar, en un encuentro celebrado en Rochester, New York; el Botanical Club de la American Association for the Advancement of Science, dirigido por su primer director Nathaniel L. Britton (1857–1934), propusieron reglas para la denominación científica de las plantas, creando el Rochester Code que luego formalmente constituyó el American Code of Botanical Nomenclature.

LA NOCIÓN DE BIOCENOSIS: WALLACE Y MÖBIUS

Alfred Russel Wallace, contemporáneo y competidor intelectual de Charles Darwin, fue el primero en proponer una "geografía" de las especies animales. Varios autores coetáneos reconocieron que las especies no conviven independientes unas de otras, y se agruparon en grupos de plantas y de animales y después en comunidades de seres vivos o "biocenosis". El primer uso de este término se atribuye a Karl Möbius en 1877, pero desde 1825 el naturalista francés Adolphe Dureau de la Malle usó el término "asociación" para definir un ensamblaje de plantas individuales de diferentes especies.

LOS BANCOS DE OSTIÓN DE KARL MÖBIUS Y LA BIOCENOSIS

Por el año de 1868, el entonces ministro prusiano de agricultura, llamado Karl Möbius (1825-1908), además profesor de zoología de la Universidad de Kiel ubicada en la costa del mar Báltico, investigaba la salud y la viabilidad económica de los bancos de ostión en la bahía de Kiel.

En aquellos días los ostiones locales llamadas "Schleswig" eran una delicadeza gastronómica famosa y cara; algunas se servían en los banquetes de cumpleaños de la Zarina Catalina II en San Petersburgo; por su carácter natural, se diferenciaban de las cultivadas y por ello su mercado se ampliaba al resto de Europa, de ahí el interés del gobierno prusiano de aprovechar los mercados europeos lejanos, alcanzables gracias a la expansión de las redes ferroviarias.

Entonces Möbius inició el estudio de estos ostiones, llegando a conclusiones para su manejo futuro; en su reporte publicado en 1870 con el nombre de "*Die Auster und die Austerwirthschaft (Los ostiones y su cultivo)"* escribió lo siguiente:

"Si los bancos de ostión permanecen productivos permanentemente para el beneficio general de los ciudadanos de un estado, como también para los habitantes de la costa, entonces la extensión de la pesquería de ostión no será determinada por los requerimientos de los consumidores sino por los precios de los ostiones y por los incrementos anuales de crecimiento".

Möbius reconoció la necesidad de lo que ahora llamamos manejo sostenible, señalando que las cosechas tomadas de la población natural no deberían exceder la proporción del número de individuos que se reclutan a la población en cada año. Desafortunadamente, aunque no sorprende, esta propuesta se ignoró en su momento; los ostiones fueron colectados con mayor rapidez respecto a sus ritmos de reproducción y crecimiento, el resultado fue que la pesquería de los ostiones Schleswig decayó años después.

El reporte de Möbius sobre los bancos de ostión de la Bahía de Kiel fue muy detallado, en el describió a todos los animales invertebrados que encontró, a sus relaciones tanto entre ellos como con el ambiente circundante, en ese reporte acota el siguiente pasaje:

"*Cada especie que vive aquí está representada por el mayor número de individuos que pueden crecer y madurar en las condiciones que los rodean, pero en todas las especies el número de individuos que llegan a la madurez en cada periodo de crianza es mucho más pequeño que el número de gérmenes* producidos en ese tiempo.*

El número total de individuos maduros de todas las especies que conviven juntos en cualquier región es la suma de los sobrevivientes de todos los gérmenes que han sido producidos en todos los periodos de crianza y reproducción pasados; y esta suma de gérmenes maduros representa un cierto quantum de vida que entra en un cierto número de individuos, los cuales como lo hace la vida, ganan permanencia por medio de la transmisión.

La ciencia no posee aún, alguna palabra por la cual la comunidad de seres vivientes sea designada; ninguna palabra para una comunidad donde la suma de las especies y los individuos sea limitada mutualmente y seleccionada por las condiciones de vida promedio externas, teniendo por medio de la transmisión, la posesión continua de un cierto territorio definido. Propongo la palabra ***biocoenosis*** *para dicha comunidad. Cualquier cambio de los factores relacionados la biocoenosis produce cambios en los otros factores de la misma".*

En 1904, los botánicos Carl Joseph Schröter(1855-1939) y Oskar von Kirchner (1851–1925) extendieron el concepto de biocenosis en su escrito "*Die Vegetation des Bodensees"* (La vegetación del Bodensee); el Bodensee también conocido como Lago Constanza, se ubica en la frontera de tres países: Alemania, Suiza y Austria; en este escrito también presentan el término ***sinecología****,* el cual definen como el estudio completo de las comunidades vivientes también autoecología, que es el estudio de los organismos sencillos y las poblaciones pequeñas. En los primeros años del siglo XX, los biólogos se ocuparon intensamente en definir conceptos ecológicos de forma tal que la ciencia de la ecología empezó a adquirir su propio vocabulario.

Stephen Forbes y "The Lake as a Microcosm"

En febrero de 1887, Stephen Forbes (1844-1930), profesor de zoología y entomología de Illinois State University y entomólogo estatal, presentó el escrito *"The Lake as a Microcosm"* en un encuentro de la Peoria Scientific Association, posteriormente este escrito se publicó en el Bulletin of the Scientific Association.

Forbes también publicó escritos sobre la alimentación de las aves y de peces; parece que este campo estimuló su interés en los organismos lacustrinos, investigando en muchos de los lagos de Illinois, Wisconsin y en el lago Michigan; al ser nombrado como entomólogo del estado de Illinois, su trabajo se concentró más en los insectos, por lo que destinó menos tiempo al estudio de la vida en los lagos.

Su escrito reveló una nueva forma de observar a las plantas y a los animales, antes de iniciar su descripción detallada de la vida lacustre, Forbes introdujo el tema con los siguientes párrafos:

"Los animales de un cuerpo de agua están, marcadamente aislados como un todo, cercanamente relacionados entre ellos mismos y en todos sus intereses, pero muy lejos de ser independientes de la tierra de su alrededor, si cada animal terrestre fuera aniquilado súbitamente, sería indudable que pasaría largo tiempo antes que la multitud general de los habitantes del lago sintiera los efectos de este evento de manera importante. En un cuerpo de agua sencillo uno encuentra un equilibrio y actividad de la vida orgánica más completo e independiente que en un cuerpo terrestre igual, es una isleta de vida inferior más antigua en medio de la vida superior más reciente de la región que le rodea. Forma un pequeño mundo dentro de sí mismo, - un microcosmos en el cual todas las fuerzas elementales están trabajando en el juego de la vida hasta su plenitud - pero en una escala tan pequeña para llevarla fácilmente dentro de la comprensión mental."

"Aquí podemos ver con más claridad lo que podemos llamar como la sensibilidad de un organismo de dicho complejo orgánico, expresado por el hecho que lo que sea que afecte a la especie le pertenece, y rápidamente debe tener algún tipo de influencia sobre el ensamblaje completo. Entonces estaríamos ante la imposibilidad de estudiar cualquier forma completamente, fuera de relación con las otras formas -, por ello se da la necesidad de realizar una investigación comprensible del todo como una condición para el entendimiento satisfactorio de cualquier parte".

En este escrito, que fue elaborado antes que Möbius escribiera acerca de las biocenosis formadas por las comunidades del banco de ostiones de la Bahía Kiel, Forbes insistió que las especies pueden ser entendidas completamente solo mediante su estudio en su contexto ecológico; en un evento de la Universidad de Illinois, que conmemoró la vida y obra de Forbes, el zoólogo H. J. van Cleave señaló lo siguiente:

"Muy temprano en su programa, él se impresionó con la significancia de las interrelaciones entre los organismos y su ambiente. Antes que la ecología se hubiera concebido como una progenie de las ciencias biológicas, el Profesor Forbes adoptó el punto de vista ecológico en sus escritos publicados…este punto de vista ecológico ha dominado el programa de investigación entero."

FRANCOIS ALPHONSE FOREL Y LOS HABITANTES DE LAC LÉMAN

En la Universidad de Ginebra, Suiza, existe el Institut F. A. Forel, dedicado al estudio de los lagos y los ríos, su nombre hace onomástico a François-Alphonse Forel (1841–1912), científico suizo que fundó el estudio de lo que ahora llamamos limnología, por su ubicación a la orilla del lago que es el segundo en extensión de toda Europa, por lo que la ubicación de este Instituto no pudo ser mejor.

Entre 1872 y 1875, F. A. Forel publicó una obra de tres volúmenes: *"Le Léman: Monographie limnologique"* (*El Léman: Monografía Limnológica*), describiendo el lago y las comunidades de los organismos que lo habitaban. En las siguientes palabras del primer CAPITULO, Forel explicó cómo acuñó la palabra *limnología*:

"El objeto de este libro trata con la parte de la Tierra y por supuesto, su geografía, la geografía de los océanos es llamada oceanografía. Pero un lago, tan grande como pueda ser, no tiene significado como un océano, su área limitada le da una característica especial que es muy diferente a la del océano sin fin.

He encontrado una palabra más modesta para describir mis investigaciones, dicha palabra es limnografía. Pero como un limnografo es un aparato para medir el nivel del agua de los lagos, he acuñado la nueva palabra ***limnología****. La limnología es en hecho, la oceanografía de los lagos."*

Forel fue el primer científico (mejor dicho, limnólogo) en estudiar un tipo de olas que se forman en los lagos muy extensos, estas olas se denominan seiches; estos seiches se forman cuando las corrientes de viento cruzan la superficie del lago alternando la presión del aire sobre la superficie del agua, lo que puede hacer que el agua oscile rítmicamente, produciendo estas olas estacionarias que permanecen de varios minutos a algunos días.

Otro tema de su interés fueron las *corrientes de densidad* típicas de los lagos alpinos que reciben aguas de glaciares, estas aguas por su origen son muy frías y densas por que acarrean materiales terrígenos, la diferencia de temperatura respecto a las aguas superficiales calentadas por el sol tienden a permitir que se separen provocando que las aguas de menor temperatura y mayor densidad se hundan hacia el fondo del lago, produciendo corrientes. Forel describió los seiches y las corrientes de densidad entre otros temas, en el libro referente de la limnología: "*Handbuch der Seenkunde"* (Manual de la Ciencia de Lagos), publicado en 1901.

EDWARD FORBES Y PHILIP GOSSE EN LOS INICIOS DE LA INVESTIGACIÓN ECOLÓGICA MARINA

Edward Forbes fue un naturalista británico que centró las actividades de investigación marina en aguas europeas, en tanto Philip Gosse como naturalista autodidacta alcanzó prominencia como conductor de investigaciones originales y como un popularizador de la vida marina costera. Antes de su tiempo, varios naturalistas hicieron contribuciones notables pero individuales y aisladas que por sí mismas no crearon un movimiento científico.

Es el caso del conde italiano Luigi Ferdinando Marsigli (1658–1730), que escribió el primer tratado de oceanografía. El término "oceanografía" es anacrónico, pero indica la temática de su "*Brieve ristretto del saggio fisico intorno alla storia del mare*" (1711), que en 1725 se expandió al francés con el nombre de "*Histoire physique de la mer*", su obra incluye estudios del ambiente físico y sobre la vida marina. El usó una draga para colectar ostras y un artefacto para esponjas, sargazos y corales de las aguas someras del mar Adriático a lo largo de la costa mediterránea francesa.

Las observaciones de Marsigli en 1681 de las corrientes en el Bosporus se tradujeron al inglés. Un físico-naturalista italiano Vitaliano Donati (1713–1763), publicó un ensayo sobre la historia natural del mar Adriático en Venecia (1750), luego Abraham Trembley lo resumió para la Royal Society's Philosophical Transactions en 1756; el libro de Donati se tradujo al francés en 1758.

El naturalista inglés John Ellis (1710–1776), publicó "*Essay towards a Natural History of the Corallines*" (1755), que ilustró profusamente y señala que los corales son animales, no plantas. En la década de 1770, el danés Otto Frederik Müller (1730–1784) fue el primero en colectar en las profundidades de los fiordos del sur de Noruega, empleando una draga para ostras modificada, describiendo muchos organismos marinos, con lo que inició la "*Zoologia Danica*" (1779–1784).

La biología marina tuvo un inicio temprano en Francia, dos naturalistas franceses: François Péron (1775–1810) y Charles-Alexandre Lesueur (1778–1846), fueron los primeros en usar redes de cuchara para estudiar a los organismos de las superficies oceánicas durante una expedición francesa a Australia entre 1801 a 1804. Péron y Lesueur hicieron colectas de plancton en la expedición, después lo hicieron en el mar Mediterráneo, publicando sus hallazgos en algunos reportes.

En 1815, Lesueur continuó haciendo trabajo de campo en América, en las costas neoyorquinas y de Barbados, sus investigaciones las publicó en 1817. Esta rama de investigación fué seguida por Jean-Victor Audouin (1797–1841) y Henri Milne-Edwards (1800–1885), quienes trabajaron en las costas de Normandía y de Bretaña, fundaron la biología marina francesa entre 1826–1829; Edward Forbes en 1859,

agradeció su "*Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France"* de 1832, como "*el primer impulso a la investigación científica de la distribución de los animales marinos*".

En Inglaterra la biología marina inició con una orientación práctica. Por ejemplo, William Scoresby Jr. (1789–1857) después de ser profesor en la Universidad de Edinburgh se convirtió en capitán de un barco ballenero, el profesor de Historia Natural Robert Jameson lo valoró en su obra "*Account of the Arctic Regions, with a History and Description of the Northern Whale-Fishery"* (1820), en el Volumen I presenta una historia natural del Ártico y el Volumen II trata sobre las ballenas. El Volumen I incluye geografía, una investigación hidrográfica del mar de Greenland, la meteorología, y una investigación de mamíferos acuáticos y terrestres, de aves, peces, crustáceos y gusanos.

En 1823, en la reunión de la Zoological Society of London, el entomólogo William Kirby comentó el progreso lento de la descripción de los invertebrados acuáticos. El zoólogo Robert E. Grant (1793–1874), de la Universidad de Edimburgo en 1827 siguió esta línea de trabajo, lo suficiente para motivar el interés posterior de Charles Darwin en los animales marinos de aguas someras y para abogar por la evolución Lamarckiana; aunque Grant no persuadió a Darwin para que aceptara la teoría de Lamarck, si logró que se impresionara con el trabajo de Lamarck como zoólogo, tanto como para hacer su propia copia de la clasificación de invertebrados del libro "*Système des animaux sans vertebres"* (1801).

John Vaughan Thompson (1779–1847) cirujano del ejército inglés, fue un naturalista que describió el uso de los que ahora reconocemos como una red de plancton . Pero fue precedido en su uso por John Cranch, que usó una red similar en la expedición de James Tuckey al Congo en abril de 1816. Thompson la usó por primera vez en 1816, mientras regresaba de Mauricio, pero publicó sus resultados hasta 1830. Para lograr esto, arrastró una capucha de muselina de la popa del barco y atrapó "una profusión de animales marinos casi invisibles mientras están en el mar, como para inducir su uso continuo en cada oportunidad favorable".

Los estudios de Thompson sobre el plancton le permitieron descubrir que los crustáceos pasan por diferentes etapas metamórficas conforme crecen y que los bálanos son crustáceos, no moluscos como se pensaba, publicando sus hallazgos en revistas científicas y en panfletos propios entre 1828–1834.

Charles Darwin (1809–1882) fue el siguiente usuario de una red de plancton, durante el viaje del *Beagle*, empezando el 10 de enero de 1832. Darwin pudo ser el primero en discutir que muchos organismos asociados al sargazo (*Fucus giganticus*), se relacionaban en una red trófica compleja. También estudió a los corales de los océanos Atlántico y Pacífico, desarrollando su teoría sobre la formación de los arrecifes de coral de 1842.

De Edward Forbes Jr. (1815–1854), llama la atención su precocidad científica, a la edad de siete inició su colección de especímenes, iniciando un pequeño museo doméstico, a los doce años escribió "*A Manual of British Natural History in all its Departments",* aunque estudió Arte, cambió al estudio de la medicina, pero mostró mayor atención a los cursos de Historia Natural, abandonando la carrera médica, en 1834 publicó en *University Journal* de la Universidad de Edinburgh su primera nota científica "*On British Species of Patella*", señalando hábitats y localidades de estos moluscos, en 1835 empezó la publicación de "*Records of the results of dredging in the Irish Sea*" (1836), en los que describe especies nuevas de moluscos.

Forbes también publicó información científica sobre ecología vegetal, después de un viaje por los Alpes publicó notas científicas como "*On the Comparative Elevation of Testacea in the Alps*" (1837), señalando que "*la influencia de la elevación sobre la distribución de las plantas es un tema popular hoy en día por los botánicos, mientras que la misma influencia sobre los animales es negada*" esta aseveración la hizo especialmente hacia los invertebrados, en este trabajo solo presentó el listado de especies de caracoles encontrados a diferentes elevaciones y en diferentes tipos de vegetación, sin hacer generalizaciones, dibujos y conclusiones.

Luego inició un proyecto más ambicioso que presentó a la British Association for Advancement of Science en 1838 y 1839 sobre la distribución de los moluscos pulmonados, con sus resultados estableció seis distritos naturales para los moluscos de agua dulce en Europa y diez distritos más pequeños (él fue el primero en llamarlos provincias) para las islas británicas. Con estos hallazgos y la adición de información de factores como topografía, clima y tipo de roca construyó las relaciones entre las especies de moluscos y estos factores del ambiente, proponiendo una línea de trabajo más enfocada a la explicación de los procesos ecológicos involucrando directamente a los animales.

OSCAR DRUDE Y LAS COMUNIDADES DE PLANTAS.

Un mapa de un atlas geográfico puede describir una gran área cubierta por un tipo particular de vegetación natural, como el bosque boreal, el bosque tropical o el desierto, aunque en el mapa esto puede ser eficaz, a una escala menor está lejos de serlo.

Un visitante al arribar a un área encontrará diferencias locales amplias, por ejemplo, un desierto no es tan completamente árido, ni pleno de dunas o rocas desnudas, los oasis son evidencia de la presencia de vegetación exuberante.

Un bosque boreal ubicado en el cinturón latitudinal de Norte América y Eurasia, es dominado por plantas coníferas como pinos, abetos y cedros, pero presenta las cimas de montes y montañas desprovistas de vegetación, esta forma de vegetación tampoco crece en valles ribereños y alrededor de las costas de los lagos.

En 1896, Oscar Drude (1852-1933), entonces director del Dresden Botanical Gardens, publicó "*Die Ökologie der Pflanzen"* (Ecología de las Plantas), en este libro mostró que los factores locales, como colinas, valles y las variaciones locales de temperatura y precipitación pluvial influyen en la composición de las comunidades vegetales, con esta obra se convirtió en uno de los fundadores de la ecología vegetal.

Drude fue autor y coautor de varios trabajos importantes, el primero fue el "*Atlas der Pflanzenverbreitung"* (Atlas de Distribución de las Plantas, 1887), también el *"Handbuch der Pflanzengeographie"* (Manual de Geografía de las Plantas), coeditó con Adolf Engler (1844-1930) "*Die Vegetation der Erde"* (La Vegetación de la Tierra), que se publicó entre 1896 y 1928.

El primer científico que definió y uso la frase "bosque tropical lluvioso" fue el botánico y geógrafo vegetal alemán Andreas Franz Wilhelm Schimper (1856–1901), en "*Pflanzengeographie auf Physiologischer Grundlage"* publicado en 1898; la primera edición en inglés se presentó en 1903 con el título "*Plant Geography on a Physiological Basis*".

En el trabajo de Schimper el "bosque tropical lluvioso" se definió como "*de carácter siempre verde, higrófilo, al menos de treinta metros de altura, rico en lianas de tallo grueso y en la vegetación también hay herbáceas epífitas*", esta sigue siendo una definición que permanece en uso hoy en día.

Según Schimper, Las lianas son plantas trepadoras que cuelgan libres; las epífitas son plantas que crecen en la superficie de otras plantas, usándolos como hospederos que las sostienen pero no son parásitas, también observó que en el clima templado de Europa, casi toda de tierras bajas con granjas, los cambios locales en las comunidades vegetales no fueron tan evidentes.

La geografía de las plantas condujo a la Fitosociología, esta última se empezó a desarrollar cuando los botánicos europeos comenzaron a viajar en el mundo, conociendo de primera mano la vegetación de los trópicos húmedos, los desiertos tropicales y las tundras.

JOSIAS BRAUN-BLANQUET Y LA FITOSOCIOLOGÍA

En esta corriente, August Grisebach (1814–1879) fue uno de los botánicos más influyentes en la Europa de su tiempo, como taxónomo desarrolló una manera de identificar y denominar grandes unidades de vegetación y las describió en su libro "*Die Vegetation der Erde nach Ihrer Klimatischen Anordnung"* (The vegetation of the Earth after its climatic arrangement), publicado en dos volúmenes en 1872, el trabajo de Grisebach guió el concepto de provincial floral, la cual es una gran área que soporta un tipo distintivo de vegetación con muchas especies endémicas.

Grisebach aportó el patrón para el abordaje de los ecólogos vegetales europeos, adoptando el estudio de las comunidades vegetales, los científicos quienes lo desarrollaron completamente produjeron un esquema de clasificación completo, entre ellos Josias Braun-Blanquet (1884–1990).

Durante su vida, Braun-Blanquet dominó la fitosociología europea mediante el grupo de científicos que agrupó bajo su guía, este grupo fue conocido como la Escuela de Zurich de Fitosociología y desde 1930, cuando el equipo se movió a Montpellier, Francia, se le conoció como Escuela de Zurich-Montpellier. La localidad se movió debido a que Braun-Blanquet fue nombrado director de la nueva Estación Internacional para la Botánica Alpina y Mediterránea, precisamente en esa localidad.

En el tiempo que Braun-Blanquet desarrolló su método, los ecólogos vegetales estaban divididos en dos grupos, uno concentrado en la fisiología de las plantas y el otro en la clasificación. Braun-Blanquet favoreció la aproximación de la clasificación, procurando que se extendiera para cubrir comunidades completas de plantas, en los hechos dedicaba poco tiempo a los botánicos que no estaban entrenados en taxonomía y que no eran capaces de identificar a las plantas en los trabajos de campo.

La aproximación de la Escuela de Zurich–Montpellier, fue académica en el sentido que trabajó con la clasificación de las comunidades vegetales sin necesidad de relacionarla con las necesidades prácticas agrícolas o de conservación. El trabajo de esta escuela predominó en la Europa Continental, pues en el Reino Unido se adoptaron las líneas de trabajo desarrolladas en los Estados Unidos.

La Escuela de Zurich-Montpellier tuvo dos rivales académicos europeos, uno en Suecia y el otro en Estonia; la escuela de Estonia la estableció el Profesor Teodor Lippmaa (1892-1943) en la Universidad de Tartu; como tarea primera hicieron el mapa de la distribución de la vegetación en el país, esta actividad concluyó en 1955. Las comunidades vegetales se agruparon en asociaciones con base en el tipo de suelo, y las asociaciones se agruparon de acuerdo a las especies de plantas dominantes y la cantidad de agua que tenían disponible, el agrupamiento se esquematizó en un gradiente de ambientes áridos a más húmedos.

La escuela sueca fue fundada por Gustaf Einar du Rietz (1895-1967) en 1929. Du Rietz se convirtió en profesor de Botánica en la Universidad de Upsala en 1934, por ello su escuela es conocida como la Escuela de Fitosociología de Upsala, que en un principio se desarrolló de manera independiente a la Escuela de Zurich-Montpellier, sin embargo, las dos escuelas se desempeñaron sobre ideas similares. Hoy en día estas escuelas difieren solo en el énfasis que colocan en varios aspectos de sus clasificaciones.

EUGENIUS WARMING, LA ECOLOGÍA DE LAS PLANTAS Y LA CONSOLIDACIÓN DE LA ECOLOGÍA COMO DISCIPLINA

Mientras Darwin se enfocó en la competencia como una fuerza selectiva, Eugene Warming (1841–1924), consideró una nueva disciplina que tomó en cuenta a los factores abióticos del ambiente como los condicionantes en la formación de los ensamblajes de especies en las comunidades bióticas. Antes de Warming, la ecología se enfocó en la naturaleza descriptiva de la naturaleza florística y faunística.

Warming asumió que las plantas como organismos vivos, también tienen relaciones entre sí; durante el siglo XVIII los geógrafos botánicos graficaron la distribución de las familias de plantas en grandes áreas del mundo y notaron que algunos tipos de plantas ocurrían juntas, las plantas formaban comunidades y los botánicos comenzaron a estudiar esas comunidades; estos esquemas de trabajo esbozaron el desarrollo de otra rama de la ecología: la Fitosociología, que es la clasificación de las comunidades de plantas de acuerdo a las características e interacciones de las plantas. El objetivo de esta nueva disciplina fue el explicar por qué las especies pueden ocupar hábitats similares, a pesar de proceder de linajes filogenéticos diferentes, considerando sus experiencias personales sobre el "cerrado" brasileño y el "finnmark" de Dinamarca, Noruega y Groenlandia.

Eugenius Warming fue profesor de Botánica del Instituto Real de Tecnología de Copenhagen, fue el primero en diseñar e impartir un curso de Ecología Vegetal y el primero en publicar un libro con el tópico "Ecología", inspirado por la propuesta de Ernst Haeckel sobre la descripción del estudio de los organismos como comunidades.

Warming fue reconocido como un maestro excelente a pesar que escribía en su lengua nativa, el danés, sus ideas fueron muy influyentes entre el gremio de científicos de lengua inglesa, una vez que su texto "*Plantesamfund: Grundtræk af den økologiske Plantegeografi*" se tradujo a otros idiomas. La primera traducción al inglés "*Oecology of Plants: An introduction to the study of plant-communities*", se publicó en 1909, esta versión inspiró el trabajo de protoecólogos norteamericanos como Arthur Tansley, Henry Chandler Cowles y Frederic Clements.

Warming basó su enseñanza en su texto, en este aportaba una introducción a los biomas principales del mundo, considerando que la ubicación de estos se asocia a las grandes regiones climáticas, también explicaba cómo las comunidades tendían a resolver los problemas ambientales de maneras similares, redundando que los ambientes similares usualmente estaban formados por comunidades similares, aunque pudieran estar constituidas por especies diferentes, pero sobrevivían por su capacidad de adaptación a las condiciones de vidas a pesar de sus diferencias.

Por ejemplo, las cactáceas están adaptadas a las condiciones áridas y son comunes naturalmente en América, sus equivalentes en el Viejo Mundo son las euforbias que se encuentran en los desiertos africanos, algunas de ellas son tan similares a los cactos que es difícil separarlas por su morfología.

La reptación lateral, método de locomoción que les permite a las serpientes desplazarse a través de la arena se asocia a la víbora de cascabel *Crotalus cerastes*; pero este procedimiento también se ha reconocido en tres serpientes de los desiertos del Viejo Mundo, estos y numerosos ejemplos más reforzaron el punto de vista de Warming acerca de la adaptación a las condiciones locales, asumiendo que las presiones físicas y químicas similares del ambiente producen plantas y animales de apariencia y conducta similares en diferentes lugares del mundo.

Aunque fue un creyente ferviente de la adaptación, Warming nunca aceptó la Teoría de Darwin de la evolución por la selección natural, más bien consideraba que las características que adquirían los organismos durante su vida podían ser heredadas a su progenie, según él, esta era la manera en la que procedía la evolución.

ARTHUR G. TANSLEY, EXPLORADOR DE LAS PLANTAS BRITÁNICAS

Arthur G. Tansley (1871–1955) fue uno de los ecólogos más influyentes del siglo XX, hizo de la ecología una disciplina científica profesional, además de ser un profesor efectivo y escritor talentoso.

En particular, promovió el pensamiento ecológico hacia evitar comparaciones de los procesos ecológicos con las sociedades humanas, por la insistencia de la creación de definiciones estrictas muy en boga en su tiempo; aunque también lo usó, desaprobó el empleo de palabras como comunidad y vecindad para describir grupos de plantas y animales en sus arreglos espaciales, argumentaba lo inapropiado de escribir de entes no humanos con lenguaje alusivo a las sociedades humanas.

Tansley también objetó al término organismo cuando se aplicaba tanto a plantas como a los animales porque estos son muy diferentes, tampoco aceptó la superioridad asumida del clímax del superorganismo que propuso Clements, aunque aprobaba fuertemente el esquema general que se presentó en el libro "*Plant Sucession"* (1916). En el prefacio de su libro de texto *"Practical Plant Ecology"* del 1923, Tansley escribió lo siguiente:

"*El clímax principal de las unidades de vegetación – asociación, consociación y sociedad- son adoptadas del esquema de Clements, estas parecen las unidades de trabajo más satisfactorias para el autor y han sido usadas exitosamente por varios de los mejores y más recientes trabajadores británicos. Sin embargo, la concepción de*

clímax no está restringida al clímax climácico, pero se aplica a cualquier comunidad relativamente estable y bien caracterizada, determinada por cualquier combinación actual de factores persistentes, incluyendo los factores abióticos".

Tansley advirtió a sus lectores de comenzar sus estudios de ecología estudiando la ecología vegetal, que como rama de estudio podía ser abordada con más facilidad, pero incluyendo la influencia de los animales y los humanos, *"El hombre ocupa una posición única que le permite extender su control sobre la naturaleza"*, lo anterior lo condujo al siguiente pasaje en el que expresa una visión europea que difiere de la visión de Clements acerca de las praderas no perturbadas:

"*Entonces cualquier cosa que sea como un estudio ecológico completo de una comunidad vegetal, necesariamente incluye el estudio de los animales que viven y se alimentan de ella. La influencia humana sobre las comunidades vegetales es de importancia primaria en todas hasta las más inhabitadas y las más esparcidas en las regiones inhabitadas de la Tierra… no podemos olvidar la huella de las actividades humanas pasadas y presentes y sus efectos en la vegetación de los países que han estado habitados y densamente poblados como los de Europa central y oriental*".

En la edición revisada de 1946, Tansley explicó el concepto del ecosistema, él planteó el término bioma en un sentido diferente del uso moderno, usándolo para describir *"el complejo completo de organismos –tanto plantas y animales- que viven juntos naturalmente como una unidad sociológica"* y continua:

"Una concepción más amplia también incluye con el bioma a los factores físicos y químicos del ambiente o hábitat del bioma -aquellos factores que hemos considerado bajo los encabezados del clima y del suelo- como partes del sistema físico, el cual podemos llamar un ecosistema, porque está basado en el oikos u hogar de un bioma particular"

Tansley usó primero el término *ecosistema* en *"The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms,"* artículo publicado en *Ecology* en 1935, pero el primero en acuñar este término fue el botánico británico Arthur Roy Clapham (1904–1990) quien respondió a una pregunta expresa de Tansley sobre qué pensaba sobre una palabra que describiera a los componentes físicos, químicos y biológicos de un ambiente cuando estos se consideran en un conjunto.

También señaló la necesidad de aumentar el apoyo público para obtener el financiamiento necesario para establecer a la ecología como una disciplina. En 1902, fundó *The New Phytologist*, revista científica de la cual fue editor hasta 1931, en 1927 alcanzó el cargo de Sherardian Professor de Botánica en la University of Oxford, hasta su retiro en 1939.

En 1904, en colaboración con el botánico escocés William Wright Smith (1875–1956), Tansley estableció el Committee for the Survey and Study of British Vegetation; por muchos años Smith fue profesor real de Botánica en la University of Edinburgh, encargado real del Royal Botanic Garden de Edimburgo y botánico de la Reina en Escocia. De 1944 a 1949, fue presidente de la Royal Society of Edinburgh, que tenía como objetivo elaborar un mapa de la vegetación de las Islas Británicas; en 1911 el equipo de científicos se comprometió en la tarea de publicar sus resultados en "*Types of British Vegetation"*, editado por Tansley, además de ser uno de los contribuyentes principales a la obra. En abril de 1913, este grupo fundó la British Ecological Society, Tansley fue su primer presidente y en 1916 esta Sociedad fundó el Journal of Ecology, de la que fue su editor principal hasta 1938.

En "*Types of British Vegetation"* Tansley y sus coautores muestran que un intervalo amplio de factores, incluyendo las actividades humanas pasadas y presentes, afectan la vegetación de un área. También condujo una revisión de todos los registros de la vegetación británica, enlazando estos temas con los factores externos que producen los patrones de vegetación descritos en el libro, este tópico constituyó el tema principal del libro "*The British Islands and their vegetation"*, esta obra constituyó su mayor alcance científico literario, también hizo una versión sinóptica en 1949 denominada *"Britain´s Green Mantle"*.

Durante la primera mitad del siglo XX, en Europa creció la presión popular alrededor de la conservación de los hábitats naturales y las especies que los habitan. En Gran Bretaña fue imposible establecer áreas de protección parecidas a los parques nacionales y refugios naturales de los Estados Unidos, pero áreas de dimensiones menores se designaron como reservas naturales protegiéndolas del avance de los desarrollos urbanos e industriales. Al fin de la Segunda Guerra Mundial la cantidad de reservas naturales permitió justificadamente la creación del Wild Life Conservation Committee para identificar otras áreas potenciales de conservación; Tansley ofreció argumentos para la creación de un número mayor de áreas naturales en su libro "*Our Heritage of Wild Nature"* publicado en *1945.*

Julian Huxley (1877-1945) fue el primer decano de ese comité, pero en 1946 lo abandonó para encabezar la recién formada UNESCO, Tansley lo sustituyó en 1949, estableció la Conservación de la Naturaleza, para administrar el manejo estatal de las reservas naturales en Inglaterra y para promover la investigación ecológica. Tansley permaneció como decano hasta 1953; desde 1947 a 1953 también fue presidente del Council for the Promotion of Field Studies para después retirarse.

CHARLES ELTON Y LA REGULACIÓN DE LAS POBLACIONES

Las ratas y ratones han sido plagas serias por años, estos animales han encontrado su forma de vivir a partir de los residuos de los humanos, contaminando lo que no consumen, transmitiendo enfermedades; otros animales menos desagradables como los conejos también han sido plagas en países de Europa como la Gran Bretaña, ya que se alimentan de pastos que son el alimento del ganado usado para consumo humano, en este país esta relación parecía una costumbre hasta los albores de la Segunda Guerra Mundial, pues Gran Bretaña importaba el 60% de sus alimentos, la amenaza del bloqueo naval alemán y el ataque de los buques mercantes generó una problemática alimenticia seria.

El Consejo de Investigación Agrícola buscando formas de controlar esta plaga solicitó ayuda del Bureau of Animal Population en la University of Oxford. El grupo de investigadores internacionales les propuso métodos de control para prevenir la pérdida de alimentos y contribuir a la disminución del racionamiento alimenticio.

En 1932 el Bureau of Animal Population fue encabezado por Charles Elton (1900-1991), un zoólogo que creía que los animales se estudian mejor en su estado natural; esta actitud lo llevó a sustituir el énfasis del estudio de la zoología utilizando la anatomía comparativa por un enfoque más ecológico, al tiempo a convertirse en el ecólogo animal más influyente de Gran Bretaña; sustituyendo la visión del Naturalismo por estudios que incluyeron la medición, documentación de detalles conductuales y la ejecución de experimentos, al mismo tiempo que Arthur Tansley transformó la ecología vegetal en una disciplina rigurosa, Elton hizo lo propio con la ecología animal.

El Bureau of Animal Population adquirió gran reputación internacional por su excelencia científica. También en 1932, persuadió a la British Ecological Society para lanzar el *Journal of Animal Ecology,* Charles Elton fue su editor de 1932 a 1935.

Elton consideró a Alexander von Humboldt como el posible primer ecólogo, debido a que escribió sobre el mundo natural como un todo para revelar las relaciones complejas que gobiernan el destino de plantas y animales. En este sentido su influencia intelectual más grande provino de Victor E. Shelford y su libro donde describió su investigación sobre las comunidades animales alrededor de Chicago.

En 1921, el Biólogo Julian Huxley reclutó a Elton como asistente en un viaje de campo a Spitzbergen en el Ártico noruego; Elton participó en la investigación de la ecología de los animales nativos, usando los métodos de Shelford, volvió a visitar esta localidad en los años de 1923, 1924 y 1930; esta experiencia causó que la Hudson's Bay Company le ofreciera una investigación sobre las fluctuaciones de largo plazo de los animales usados en peletería por esta empresa en el norte de Canadá usando los registros de los tramperos desde 1796.

Elton trabajó para la compañía de 1925 a 1931, en 1932 estableció el Bureau of Animal Population en Oxford University, que atrajo rápidamente a científicos de todo el mundo y adquirió una reputación

Elton publicó *"Animal Ecology"* en 1927, este fue el libro de texto que promovió el término nicho, usado en primero por el zoólogo estadounidense Joseph Grinnell (1877-1939), en ese entonces director del Museo de Zoología de Vertebrados de la Universidad de California en Berkeley. Elton escribió que "es conveniente tener un término que describa el estatus de un animal en su comunidad, para indicar que es lo que está haciendo y no meramente que es lo que parece y el término usado es nicho". En el mismo libro introdujo las pirámides de números, como un método para representar gráficamente los niveles tróficos de un ecosistema, posteriormente se agregaron las pirámides de energía y de biomasa, estas pirámides son llamadas Eltonianas.

Su libro de 1930 "*Animal Ecology and Evolution"* desafió varias ideas ampliamente aceptadas en su tiempo, como se muestra en las siguientes palabras:

"*El balance de la naturaleza no existe, y posiblemente nunca ha existido; los números de los animales silvestres varían en mayor o menor extensión y las variaciones son irregulares en periodo y también son irregulares en amplitud. Cada variación en los números de una especie causa repercusiones directas e indirectas en los números de otras y desde que muchas de ellas están variando independientemente en sus números, la confusión resultante es remarcable*".

También escribió que en los períodos de estrés es común que los animales cambien sus hábitats, usualmente por desplazamientos migratorios; esto le llevó a postular que el ambiente no es el que selecciona a los animales cuando son estos los que seleccionan su propio ambiente.

En 1942, Elton publicó *"Voles, Mice and Lemmings"* un libro que describió y trató de explicar las fluctuaciones grandes de estos animales en el Ártico, sus experiencias con estos animales le condujeron a rechazar el concepto de comunidad y de superorganismo; él explicaba que los animales más bien competían por un alimento limitado.

EL DESARROLLO DE LA ECOLOGÍA EN ESTADOS UNIDOS

Mientras muchos ecólogos vegetales de la Europa continental se concentraron en la clasificación de las comunidades, los ecólogos de los Estados Unidos, crearon otra línea de investigación a partir del trabajo de Eugenius Warming, que había escrito que cada año las plantas liberan cantidades vastas de semillas o esporas que viajaban impredeciblemente hacia áreas nuevas. Estas pueden caer en un ambiente donde encuentren hospitalidad o un suelo pobre entre competidores más vigorosos. Los americanos pusieron su atención a las maneras en las que las comunidades vegetales pueden cambiar.

Los científicos norteamericanos transformaron la ecología en una disciplina mucho más rigurosa de los que había sido previamente; estuvieron menos interesados en los listados y descripciones de las especies presentes –sin menoscabar la necesaria importancia de esta información- y más en predecir qué sucedería cuando las comunidades sufrieran un disturbio; la ecología se volvió mucho más matematizada.

En 1905 la Universidad de Michigan preparó un reporte bajo la dirección de Charles C. Adams con el título "*An Ecological Survey in Northern Michigan". Th*e State Board of Geological Survey publicó el reporte el siguiente año como contribución a una investigación biológica de mayor amplitud del estado de Michigan.

La carta que acompañaba al reporte, explicaba que:

"No es una mera lista de plantas y animales, ya que es un estudio de estas formas en relación a sus alrededores. Entonces es una contribución a la Historia Natural de la Península Superior, y en adición al valor científico, confío que, se use por los profesores en todas las partes de la región y en estimularlos en el estudio de las formas de vida que las habitan".

Posiblemente este fue el primer trabajo de investigación ecológica realizado en Norte América.

Charles C. Adams fue un ecólogo pionero en más de un sentido: fue el primer norteamericano en obtener un grado de Doctor en ecología, también a él se le reconoce como ecólogo más que como botánico y zoólogo, como museógrafo también se hizo cargo del Museo de la Universidad de Cincinnati, el consideraba que los museos tienen una función importante para enlazar la investigación de campo y la educación.

Adams fue un ecólogo animal con interés en los depredadores, en las primeras décadas del siglo XX, muchos biólogos pensaban que los mamíferos depredadores como los lobos, coyotes y pumas eran peligrosos para la gente y para las otras formas de vida y por eso sus poblaciones debían ser reducidas. Como entendido de la Biología y la Ecología, Adams estuvo en desacuerdo, en 1924 propuso un plan para la Conservación de los mamíferos depredadores en las tierras públicas de Norte América, argumentando una lista de razones para prevenir su desaparición, entre las principales su función como reguladores de las poblaciones de herbívoros.

HENRY CHANDLER COWLES Y LAS DUNAS DE ARENA DEL LAGO MICHIGAN

Para un ojo poco entrenado la vegetación que ocupa las dunas parece ser escasa y ubicarse al azar, los manchones de pasto creciendo a partir de rizomas escondidos, en el sitio solo parecen puntos por aquí y por allá, la vegetación es abundante en algunas áreas, esparcida en otras y ausente completamente en diferentes puntos.

El primer ecólogo que estudió cuidadosamente esta distribución fue el graduado de la Universidad de Chicago Henry Chandler Cowles (1869–1939), a quien también se le debe la popularización del término ecología; sus estudios fueron inspirados por la lectura del libro de Warming "*Plantesamfund*", lo que obligó a Cowles a aprender danés debido a la ausencia de una traducción inglesa de esta obra, posteriormente en 1905 le fue posible visitar a Warming en Copenhagen.

Lo que descubrió Cowles en el lago Michigan es que la ribera del cuerpo de agua afectaba el tipo de vegetación que podía crecer en las dunas, especialmente en las dunas frontales. La parte baja de las playas eran atacadas por las tormentas invernales y luego inundadas alternadamente con agua y desecadas por el sol, provocando cambios constantes en la arena, esta dinámica ambiental no permite la persistencia de la vegetación; en la playa media las condiciones parecen ser más apropiadas, porque en verano son cálidas y fuera del alcance de las olas con una predominancia de plantas anuales, que luego son barridas por los vientos invernales.

Las plantas anuales están adaptadas mejor a las condiciones áridas, a pesar de la proximidad del agua dulce del lago y la lluvia frecuente; esto es debido a que el sol caliente del verano y el viento incesante mantienen a la arena seca en una condición de clima seco. Además, ni las tormentas invernales pueden alcanzar la playa superior, sin embargo, hay plantas que si las ocupan.

Con la descripción de este escenario, Cowles escribió un recuento completo de su investigación en las dunas de arena como parte de su disertación doctoral, la cual fue publicada en 1899 por la University of Chicago's Botanical Gazette con el título de "*The Ecological Relations of the Vegetation on the sand dunes of Lake Michigan*", este escrito se volvió un clásico de la literatura ecológica norteamericana.

Cowles luego se dedicó a estudiar la ecología vegetal de la región de Chicago, su escrito "*The Physiographic Ecology of Chicago and Vicinity*" apareció en la Botanical Gazette de 1901. Luego escribió el segundo volumen de "*Text Book of Botany for Colleges and Universities*", publicado en dos volúmenes entre 1910–1911 por la University of Chicago Press.

En su obra, Cowles se concentró en la autoecología, con mucho rigor rechazó que una planta se haya adaptado a su forma de vida a menos que hubiera una buena razón para considerar que sus características futuras han evolucionado para ejecutar la función que ahora realiza. Esta aseveración la alcanzó a partir de los estudios que realizó en las dunas de arena; denominó a la distribución de la vegetación de las dunas como sucesión, entendida como la secuencia de cambios que ocurren en una comunidad vegetal o animal conforme se ajusta a cambios ambientales o al arribo de nuevas especies que alteran la composición comunitaria; este punto de vista "dinámico" de los conceptos ecológicos abrió la visión de la interacciones de los elementos bióticos y abióticos en los procesos ambientales, sustituyendo la visión fotográfica creada por la geobotánica del siglo XIX, además generó un desafío conceptual importante en las primeras décadas del siglo 20, al que contribuyen los trabajos de Clements y Gleason sobre los procesos comunitarios.

FREDERIC E. CLEMENTS, LA SUCESIÓN VEGETAL Y EL SUPERORGANISMO

En 1884 Charles Edwin Bessey (1845–1915) llegó a Lincoln, Nebraska, como parte de su trabajo colectó plantas nativas y siendo profesor de la Universidad de Nebraska alcanzó el nombramiento de Botánico del estado, enfocando muchos de sus esfuerzos al estudio de las praderas vastas de las llanuras centrales de los Estados Unidos.

El estudiante más renombrado del Profesor Bessey fue Frederic E. Clements (1874–1945), quien eventualmente se convirtió en el ecólogo más famoso en la historia de esta ciencia y siguió la línea de trabajo de su mentor. En 1897 Clements inició un proyecto de investigación ecológica sobre las praderas de pastos considerando las líneas de trabajo de Oscar Drude, quien propuso que caminando a través de un área y observándola directamente se podía obtener una composición confiable de esta.

Clements encontró que esta aproximación no escudriñaba las características más íntimas de las praderas, ya que solo aportaba una visión y por ende una composición somera de las especies de plantas presentes y mucho menos daban cuenta de los números de individuos por especie. Por esto, dispuso como forma de trabajo seleccionar áreas pequeñas y contar el número de organismos dentro de cada una, por su forma las denominó cuadrantes (quadrats en inglés), esto le permitió a la vez de cuantificar a los organismos, definir a las especies que pertenecían, usó cuadrantes de diferentes tamaños, pero favoreció del uso de cuadrantes de $1m^2$, con este método asumía que obtenía muestras confiables, a pesar de las críticas de a este trabajo, incluso de su maestro Bessey, esta metodología convenció a otros ecólogos además porque propiciaba un procedimiento riguroso para la obtención de información ecológica en términos cuantitativos.

En 1898 Clements y su colega Pound publicaron sus experiencias y hallazgos en "The *Phytogeography of Nebraska"*, que se convirtió en un texto ordinario de botánica, *en* 1905 Clements describió sus métodos de investigación en "*Research Methods in Ecology".*

Clements continuó después con sus estudios en las praderas de pastos de otras regiones del oeste de los Estados Unidos, observando que después que un área de pasto había sido perturbada, las plantas que crecían después lo hacían en un orden definido hasta que el conjunto alcanzaba una madurez máxima o estado de clímax.

Las etapas que seguía la vegetación antes de alcanzar el clímax parecían similares a las que pasa un organismo cuando crece y madura; desde este punto de vista, la comunidad vegetal podría ser análoga a un organismo individual, pero por sus dimensiones Clements lo designó como un "*superorganismo*" que es capaz de alcanzar un clímax de desarrollo.

El concepto de Clements del clímax del superorganismo dominó la ecología teórica en las primeras décadas del siglo 20, sin embargo, este concepto es rígido ya que no permite un cambio gradual en períodos largos de tiempo; también estaba convencido que las praderas de pastos desarrollaron su clímax después de la era del hielo más reciente y que continuaría hasta que se ocurriese el siguiente gran cambio climático y que cualquier disturbio de la comunidad vegetal no le restaría su capacidad de regresar a su estado previo.

En los casos que las praderas de vegetación estuvieran sujetas a usos agrícolas intensos, lejos de proponer una restauración urgente, Clements argumentaba que el entendimiento del desarrollo de las comunidades como superorganismos permitiría su manejo agrícola ayudando a los granjeros, este punto de vista se compartía por otros ecólogos coetáneos que consideraban que las sociedades humanas no tenían más elección que interferir con las comunidades vegetales, su objetivo era asegurar que esta interferencia fuera eficiente y por lo tanto benéfica.

Este punto de vista polémico fue desafiado severamente por otros ecólogos como se verá en secciones posteriores.

HENRY ALLAN GLEASON Y EL CONCEPTO INDIVIDUALISTA DE LA COMUNIDAD

El concepto de Clements de la sucesión y el clímax fue perdiendo influencia hacia la mitad del siglo 20, debido, en parte a Henry Allan Gleason (1882–1975) que propuso una alternativa que muchos ecólogos consideran más realista.

De hecho, Gleason propuso su "hipótesis individualista" por 1926 en un artículo titulado "*The Individualistic Concept of the Plant Association*," que fue publicado en el *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, en un tiempo en el que Gleason no era muy conocido y los conceptos de Clements se encontraban en boga.

Gleason estudió la vegetación de su nativo Illinois, e inició su carrera usando los métodos desarrollados por Clements, aceptando la idea de que el clímax de la comunidad comprendía el proceso de un superorganismo. Después de un tiempo, empezó a dudar de la utilidad de las propuestas conceptuales de Clements.

Clements asumió que un clímax comunitario podía comprender a las especies adaptadas mejor al ambiente, lo que implicaba que en ese ambiente particular estarían las mismas especies en las mismas proporciones; si la vegetación fuera clareada, al paso del tiempo una comunidad similar ocuparía ese sitio.

Gleason rechazó esto, manteniendo que las comunidades vegetales varían continuamente en diferentes ambientes que a su vez también varían y en consecuencia dos comunidades difícilmente serán idénticas, esto tendría implicaciones serias en la forma de denominar a las comunidades, llamar a una comunidad "bosque de roble-arce" haría suponer que todas las comunidades con ese nombre tendrían una composición de especies idéntica, lo cual no es verdadero.

Gleason escribió lo siguiente en su escrito de 1926:

"*Cada especie de vegetal es una ley en sí misma, su distribución en el espacio depende de sus peculiaridades de migración individuales y sus requerimientos ambientales. La vegetación de un área es el mero resultado de dos factores, la inmigración fortuita y fluctuante de las plantas y un ambiente igualmente variable y fluctuante*".

Gleason decía que esto estaba muy lejos de ser un superorganismo, la composición de las asociaciones de la vegetación no son nada más que coincidencias. Si en un área se elimina la vegetación, la composición de la vegetación que llega a ocupar el sitio depende de cuáles son las semillas que caen al suelo, germinan y del orden posible que tienen las plantas de arribar al lugar.

Según él, la distribución de las plantas está más cercana a ser aleatoria. Frustrado porque muchos ecólogos ignoraron sus ideas, Gleason abandonó la ecología y se convirtió en un taxónomo vegetal con alta habilidad y muy respetado por su trabajo del New York Botanical Garden.

Su hipótesis individualista provocó mucho debate en 1959 y 1960, cuando emergió la teoría evolutiva Darwiniana con el creciente entendimiento de la herencia para producir lo que conocemos como la síntesis evolutiva moderna, que fue muy influyente entre los biólogos y favoreció la propuesta de Gleason, a tal grado que

actualmente se sigue considerando con algunas variaciones, ya que se asume que la composición actual de las comunidades vegetales ha sido influida por los procesos evolutivos del pasado.

VICTOR E. SHELFORD Y LAS COMUNIDADES DE ANIMALES

Clements nunca respondió directamente a las críticas de Gleason, pero a finales de la década de 1930, se volvió menos insistente en estudiar a las comunidades como entidades individuales superorganismicas.

En "*Bio-Ecology",* el libro que escribió Clements en coautoría con Victor E. Shelford (1877–1968) y que fue publicado en 1939, usó el termino superorganismo como un sinónimo para "un organismo complejo con un desarrollo y una estructura característicos". En "*Bio-Ecology",* ambos autores consideraron a las comunidades animales y vegetales, además ampliaron este término para categorizar a las comunidades terrestres y acuáticas, la inclusión de los animales en este contexto fue la contribución de Shelford.

La consideración de conjuntar a las plantas y a los animales les permitió desarrollar el concepto de Bioma, usándolo en diciembre de 1916 en la reunión de la Ecological Society of America.

Shelford inició su Carrera como zoólogo, convirtiéndose en ecólogo animal por 1920, cuando empezó a aplicar los conceptos de sucesión, comunidad y clímax a las agrupaciones de especies animales. Fue este trabajo el que lanzó a la ecología animal como un campo de estudio, por eso es reconocido como el fundador de esta disciplina. Shelford también escribió otras dos obras: "*Animal Communities in temperate America as illustrated in the Chicago Region",* publicada en 1913 y "The *Ecology of North America",* publicada en 1963.

Contribuyó a la fundación de la Ecological Society of America (ESA) en 1915 y fue su presidente en 1916. Ayudó a compilar "*A Naturalist's Guide to the Americas",* obra publicada bajo los auspicios de la ESA. Este trabajo intentó compilar una lista de las áreas conocidas con hábitats sin disturbios tanto en Estados Unidos como en algunas partes de América Latina. En 1946 este comité se convirtió en la Ecologists' Union, y en 1950 cambió su nombre a Nature Conservancy. Shelford también participó en el establecimiento de la Grassland Research Foundation en 1939 y fue su presidente en 1956.

El Zoólogo y ecólogo norteamericano George Evelyn Hutchinson (1903–1991), fue uno de los primeros ecólogos en sugerir que una comunidad de plantas y animales puede ser considerada como un *sistema* regulado por las interacciones entre sus componentes.

Un sistema es un grupo de objetos que trabajan juntos de una forma tal que si uno de los objetos cambia afecta al resto de los integrantes del grupo. Una máquina es un sistema, todos sus componentes son diferentes y si uno de ellos falla, la máquina pierde su potencia o se detiene.

El control dentro del sistema se ejerce mediante retroalimentadores, por ejemplo, si el número de presas se incrementa, los depredadores tendrán más alimento y sus números tenderán a aumentar, los depredadores disminuirán el número de presas, la reducción de este grupo causará una reducción proporcional en el número de depredadores.

Este conjunto de eventos constituye una retroalimentación, en este caso una de tipo negativo ya que restaura la situación original, en la sugerencia que una comunidad biológica puede constituir un sistema, Hutchinson puede haber revivido el concepto de Clements del superorganismo y sustentar la base de la hipótesis de la Gaia propuesta por James Lovelock, sin embargo, la propuesta del sistema fue mucho más mecanicista.

ALFRED J. LOTKA Y VITO VOLTERRA, LOS MATEMÁTICOS DE LAS RELACIONES ECOLÓGICAS

Los matemáticos han estudiado los cambios en las poblaciones animales desde la década de 1920. El fisico-químico norteamericano Alfred J. Lotka (1880–1949) escribió un libro sobre las matemáticas de las poblaciones llamado "*Elements of Physical Biology" (Elementos de Biología Física), que fue publicado* en 1925 y reimpreso en 1956 con un nuevo título: "*Elements of Mathematical Biology".*

La idea de Lotka fue que el proceso de la evolución por la selección natural podría ser descrita matemáticamente de la misma forma que una ley física.

Pensaba que esto podía ser posible ya que el alimento y otros recursos representan energía -los valores del alimento son medidos en julios o en calorías, que son unidades de energía- y la selección natural favorece a los individuos más eficientes para obtener energía, utilizándose metabólicamente y dejando una proporción disponible para su progenie.

Trabajando en esta idea, Lotka exploró otros problemas relacionados, incluyendo balances de energía, las matemáticas del crecimiento y la reproducción, el equilibrio de los organismos con el ambiente y la operación de los sentidos.

Hasta 1926 fue que las ideas de Lotka llamaron la atención del físico y matemático italiano Vito Volterra (1860–1940) quien estaba interesado en el problema de calcular el tamaño de las poblaciones pescables y el tamaño de la captura que puede realizar una flota pesquera sin agotar a la población. Veía a los botes pesqueros como depredadores efectivos lo que le posibilita expresar matemáticamente los cálculos

de la relación entre los tamaños de la población de presas y sus depredadores. Su matemática se basó parcialmente en la teoría física que gobierna la frecuencia con la cual las moléculas en un gas colisionan con otras.

Volterra también aplicó una ecuación formulada en 1846 por el matemático belga Pierre François Verhulst (1804–1849) y que fue redescubierta en 1920 por el genetista poblacional norteamericano Raymond Pearl (1879 –1940).

La ecuación de Verhulst, llamada ahora ecuación logística, hizo posible calcular la tasa a la cual una población crece hasta alcanzar la *capacidad de carga* –el número más grande de individuos que soporta un ambiente con recursos limitados-(*K*).

Cuando las ecuaciones de Lotka y Volterra se combinaron, fue posible describir la competencia entre especies que viven en las mismas áreas y con requerimientos ambientales similares, también describen las relaciones simples entre los depredadores y sus presas, estas ecuaciones se probaron por el biólogo ruso G. F. Gause, pocos años después derivando en el principio de exclusión competitiva.

ROBERT H. MacArthur Y LA PRUEBA DE LAS HIPÓTESIS

Uno de los estudiantes de G. E. Hutchinson, Robert MacArthur (1930–1972), desarrolló esa propuesta e inició otra nueva disciplina: la Ecología de las Comunidades. La Ecología de las Comunidades es el estudio de las relaciones dentro de la comunidad biológica, clasificándose y arreglándose en orden de terminar cuáles de sus miembros interactúan. En 1958, para su investigación doctoral, MacArthur mostró que cinco especies de pájaros insectívoros de las coníferas de Nueva York se alimentaron en diferentes partes de los árboles. Aportando evidencias directas del principio de exclusión competitiva, al demostrar que las especies similares no necesariamente se encuentran en competencia.

MacArthur también desarrolló los modelos matemáticos de las relaciones ecológicas, trayendo mayor precisión a los procesos que antes se mostraban más como ideas generales.

En todos sus estudios MacArthur enfatizó la importancia de probar estadísticamente a las hipótesis, esto es, que un experimentador busque determinar si los datos experimentales confirman una interpretación particular "n" que empezaría asumiendo lo opuesto al resultado esperado, lo que llamamos *hipótesis nula*.

Las implicaciones de la hipótesis nula se comparan a los datos experimentales, si los datos apoyan la hipótesis nula, entonces *es probable* que esta hipótesis nula sea correcta; si no lo hacen, se pueden invocar otros factores que la expliquen. Después de esta propuesta otros matemáticos desarrollaron otras aproximaciones, que se han convertido en uno de los procedimientos más comunes para la evaluación de los datos ecológicos.

Los modelos matemáticos de MacArthur lo colocaron como uno de los ecólogos más influyentes de su generación, provocando que se encontraran respuestas a preguntas sin resolver, como si el tamaño de una población era determinado por el ambiente físico o por la competencia por recursos, o si el nicho que ocupa una especie cambia conforme los ocupantes se adaptan a su entorno.

En su propuesta, el nicho es la función que realiza un organismo en su ambiente, incluyendo la frecuencia en la que está presente en un hábitat en particular y la cantidad de tiempo que pasa en este y los recursos que utiliza.

MacArthur contribuyó en la formulación de la teoría del forrajeo óptimo, que propone que como un animal se mueve a través de su territorio para buscar comida, toma decisiones para maximizar la cantidad de alimento que encuentra o que mejora la eficiencia de forrajeo de alguna otra forma.

MacArthur también colaboró con el ecólogo E. O. Wilson en el avance de la teoría de la Biogeografía de Islas, que establece que el número de especies en una isla está determinado por la inmigración de las tierras continentales más cercanas y por la extinción; cuando estos procesos alcanzan el equilibrio, el número total de especies permanece constante, aunque cambie la composición de las comunidades.

La teoría se consideró después como simplista, y se fue dejando de lado, pero recobró interés cuando se publicó su libro "*The Theory of Island Biogeography*" (1967), en el que explica lo que sucede en un terreno que sufre cambios por fragmentación de los hábitats y que surge como una base para la planeación de reservas naturales.

RAYMOND LINDEMAN, ENERGÍA Y EFICIENCIA

En 1942, pocos meses antes de la muerte del autor, la revista científica *Ecology* publicó un artículo del ecólogo norteamericano Raymond Lindeman (1915–1942), titulado "*The Trophic–Dynamic Aspect of Ecology*." Este escrito final analiza el flujo de energía a través de la comunidad; las plantas verdes manufacturan carbohidratos por fotosíntesis, y los carbohidratos representan energía química.

Los animales herbívoros consumen plantas verdes y asimilan una proporción de esa energía, los animales carnívoros se alimentan de los herbívoros, asimilando una proporción de la energía y los herbívoros la obtienen de su alimento.

Lindeman encontró una manera de rastrear el flujo de energía y calcular la proporción que pasa de cada nivel trófico al siguiente. También mostró una forma de reunir a la autoecología y a la sinecología, reconociendo que la luz solar es la fuente original de la energía total disponible para los organismos, la fotosíntesis de las plantas captura una cantidad medible de esa energía solar, la que usan para conducir su metabolismo –crecer y reparar tejidos, la producción de flores, frutos,

semillas- la proporción de energía absorbida que se acumula en las partes comestibles de los tejidos vegetales como hojas y tallos se llama producción, por los que los organismos fotosintetizadores se denominan productores. Los consumidores de los productores se llaman consumidores primarios, los que utilizan a los herbívoros se les ubica como consumidores secundarios y a los que depredan a estos se les llama consumidores terciarios o carnívoros estrictos.

Los consumidores usan mucha de la energía que absorben para mantener su metabolismo, todos los organismos, productores y consumidores, liberan energía por el proceso de respiración, que en este contexto se debe entender como el proceso reverso a la fotosíntesis, en otras palabras, es una secuencia de reacciones químicas mediante las cuales los organismos oxidan los compuestos orgánicos con la liberación de energía.

Cuando los organismos producen desechos y mueren finalmente, la materia orgánica muerta aporta energía y alimento a otra jerarquía de organismos. Los procesos de fotosíntesis y respiración envuelven la absorción y liberación de energía; usando a la energía como una medida, Lindeman hizo posible medir la economía y la eficiencia energética de las relaciones entre los niveles tróficos de los ecosistemas. Este fue un gran parteaguas en la descripción, análisis y estudio de los procesos ecológicos de los ecosistemas.

Lindeman publicó sólo cinco artículos científicos antes de fallecer a los 27 años de una forma de hepatitis rara, el artículo que aludimos en esta sección se publicó de forma póstumamente.

LOS HERMANOS ODUM Y LA ECOLOGÍA DE LOS SISTEMAS

El aire contiene dióxido de carbono, las plantas verdes y ciertas bacterias absorben este gas del aire y usan el carbono para sintetizar carbohidratos, que son consumidos por los animales, tanto las plantas como los animales respiran y como un proceso inverso a la fotosíntesis que regresa el dióxido de carbono al aire, otra forma de reintegrar dióxido de carbono al aire es mediante la combustión de compuestos formados por carbono.

Los gases liberados por la erupción de los volcanes son la fuente original de todo el dióxido de carbono y una proporción del carbono en los organismos acuáticos se deposita en los lechos marinos donde se reúne con los sedimentos y eventualmente se convierte en algún tipo de roca sedimentaria –llamadas rocas carbonatadas, por supuesto por su contenido de carbono- así este elemento se recircula incesantemente entre las rocas, el aire, el agua y los organismos vivos.

Varios elementos inorgánicos que son utilizados por las plantas y los animales como nutrientes también se reciclan de esta manera en los procesos denominados

ciclos biogeoquímicos, Howard Thomas Odum (1924–2002), otro de los estudiantes graduados de George Evelyn Hutchinson en Yale University, fue el primer científico que dirigió su atención a los ciclos de los elementos.

La tesis doctoral de Odum escrita en 1950, se tituló "The *Biogeochemistry of Strontium: With Discussion on the Ecological Integration of Elements".* El estudio de Odum sobre la biogeoquímica del estroncio tuvo implicaciones profundas porque mostró que las comunidades de plantas y animales, hasta ese momento vistas como entidades aisladas, necesariamente se enlazaban mediante la circulación de los elementos químicos entre el suelo, el aire y el agua de todo el mundo; enlazando a los ecosistemas hasta concebir a un solo gran ecosistema ubicado en el planeta entero, concepto unitario que agrupa a todos los seres vivos propuesto originalmente por Vernadsky.

Howard Odum tomó la idea de Vernadsky, aplicándola en la ecología de los sistemas, la rama de la ecología que estudia a los ecosistemas como sistemas complejos regulados por retroalimentaciones y con características que no pueden ser deducidos a partir del estudio de los componentes individuales del sistema.

Odum estuvo más interesado en la transferencia de energía de un organismo a otro a través de los ecosistemas, representando estas relaciones con diagramas de flujo similares a los usados en otras ramas de estudio de los sistemas generales.

Odum también desarrolló un conjunto de símbolos que representan "estados" del flujo de energía como fuente, almacén, consumo e interacción, que se ubican en el flujo de energía a través del sistema, las líneas que relacionaban a los símbolos trazaron las rutas del flujo de energía completo, en su libro de 1953 "*Fundamentals of Ecology" (Fundamentos de Ecología)* agregó un CAPITULO a lo que llamó energética, exclusivamente para tratar este proceso ecosistémico.

Mientras Howard Odum escribió su CAPITULO sobre energética, su hermano Eugene Odum (1913–2002), escribió el resto del libro, en este Eugene promovió el uso del término *ecosistema, que había sido propuesto anteriormente por el ecólogo británico* Arthur G. Tansley, e hizo de este término el objeto central de su visión sobre la ecología. Se puede afirmar que el sello de este grupo de trabajo radica en la forma de explicar la estructura y sobre todo la función de la Naturaleza a partir de la comprensión del trabajo natural de los ecosistemas.

A partir de la década de 1950, los hermanos Odum participaron activamente como científicos expertos en estudios sobre el efecto del desarrollo de armas nucleares, convirtiéndose también en activistas ambientales, calificativo que si bien no aceptaban si señalaba adecuadamente su participación en la solución de los problemas ambientales con una perspectiva ecológica indispensable, sobre todo los que se generaban por las relaciones de las sociedades humanas con la Naturaleza.

VLADIMIR VERNADSKY Y EL DESCUBRIMIENTO DE LA BIOSFERA

Originalmente, Vernadsky se formó como científico del suelo, minerólogo, cristalógrafo y geoquímico; fue fundador de la geoquímica, biogeoquímica y radiogeología, pero su contribución principal a la ciencia llegó con su trabajo sobre la biósfera – la parte de la Tierra en la cual interaccionan los organismos vivos para formar un sistema de estado estable; un ecosistema que se extiende sobre el planeta entero.

El describió esto como "*Biosfera"*, aunque Vernadsky no acuño el término biosfera, este se usó por primera vez por el geólogo austríaco Eduard Suess (1831–1914), con quién tuvo una reunión en 1911, Suess no expandió ni desarrolló el concepto. La palabra significa "esfera de vida", Vernadsky definió sus fronteras, que incluyen todos los océanos, lagos y ríos, en la atmósfera hasta una altura de 32 Km y en la parte superior de la corteza terrestre a una profundidad de 5 a 6 Km, donde las bacterias son capaces de vivir en trampas de petróleo y humedad subterránea.

Pero la Biosfera es mucho más que la mera región donde son encontrados los seres vivos; como biogeoquímico Vernadsky estudió los ciclos de los elementos entre la tierra, la atmósfera y los océanos, en procesos que involucran a los seres vivos que utilizan a estos elementos como nutrientes esenciales.

El reconoce que el oxígeno, el nitrógeno y el dióxido de carbono en la atmósfera son el resultado de procesos biológicos, lo que le llevó a concluir que los organismos vivos ejercen un efecto profundo en la Tierra inanimada, James Lovelock retoma esta idea y la plasma en su hipótesis sobre la Gaia (Lovelock, 1972; Lovelock y Margulis, 1974).

Vernadsky vio a la emergencia de la Biosfera como un proceso evolutivo; en un inicio la Tierra estuvo carente de vida, en una etapa llamada Geosfera, la aparición de los seres vivos y la colonización del planeta produjeron la Biosfera, pero el proceso no concluyó aquí porque cuando las sociedades humanas se expandieron sobre la Tierra, empezaron a transformar a la Biosfera.

Vernadsky orientó esta idea hacia el desarrollo de la *noósfera*, que incluye la esfera interactiva del pensamiento humano (no-ó = nous= mente), el propuso que la noósfera emerge cuando los científicos son capaces de crear átomos alterando a los elementos químicos y de su capacidad para encontrar aplicaciones en la producción de nuevos recursos. Esta llamativa propuesta no pierde su vigencia en el mundo actual que demanda soluciones a los problemas que aquejan a la naturaleza y por ende a la Humanidad.

El progreso alcanzado en los estudios de historia natural durante el siglo XVIII, hizo posible separar las ciencias ecológicas como la biogeografía, la biología evolutiva, parasitología, entomología y limnología, de tal forma que estas emergieran durante el siguiente siglo, esbozando los inicios de las ciencias ecológicas aplicadas como las ciencias agrícolas, forestales, la entomología aplicada y la biología de las pesquerías, entre muchos más campos de estudio ecológico.

1.2 Objeto (s) de estudio de la Ecología

1.2.1 Niveles de organización, propiedades emergentes

La ecología como ciencia biológica investiga principalmente las interacciones de los organismos con el ambiente, en este punto se establece que el enfoque que se mantendrá en este escrito es el de reconocer que de los niveles de organización de la materia, a la ecología le corresponde estudiar a aquellos que rebasan el nivel de organismo; entendiendo que lo "viviente" en la Naturaleza puede verse como una jerarquía biológica que comienza con partículas subcelulares y continúa a través de células, tejidos y órganos, luego aparatos, de sistemas a individuo, ya en el ámbito del estudio de las interacciones de los organismos con el ambiente surgen los siguientes tres niveles: **la población** (formado por individuos de la misma especie), **la comunidad** (compuesta por un número de poblaciones de especies), **los ecosistemas** para aterrizar en el nivel de organización en el que se concentran y suceden todas estas interacciones: **la Biósfera**.

Vistos como sistemas biológicos, estos niveles de organización ecológica se pueden analizar a partir de la integración que mantienen consigo mismos y con los niveles previos y posteriores.

Los procesos biológicos en y entre cada nivel de integración involucran al nivel inmediatamente inferior que producen características que contribuyen a constituir al nivel siguiente, sin embargo, los procesos que suceden en cada nivel son particulares y no fundamentan ni explican al nivel previo o al superior, es decir no reducen la explicación de estos sistemas explicando a uno solo; pero si constituyen una jerarquía natural que aumenta en organización y complejidad.

Cada nivel de integración implica un conjunto distinto de atributos y problemas de trabajo. Por ejemplo, una población presenta una densidad (el número de individuos por unidad de área o volumen) que como una propiedad que no es atribuible a un solo individuo sino a todo su conjunto y a la forma en la que ocupan un hábitat.

Una comunidad presenta la riqueza de especies (en su acepción más simple como el número de especies, más bien de poblaciones de diferentes especies), pero como un atributo ecológico no tiene sentido cuando se pretende aplicar a nivel de población.

En general, un científico o científica que se ocupa de investigar a un nivel de integración determinado busca explicaciones desde los niveles inferiores de integración. Por ejemplo, para comprender por qué alguna de las numerosas poblaciones que están amenazadas o en peligro de extinción ha reducido su abundancia, su área de distribución o sus hábitats particulares, cualquier profesional de la ecología obtendría información sobre los números de nacimientos y las causas de muerte de los individuos, analizaría estos datos y propondría alguna explicación.

Pero concluir una investigación de esta manera es simplificar la investigación a una o unas posibles causas que expliquen la consecuencia. Se dice que este enfoque de la ciencia es **reduccionista**, porque reduce un problema de un nivel de integración superior a una serie de problemas, calificados como similares en los niveles inferiores, para luego generalizar el problema y su solución o soluciones a cualquier nivel de integración superior o inferior.

La alternativa que se propone aquí, es que el enfoque de la ciencia ecológica es **holístico**, desde esta visión se abarcan diferentes niveles de complejidad. El empleo de este enfoque puede incluir el análisis de las consecuencias de estos descensos en la comunidad ecológica en la que conviven las especies amenazadas, incluida sus interacciones con otros organismos, digamos depredadores, posibles patógenos, la composición de la dieta de la especie de interés además de caracterizar si algún factor abiótico del ambiente la afectó directa o indirectamente.

Gran parte de la biología moderna es altamente reduccionista, por ejemplo, se averigua de manera prioritaria la base química de la vida, pero no sorprende lo que realmente conocemos de esta conforme aumenta el nivel de integración.

Sabemos mucho sobre los niveles moleculares y celulares de los organismos, también sabemos mucho sobre órganos, sistemas de órganos y organismos completos, más de aquellos que tienen algún nivel de interés para la humanidad. Sin embargo, sabemos relativamente poco sobre las poblaciones y menos aún sobre las comunidades y ecosistemas, este es un hecho que apenas escudriñamos cuando queremos explicar cómo funciona la Biósfera.

Contrasta lo que ya sabemos del genoma humano, proyecto al que se invirtieron muchos recursos financieros y de esfuerzo humano, pero actualmente no sabemos cuántas especies hay en la Biósfera, como las diezmamos, cuáles son sus procesos biológicos y ecológicos trascendentes o cuantas especies efectivamente persisten en la Naturaleza.

En ecología, nos ocupamos principalmente de los siguientes niveles de integración o de organización:

A nivel del organismo, la ecología se ocupa de cómo los individuos se ven afectados por (y cómo afectan) a su entorno, es necesario reconocer que un solo ente individual no presenta todas las gamas de respuesta a los diferentes factores del ambiente, por esta causa, la ecología enfatiza su estudio a partir del siguiente nivel de organización.

Así, las poblaciones son grupos de individuos de una misma especie, en este nivel, las investigaciones ecológicas se ocupan de la presencia o ausencia de las poblaciones de especies particulares, su abundancia o rareza y las tendencias y fluctuaciones en sus números, tanto espacial como temporalmente, estableciendo como crecen, cuáles factores del ambiente las regulan determinando su tamaño y densidad.

La ecología de poblaciones incluye las interacciones con otras especies y las que ocurren dentro de la propia población como la competencia, depredación, mutualismo, comensalismo, herbivoría y parasitismo. Se reconoce que una buena parte de la teoría ecológica está construida sobre la ecología poblacional, esto permite conocer los factores ambientales que las impactan, lo que contribuye a conservar y manejar a las que consideramos amenazadas, perturbadas, para detener los procesos de extinción y controlar a las cada vez más numerosas especies invasoras.

Las comunidades son grupos de especies que viven en la misma área o hábitat, por lo que incluyen números variados de poblaciones, a este nivel los estudios se ocupan de la composición y organización de la comunidades ecológicas; de los factores ambientales que afectan el número de especies y su abundancia en un área determinada, a caracterizar los modos de vida de las especies, sus funciones ecológicas; a analizar los patrones en los que la composición de especies cambian en el espacio y el tiempo; analizar estos patrones en diferentes escalas espaciales, a distinguir cómo estas variaciones se manifiestan en patrones regionales como los biomas. En las décadas pasadas se ha incorporado a la biodiversidad como un parámetro que explica estos patrones y permite explicar cómo las comunidades son capaces de resistir las perturbaciones ambientales naturales y las causadas por actividades humanas.

Los ecosistemas son el siguiente nivel de integración, consisten en comunidades y su entorno físico-químico, aquí se analizan las rutas de la energía y la materia a medida que se mueven entre los seres vivos y elementos no vivos.

La comprensión de este flujo de energía y nutrientes requiere del conocimiento de las relaciones de alimentación entre especies, involucrando a las cadenas alimenticias y las mallas tróficas. A analizar cómo los flujos de energía se desplazan a través de los componentes del ecosistema, de cómo elementos químicos importantes como el nitrógeno y el fósforo se reciclan constantemente entre los componentes abióticos y bióticos, buscando la explicación del funcionamiento ecosistémico como una unidad natural que en los tiempos actuales se ven afectadas por la adición artificial de diferentes tipos de elementos físicos químicos y biológicos, además de analizar las maneras en las que los ecosistemas responden, sin hacer de lado la valuación de las utilidades de estos procesos para la humanidad en los llamados servicios ecosistémicos.

Todos los niveles de organización se pueden integrar en el que puede ser visto como el ecosistema del planeta Tierra: La Biósfera, algunas veces llamada ecosfera.

Los procesos ecológicos que ocurren en cada nivel de organización ecológica son reconocidos por su amplia variedad de interrelaciones en diferentes niveles de complejidad. Se propone que para estructuras diversas este tipo de procesos es importante adoptar un enfoque adecuado para no perder de vista elementos esenciales, como son los procesos que describen y caracterizan a las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas naturales.

Estos niveles presentan gran número y variedad de componentes, múltiples interacciones específicas y diversidad de propiedades estructurales y funcionales que dependen de las características específicas del nivel ecológico que se investiga, de su estado en el momento o de la escala en la que se observan los procesos (Reuter et al., 2005).

Desde el enfoque holista de la ecología, se utilizan las propiedades emergentes de cada nivel de organización ecológico para hacer diferentes aproximaciones de investigación.

Las propiedades emergentes se definen como "*atributo propio del nivel de organización referido, que le distingue de otros niveles de organización*" además sus variaciones diferencian a elementos del mismo nivel organización.

Así, cada nivel de organización ecológico expone varios tópicos de investigación según diferentes contextos científicos, que a su vez se establecen a partir de las propiedades emergentes de cada nivel de organización.

Las características de un nivel de organización son el resultado de las interacciones entre los elementos que lo constituyen; dichas características se conocen a través de sus partes y también por los procesos que los relacionan.

Los procesos que ocurren en cada nivel de organización como parte de un sistema complejo cumplen el papel de interfase entre ese nivel inferior y el inmediato superior, entonces cada nivel presenta sus propias propiedades emergentes, algunas de las cuales se presentan en la Tabla 1.2 y que serán revisadas a partir del siguiente CAPITULO.

Tabla 1.2. Algunas propiedades emergentes de los niveles de organización ecológica.

Nivel de organización	Propiedades emergentes
Poblaciones	Crecimiento, Estructura por edades, Reproducción, Tasas de Natalidad, mortalidad, sobrevivencia, patrón de disposición espacial, territorialidad, relaciones intrapoblacionales (competencia, canibalismo), interpoblacionales (depredación, competencia, mutualismo)
Comunidades	Patrón horizontal, patrón vertical, riqueza de especies, dominancia, diversidad, equitatividad, sucesión, estabilidad
Ecosistema	Producción primaria, producción secundaria, ciclos biogeoquímicos, fuentes de energía, mallas tróficas, eficiencia ecológica, grupos tróficos, subsidios, integridad

1.3.2 ¿Podemos hablar de Ecología "pura"?

Actualmente muchas disciplinas científicas se superponen parcialmente en sus campos de estudio a diferentes niveles de integración. Por ejemplo, para la ecología se reconoce que se superpone con disciplinas biológicas como la genética, la fisiología, la etología entre otras, incluso con otras como la meteorología, la geología, la geoquímica y cuando incorporamos los contextos humanos en los procesos ecológicos debemos abordar principios y contextos metodológicos propios de las ciencias sociales.

Los ecólogos se preocupan no solo por las comunidades, las poblaciones, ecosistemas, la biósfera y la naturaleza, actualmente es indudable que el contexto natural de la ecología debe incluir la influencia humana en el ambiente y de cómo para nuestro beneficio lo hemos artificializado con entornos modificados como plantaciones forestales, campos con diferentes cultivos, incluso con reservas naturales que al ser intervenidas por los humanos son estimuladas de forma extraordinaria; además de lidiar cotidianamente con las consecuencias de la influencia humana en la naturaleza mediante procesos de contaminación, sobreexplotación de recursos y el cambio climático.

La influencia de la humanidad es tan extendida y persistente que es difícil encontrar un sitio en el planeta que no esté afectado por la actividad directa o indirecta de la humanidad, Ellis et al. (2021) señalan que la influencia humana desde

hace 12,000 años, solo deja menos del 25% de la superficie terrestre sin algún nivel de influencia antrópica y de unos 1500 años a la fecha se han agudizado los efectos de esta transformación.

Los problemas ambientales que nos aquejan regional y globalmente, por lo menos en el papel están en la agenda política escritorio de los tomadores de decisiones, es indudable que los ecólogos tienen un papel fundamental porque las metas para un futuro sostenible dependen de la comprensión ecológica de la naturaleza y de nuestra capacidad para predecir o producir resultados bajo diferentes escenarios.

Porque los humanos somos una especie muy dominante en el planeta y la ecología también se ocupa las interacciones de la humanidad con toda la biota y los factores bióticos del ambiente, pero no podemos olvidar que además de aprender sobre los sistemas ecológicos debemos integrar conocimientos de otras ciencias para resolver los problemas graves que se ciernen a mediano y largo plazo sobre nuestras propia existencia, por esto de todas las ciencias, la ecología es una de las más cercanas a nuestra vida cotidiana, por las diferentes maneras que afectamos el entorno natural, solo imaginemos las actividades diarias de más de 7 mil millones de personas en una demografía humana en crecimiento incesante y sus repercusiones en los procesos naturales.

Stilling (2011) propuso que han surgido cuatro tópicos actuales que merecen la mayor atención por parte de la humanidad, estos, como veremos a casi quince años, varios han escalado el nivel de preocupación y requieren atención inmediata por las posibles repercusiones para la existencia de la especie humana, así de graves pueden ser las consecuencias.

El orden de los procesos no establece su importancia, todos lo son; para empezar la crisis de la biodiversidad señala que por las actividades humanas de los últimos milenios la tasa de extinción de especies actuales se ha incrementado, las evidencias indican, con poca discusión, que, en los últimos 100 años, aproximadamente 20 especies de mamíferos y más de 40 especies de aves se han extinguido (Bolam et al. 2021).

El término crisis de la biodiversidad se ha establecido para describir esta pérdida elevada de especies, muchos científicos afirman que la tasa de pérdida de especies es más alta ahora que durante la mayor parte de la historia geológica y una de las causas principales es el crecimiento de la población humana que al expandir su colonización ha propiciado el aumento de extinciones de otras especies (Cafaro et al. 2022). Sin hacer una declaración dramática, los seres humanos somos responsables de muchos elementos del cambio global, actualmente la ecología también se ocupa de investigar cómo las actividades humanas en la extinción de especies y cómo son los procesos principales que la provocan como la destrucción de los hábitats, la introducción de especies, la sobreexplotación de las que son recursos y los variados procesos de contaminación (Hogue y Breon 2022; Fig. 1.2).

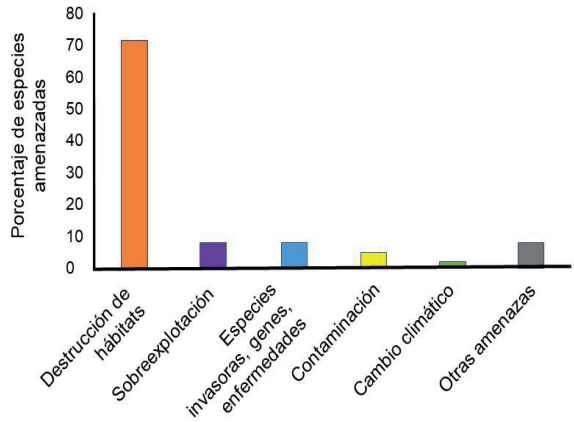


Fig. 1.2. Porcentaje de especies amenazadas, cada categoría de amenaza es el factor principal que provoca la extinción de la especie. Las especies en las que no se pudieron identificar amenazas dominantes claras se enumeran como amenazas múltiples. La suma de porcentajes de todas las categorías es igual al 100%. (Tomado y modificado de IUCN, 2019).

La destrucción del hábitat incluye la deforestación, la conversión de hábitats naturales a suelos de uso agrícolas, para urbanización, el drenaje de humedales para uso turístico variado, canalización, minería a cielo abierto, canteras, construcción de presas, entre otras formas de transformación de los espacios naturales y muchas otras formas de modificación de la tierra.

La deforestación entendida como la conversión de áreas boscosas en no boscosas, es una de las principales causas de la extinción de especies. Alrededor de un tercio de la superficie terrestre del mundo está cubierta de bosques y gran parte de esta área está en riesgo de deforestación. Si bien los bosques tropicales son probablemente los más amenazados, con tasas de deforestación en África, América del Sur y Asia que varían entre el 0.6% y el 0.9% anual, la destrucción de los bosques es un fenómeno mundial.

Pero la deforestación no es la única forma de destrucción del hábitat, desde 1945 se ha convertido más suelo a la agricultura que en los siglos XVIII y XIX juntos, esta se considera la principal causa de pérdida de la biodiversidad (Cabernard, et al. 2024). La erosión de la tierra para plantar cultivos agrícolas puede crear erosión del suelo, aumento de las inundaciones, disminución de la fertilidad del suelo, aumento de la sedimentación en los ríos y desertificación. Mientras que la superficie media de tierra cultivada en todo el mundo es de alrededor del 12%, con un 26% adicional dedicado a los pastizales, esta cantidad varía sustancialmente entre regiones. Los humedales también se han drenado con fines agrícolas y se han rellenado para el desarrollo urbano o industrial. La urbanización, el desarrollo de ciudades en áreas previamente naturales o agrícolas, es el tipo de uso de la tierra más ejercido por el hombre, de más rápido crecimiento en todo el mundo y devasta los suelos más severamente que prácticamente cualquier otra forma de degradación de los hábitats (Fig. 1.3).

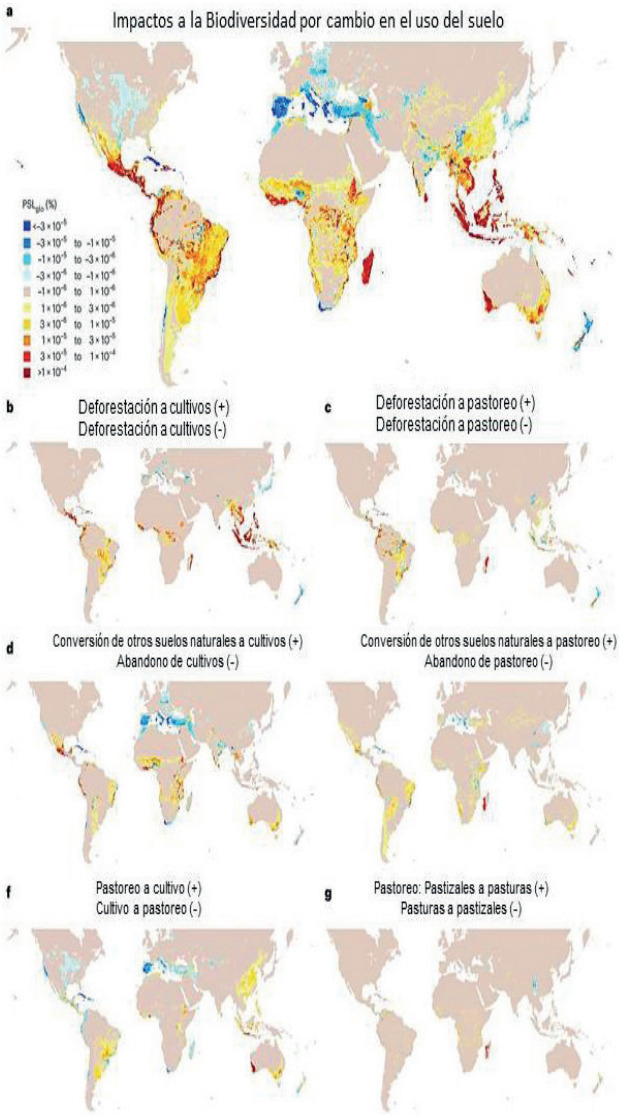


Fig. 1.3. **a**. Total. b - g, conversión terrestre a una resolución de arco de 15 minutos (~28 km). La conversión al uso del suelo urbano se incluye en **a**. Los datos de conversión de suelos se toman del conjunto de datos LUH2 (Hurt, et al. 2020; Chini et al. 2021) https://www.nature.com/articles/s41893-024-01433-4/figures/1 - ref-CR22https://www.nature.com/articles/s41893-024-01433-4 - ref-CR23. Los impactos en la biodiversidad se evalúan en porcentajes de pérdida potencial mundial de especies (PSLglo por sus siglas en inglés) sobre la base de los factores de impacto específicos de la ecorregión (Olson et al. 2001) del PNUMA-SETAChttps://www.nature.com/articles/s41893-024-01433-4 - ref-CR9. Los porcentajes positivos se refieren a aumentos en los impactos en la biodiversidad, mientras que los valores negativos se refieren a disminuciones en los impactos en la biodiversidad.

Las especies introducidas son aquellas especies trasladadas por los humanos desde una ubicación nativa a otra ubicación, con diferentes fines, sea para cultivo, control de plagas y con uno ornamental, este grupo incluye a las especies que son transportadas involuntariamente a través del movimiento de carga por cualquier medio de transporte. Independientemente de la forma de desplazamiento, algunas especies introducidas se convierten en **especies invasoras**, que logran propagarse en los hábitats que ocupan, compitiendo las especies nativas por espacio y recursos, en otros casos pueden ser tan voraces que depredan intensamente a estas especies, disminuyendo su abundancia y con posibles efectos en la dinámica trófica de los ecosistemas (Capdevila-Argüelles *et al.*, 2013).

Otros efectos de las especies invasoras sobre las especies nativas es que pueden producir hibridación reproductiva contaminando su genoma, la modificación de los hábitats, actuando como reservorio o vectores de patógenos, por eso las especies invasoras son consideradas como la segunda causa de pérdida de biodiversidad en el mundo a un nivel tal que en el caso de las extinciones de peces se estima que entre el 48 y 62% se deben a exclusivamente a especies invasoras (Pimentel et al., 2000, citado en Mendoza y Koleff, 2014).

Con base en información de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) de México, hasta 2016 se reportaron en nuestro país 1 462 especies invasoras nativas y no nativas, las más numerosas son las plantas, con 60.4% (883 especies); 9.2% de las especies invasoras corresponde a invertebrados (135 especies), 7.9% a peces y algas (cada uno con 115 especies), 7.2% a artrópodos (105 especies) y 3.7% a reptiles (55 especies; Fig 1.4).

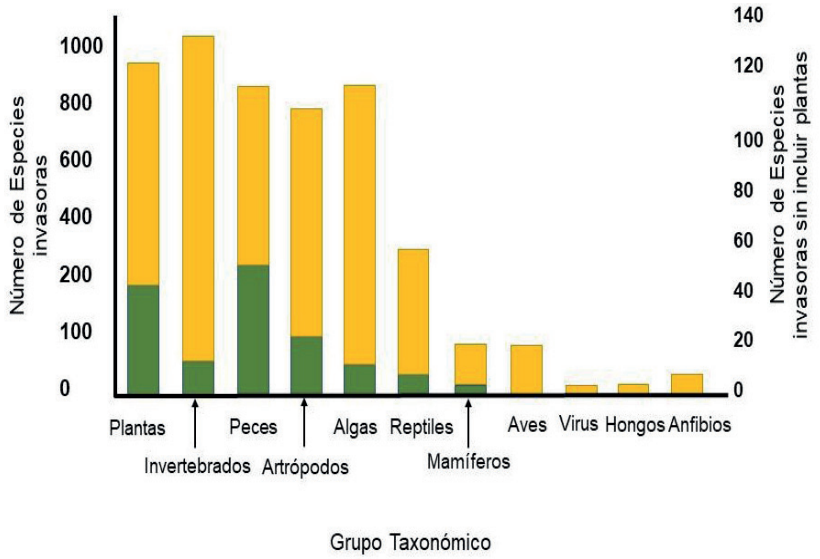


Fig. 1.4. Números de especies invasoras por grupo taxonómico. Nativas se refiere a especies mexicanas que se comportan como invasoras y no nativas indica que la especie es exótica en México. (Tomado y modificado de: Coordinación de Información y Servicios Externos, Conabio. México. 2017). https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe18/tema/cap4.html.

Un tercer gran problema que los estudios ecológicos deben contribuir a solucionar es la disminución de las poblaciones que como recursos se explotan directamente e incluso indirectamente como ocurre en pesquerías que además de capturar a las especies de interés u objetivo también atrapan incidentalmente a cientos de otras especies como sucede con la llamada fauna de acompañamiento del camarón que tan solo en el Golfo de México arrastra a más de 330 especies de peces (Chávez-López y Morán-Silva 2019) y números desconocidos de otros grupos de invertebrados.

En México, destacan grupos como las ballenas, los peces, venados, cactus, orquídeas, que por su aprecio económico se encuentran en alguna categoría de riesgo incluso en peligro de extinción. Estudios ecológicos precisos deben refinar el conocimiento de estas poblaciones porque difieren su nivel de vulnerabilidad debido a sus características biológicas como: distribución restringida, abundancia baja, tasa alta de mortalidad, tasa reproductiva baja, entre otras.

Se reconoce que la cacería, tala, pesca, comercio ilegal de especies son de las principales acciones humanas que afectan a las especies sobreexplotadas, con acciones económicas ilegales cuyos participantes incluidos los diferentes niveles de autoridad, los compradores de organismos y consumidores de productos ilegales son cómplices de la sobreexplotación.

Con base en la información de la NOM-059-SEMARNAT-2010 mexicana, más de 2,600 especies se califican con necesidad de algún tipo de protección, 535 están en peligro de extinción, 912 amenazadas y 1183 bajo protección especial; la flora es el grupo taxonómico con el mayor número de especies en riesgo; en los grupos animales los vertebrados cerca de 1500 especies están clasificadas con algún nivel de peligro a su existencia, de estos los reptiles (443), aves (392), mamíferos (291) y anfibios (194) están en mayor riesgo (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Grupos bióticos con mayor número de especies de flora y fauna listadas en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Familia o grupos	Número de especies NOM-059
Plantas	987
Aves	443
Reptiles	392
Mamíferos	291
Peces	204
Anfibios	194
Invertebrados	49
Hongos	46
Total	2,606

Un conjunto de problemas ambientales que merecen atención constante son los procesos de contaminación. Los contaminantes del ambiente incluyen elementos físicos, químicos y biológicos como las especies invasoras que ya mencionamos. El uso de los hidrocarburos, la tecnología que se ha desarrollado para su utilización desde el siglo XVIII, sigue produciendo alteraciones en los procesos edafológicos, hidrológicos y atmosféricos.

Los contaminantes liberados al ambiente incluyen gases como el monóxido y el bióxido de carbono, dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno, junto con el metano provienen de la combustión de combustibles fósiles y son de los llamados gases de efecto invernadero que han provocado el calentamiento de la atmósfera en los últimos 200 años (Fig. 1.5).

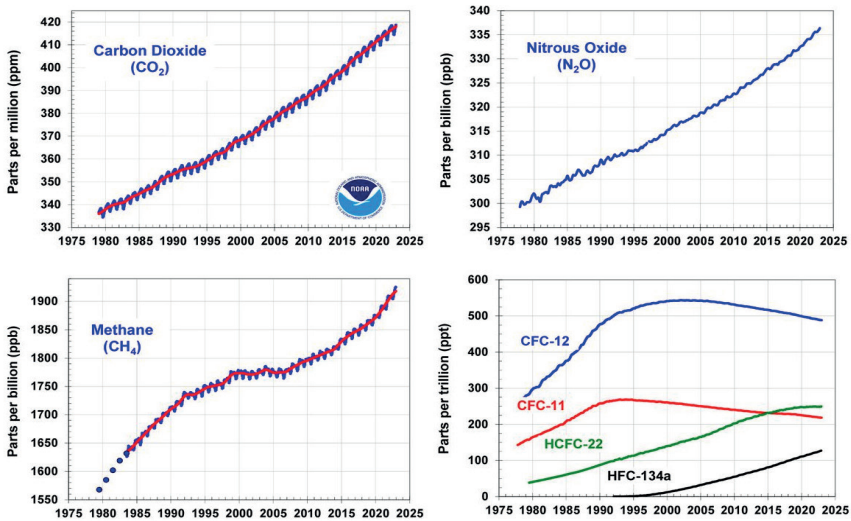


Fig. 1.5. Aumento de los gases de efecto invernadero que contribuyen al calentamiento atmosférico mundial global con registros de 1985 a 2022. Fuente: https://www.aoml.noaa.gov/.

El aumento de los niveles de CO_2 ya ha reducido el pH del océano en 0.1 unidades de pH y es probable que este aumento de la acidificación continúe. A mayor pH, muchos organismos calcificantes que producen conchas o placas se verán afectados negativamente. Algunos modelos predicen que por 2050, los océanos pueden ser demasiado ácidos para que los corales mantengan sus procesos de calcificación (McField 2017). Los modelos predicen que a menos que el uso de combustibles fósiles se reduzca drásticamente, el cambio climático hará que entre el 15 y el 37% de las especies en esas regiones se extingan para el año 2050.

Un efecto del cambio climático es la transformación de la distribución de los organismos, mientras los organismos de las zonas frías sufren la restricción de sus hábitats en contraste las especies de zonas tropicales parecen extender su distribución regional (Zarzyczny et al. 2020).

La tropicalización es un fenómeno global reciente caracterizado por expansiones del rango de distribución de especies marinas tropicales o subtropicales hacia los polos y acompañadas por retracciones del rango geográfico con posibles disminución de la abundancia de las especies de regiones templadas hacia los límites de transición biogeográfica y en las propias áreas templadas (Fig 1.6) (Wernberg et al. 2013; Vergés et al. 2014) .

Estos cambios en la distribución de las especies son causados por el cambio climático contemporáneo y conducen a interacciones alteradas entre especies que tienen efectos en cadena sobre el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas transformados (Wernberg et al. 2013).

Aunque la "tropicalización" se detectó inicialmente para describir un aumento de especies tropicales en el mar Mediterráneo (Bianchi y Morri, 2003), desde entonces se ha utilizado ampliamente para indicar el aumento de la proporción de especies marinas tropicales en comunidades templadas marinas residentes. Aunque específica para las regiones marinoao se descarta que también puede ocurrir en comunidades terrestres, abarcando desplazamientos de comunidades enteras hacia los polos. La tropicalización puede alterar los conjuntos de comunidades en escalas de tiempo decenales (Wernberg et al. 2013; Vergés et al. 2014) y tener consecuencias ecológicas y evolutivas a largo plazo.

Otros fenómenos similares que deben llamar la atención de las y los ecólogos incluyen la borealización **(**expansión a las regiones boreales por las comunidades templadas del norte hacia las áreas árticas y la retracción de las comunidades árticas) y la desertificación entendida como la expansión de desiertos y biorregiones áridas como resultado del calentamiento climático y de las actividades antropogénicas, particularmente de malas prácticas agrícolas que conducen a la degradación y reducción de la productividad de la tierra, que, junto con la tropicalización, contribuyen a la redistribución global de la biota y al reordenamiento de las comunidades ecológicas (Hastings et al. 2020).

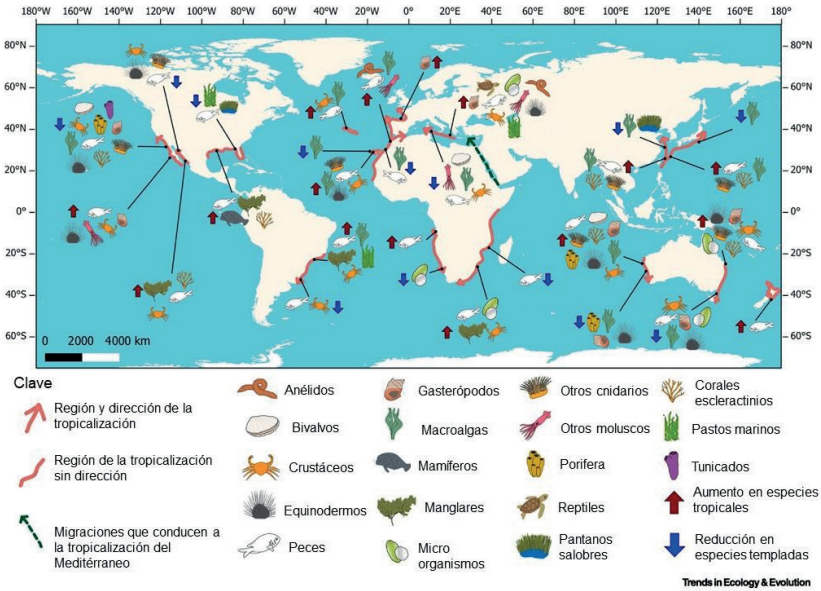


Fig 1.6. Taxones y áreas geográficas donde se ha detectado tropicalización. Un aumento en las especies tropicales (flecha roja 'hacia arriba') indica que los estudios muestran expansiones de rango y un aumento en la abundancia de especies tropicales. La reducción de las especies templadas (flecha azul "hacia abajo") indica que los estudios han demostrado una reducción en la abundancia de especies templadas, extinciones locales y retracciones de rango. Meta-análisis de 138 artículos publicados entre 2004 y 2023 (Modificado de Zarzyczny, et al. 2023).

El nivel actual de la vida humana se ha sostenido por las diferentes maneras en las que usamos los recurso del ambiente, un ejemplo claro es la agricultura, porque cada vez más requerimos alimentos para una población mundial en crecimiento casi desmedido; para favorecer el cultivo de las especies que nos importan se aplican una variedad muy numerosa de productos químicos a los cultivos agrícolas para erradicar plagas y a otras plantas que les compiten, estas sustancias provocan efectos indeseables en la vida silvestre.

La historia del DDT (Dicloro-Difenil-Tricloroetano) es un ejemplo, en las décadas de 1950 y 1960, el DDT era un pesticida de uso común contra una variedad amplia de plagas agrícolas e insectos portadores de enfermedades como los mosquitos. La acumulación en las cadenas alimentarias resultó en altos niveles de DDT en depredadores superiores como las aves rapaces, el DDT alteró la síntesis de calcio para darle consistencia a los huevos de estas aves, lo que resultó en huevos rotos, eclosión y densidades de población más bajas. Estos sucesos y resultados son un caso de prácticamente cientos de contaminantes acuáticos que incluyen numerosos

pesticidas, toxinas, metales pesados que se desplazan a lagos y ríos desde campos agrícolas, muchos se lixivian por los mantos freáticos y se acumulan en estuarios para luego llegar a la plataforma marina.

Estudios recientes han destacado la acumulación significativa de pesticidas en los cuerpos de animales, humanos y peces, lo que demuestra la toxicidad y los impactos a largo plazo de estos productos químicos. Por ejemplo, Xu et al. (2022) estudiaron las concentraciones de pesticidas organoclorados (OCP) y bifenilos policlorados (PCB) en siete especies de productos alimenticios de agua dulce, incluidos peces y cangrejos de río de granjas acuícolas alrededor de Changsha, China. Analizaron el tejido muscular de estas especies para evaluar los riesgos para la salud por la ingesta dietética. Las concentraciones medias de OCP oscilaron entre 6.38 y 15.9 ng/g de peso húmedo y los PCB oscilaron entre 3.18 y 5.12 ng/g de peso húmedo.

El heptacloro y el δ-HCH (Delta-Hexaclorociclohexano) fueron predominantes, representando más del 74 % del total. Los cocientes de riesgo y riesgo de cáncer indicaron que los HCH, el heptacloro y los PCB podrían representar un riesgo de cáncer para los consumidores según las tasas de consumo promedio. Esta bioacumulación plantea graves riesgos para la salud y tales hallazgos subrayan la naturaleza generalizada de la contaminación por pesticidas y su capacidad para biomagnificarse a través de las cadenas y mallas alimenticias, lo que resulta en importantes implicaciones para la salud tanto de la vida silvestre como para los humanos. Los datos cuantitativos globales sobre los impactos en la salud y ambiente por la toxicidad de los plaguicidas se resumen en la Tabla 1.4, con base en información compilada por Zhou et al. (2025).

Tabla 1.4 Datos cuantitativos sobre los impactos a la salud y al ambiente por la toxicidad de los plaguicidas (Zhou et al. 2025).

Categoría De Impacto	Impacto específico	Datos Cuantitativos
Salud Humana	Muertes por intoxicación aguda	Aproximadamente 385 millones de casos de intoxicación aguda por plaguicidas al año, con alrededor de 11.000 muertes en todo el mundo
	Riesgo de enfermedad de Parkinson	70 % más de incidencia en individuos expuestos
	Riesgo de linfoma no Hodgkin	Aumento del riesgo del 41 % entre las personas expuestas
Ambiente - Agua	Contaminaciones corrientes de agua	Plaguicidas encontrados en el 50 % de las muestras de agua del mundo
Ambiente - Suelo	Reducción de la diversidad microbiana	Disminución de la diversidad microbiana del suelo hasta en un 30 %

Categoría De Impacto	Impacto específico	Datos Cuantitativos
Ambiente - Biodiversidad	Disminución de la población de abejas	Disminución de hasta un 30 % de las poblaciones de abejas en algunas zonas
Ambiente - Bioacumulación	Niveles de pesticidas en mamíferos marinos	Niveles de bifenilos policlorados y DDT de hasta 466 ng/g y 3819 ng/g de peso lipídico, respectivamente
Ambiente - Aire	Transporte de plaguicidas atmosféricos	Pesticidas detectados hasta 100 km de los sitios de aplicación

REFERENCIAS

Allaby, M. (2010). *Ecology: plants, animals, and the environment*. Facts on File, New York.

Andrewartha H.G., Birch, L. C. (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press.

Begon, M., Harper J. L. Harper., Townsend C. R. (1986). *Ecology: individuals, populations and communities.* Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 pp.

Bianchi, C. N., Morri, C. (2003). Global sea warming and "tropicalization" of the Mediterranean Sea: Biogeographic and ecological aspects. *Biogeographia*. 24. 319-327. 10.21426/B6110129

Bolam, F. C., Mair L., Angelico M., et al. (2021). How many bird and mammal extinctions has recent conservation action prevented? *Conservation Letters*. 14: e12762. https://doi.org/10.1111/conl.12762

Cabernard, L., Pfister, S., Hellweg, S. (2024). Biodiversity impacts of recent land-use change driven by increases in agri-food imports. *Nature Sustainaibility* 7, 1512–1524.

Cafaro, P., Hansson, P., Götmark, F. (2022). Overpopulation is a major cause of biodiversity loss and smaller human populations are necessary to preserve what is left. *Biological Conservation*, 272: 109646.

https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109646.

Capdevila-Argüelles, L., B. Zilletti y V.A.S. Álvarez (2013). *Causas de la pérdida de biodiversidad: especies Exóticas Invasoras*. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural. 2ª época, Tomo X. España.

Chávez-López, R., Morán-Silva. A. (2019). Revisión de la composición de especies de peces capturadas incidentalmente en la pesquería de camarón en el Golfo de México. *Ciencia Pesquera*, 27(1): 65-82.

Chini, L. et al. (2021). Land-use harmonization datasets for annual global carbon budgets. *Earth Systematic Science Data* 13, 4175–4189.

Colinvaux P (1986) *Ecology*. Wiley, New York.

Egerton, F. N. (2001a). A History of the Ecological Sciences: Early Greek Origins. Bulletin of the Ecological Society of America, 82: 93–97.

Egerton, F. N. (2001b). A History of the Ecological Sciences, Part 2: Aristotle and Theophrastos. Bulletin of the Ecological Society of America, 82:149–152

Egerton, F. N. (2001c). A History of the Ecological Sciences, Part 3. Hellenistic Natural History. Bulletin of the Ecological Society of America, 82(3):201–205.

Egerton, F. N. (2001d). A History of the Ecological Sciences, Part 4. Roman Natural History. Bulletin of the Ecological Society of America, Volume 82(4):243–246.

Egerton, F. N. (2002a). A History of the Ecological Sciences, Part 5. Byzantine Natural History. Bulletin of the Ecological Society of America, 83(1):89–94.

Egerton, F. N. (2002b). A History of the Ecological Sciences, Part 6. Arabic Language Science—Origins and Zoological Writings. Bulletin of the Ecological Society of America, 83(2):142-146.

Egerton, F. N. (2002c). A History of the Ecological Sciences, Part 7. Arabic Language Science—Botany, Geography, and Decline. Bulletin of the Ecological Society of America, 83(4):261-266.

Egerton, F. N. (2005). A History of the Ecological Sciences, Part 15: The Precocious Origins of Human and Animal Demography and Statistics in the 1600s. Bulletin of the Ecological Society of America, 86(1):32–38.

Egerton, F. N. (2006). A History of the Ecological Sciences, Part 19: Leeuwenhoek's Microscopic Natural History. Bulletin of the Ecological Society of America, 87(1):47–58.

Egerton, F. N. (2007) A History of the Ecological Sciences, Part 23: Linnaeus and the Economy of Nature. Bulletin of the Ecological Society of America, 88(1):72–88.

Egerton, F. N. (2007b). A History of the Ecological Sciences, Part 24: Buffon and Environmental Influences on Animals. Bulletin of the Ecological Society of America, 88(2):146–159.

Egerton F. N. (2009a). A History of the Ecological Sciences, Part 32: Humboldt, Nature's Geographer. Bulletin of the Ecological Society of America, 90(3):253-282.

Egerton F. N. (2009b). A History of the Ecological Sciences, Part 33: Naturalists Explore North America, mid-1780s–mid-1820s. Bulletin of the Ecological Society of America, 90(4): 434-487.

Egerton F. N. (2009c). A History of the Ecological Sciences, Part 34: A Changing Economy of Nature. Bulletin of the Ecological Society of America, 91(1): 21-41.

Egerton F. N. (2010a). A History of the Ecological Sciences, Part 35: The Beginnings of British Marine Biology: Edward Forbes and Philip Gosse. Bulletin of the Ecological Society of America, 91(2):176-201.

Egerton F. N. (2010b). A History of Ecological Sciences, Part 37: Charles Darwin's Voyage on the Beagle. Bulletin of the Ecological Society of America, 91(4):398-431.

Egerton F. N. (2011). History of Ecological Sciences, Part 40: Darwin's Evolutionary Ecology. Contributions ESA Bulletin of the Ecological Society of America, 92(4): 351-374.

Egerton F. (2012). A History of Ecological Sciences, Part 42: Victorian Naturalists Abroad-Hooker, Huxley, Wallace. Bulletin of the Ecological Society of America, 93(2):125-159.

Egerton, F. N. (2013a). A History of the Ecological Sciences, Part 47: Ernst Haeckel's Ecology. Bulletin of the Ecological Society of America, 94(3):222-244.

Egerton, F. N. (2013b). A History of the Ecological Sciences, Part 48: Formalizing Plant Ecology, about 1870 to mid-1920s. Bulletin of the Ecological Society of America, 94(4):341-378.

Egerton, F. N. (2014a). A History of the Ecological Sciences, Part 49: Formalizing Animal Ecology, 1870s to 1920s. Bulletin of the Ecological Society of America, 95(1):59-81.

Egerton, F. N. (2014b). History of Ecological Sciences, Part 50: Formalizing Limnology, 1870s to 1920s. Bulletin of the Ecological Society of America, 95(2):131-153.

Egerton, F. N. (2014c) A History of Ecological Sciences, Part 51: Formalizing Marine Ecology, 1870s to 1920s. Bulletin of the Ecological Society of America, 95(4):347-430.

Egerton, F. N. (2015a). A History of Ecological Sciences, Part 53: Organizing Ecologists before 1946. Bulletin of the Ecological Society of America, 96(2): 239-311.

Egerton, F. N. (2015b). A History of Ecological Sciences, Part 54: Succession, Community, and Continuum. Bulletin of the Ecological Society of America, 96(3): 426-474.

Egerton, F. N. (2015c). A History of Ecological Sciences, Part 55: Animal Population Ecology. Bulletin of the Ecological Society of America, 96(4): 560-626.

Egerton, F. N. (2016) Aspects of Limnology in America, 1930s to about 1990, led by Hutchinson and Hasler. Bulletin of the Ecological Society of America, 97(3):228- 282.

Ellis, E.C., N. Gauthier, K. Klein Goldewijk, et al. (2021). People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of National Academy of Sciences,* USA, 118(17): e2023483118, https://doi.org/10.1073/pnas.2023483118.

Dodson S. I. (1998) *Ecology*. Oxford University Press.

Ehrlich P. R., Roughgarden J. (1987). *The Science of Ecology*. Macmillan.

Gurevitch J., Scheiner S. M., Fox G. A. (2006). *The Ecology of Plants.* Sinauer.

Hastings R. A., Rutterford L. A., Freer J. J., Collins R. A., Simpson S. D., Genner M. J. (2020). Climate Change Drives Poleward Increases and Equatorward Declines in Marine Species. *Current Biology*, 30(8):1572-1577.e2. doi: 10.1016/j.cub.2020.02.043

Hogue, A. S., Breon, K. (2022). The greatest threats to species. *Conservation Science and Practice*, 4(5), e12670. https://doi.org/10.1111/csp2.12670

Hurtt, G., Chini, L., Sahajpal, R., et al. (2020). Harmonization of global land use change and management for the period 850–2100 (LUH2) for CMIP6. *Geoscientific Model Development,* 13:5425–5464. https://doi.org/10.22033/ESGF/input4MIPs.10454

International Union for Conservation of Nature. (2019b). Threats classification scheme. Version 3.2. IUCN. Recuperado de: https://www.iucnredlist.org/resources/threat-classification-scheme (septiembre 2025).

Krebs C. J. (2001) *Ecology*. Benjamin Cummings.

Krebs, C. J. (2008). *The ecological world view*. CABI Org., CSIRO Publishing.

Life Cycle Initiative (2016). Global Guidance for Life Cycle Impact Assessment Indicators. UNEP-SETAC.

Lovelock, J. E. (1972). "Gaia as seen through the atmosphere". *Atmospheric Environment.* 6(8): 579–580. doi:10.1016/0004-6981(72)90076-5.

Lovelock, J. E., Margulis, L. (1974). "Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the gaia hypothesis". Tellus *A. 26 (1–2):*2-10 doi*:*10.3402/tellusa.v26i1-2.9731

McField, M. (2017). Impacts of Climate Change on Coral in the Coastal and Marine Environments of Caribbean Small Island Developing States (SIDS), Caribbean Marine Climate Change Report Card: Science Review, 52-59.

McNaughton S. J., Wolf L. L. (1973) *General Ecology*. Holt, Rinehart and Wilson.

Mendoza, R. y P. Koleff. (2014). Introducción de especies exóticas acuáticas en México y en el mundo. En: Mendoza, R. y P. Koleff (coords). *Especies acuáticas invasoras en México.* Conabio.

Morin, P. J. (2011). *Community Ecology*. Wiley-Blackwell.

Olson, D. M. et al. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth: a new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience,* 51, 933–938.

Reuter, *H.,* Franz Hölker, F., U. Middelhoff, F. Jopp, C Eschenbache*,* Broder Breckling. (2005). The concepts of emergent and collective properties in individual-based models—Summary and outlook of the Bornhöved case studies. *Ecological Modelling*, 186: 489–501.

Ricklefs R. E. (1979). *Ecology*. Chiron.

SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2003. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Publicada el 30 de diciembre de 2010 en el Diario Oficial de la Federación. Disponible en: https://www.dof.gob.mx/normasOficiales/4254/semarnat/semarnat.htm

Scheiner, S. M., Willig M. R. (2008). A general theory of ecology. Theoretical Ecology 1:21-28.

Stiling, P. D. (2011). Ecology: global insights & investigations. McGraw Hill Companies, New York. 578 p.

Vergés A., Steinberg P. D., Hay M. E., et al. (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. Proceedings of Royal Society, B.28120140846 http://doi.org/10.1098/rspb.2014.0846

Vergés, A., McCosker, E., Mayer-Pinto, M, et al. (2019). Topicalization of temperate reefs: Implications for ecosystem functions and management actions. *Functional Ecology*, 33: 1000–1013. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13310

Wernberg, T., Smale, D., Tuya, F. et al. (2013). An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nature Climatic Change*, 3:78–82. https://doi.org/10.1038/nclimate1627

Worster, D. (1994). *Nature's Economy: A History of Ecological Ideas*. Cambridge University Press.

Xu, L., Ren, M., Cui, Y., Miao, X.., Yang, X., Li X. (2022). Concentrations and human health risk of organochlorines in farmed freshwater products: fish ponds around Changsha, China. *Journal of Food Protection*, 85(3), 465-477.

Zarzyczny, K. M., Rius, M., Williams, S. T., Fenberg, P. B. (2024). The ecological and evolutionary consequences of topicalization, *Trends in Ecology & Evolution,* 39(3): 267-279. https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.10.006

Zhou, W., Li, M., Achal, V. (2025). A comprehensive review on environmental and human health impacts of chemical pesticide usage. *Emerging Contaminants*, 11(1): 100410. https://doi.org/10.1016/j.emcon.2024.100410.

CAPITULO 2

EL AMBIENTE

Rafael Chávez-López

Ángel Morán-Silva

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

2.1 ¿QUÉ ES EL AMBIENTE?

En términos ecológicos se reconoce que el ambiente es el entorno de un organismo, que integra las cualidades de las fases físicas, químicas y biológicas, estas últimas representada por las interacciones con otros organismos, que en este escenario sobreviven e interactúan en la Naturaleza. Brower et al. (1997) lo definen como: "El conjunto total de condiciones, bióticas y abióticas que rodean e influyen desde el exterior del hábitat".

Actualmente el uso de esta palabra no es exclusivo de la ecología, porque también se ha extendido al contexto humano, refiriéndolo a los factores que afectan nuestra calidad de vida, paradójicamente en este conflicto, la propia Humanidad es la causante de las adversidades ambientales que nos afectan.

En el contexto de este escrito referiremos al Ambiente desde el ámbito ecológico natural siguiendo los objetivos y metas de este libro, sin menospreciar la influencia antrópica en los problemas vigentes como el calentamiento global, la contaminación, la crisis de la biodiversidad, los manejos excesivos de la explotación de recursos naturales, temas que por su trascendencia obligan a tratarlos con mayor profundidad.

La ecología como una ciencia biológica no desdeña el papel de la evolución para explicar sus procesos, todo lo contrario, desde que Theodosius Dobzhansky dijo: "*Nada en biología tiene sentido, excepto a la luz de la evolución*", es claro que la explicación de los eventos ecológicos no se puede hacer sin considerar los procesos evolutivos, esto es tan cierto para la ecología como para cualquier otra ciencia derivada de la Biología.

En el paso del tiempo terrestre, a partir del registro fósil se han logrado explicar diferentes clases de procesos por los que las diferentes especies lograron persistir en hábitats particulares y también por qué no fueron tan exitosas en otros. En las expresiones coloquiales de la evolución cuando notamos estas asociaciones entre los organismos y sus hábitats (comúnmente decimos "y con el ambiente") aludimos a otro proceso nuclear de la biología: la adaptación.

Así referimos estos casos positivos como «el organismo X está adaptado a» y procedemos a describir el sitio (de hoy en adelante hábitat) que ocupa el organismo, describimos y medimos las variables que caracterizan ese hábitat, marcamos sus interacciones y concluimos con alguna simpleza que el organismo X presenta características y cualidades adquiridas por adaptaciones que le permiten vivir ya sea en espacios de suelo o de agua que varían naturalmente, pero generalmente (aquí la investigación genética ya está haciendo avances fabulosos) no abundamos sobre cómo se adquirieron esas características adaptativas para que "X" haya perdurado en el espacio y el tiempo hasta nuestros días.

Entonces la palabra "adaptación" implica que organismos se adaptan a sus entornos actuales, esta explicación sugiere 'diseño' o incluso 'predicción'. Pero es preciso señalar que los organismos no han sido diseñados o adaptados para el presente: su ocurrencia actual se ha moldeado por las cualidades ambientales de sus entornos naturales del pasado y los procesos selectivos. Sus características reflejan los éxitos y fracasos de sus antepasados, por eso nos demuestran ser aptos (también capaces o eficaces) para ocupar los hábitats que colonizan, porque inferimos que estos hábitats actuales tienden a ser similares a los que su especie ha ocupado en el pasado.

Es evidente que en cualquier hábitat algunos individuos de diferentes especies sobreviven y se reproducen dejando más descendencia que otros. Asumimos que suceden cambios temporales en las características hereditarias de una población de una generación a otra generación, aún en fases de tiempo cortas (meses, años), observamos la acción de la evolución natural mediante la selección, pero en este contexto la Naturaleza no es un agente activo, más bien establece escenarios (hábitats) configurados por las combinaciones físicas, químicas y biológicas y su extensión en el espacio y en el tiempo, en los que la trama evolutiva se hace presente e influye sobre los organismos; esta es la base en la que asentamos la ocurrencia de los procesos ecológicos tal como los vemos en nuestra actualidad, es decir, la "ecología" de una especie (más bien de una población) son resultados de procesos naturales que han venido sucediendo en escalas de tiempo mucho más amplias.

Entonces la Ecología como la ciencia biológica encargada del estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos, tiene como uno de sus fundamentos investigativos el indagar las interacciones entre organismos y los factores del entorno ambiental, como ya se mencionó las de tipo biológico corresponde a las interacciones entre los organismos, por ejemplo las interacciones depredador-presa o de competencia que ocurren entre diferentes especies; al integrar estos alcances, logramos sin mucho problema comprender la distribución, es decir, dónde se encuentran los organismos y la abundancia, entendida como la cantidad de organismos viven en un lugar determinado.

El conocimiento que tenemos sobre la distribución y abundancia de muchas especies nos permite reconocerlas en diferentes patrones de distribución geográfica (espacio) y con diferentes números de individuos (abundancia).

Por ejemplo, el jaguar (*Panthera onca*) se distribuye a lo largo de las vertientes del occidente y oriente de México hasta Sudamérica (De la Torre et al. 2018), pero es raro o ausente hacia el centro y norte de nuestro país (Fig 2.1).



Fig. 2.1 Distribución del jaguar *Panthera onca* en México. Tomado de Ceballos et al. (2016).

En la figura se aprecia que la distribución del jaguar se mantiene en corredores bien definidos en nuestro país, que se asocian a tipos de vegetación como selvas altas, selvas medianas, selvas bajas y humedales, que a su vez también tienen patrones propios de distribución a los que seguramente se asocia este felino.

¿Qué explica este patrón de distribución de los jaguares? Se sabe que esta especie es más abundante hacia el sur del país, ¿por qué esta especie es menos abundante hacia los bordes norteños de su área de distribución geográfica? ¿Qué limita la extensión de su área de distribución? ¿En algún momento cambiará la distribución del jaguar en el país? Si agregamos procesos antrópicos ¿el cambio climático afectará su distribución a medida que el clima se calienta? Estos son ejemplos de las preguntas que los ecólogos intentan responder sobre la distribución y la abundancia de las poblaciones de organismos en relación a la influencia de los factores del ambiente que configuran los hábitats que ocupa.

2.2 Factores del Ambiente

Para lograr la comprensión de la distribución y abundancia de una especie es necesario reconocer cuáles son los factores del ambiente que participan en su historia natural y cuya influencia se refleja en su capacidad de sobrevivencia y reproducción que tratamos de explicar mediante las tasas de natalidad, mortalidad y migración, para esto es importante identificar cuáles son los recursos que utilizan los organismos y si estos son necesarios o no para su existencia.

2.2.1 Recursos

Tilman (1982) propuso que todas las cosas consumidas por un organismo son recursos, pero no significa sólo su consumo, por ejemplo, los organismos que ocupan espacios para madrigueras o escondites no consumen esos agujeros, más bien cuando esos espacios son utilizados ya no están disponible para otros organismos, a diferencia de consumir o asimilar un átomo de nitrógeno, un sorbo de néctar o un bocado algún alimento que al captarlo ya no está disponible para otros consumidores disminuyendo su disponibilidad y reduciendo su oferta. Con estas analogías, se muestra que los recursos son elementos del ambiente requeridos por un organismo y por su uso, su disponibilidad y cantidades disminuyen debido a la actividad de los propios organismos.

RECURSOS ESENCIALES

Se dice que un recurso es esencial cuando no puede ser sustituido por otro en los requerimientos de un organismo, por ejemplo, un recurso que influye en la sobrevivencia y crecimiento de los organismos, la cantidad disponible de este recurso esencial define un máximo tasa de crecimiento posible, independientemente de la cantidad de otro recurso, que aunque sea consumido provoca una tasa de crecimiento menor. Esto se ejemplifica con el nitrógeno y el potasio como recursos fundamentales en el crecimiento de las plantas verdes, otro caso son los hospederos obligados para que continúe la vida de un parásito o de un patógeno.

OTRAS CATEGORÍAS DE RECURSOS

Se dice que dos recursos son sustituibles cuando cualquiera de ellos puede reemplazar completamente al otro. Esto será cierto para las semillas de trigo o cebada en la dieta de un pollo de corral, o para una cebra o una gacela en la dieta de un león, son tendencias comunes de los consumidores heterótrofos los cambios dietéticos de acuerdo a la disponibilidad de los alimentos.

Los recursos sustituibles son complementarios cuando una especie utiliza al menos dos recursos que son más benéficos cuando se toman juntos que cuando se consumen por separado. Un buen ejemplo en la dieta humana es el consumo combinado frijoles y arroz, los frijoles son ricos en lisina, un aminoácido esencial poco representado en el arroz, mientras que el arroz es rico en aminoácidos que contienen azufre que no están presentes en los frijoles.

Finalmente, también se identifican recursos que pueden ser inhibidores, estos son recursos esenciales pero que se vuelven dañinos cuando esta en exceso. El CO_2, agua y nutrientes minerales como el hierro son todos necesarios para la fotosíntesis, pero cada uno es letal cuando actúa en exceso. Del mismo modo, la energía lumínica estimula el aumento de las tasas de crecimiento en las plantas en un intervalo amplio de intensidades, pero puede inhibir el crecimiento a temperaturas muy altas intensidades.

FACTORES REGULADORES = CONDICIONES AMBIENTALES

Una condición es un factor abiótico del ambiente que influye de manera determinante en el funcionamiento fisiológico de los organismos, es decir, participa regulando procesos internos de los organismos. Con base en esta definición, de manera intuitiva reconocemos como ejemplos a la temperatura, la humedad relativa, el pH, la salinidad, la concentración de nutrientes y de contaminantes; las condiciones del ambiente pueden modificarse por la presencia de otros organismos, por ejemplo, bajo un dosel vegetal cambian factores abióticos como temperatura, humedad y pH del suelo. Una diferencia sustancial respecto a los recursos es que las condiciones o factores reguladores no son consumibles por los organismos.

Con los niveles de algunas condiciones es posible establecer una concentración óptima a la que un organismo se desempeña mejor, pero también suceden niveles o concentraciones que causan disminuciones fisiológicas y algunas extremas que ocasionan la muerte (Fig. 2.2).

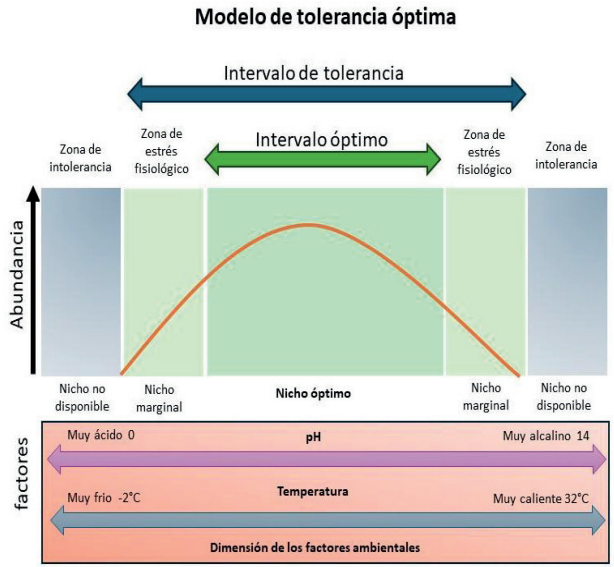


Fig. 2.2. Modelo de tolerancia óptima, muestra la abundancia de una especie hipotética que alcanza su mayor abundancia a valores intermedios de dos condiciones ambientales: la temperatura y el pH; en ambos casos los aumentos de estos factores llevan a la especie hacia la disminución fisiológico y de seguir aumentando y disminuyendo a la desaparición de los organismos.

Intentando una definición de qué significa funcionar "mejor", implica que los organismos en cuestión persisten bajo condiciones óptimas a las cuales producen más descendientes (son más aptos), considerando que pueden presentar variaciones entre diferentes generaciones.

También se puede establecer el efecto de las condiciones en algún proceso como la actividad de una enzima, la tasa de respiración de un tejido, la tasa de crecimiento de los individuos o su tasa de reproducción. Es recomendable no considerar modelos generales de respuesta porque los organismos generalmente pueden sobrevivir en una gama más amplia de condiciones que les permiten crecer o reproducirse y la variación de las condiciones ambientales tiene efectos diferentes sobre los organismos.

Un modelo generalizado de respuesta se muestra en la Figura 2.2, que es apropiada para condiciones como la temperatura y el pH, en este modelo se observa un continuo desde un nivel adverso o letal (p. ej. congelación o condiciones muy ácidas), pasando a través de niveles favorables que se manifiestan en la mayor sobrevivencia y gran abundancia de la especie para luego llegar al otro extremo de niveles adversos o letales (daño por calor o alcalinidad).

Sin embargo, hay condiciones ambientales que no se describen con el modelo de curva óptima, por ejemplo, la mayoría de las toxinas, emisiones radiactivas y productos químicos contaminantes, porque una intensidad o concentración de bajo nivel de la condición no tienen un efecto detectable, pero cuando aumentan generan daños a diferentes niveles y con aumentos adicionales son letales.

También hay otras forma de respuesta a condiciones que son tóxicas a concentraciones altas, pero paradójicamente son esenciales para el crecimiento de los organismos a niveles bajos, como sucede con el cloruro de sodio, que es un recurso esencial para los animales, pero es letal a concentraciones altas, otro caso son los elementos que son micronutrientes esenciales en el crecimiento de plantas y animales como el cobre, zinc, manganeso, que también son tóxicos y letales a concentraciones más altas, actualmente las causas de estas concentraciones anómalas en la Naturaleza se explican por procesos de contaminación.

FACTORES LIMITANTES

Los factores limitantes son las condiciones ambientales que restringen la sobrevivencia y, por tanto, la abundancia o la distribución de un organismo o de una población. Estos factores pueden ser bióticos, como la disponibilidad de alimentos y la depredación, o abióticos, como la temperatura, el suministro de agua y la luz solar.

En general, estos factores influyen directamente la abundancia de una población en un hábitat, su acción se refleja en la determinación de la capacidad de carga, que es el tamaño máximo que puede alcanzar una población en un hábitat.

En detalle, los factores limitantes se reflejan en el crecimiento limitado de las poblaciones, partiendo del hecho que las poblaciones de plantas y animales vistos como sistemas biológicos requieren de una variedad de factores como recursos esenciales, si alguno de estos factores cae por debajo de su nivel necesario, se convierte en el "factor limitante" que restringe el rendimiento de todo el sistema biológico, sin importar cuán abundantes sean los otros factores esenciales.

Algunos ejemplos de factores limitantes son bióticos, como las presas que son alimento, las parejas y la competencia con otros organismos. Otros son abióticos, como el espacio, la temperatura, la altitud y la cantidad de luz solar disponible en un hábitat.

Los factores limitantes generalmente se expresan como la ausencia o exceso de un recurso o condición en particular. Por ejemplo, si no hay suficientes animales de presa en un bosque para alimentar a una gran población de depredadores, entonces el alimento se convierte en un factor limitante, del mismo modo, si no hay suficiente espacio en un estanque para una gran cantidad de peces, entonces el espacio se convierte en un factor limitante. Puede haber muchos factores limitantes diferentes en un solo hábitat, y los mismos factores limitantes pueden afectar las poblaciones de especies de plantas y animales.

Los factores limitantes fueron teorizados por la Ley del Mínimo propuesta por Justus von Liebig por 1873, quien estableció que "el crecimiento (de una población) no es controlado por los recursos totales disponibles en el hábitat, sino por el recurso más escaso o ausente" (Fig. 2.3).

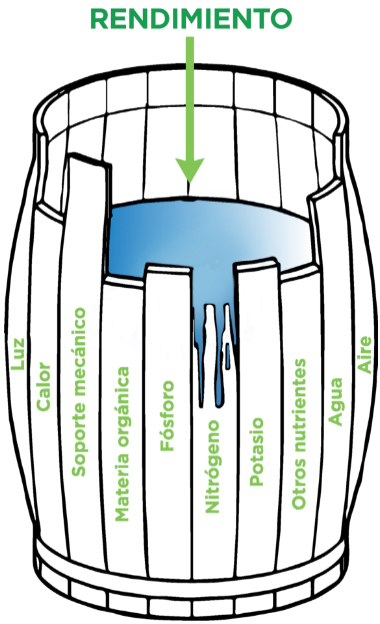


Fig. 2.3 La Metáfora del barril.

Trasladando la definición a un ejemplo visual, no hay mejor forma de comprenderla que con un barril hecho de tablas de madera.

En el barril cada tabla representa a un elemento químico, la tabla más corta representa al nitrógeno (N), que, al ser el nutriente más escaso, limita el crecimiento de una población, representado por el nivel del agua que en este caso ya no aumenta.

La Ley del Mínimo también establece que el exceso de cualquier otro nutriente no puede compensar la deficiencia del nutriente limitante.

En esta analogía visual, aunque hubiese cantidades disponibles de otros nutrientes ya no incrementará el tamaño de la población, porque ninguno compensa la deficiencia de nitrógeno (N).

Para el análisis de los factores limitantes es necesario considerar que estos, como otros factores, son dinámicos, sus niveles y presencia pueden cambiar con el tiempo, esto puede repercutir en fluctuaciones de la abundancia poblacional.

Es importante considerar que también ocurren factores limitantes que son dependientes de la densidad de la propia población, esto es, sus efectos son más notables cuando la abundancia de la población aumenta, con repercusiones negativas un ejemplo es la competencia por los recursos y la propagación de enfermedades que son más intensas cuando hay mayor número de individuos en la población, ejemplos con resultados positivos de denso-dependencia suceden cuando con tamaños poblacionales en aumento también producen beneficios por interacciones positivas como sucede poblaciones de mutualistas polinizadores.

Tampoco se debe descartar que los factores limitantes pueden interactuar sinérgicamente entre sí; por ejemplo, la disminución en la disponibilidad del agua se puede reducir la producción de alimentos, afectando más la sobrevivencia de la población, en contraste, también el agua puede transportar sustancias tóxicas y otros contaminantes e integrarse a recursos que son necesarios para los organismos y su efecto aumenta el efecto limitante sobre la población.

Comprender la influencia de los factores limitantes es esencial para el manejo de la vida silvestre y los esfuerzos de conservación para la sostenibilidad de las poblaciones y las comunidades ecológicamente saludables.

De los factores físicos y químicos del ambiente retomaremos los que ejemplifican mejor su efecto sobre los organismos, como las respuestas a la temperatura, la disponibilidad de agua, de nutrientes, el pH, que por sí mismos son los de mayor influencia sobre los organismos y permiten hacer generalizaciones relevantes.

2.2.2 Factores ambientales trascendentes. Temperatura

La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes en la distribución y abundancia de los organismos por su efecto en los procesos fisiológicos de los organismos, las poblaciones y las comunidades, y por la incapacidad de la mayoría de los organismos para regular su temperatura interna.

Muchos organismos mantienen una temperatura corporal que difiere poco de su entorno, mientras otros como los helmintos endoparásitos, los micelios fúngicos en el suelo y los invertebrados sésiles en el mar adquieren la temperatura del medio en el que viven. Contrastan los organismos terrestres expuestos al sol y al aire, porque pueden adquirir calor directamente al absorber la radiación solar o se pueden enfriar por el calor latente de la evaporación del agua.

Estos intercambios no son un mero evento físico, pues los organismos presentan rasgos morfológicos para procurar que las temperaturas corporales sean más altas o menores que las temperaturas ambientales. Por ejemplo, las hojas brillantes o plateadas de muchas plantas del desierto reflejan la radiación solar que podrían calentar en exceso los tejidos foliares. Los organismos que pueden moverse tienen mayor control sobre su temperatura corporal porque pueden buscar sitios más cálidos o más fríos, como cuando una lagartija se calienta tomando el sol sobre una roca irradiada por el sol o escapa del calentamiento encontrando áreas con sombra.

Entre los insectos hay ejemplos de cómo aumentan la temperatura corporal mediante un trabajo muscular controlado, como cuando los abejorros aumentan su temperatura corporal mediante temblores de sus músculos de vuelo. Insectos sociales como las abejas y las termitas pueden combinarse colectivamente para controlar la temperatura de sus colonias con precisión termostática notable. Incluso

algunas plantas como *Phyllodendrum* usan su calor metabólico para mantener una temperatura relativamente constante en sus flores; los mejores ejemplos los aportan las aves y los mamíferos que utilizan el calor metabólico casi todo el tiempo para mantener la temperatura corporal constante. Una distinción importante, por lo tanto, es entre los *endotermos* que regulan su temperatura mediante la producción de calor dentro de sus propios cuerpos y los *ectotermos* que dependen de fuentes externas de calor como los anfibios y reptiles.

En otra categoría, los *homeotermos* mantienen su temperatura en un intervalo estrecho, mientras que la temperatura corporal de los *heterotermos* varía ampliamente con las condiciones ambientales.

Estas clasificaciones no son rígidas y tienen excepciones, por ejemplo durante el invierno la temperatura corporal de los mamíferos que hibernan desciende a medida que su metabolismo se ralentiza, entonces son heterotermos en el período de transición durante el otoño y el invierno, luego del invierno a la primavera en la medida que su temperatura corporal se aproxima a la temperatura ambiente; en contraste, los peces de aguas profundas se comportan como homeotermos, porque la temperatura del agua, y la de su cuerpo, prácticamente son constantes.

Los individuos responden a la temperatura siguiendo un modelo de curva óptima mostrado en la sección anterior, con un intervalo óptimo funcional hacia el centro de la curva, en estas temperaturas los procesos fisiológicos alcanzan su mayor desempeño, esta función se deteriora gradualmente conforme la temperatura alcanza sus extremos mínimo y máximo, indicando cambios en la efectividad metabólica; un modelo conocido que explica este proceso es la llamada regla "Q10", que ejemplifica los cambios en la efectividad metabólica. Se explica así: para cada aumento de temperatura de 10 °C, la tasa de actividad enzimática se duplica, el aumento se produce porque el aumento de la temperatura estimula la velocidad del movimiento molecular y acelera las reacciones químicas.

Mundim et al. (2020) proponen la existencia de procesos biológicos que confirman esta regla y que son dependientes de la temperatura como la descomposición del carbono orgánico del suelo, el metabolismo del zooplancton en el océano Ártico, los procesos fisiológicos de los sistemas respiratorio y cardiovascular, la tasa de consumo de oxígeno en las mitocondrias del pez euritermo *Fundulus heteroclitus* y la respiración foliar.

Entonces es necesario hablar sobre la termorregulación, particularmente en los animales se han detectado diferentes procesos fisiológicos para sobrevivir en temperaturas frías; por ejemplo, cambiando su conducta acurrucándose sobre sí mismos para reducir la superficie corporal expuesta y guardar calor; los pingüinos se hacinan para compartir y conservar su calor corporal. Otros más conocidos como los osos, hibernan, pasando el invierno en un sueño profundo en una madriguera aislada donde su pulso, la velocidad de respiración y la temperatura corporal se reducen.

Morfológicamente se han encontrado patrones relacionados a cambios en el tamaño corporal de los animales y longitud de las extremidades en diferentes áreas geográficas a diferentes regímenes de temperatura. En 1847, Carl Bergmann señaló que, entre los mamíferos o aves estrechamente relacionados, las especies más grandes se distribuyen en latitudes más altas y más frías, esto se conoce como la regla de Bergmann, que propone que los individuos con mayor masa tienen una menor relación superficie/volumen que les ayuda a conservar el calor, por ejemplo, en los osos polares que es la especie más grande de los osos conocidos (Fig. 2.4), otra explicación indica que esta regla como la tendencia en el aumento de la masa corporal promedio de poblaciones animales que se incrementa con la latitud de los hábitats que ocupan. Esta tendencia también se ha mostrado en alces, salamandras, tortugas, helmintos y aves, en las que también se manifestó en el tamaño del pico y la longitud del tarso (Frohlich et al. 2023).

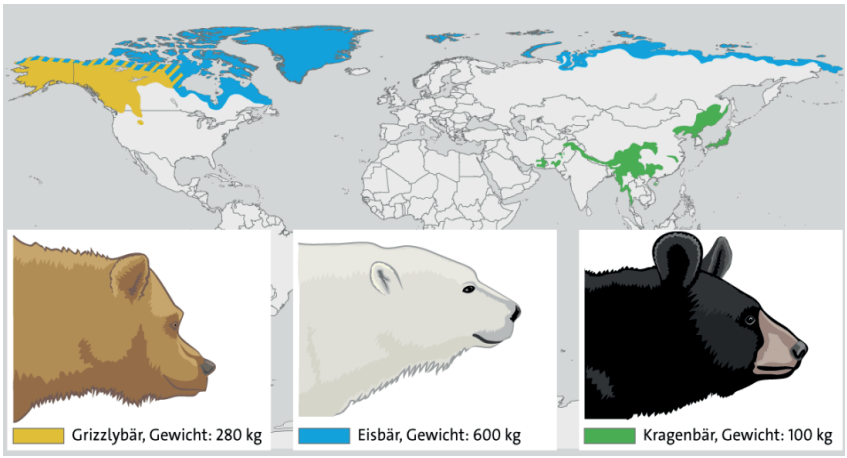


Fig. 2.4. Distribución de tres especies de osos en el hemisferio norte, izquierda el oso grizzly *Ursus arctos horribilis*, en medio oso polar *Ursus maritimus*, derecha oso negro asiático *Ursus thibetanus*, en el contraste el oso polar es la especie más pesada. (Tomado de Markus Ruchter Illustration).

Otro patrón relacionado con la adaptación a la temperatura fría fue propuesto por J. C. Allen en 1878. La regla de Allen establece que, entre vertebrados endotérmicos estrechamente emparentados, los que viven en ambientes más fríos tienden a tener apéndices más cortos que aquellos que viven en ambientes más cálidos. Un ejemplo clásico es el tamaño de las orejas de liebres y zorros.

Las especies en ambientes árticos más fríos tienen orejas más cortas que los de ambientes desérticos templados o cálidos (Fig. 2.5). La explicación se relaciona a la superficie corporal de los organismos, porque se asume que conforme esta superficie sea mayor, también será más alta la pérdida de calor, de forma opuesta, la exposición de mayor superficie corporal en climas más cálidos les permite a los organismos mayor capacidad de termorregulación.



Fig 2.5. Regla de Allen. Las especies de liebres y zorros que habitan en el desierto como la liebre antílope, *Lepus alleni*, la liebre de California *L. californicus* y los zorros como *O. megalotis* y *V. macrotus,* tienen apéndices como las orejas y las extremidades más grandes que las especies que colonizan en climas árticos.

Otra evidencia de la defensa de los organismos a las temperaturas bajas se ha encontrado en mamíferos que habitan en el Ártico, incluidos los osos polares y focas, tienen múltiples capas de grasa y mayor densidad de pelaje para mantenerse calientes. Las aves árticas a menudo tienen capas gruesas de plumas, y al urogallo *Lagopus lagopus* le crecen plumas en las plantas de las patas. En una tormenta de nieve, estas aves a veces se sumergen en la ventisca porque para ellas la nieve actúa como buen aislante al frío. El buey almizclero ártico, *Ovibos moschatus*, tiene dos capas de pelaje protector; una capa externa de pelos largos que los protegen del viento, la lluvia y la nieve y una capa interna, que los mantienen calientes incluso a -40 ° C.

En muchos endotermos, los escalofríos ocurren en condiciones de frío intenso, el cuerpo sufre contracciones musculares rápidas sin ninguna locomoción y la energía liberada por los músculos que se contraen se utiliza para producir calor interno. Muchas aves que habitan zonas con climas fríos invernales tiemblan repetidamente, las abejas árticas temblando pueden elevar la temperatura de su cuerpo hasta 15 °C.

Muchos pequeños mamíferos de climas fríos, como murciélagos o roedores en hibernación, poseen grasa que produce calor. Cuando la temperatura corporal disminuye, las células grasas marrones aumentan su tasa metabólica y por lo tanto la producción de calor.

Otras adaptaciones fisiológicas conocidas en insectos y algunos anfibios es que en temperaturas frías liberan grandes cantidades de glucosa al torrente sanguíneo, lo que disminuye el punto de congelación, en otras especies de invertebrados este superenfriamiento implica la síntesis de glucoproteínas que les permiten soportar temperaturas tan bajas como -18°C.

La temperatura también actúa a escalas geográficas más extensas, por ejemplo, los organismos que forman los arrecifes de coral secretan una concha de carbonato de calcio, al igual que otros organismos marinos este proceso metabólico es más rápido en temperaturas propias de los trópicos, así se explica que los arrecifes coralinos están presentes y son abundantes sólo en aguas cálidas que corresponden a la superficie ubicada entre las isotermas de 20° C para el mes más frío del año que se forman por encima y por debajo del Ecuador (Fig. 2.6).

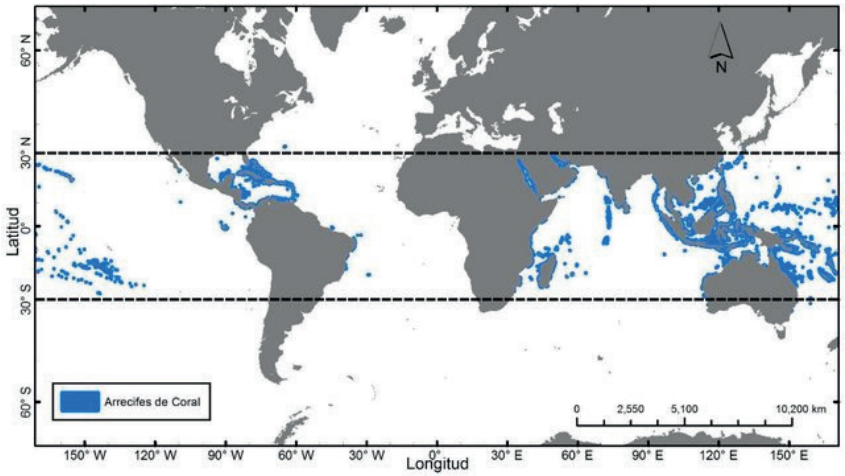


Fig. 2.6. Distribución mundial de los arrecifes coralinos, relacionada a las isotermas de 20°C.

2.2.3 Agua

El agua es un recurso ambiental vital para las formas de vida terrestres, a nivel de poblaciones y comunidades tiene un efecto importante en la abundancia de organismos. Para empezar, constituye del 85 al 90% del citoplasma celular, desde el nivel bioquímico, en el medio celular realiza funciones cruciales, actúa como disolvente para todo tipo de reacciones químicas intracelulares hasta procesos estratégicos para cualquier organismo como la eliminación de los desechos.

En las plantas, el contenido de agua depende de la ósmosis y la presión de turgencia, en este punto destaca la importancia de las membranas celulares para permitir el paso y movimiento del agua y las diversas sustancias que contiene y para equilibrar las concentraciones de solutos ya sea por procesos pasivos o activos.

Las plantas muestran una gran variedad de estrategias para persistir en condiciones cambiantes de disponibilidad de agua, esto indica que este recurso no está en la misma cantidad y disponibilidad para todos los organismos, esta diferencia es más evidente en los organismos terrestres.

Primero, muchas plantas se someten a ajustes osmóticos, la compensación metabólica en situaciones de disponibilidad baja de agua se mitiga con el incremento en la síntesis del aminoácido prolina o de azúcares como la glucosa y la fructosa aumentando la concentración de solutos y atrayendo agua a las células. Además, los azúcares se unen a los fosfolípidos, lo que ayuda a estabilizar las membranas celulares, evitando que se dañen en tiempos de sequía.

Algunas plantas de hábitats áridos cierran sus estomas durante el día y los abren por la noche cuando hace más frío, lo que permite que el dióxido de carbono ingrese a las hojas sin demasiada pérdida de agua. La defoliación o abscisión foliar es otra estrategia, las plantas bajo estrés hídrico también pueden dejar caer sus hojas, la pérdida de tejido foliar reduce la cantidad de masa radicular necesaria para suministrar agua en condiciones áridas. Por ejemplo, en los desiertos de América del Norte, el ocotillo, *Fouquieria splendens*, produce hojas después de las lluvias, pero las libera cuando se seca. Este proceso puede ocurrir hasta seis veces al año (Fig. 2.7).



Fig. 2.7. Follaje de *Fouquieria splendens* en condiciones de disponibilidad de agua y estrés hídrico cuando se defolia como una respuesta a la carencia de agua (Fotos: https://es.wikipedia.org/wiki/Fouquieria_splendens; https://enciclovida.mx/especies/164178-fouquieria-splendens).

En el extremo, las plantas acuáticas demuestran patrones de distribución limitados por el agua disponible, como lo indica su forma de vida, estas crecen mejor en corrientes de agua dulce, por lo tanto, se encuentran predominantemente en cuerpos de agua lénticos como arroyos, estanques y pantanos (Fig. 2.8).

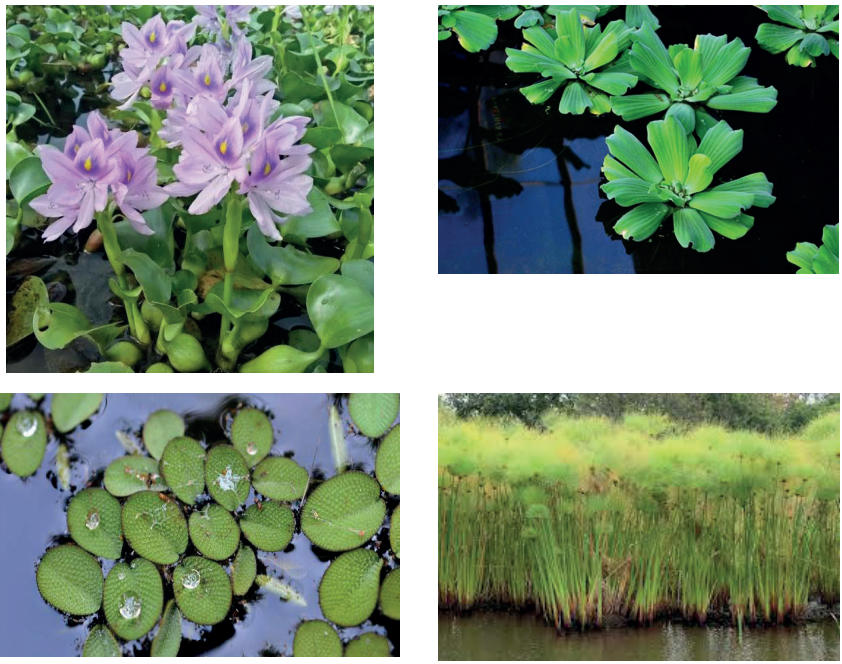


Fig. 2.8. Ejemplos de plantas acuáticas: Lirio acuático *Eichhornia crassipes*, lechuga de agua *Pistia stratiotes*, helecho de agua *Salvinia* natans y pápiro *Cyperus papyrus* (Fuentes: https://mygardenlife.com/plant-library/water-hyacinth-pontederia-crassipes; https://www.floresyplantas.net/pistia-stratiotes, https://wastemagazine.es/salvinianatans.htm#google_vignette).

Por el contrario, las plantas costeras que crecen en las dunas de arena consumen muy poca agua. Sus raíces penetran profundamente en la arena para extraer la humedad. En climas fríos, el agua puede estar presente pero encerrada en el permafrost, suelos siempre congelados, por lo tanto, sin agua disponible para las plantas, esto explica en parte porque los árboles de hoja caduca dejan caer sus hojas durante el otoño porque en el suelo invernal congelado, las raíces no pueden absorber suficiente agua para mantener hidratadas a las hojas, así los árboles alpinos pueden verse afectados por sequías provocadas en este caso por heladas.

Las células animales carecen de paredes celulares y no experimentan presión de turgencia, pero los animales pierden agua como consecuencia de la respiración metabólica o por la eliminación de desechos. Las proteínas y las moléculas de ARN existen durante períodos de tiempo finitos y se degradan en componentes más pequeños para ser excretados. Como subproductos se generan desechos nitrogenados que son tóxicos en altas concentraciones y deben eliminarse, estos generalmente se

presentan en tres formas: amonio (NH_4), que corresponde a procesos de excreción amonotélicos propios de organismos acuáticos que liberan esta forma nitrogenada directamente al agua repetidamente, en algunos caracoles y crustáceos terrestres pueden excretar el amonio en forma gaseosa, lo que reduce la necesidad de agua.

Otros organismos como los mamíferos y la mayoría de los anfibios, convierten el amonio en urea (CH_4N_2O) (ureotélicos), que es menos tóxica y se puede almacenar en las vejigas urinarias y se excreta como orina, esto reduce la necesidad de agua para una excreción constante. Sin embargo, la producción de urea requiere gasto de energía.

La tercera forma es el ácido úrico ($C_5H_4N_4O_3$), producido por aves y reptiles, llamados uricotélicos, convierten el amoníaco a este ácido que es menos soluble y menos tóxico, que se excreta como una pasta para minimizar la pérdida de agua. (Fig 2.9).

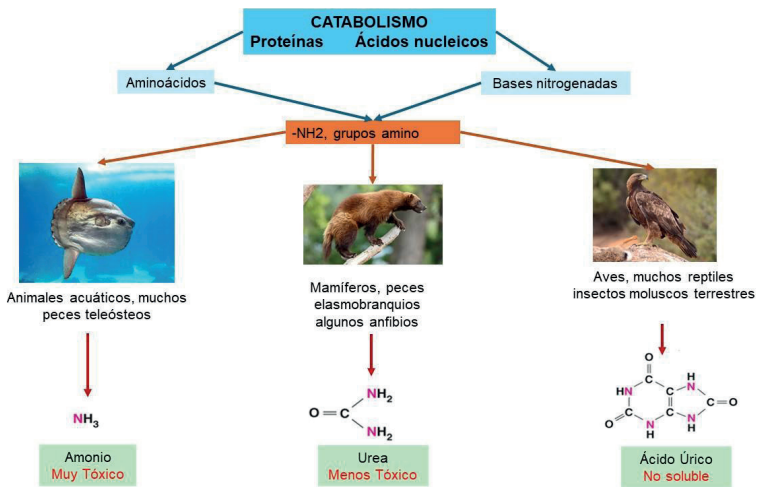


Fig. 2.9. Diferentes mecanismos de excreción de desechos metabólicos nitrogenados en animales.

Las aves, los insectos y la mayoría de los reptiles producen ácido úrico o compuestos nitrogenados llamados purinas. Estos compuestos también son menos tóxicos que el amoníaco, pero energéticamente su producción es más costosa. No son muy solubles en agua y se excretan con sales y otros productos de desecho en una pasta semilíquida, que permite conservar más el agua. Algunas aves, como los buitres y las cigüeñas, excretan orina en sus patas, refrescándose por evaporación. Este comportamiento se denomina **urohidrosis** (Fig. 2.10).

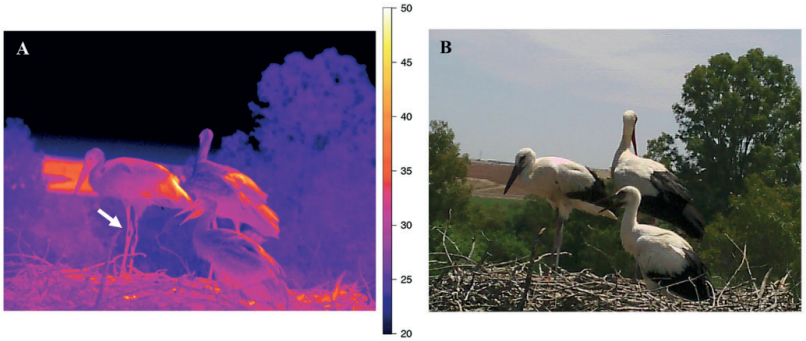


Fig. 2. 10. (A) Imagen térmica infrarroja que muestra el efecto de enfriamiento de la urohidrosis en la cigüeña *Ciconia ciconia* en el *p*ollo de la izquierda. El área cubierta por excrementos (indicada por una flecha blanca) muestra un color más oscuro (temperatura superficial más baja) que la piel desnuda circundante. (B) Imagen visible que ilustra las marcas blanquecinas producidas por la urohidrosis en las patas del polluelo de la izquierda. Crédito de la foto: Julián Cabello-Vergel (Tomado de Cabello-Vergel et al. 2023).

Mantener el equilibrio hídrico es un desafío clave para la evolución y persistencia de los organismos terrestres en los hábitats que ocupan. La deshidratación puede tener consecuencias graves e inmediatas, que incluyen la disminución del crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia.

Las diversas adaptaciones para enfrentar este desafío han provocado el desarrollo de métodos para medir los flujos de agua dentro y fuera de los organismos, generando presupuestos de agua animal. Los ecólogos utilizan estos enfoques para cuantificar los efectos de las adaptaciones y el clima en el equilibrio hídrico que no solo implica respuestas ante el estrés hídrico, también permite la pregunta ¿cómo altera la variación en el equilibrio hídrico de los animales las interacciones tróficas entre especies y cómo influye en las redes alimenticias? En la Figura 2.11, se plantea un modelo que incluye las variables ambientales que se deben considerar para responder esta interrogante con base en las entradas de agua al organismo y las salidas por excreción, regulación térmica o evapotranspiración (McCluney 2017).

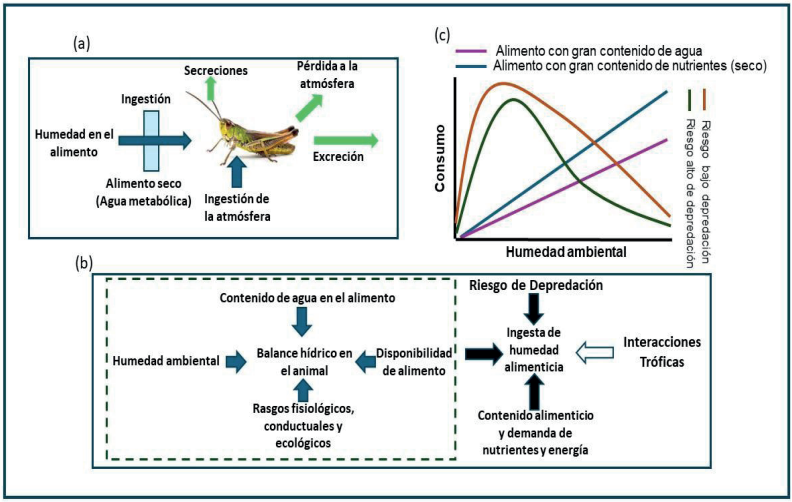


Fig 2.11. **(a)** Modelo de presupuesto hídrico típico para un animal (ejemplo, un grillo), que muestra flujos dentro y fuera del animal. **(b)** Vías hipotéticas que median los efectos del equilibrio hídrico animal en las redes alimentarias. **(c)** Tasas previstas generalizadas de consumo de alimentos (secos) cargados de agua y ricos en nutrientes con humedad ambiental variable y riesgo de depredación.

En este modelo, si los flujos al exterior exceden las entradas, puede producirse deshidratación, con consecuencias negativas potencialmente letales para el animal. Múltiples factores interactúan para influir en el equilibrio hídrico y luego en el equilibrio hídrico, combinados con el riesgo de depredación y la demanda de energía y nutrientes y el contenido de alimentos interactúan para influir en el consumo de alimentos húmedos, alterando las interacciones tróficas cuando los alimentos húmedos están vivos.

Con una humedad del suelo extremadamente baja, el consumo de alimentos es bajo debido a la actividad limitada de los animales. Con una mayor disponibilidad de humedad, el consumo de alimentos húmedos aumenta rápidamente para ayudar a cumplir los requisitos de equilibrio hídrico, pero luego disminuye en la medida que la humedad ambiental se vuelve suficiente para satisfacer la demanda de agua y los animales cambian a un consumo de alimentos con mayor contenido de nutrientes. El consumo de ambos tipos de alimentos disminuye al aumentar el riesgo de depredación.

Entonces la disponibilidad de agua afecta directamente la disponibilidad de biomasa autótrofa para consumidores herbívoros y para ambos su abundancia y distribución. Con esto se demuestra la dependencia de la mayoría de los animales a las plantas cuando estas son su alimento principal, por lo que su distribución de los herbívoros está directamente relacionada con las de sus fuentes de alimento. Este fenómeno se ha demostrado con varias especies de herbívoros de diferentes tallas corporales registradas en 85 parques africanos, Han et al. (2002) encontraron relaciones positivas entre la humedad disponible de agua, la disponibilidad de nutrientes, con el aumento de la frecuencia y la masa corporal promedio de mamíferos herbívoros (Fig 2.12).

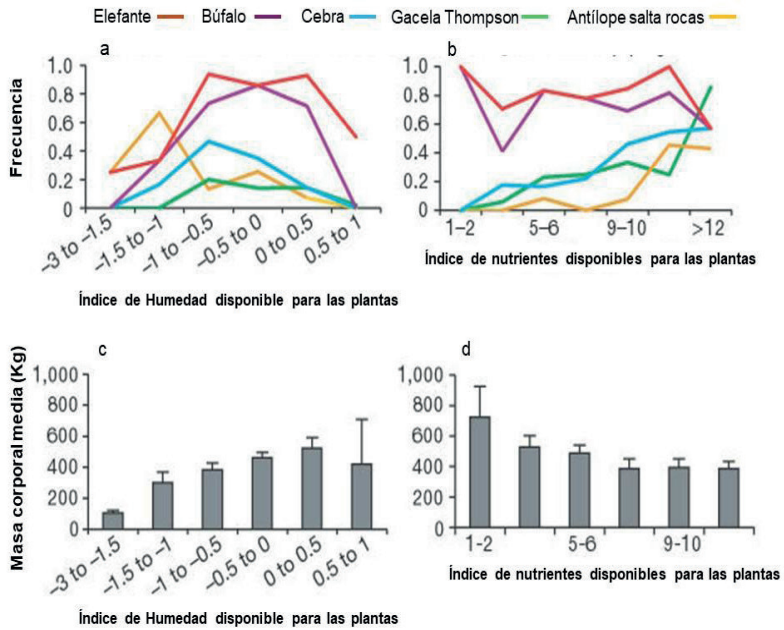


Fig. 2.12 a, b. Frecuencia de aparición de cinco especies de herbívoros de diferentes tamaños (antílope saltarocas *Oreotragus oreotragus*; la gacela de Thomson, *Gazella thomsoni*; cebra de Burchell, *Hippotigris quagga*; búfalo del Cabo, *Syncerus caffer*; elefante, *Loxodonta africana*) en 85 parques africanos con diferentes intervalos de índices de humedad disponible para las plantas (a) y nutrientes disponibles para las plantas (b). c, d, Masa corporal (media ± desviación estándar) de todas las especies presentes en diferentes intervalos de índices de humedad disponible para las plantas (c) y nutrientes disponibles para las plantas (d); índice de humedad disponible para las plantas de acuerdo a Han et al. (2002), e índice de nutrientes disponibles para las plantas de acuerdo a Alcamo et al. (1994).

Esta relación no solo se manifiesta a nivel poblacional, los ecosistemas vegetales presentan una distribución global relacionada con los niveles de precipitación pluvial y el agua disponible, Verbesselt et al. (2016) demostraron que en las zonas tropicales, los ecosistemas vegetales que reciben mayor precipitación media anual, además de presentar mayor riqueza de especies y biomasa autótrofa son más capaces de resistir perturbaciones ambientales naturales y antrópicas, lo que sugiere que las formaciones de vegetación de las regiones más húmedas del planeta son más resilientes (Smith y Boers, 2023).

Es preciso no olvidar que un factor ambiental por sí solo no actúa directamente sobre los organismos, las poblaciones, comunidades y ecosistemas, para el caso de las grandes regiones vegetales terrestres sobre el planeta tanto el agua como la temperatura son importantes para determinar la composición vegetal terrestre (Fig. 2.13 y Tabla 2.1).

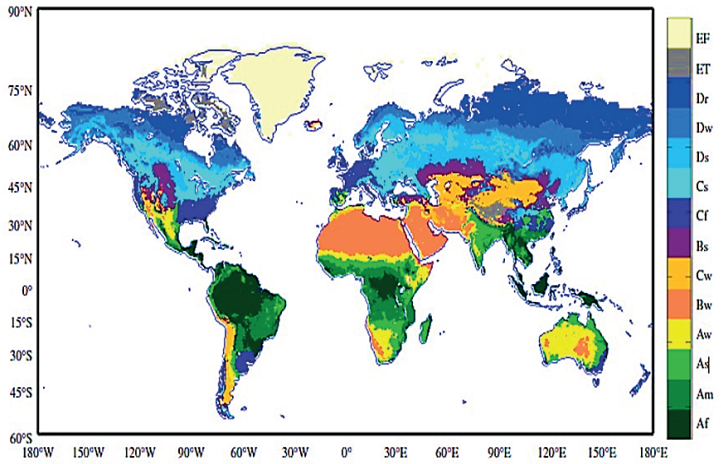


Fig 2.13. Distribución geográfica de los tipos de vegetación climática clasificados en función de los datos de vegetación y clima, con los valores de temperatura y precipitación pluvial. El nombre de cada tipo se puede encontrar en la Tabla 2.1. (Tomado de Zhang et al. 2016).

Tabla 2.1. Denominación de todos los tipos de vegetación clasificados en función de los datos climáticos y sus características anuales de temperatura anual y precipitación pluvial anual. Los tipos climáticos que denominan a la vegetación se toman de Kottek et al., (2006). Los tipos de vegetación de acuerdo a De Fries et al., (2000).

Código	Tipo de vegetación	Temperatura anual °C	Precipitación anual mm
Af	Bosque tropical	24.95	2176.21
Am	Bosque tropical de monzón	23.90	1338.14
As	Pastizal tropical	22.40	835.04
Aw	Pastizal tropical	22.33	362.55
Bw	Sahel y semiárido	24.36	92.73
Cw	Desierto tropical	9.00	204.48
Bs	Desierto templado	6.33	414.18
Cf	Pastizal templado	13.19	1066.19
Cs	Bosque perenne clima	4.60	721.29
Ds	templado marino	0.32	551.05
Dw	Bosque deciduo clima	−5.62	447.58
Df	templado continental	−11.78	315.86
ET	Bosque mixto sub-frío	−9.64	284.93
EF	Bosque de coníferas siempreverde frío	−17.03	405.68
	Bosque de coníferas deciduo frío		
	Tundra polar		
	Zona polar congelada		

El agua es uno de los factores más importantes que determinan el crecimiento y desarrollo de los organismos, además, la pérdida de agua del suelo conduce a una disminución significativa en el rendimiento de cultivos agrícolas. Además, el agua es esencial para el proceso de fotosíntesis y sus productos que pueden verse afectados por factores ambientales (calidad del suelo, contenido de agua en el suelo, nutrientes) que pueden cambiar las vías fisiológicas del metabolismo de las plantas (Gavrilescu, 2021).

Como veremos en la siguiente sección, las propiedades del suelo (principalmente la salinidad, la contaminación y la deficiencia de agua) pueden afectar varias funciones de la planta, incluida la absorción y la utilización de nutrientes, la absorción de agua y la relación agua-planta, y los procesos fisiológicos. Los problemas del suelo suelen ocurrir en climas con poca o ninguna lluvia, o cuando la evapotranspiración es más intensa que la ingesta de agua en el suelo. La transformación de la cubierta vegetal y las prácticas agrícolas y pecuarias equivocadas, provocan la mala gestión de los recursos hídricos actualmente, empobreciendo la calidad del suelo, lo que ocasiona que las fronteras agrícolas se expandan a zonas que disminuyen su valor natural por la pérdida de biodiversidad y la alteración de otros procesos ecológicos.

Por lo tanto, es vital que estos problemas se controlen y que se encuentren formas nuevas o mejoradas de garantizar la gestión adecuada de los recursos hídricos, una mala gestión puede causar una mayor alteración del ambiente natural y del ambiente humano.

La racionalización de las actividades antropogénicas y la elaboración de estrategias sostenibles sobre bases científicas, para la protección de los recursos hídricos y del suelo, así como de la biodiversidad, pueden normalizar las interacciones de estos elementos de los ecosistemas.

2.2.4 Nutrientes

La materia viva está constituida por elementos químicos, pero la función de las formas vivas más sencillas hasta las más complejas funciona mediante millares de interacciones continuas entre elementos químicos que favorecen los procesos vitales, pero también en el medio interno como en el externo hay otros procesos que no lo hacen.

Para lograr su existencia y persistencia en el espacio y en el tiempo los organismos requieren una amplia variedad de elementos químicos que se han clasificado como macronutrientes y micronutrientes (también llamados oligoelementos), además de componentes fundamentales como el hidrógeno, el carbono y el oxígeno (Tabla 2.2). Los elementos requeridos en cantidades mayores son el nitrógeno, el fósforo, el potasio, azufre, calcio, magnesio, hierro, sodio y cloro. Estos elementos minerales se clasifican además en tres grandes grupos, que incluyen: (i) agrupación basada en su utilización y absorción por las plantas (macronutrientes y micronutrientes), (ii) basada en su función fisiológica y (iii) basada en su movilidad en el floema. Estos grupos se clasifican a su vez en subgrupos en función de varios criterios de esencialidad (Bhardwaj et al. 2022).

Macronutrientes son los elementos que las plantas requieren en altas concentraciones, se reconocen seis macronutrientes: nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y azufre, de estos, el más importante es el nitrógeno (N), constituye alrededor del 1-5% del peso seco total de cualquier planta, es un componente esencial de aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos, enzimas, hormonas, vitaminas, metabolitos secundarios, entre otros.

Juega un papel clave en la fotosíntesis, porque es el principal componente de la clorofila. El N rige la adopción y utilización de otros elementos esenciales, promueve el desarrollo de la fruta y mejora el crecimiento vegetativo. Aunque la atmósfera terrestre consiste en un 78% de gas nitrógeno inerte (N_2), es deficiente en los suelos, y las plantas no pueden absorberlo directamente.

Después del N, el fósforo (P) es el segundo nutriente más requerido para el crecimiento de las plantas, es un componente importante de los ácidos nucleicos (ADN y ARN), fosfolípidos y proteínas de fósforo, tal vez la más importante es que es el componente principal del trifosfato de adenosina (ATP), la fuente clave de energía metabólica.

Además, hay una gran cantidad de oligoelementos necesarios en cantidades muy pequeñas o trazas. Los animales obtienen la mayoría de sus nutrientes a partir del consumo de plantas y otros animales, por su lado, las plantas adquieren nutrientes del agua, de la atmósfera y generalmente del suelo.

Tabla 2.2. Macronutrientes y oligoelementos químicos necesarios para los organismos y una lista parcial de sus funciones.

Nutriente	Función
Macronutrientes	
Nitrógeno (N)	Formación de aminoácidos y proteínas
Fósforo (P)	Ácidos nucleicos, fosfolípidos, en huesos
Potasio (K)	Formación de azúcares en plantas, síntesis de proteínas en animales, soluto en células animales
Calcio (Ca)	En paredes celulares vegetales, regulación de la permeabilidad celular, en huesos, contracción muscular, coagulación sanguínea
Magnesio (Mg)	Sistemas de activación enzimática, incluyendo la clorofila
Hierro (Fe)	Hemoglobina y enzimas
Sodio (Na)	Fluidos extracelulares de animales, balance osmótico, transmisión nerviosa
Elementos traza	
Cloro (Cl)	Clorofila, balance osmótico
Manganeso (Mn)	Clorofila, síntesis de ácidos grasos
Zinc (Zn)	Producción de auxinas en plantas, sistemas enzimáticos, desarrollo de espermas, reparación de tejidos
Cobre (Cu)	Cloroplastos, activación enzimática, molécula enlazante de oxígeno en algunos vertebrados
Boro (B)	En plantas vasculares y algas
Molibdeno (Mb)	Sistemas de activación enzimática
Aluminio (Al)	Nutriente para helechos
Silicio (Si)	Nutriente para diatomeas
Selenio (Se)	Nutriente para algas planctónicas, sistemas enzimáticos
Flúor (F)	Formación de dientes y huesos
Cromo (Cr)	Metabolismo de la glucosa
Yodo (I)	Procesos hormonales de la glándula Tiroides
Azufre (S)	En aminoácidos

El origen de muchos elementos químicos que participan en los procesos vitales es la corteza terrestre, esta contiene al 0.03% del N, cuyo almacén principal es la atmósfera y 0.11% del P, en ambos casos, por sus concentraciones naturales estos elementos se encuentran en un abasto limitado para los organismos vivos.

Aunque otras fuentes de nutrientes importantes son el océano y la atmósfera, que abastecen del carbono y el oxígeno para las plantas y los animales mediante el intercambio de CO_2 atmosférico, en contraste, la corteza del planeta contiene solo el 0.18% de C pero aporta los porcentajes más altos de P, S y Si.

Por lo anterior, el conocimiento de los suelos es importante para determinar el abasto de nutrientes en un hábitat, porque la composición del suelo se convierte en un factor que limita directamente la colonización de las plantas e indirectamente la de los organismos que interactúan con estas.

El suelo es un complejo de material superficial terrestre en el que las plantas crecen, en esta fase ocurren procesos físicos, químicos y biológicos, no sólo para las plantas como organismos autótrofos, también para infinidad de heterótrofos que dependen de estos. Tiene tres componentes principales: (1) fragmentos erosionados de roca madre en varias etapas de desintegración por procesos de erosión e intemperismo desde el material basal, (2) agua y (3) diferentes componentes químicos contenidos en los minerales y una amplia variedad de compuestos orgánicos resultantes de la descomposición de plantas y animales muertos, que son el asiento de cuantiosas comunidades de microorganismos, especialmente bacterias y hongos, que actúan cuando cualquier organismo pierde alguna estructura o muere, activando el proceso de descomposición en el suelo.

Un resultado de esta actividad es la producción de humus, que contiene materia orgánica muy degradada y diferentes combinaciones de minerales que son absorbidos por las raíces de las plantas. Se dice que los suelos que contienen menos del 1% de materia orgánica son pobres en humus, en contraste, los que contienen más del 8% de materia orgánica son suelos ricos en humus. El crecimiento óptimo de las plantas ocurre en torno al 8% de materia orgánica, aunque algunas plantas están adaptadas a suelos pobres en humus.

Los eventos anteriores participan en los procesos de formación del suelo, de la acumulación de estos componentes, al paso del tiempo el suelo desarrolla una estructura vertical denominada perfil (Fig. 2.14).

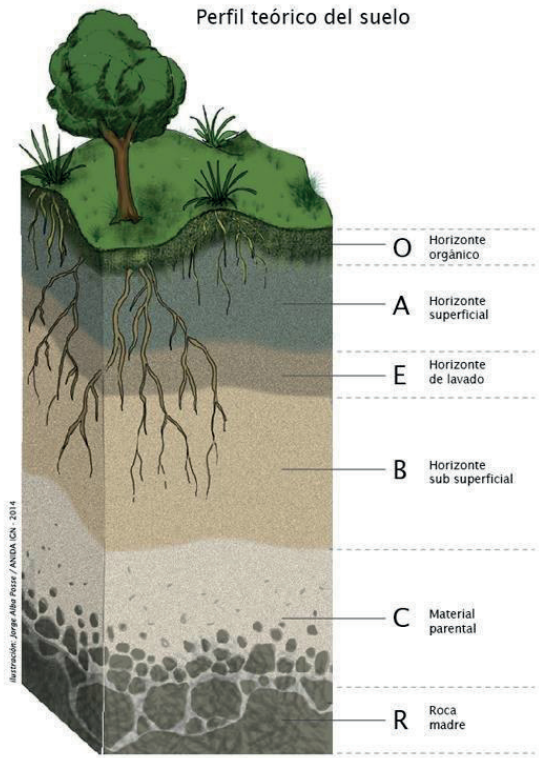


Fig. 2.14. Perfil general de un suelo, mostrando los diferentes horizontes que lo componen.

En el suelo se reconocen cinco capas principales u Horizontes, la capa superior es el horizonte O, o capa orgánica, subdividida en Oi, la capa de hojarasca, y Oa, la capa de humus, la capa de hojarasca puede incrementarse estacionalmente, porque recibe materia orgánica principalmente de la defoliación, en los ecosistemas templados este aporte va de 250 a 450 g/m^2 por año, aunque oscila entre casi 0 en las comunidades desérticas a 72,000 g/m^2 en los bosques tropicales. Aquí también es importante la actividad de los grupos de descomponedores, su actividad para degradar la hojarasca varía (considerando el 50% de biomasa descompuesta) desde 0.36 años en los bosques tropicales, 1.1 años en los bosques templados y 11.23 años en los bosques de coníferas del hemisferio norte.

La siguiente capa en el suelo es el horizonte A, ecológicamente es importante porque es la zona de enraizamiento de la mayoría de las plantas, entonces en esta zona ocurren los procesos de absorción de nutrientes a partir de la materia orgánica degradada.

El horizonte E es la zona de máxima lixiviación, en este se observa la acción de las lluvias, que pueden acarrear los nutrientes desde esta capa del suelo hasta depositarlos en horizontes más profundos. En el horizonte B la materia orgánica puede estar ausente y ya puede presentar cantidades pequeñas del material mineral original. Esta capa puede recibir materiales lixiviados del horizonte A, al igual que la sedimentación de capas finas de arcilla. Por debajo de este está el horizonte C, que consiste en material parental erosionado a partir del lecho rocoso.

Otro factor ambiental importante del suelo es su textura, que se define por los tamaños de las partículas minerales que lo componen, las clases de textura se clasifican como gravas si son mayores a 2 mm; arena si son menores a 2 milímetros; limos menores a 0.05 mm y arcilla si son menores a 0.002 mm.

Los suelos donde predominan partículas de texturas finas como las arcillas se denominan suelos pesados, en estos el agua penetra lentamente y se retiene bien, por esta cualidad estos suelos tienen potencial para ser muy fértiles. En contraste, los suelos ligeros como los arenosos, están bien aireados y permiten el movimiento libre del agua, pero son relativamente infértiles porque el agua y los nutrientes se filtran a través de ellos, otra diferencia en la fertilidad potencial entre los suelos ligeros y pesados radica en los procesos que les permiten retener los minerales.

El desarrollo del suelo está fuertemente influido por cinco características: clima, material parental, edad, topografía y los organismos vivos.

El clima incluye las precipitaciones, la evaporación y la temperatura. El material principal, o basal, ya sea de rocas ígneas que son de origen volcánico o bien de rocas sedimentarias que proceden del desgaste erosivo de la roca basal y luego pasan por procesos de sedimentación y cementación, el tercer tipo de material basal son las rocas metamórficas, inicialmente de origen ígneo o sedimentario se modifican por la acción de altas presiones y temperaturas en las profundidades del subsuelo.

La edad de formación del suelo también es importante, los suelos jóvenes tienen edades de menos de 10,000 años, se encuentran en áreas recientemente descubiertas de los glaciares, como el norte de América del Norte y Europa, o también en áreas recientemente cubiertas por sedimentos, como ríos y sus valles inundables. Los suelos más antiguos son generalmente tropicales y pueden ser de 100,000 años o más. Se considera que a mayor edad, el suelo ha estado interaccionando con otros elementos del ambiente, como el clima, el agua, modificando la topografía del sitio.

La vegetación puede causar cambios en las propiedades del suelo y a su vez, es dependiente de estos, por ejemplo, en suelos contiguos ocupados por bosques de coníferas, bosques caducifolios y pastizales las diferencias en sus características se deben enteramente a diferentes efectos provocados por la vegetación.

En el bosque de coníferas se producen agujas aciculares que se descomponen lentamente y son fuertemente ácidas, que les dan su carácter a suelos fuertemente ácidos con una capa pesada de hojarasca en degradación. En contraste, el bosque caducifolio produce una hojarasca más delgada y menos ácida que forma gradientes en el suelo mineral que se encuentra debajo, en los pastizales, el suelo es aún menos ácido, anualmente gran parte de la biomasa aérea muere y cae al suelo, sufriendo procesos de degradación microbiano que utilizan los nutrientes en o cerca de la superficie del suelo. El suelo de los pastizales es oscuro debido a la adición de este material orgánico y debido al material orgánico que se agrega al suelo por la muerte de muchas raíces finas.

EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS ESTÁ LIMITADO POR DIFERENTES NUTRIENTES

La interacción de los factores ambientales e intrínsecos de las plantas determina la eficiencia con la que las plantas utilizan los nutrientes para producir biomasa autótrofa natural y la producción agrícola. La eficiencia del uso del fósforo, el nitrógeno y el potasio, como los principales macronutrientes que limitan el crecimiento de las plantas, tiene un impacto directo en la productividad primaria global del planeta.

La comparación de la disponibilidad de elementos en el suelo y los que son acumulados anualmente por la vegetación demuestra que elementos como el nitrógeno actúan como un factor ambiental limitante para la vegetación en general, pero la composición del suelo y sus niveles de acidez o alcalinidad también tienen una influencia determinante para la solubilidad de los nutrientes y la posibilidad de absorción por las raíces de las plantas, como se muestra en la Figura 2.15.

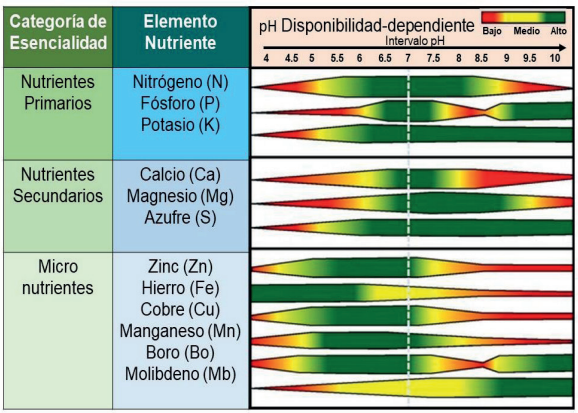


Fig. 2.15. Nutrientes esenciales para las plantas y su disponibilidad relacionada a la reacción del pH del suelo.

Dong et al. (2022) señalan que los procesos naturales y antropogénicos que disminuyen la disponibilidad de nitrógeno (N) ocurren con frecuencia en el suelo y las pérdidas de N limitan las funciones del suelo relacionadas con los ciclos del carbono, del propio nitrógeno y el fósforo del suelo, en lo que también intervienen las comunidades microbianas, que también pierden actividad en suelos deficientes de N.

Por ejemplo, sin un proceso de regeneración, el nitrógeno del suelo se agotaría en 40 años. El nitrógeno es limitante para las plantas porque se requiere en grandes cantidades para la síntesis de aminoácidos y otros componentes celulares. Paradójicamente, aunque la atmósfera de la Tierra está compuesta por 78% de nitrógeno en forma gaseosa (N_2), las plantas no pueden usar nitrógeno en esta forma.

Cuando se absorbe, es por medio de las raíces de las plantas en su forma inorgánica, y este es el único elemento, entre todos los elementos esenciales, que se absorbe tanto en forma catiónica (NH_4+, amonio) como aniónica (NO_3–, nitrato) del suelo.

El nitrógeno atmosférico tiene un triple enlace fuerte que mantiene unidos los átomos de nitrógeno, para ser útil para las plantas, el nitrógeno del suelo debe estar combinado con otro elemento, con el hidrógeno produce formas combinadas como amoníaco, NH_3; iones de amonio, NH_4^+ o nitrato NO^{3-} que también se conocen como nitrógeno fijado.

En la naturaleza, la fijación del nitrógeno es realizada por cianobacterias fotosintéticas, que se encuentran en los sistemas acuáticos y la superficie del suelo, y por actinobacterias no fotosintéticas de los géneros *Clostridium, Klebsiella* y *Azotobacter*. Estas procariotas poseen la enzima nitrogenasa, que cataliza la reducción de N_2 a NH_4+. Debido a que el oxígeno también se une a la nitrogenasa, la fijación de nitrógeno ocurre predominantemente en hábitats con poco oxígeno, como el suelo. Las cianobacterias requieren un entorno con mucha luz para garantizar que haya suficiente carbono disponible para la fijación de nitrógeno, suministrado principalmente a las bacterias como malato o succinato, en la Figura. 2.16 se presenta un resumen gráfico del ciclo del nitrógeno.

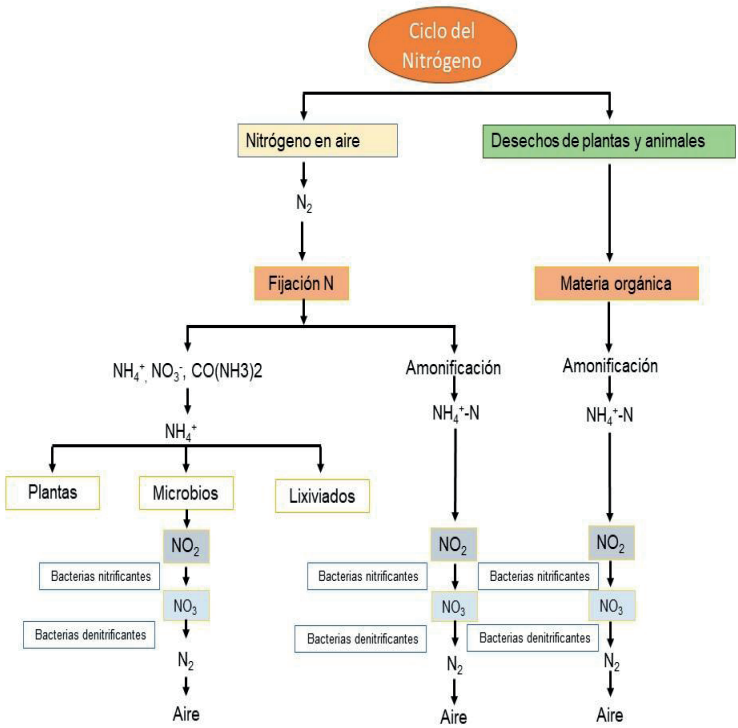


Fig. 2.16. Ciclo del nitrógeno, considerando la participación de grupos de bacterias en los procesos de nitrificación, denitrificación y amonificación (Modificado de Awadelkareem et al. 2023).

Las cianobacterias logran la fijación de nitrógeno en células especiales de paredes gruesas conocidas como heteroquistes u heterocistos, que reducen la difusión interna de oxígeno. Los procariotas del suelo excretan un exceso de nitrógeno fijo y su muerte libera más nitrógeno al suelo.

Otro mecanismo bien conocido e importante sucede en algunas plantas que contienen bacterias que filtran nitrógeno, como *Rhizobium* y *Frankia* entre otras, este proceso se revisará como un tipo de relación mutual entre plantas y bacterias fijadoras de nitrógeno.

La interacción de los factores ambientales e intrínsecos de las plantas determina la eficiencia con la que las plantas utilizan los nutrientes para producir biomasa y la producción agrícola. La eficiencia del uso del fósforo, el nitrógeno y el potasio, como los principales macronutrientes que limitan el crecimiento de las plantas, tiene un impacto directo en la productividad primaria global en los suelos y los cuerpos de agua del planeta.

Esto también sucede con la producción primaria oceánica, el fitoplancton sostiene la base de las mallas tróficas oceánicas y es responsable de aproximadamente la mitad de la fijación global de dióxido de carbono (CO_2). Por lo tanto, este grupo de organismos fotosintéticos destacan por su participación para controlar la concentración de CO_2 atmosférico y el clima de la Tierra. El fitoplancton depende de la luz solar y su actividad de fijación de CO_2 se limita a la superficie superior del océano iluminada por el sol, en la llamada zona eufótica.

El CO_2 no es un factor ambiental que limita el crecimiento del fitoplancton por su alta concentración en el agua de mar, pero vastas zonas de las aguas superficiales oceánicas están agotadas en nitrógeno inorgánico, fósforo, hierro y/o sílice, en ese orden de importancia son los nutrientes que limitan la producción primaria fitoplanctónica en el océano (Bristow et al. 2017) (Fig 2.17).

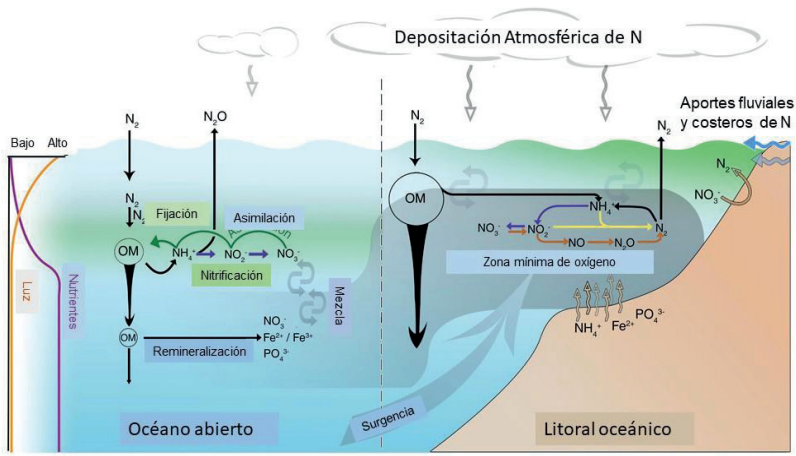


Fig. 2.17. Esquema del ciclo del nitrógeno en el océano abierto y costero. Se muestran los procesos del ciclo del nitrógeno que ocurren en el océano abierto (izquierda) y la zona oceánica somera, con una zona mínima de oxígeno (ZMO) (derecha). Los perfiles de profundidad (extremo izquierdo) muestran distribuciones típicas de luz y nutrientes como nitratos y fosfatos) que pueden provocar la formación de un máximo de clorofila profunda (sombreado verde). Los procesos representados en el océano abierto también ocurren en el océano costero; en presencia de una ZMO, la desnitrificación y el anammox por la acción bacteriana conducen a la pérdida de nitrógeno. Independientemente de una ZMO, la desnitrificación sedimentaria da como resultado una pérdida significativa de nitrógeno. Los procesos de anammox (amarillo), asimilación (verde), desnitrificación (naranja) y nitrificación (azul) se muestran mediante flechas. Nitrato, NO3-; hierro, Fe2+/3+; fosfato, PO43-; amonio, NH4+; nitrito, NO2-; óxido nitroso, N2O; óxido nítrico, NO; materia orgánica, OM (Modificado de Bristow et al. 2017).

El crecimiento del fitoplancton se apoya principalmente en el reciclaje de nutrientes o en la reintroducción de nutrientes desde las aguas oceánicas más profundas mediante procesos de mezcla. Sin embargo, un pequeño porcentaje de la producción primaria se alimenta de nutrientes "externos" o "nuevos".

Para la mayoría de los nutrientes, como el fósforo, el hierro y el silicio, el suministro externo se limita al depósito desde la atmósfera y/o a los aportes costeros y fluviales. El nitrógeno, sin embargo, tiene una fuente biológica adicional, la fijación de gas N_2, así como zonas de reciclaje biológico a través de los procesos bacterianos de desnitrificación y anammox. A pesar de las contribuciones comparativamente pequeñas a la renovación general de nutrientes en el océano, son estos procesos biológicos los que determinan la capacidad del océano para secuestrar CO_2 de la atmósfera en escalas de tiempo de circulación oceánica (~ 1000 años).

Una manera de reconocer en general las zonas de disponibilidad de nitrógeno y otros nutrientes en los océanos de la Tierra se mide por producción de clorofila fitoplanctónica (Clorofila *a*) como se presenta en la Figura 2.18.

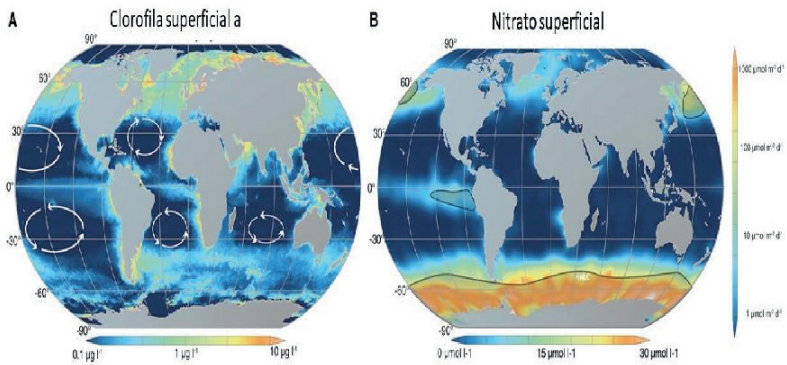


Fig. 2.18. Patrones de crecimiento fitoplanctónico relacionados con la limitación de nutrientes. A) Distribución de la clorofila *a* superficial (µg por L). Las flechas blancas representan la ubicación y la dirección de circulación de los giros en mar abierto. B) Concentraciones superficiales de nitrato (µmol por L) y ubicaciones aproximadas de las regiones de alto contenido de nutrientes y bajo contenido de clorofila. (Tomado de García et al. 2023).

2.3 Hábitat

El término "hábitat" es de uso común entre biólogos y profesionales de las ciencias ambientales. Es costumbre que en los medios de comunicación y las pláticas cotidianas se use el término de manera indiscriminada, incluso como sinónimo de nicho, nicho ecológico o hasta de ambiente; pero en el contexto de la Ecología se

identifican dos significados principales, el primero como "el tipo de lugar en el que un animal (o cualquier organismo) vive cotidianamente", para ser más específicos como "la colección de condiciones y recursos necesarios para su ocupación" (Garshelis, 2000); con base en esta definición, el hábitat de un organismo es particular y específico, por ejemplo, no será el mismo aquel donde habita un venado que aquel donde vive un gorrión.

La segunda definición apunta a que es el conjunto específico de características ambientales que deben considerarse para explicar de la misma manera los sitios ocupados por todo tipo de organismos, plantas, animales, pero, para el caso de estos últimos, también la vegetación es parte de su hábitat, entonces las comunidades vegetales, las asociaciones vegetales o el tipo de cobertura pueden ser dimensiones del hábitat de un animal particular (Garshelis, 2000).

Pero Hall *et al*. (1997) indican que la primera definición es la correcta y la segunda más bien corresponde a un uso mal empleado del término. En el meta-análisis hecho por estos autores sobre interacciones entre el hábitat y la vida silvestre, encontraron que en el 82% de los escritos revisados se discutió el término vagamente o de manera incorrecta, su uso prevalente se relaciona más con la expresión "tipo de hábitat" que pareció ser más aceptado y entendido en la literatura del tema.

El término "hábitat" es un concepto ecológico núcleo muy utilizado en procesos de manejo de la vida silvestre, porque contribuye a la descripción de los sitios en los que se ubican las especies de plantas y animales. Parece que este es el sentido más entendido hasta la actualidad, por lo que posee este significado implícito y que se acepta cuando se utiliza tanto escrito como verbalmente.

Morrison *et al.* (1992) observaron que el uso del término está muy cercano a la ambigüedad; estos autores distinguieron dos significados, uno que se relaciona a unidades de terreno homogéneas respecto a las condiciones ambientales y otro que establece que el hábitat es una propiedad de las especies (Corsi *et al*., 2000), estos últimos autores acomodaron los significados de hábitat de acuerdo con dos criterios: a) Si el término se relacionó con la biota (especies o comunidades) o la Tierra, y b) Si el término se relacionó con la Tierra, asociando la ubicación geográfica de la localidad o al espacio donde se localiza el hábitat y que a su vez es definido por factores abióticos como la precipitación, la temperatura y la cobertura del terreno.

Para contribuir a este uso aparentemente arbitrario y ambiguo, definiciones de diferentes autores han planteado que el hábitat es "el lugar donde vive una especie" (Odum, 1971; Merriam-Webster, 1981; Krebs, 1985; Collin, 1988; Begon *et al*., 1990), este concepto se relaciona completamente con el espacio cartesiano, establecido por una posición geográfica definida por sus coordenadas en latitud y longitud y como una porción del espacio ambiental.

Estos dos conjuntos de definiciones se pueden considerar como los extremos de un intervalo distinguido por pequeñas diferencias en los términos usados, que marcan una tendencia continua entre el concepto cartesiano (geográfico) y el ambiental.

Por ejemplo, Morrison et al. (1992) y Mayhew y Penny (1992) identificaron a estas definiciones intermedias del intervalo, coinciden en señalar que el hábitat es "*el área que tiene condiciones ambientales específicas que permiten la sobrevivencia de una especie*".

En otro grupo de definiciones de este nivel, se relaciona el hábitat tanto con las especies como con las comunidades ecológicas; por ejemplo, Zonnevald (1995) considerando el concepto cartesiano, lo define como "*el lugar concreto donde vive un organismo o una comunidad*". Agrega que el término "hábitat" puede ser usado sólo cuando se relaciona a una especie o comunidad, incluso usándolo como un atributo del sitio, por ejemplo, un hábitat ripario es un ambiente específico sin relación alguna con la biota, así se ha usado comúnmente en aplicaciones del uso de suelo y la evaluación del hábitat.

El uso indiferenciado del término aún provoca confusión en la comunicación entre científicos. Esto se ha observado en escritos como el de Lehmkuhl y Raphael (1993), quienes usan simultáneamente "hábitat de bosque maduro" y "hábitat de lechuza"; incluso en libros de texto ampliamente usados aparecen estos usos ambiguos. Begon et al. (1994:853) definieron hábitat como "el lugar donde un microorganismo, planta o animal viven", entonces el hábitat es la propiedad de una especie, pero cuando tratan la diferencia entre nicho ecológico y hábitat, describen a este último en términos de una unidad de territorio, por ejemplo: "*un hábitat boscoso, aporta nichos para pájaros carpinteros, robles, arañas y miríadas de otras especies*" (Begon et al., 1994:78).

Como veremos en este CAPITULO, hay una diferencia sustancial entre el hábitat que ocupa una población con su nicho ecológico.

Con la intención de aportar claridad al uso de este concepto, hábitat se deriva del latín habitare = 'habitar', 'ocupar un sitio', en este punto se puede especificar si este espacio lo adjudicamos a un organismo, una población o una comunidad, aquí sin problema incorporamos el aspecto cartesiano que nos ayuda a ubicar la posición geográfica de ese sitio, agregando las características ambientales que lo definen.

Entonces el hábitat se considera como el lugar donde vive un organismo o un grupo de organismos y está descrito por sus características geográficas, físicas, químicas y biológicas.

Aunque de manera común pero equivocada hábitat y ambiente se han usado como sinónimos, aquí se plantea a un hábitat como una porción local del ambiente, los hábitats de los organismos consisten de combinaciones espaciales y temporales de factores ambientales que también se complementan sinérgicamente, configurando un ambiente heterogéneo en el cual todos los organismos sobreviven.

Esta primera condición, la heterogeneidad ambiental, condiciona a los organismos a seleccionar los sitios que les aportan mayores beneficios para sobrevivir, es decir, el "valor ecológico" del hábitat determina su selección por parte de las plantas y los animales.

La distribución de los hábitats con condiciones "favorables" repercute en la distribución y ubicación de las poblaciones; considerando que las características ambientales son dinámicas, la combinación de los factores ambientales en el espacio y tiempo, determinan la duración y extensión de un hábitat favorable para los organismos, como se observa en la Tabla 2.3.

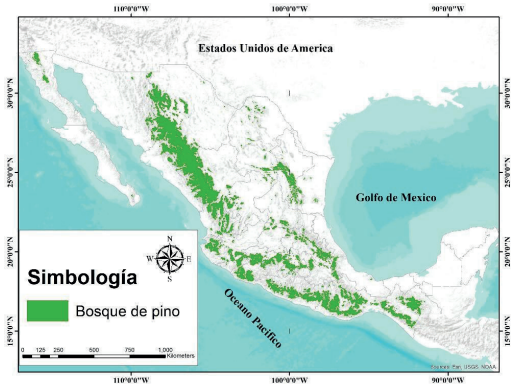
Tabla 2.3. Combinaciones de hábitats de acuerdo a su extensión espacial y a su duración en tiempo.

TIEMPO	ESPACIO
Constantes: presentan condiciones favorables o desfavorables indefinidamente.	**Continuos:** el área favorable, es cubierta por el organismo con mecanismos de dispersión.
Predecible-Estacional: suceden condiciones alternantes de períodos favorables y desfavorables.	**Parches**: áreas favorables y desfavorables están mezcladas, los organismos se dispersan con facilidad de un área favorable a otra.
No Predecible: los períodos son de duración variable con distintas condiciones	**Aislado**: Área favorable restringida y tan lejos de otras que existe dificultad para la dispersión, lo cual ocurre raramente y por oportunidad.
Efímero: ocurre un período de condiciones favorables de duración corta, seguido de períodos desfavorables de diferente duración.	

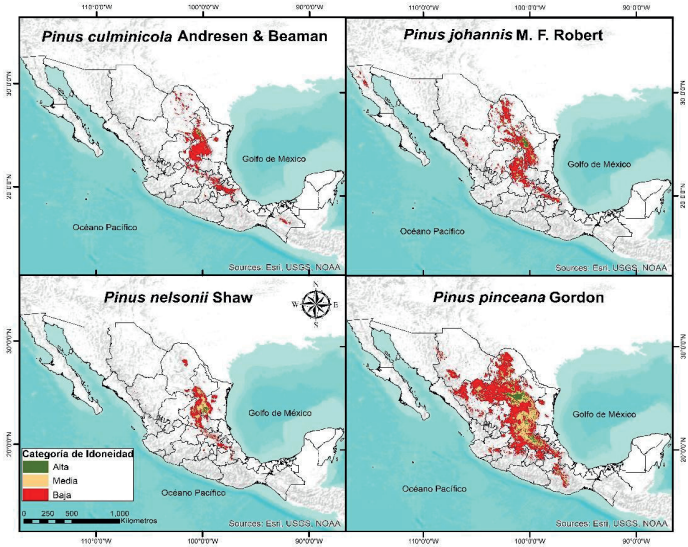
Sin dificultad se pueden establecer hábitats de con base a su extensión espacial y a su duración temporal, por ejemplo: el hábitat global de los organismos entendido como el macrohábitat, puede dividirse en unidades más pequeñas o microhábitats, cada uno de las cuales es la porción del hábitat donde se encuentran directamente las poblaciones de una especie determinada.

Por ejemplo, mientras que el microhábitat se refiere al espacio ocupado por poblaciones de robles, pájaros carpinteros o milpiés, el macrohábitat se refiere al bosque deciduo que los contiene. Además, podemos considerar que varias especies se encuentran ecológicamente relacionadas en tanto que ocupan un microhábitat

determinado; digamos que podemos estudiar el microhábitat del suelo o el microhábitat establecido por la rizosfera, o por la distribución de especies endémicas como en el ejemplo para los pinos piñoneros en México (Pérez et al. 2019) (Fig 2.19).



a)



b)

Fig. 2.19. Ejemplos para distinguir un macrohábitat, como a) el de la distribución de los pinos piñoneros en México, respecto a b) microhábitat ocupado por las especies de pinos piñoneros *Pinus culminicola, P. johannis, P. nelsonii* y *P. pinceana* (Tomado de Pérez et al. 2019).

El hábitat debe ser tratado como una entidad biológica, física y química estructurado por muchas dimensiones, las cuales colectivamente pueden proporcionar un perfil comprensible y preciso del sitio donde habitan los organismos. La escala es importante, pues la podemos referir a una población sencilla o a una comunidad. Siguiendo la definición de dimensiones del hábitat propuesta por Brower et al. (1997), podemos considerar cuatro dimensiones básicas de un hábitat: temporal, espacial, fisicoquímica y biótica.

a) Dimensión temporal: incluye componentes relacionados con las características diarias y estacionales, además de aquellos asociados con fenómenos donde el tiempo es una variable en la que suceden, como el crecimiento de una población y la sucesión ecológica.

b) Dimensión espacial: incluye componentes geográficos como la ubicación de la localidad y topografía, así como patrones espaciales como la estratificación y la zonación dentro de los hábitats.

c) Dimensión físico-química: agrupa tres componentes principales, la atmósfera (aire), la litósfera (sustrato) y la hidrósfera (agua), particularmente las porciones de la atmósfera, litósfera e hidrósfera que contienen expresiones de vida y que en conjunto forman la biósfera.

d) Dimensión biótica: no debe perderse de vista que los organismos pueden reunir las tres dimensiones anteriores y ser utilizados como un hábitat por otros organismos. Un ejemplo claro son los epibiontes (Fig. 2.20) que, a su vez, pueden ser divididos en epífitos, como en el caso de las orquídeas y las bromelias; en cuanto a los animales, está el caso de ectoparásitos, como los ácaros. En esta definición se obvia el efecto ecológico (positivo o negativo) de estas asociaciones. Para ello, se sugiere revisar libros como Begon et al. (1994) y Krebs (1998) o el CAPITULO 4 "Interacciones poblacionales" de este libro.

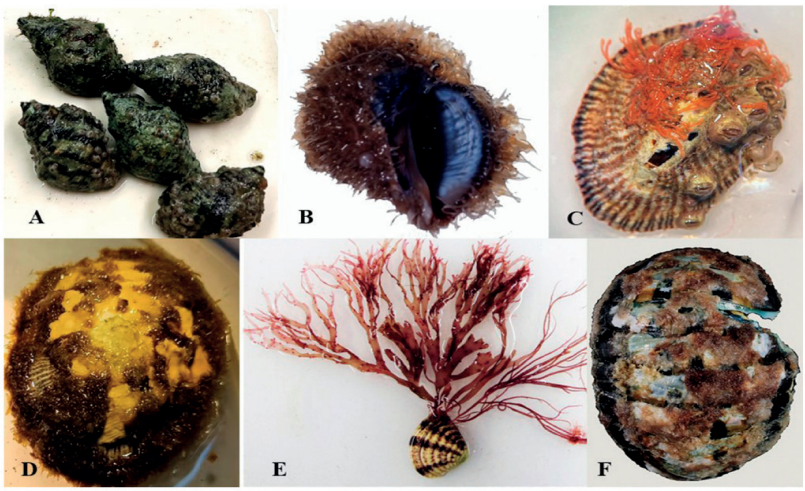


Fig. 2.20. Algunos ejemplos de epibiontes algales sobre moluscos del Pacífico central mexicano (Tomado de Quiroz-González y Aguilar-Estrada, 2024).

2.4 Nicho ecológico

El concepto de nicho ecológico tiene una larga historia en la Ecología. El primer uso de "nicho ecológico" apareció en un informe sobre catarinas escrito por R. H. Johnson hace casi un siglo, aunque el término fue utilizado poco después por el zoólogo Joseph Grinnell, a quien generalmente se le da el crédito por el desarrollo original del concepto.

El significado estaba muy cerca del uso figurativo: el nicho ecológico de una especie es su "papel", "lugar" o, más literalmente, la "posición" de la especie (que no de la población) en una comunidad ecológica (Schoener, 2009), como veremos este es un modelo que hoy en día se sigue aceptando para explicar parcialmente que es un nicho ecológico.

Ya se describió que un hábitat determinado consta de una serie de gradientes ambientales de factores bióticos y abióticos en interacción continua, porque son dinámicos y cambian constantemente a diferentes niveles y escalas espaciales y temporales.

El nicho ecológico es un concepto que permite ubicar la posición de una especie en una comunidad, porque describe la gama de condiciones necesarias para la persistencia de la especie y su papel ecológico en el ecosistema, porque considera las interacciones entre una especie con el entorno biótico y abiótico, por esto es un concepto ecológico fundamental.

Esta descripción preliminar indica que el concepto de nicho tiene dos explicaciones que no están tan relacionadas: una se refiere a los efectos que el ambiente ejerce sobre una especie, la segunda a los efectos que una especie tiene sobre el ambiente, ambas explicaciones se mezclan implícita o explícitamente.

Desde que la ecología trata a las interacciones entre organismos y si la persistencia de una especie está determinada por la presencia de otras especies (como el alimento y su disponibilidad, la presencia de competidores, depredadores, etc), entonces todas las especies se ven afectadas por el ambiente, pero al mismo tiempo, son capaces de afectar el ambiente para otras especies, por esto se consideran como factores ambientales (Polechova y Storch, 2019).

2.4.1 Conceptos de nicho. Nicho como descripción de los requerimientos de un hábitat para una especie

Las primeras formulaciones del concepto de nicho ecológico se acercaban al significado general del término: el nicho ecológico se definía por el lugar que una especie puede ocupar en la naturaleza, que es determinado por sus intervalos de tolerancia fisiológica a los factores abióticos, preferencias alimenticias, las características del microhábitat ocupado (por ejemplo, una capa de follaje), hasta los hábitos en el caso de las especies animales como la especialización diurna, su estacionalidad o los procedimientos para evitar la depredación.

Este concepto consignado a Joseph Grinnell (1917), estaba especialmente orientado a identificar los factores que determinan dónde podemos encontrar una especie determinada y cómo se ocupan los nichos generados por el ambiente. El conocimiento del nicho de las especies determinado por sus requerimientos de hábitat es esencial para comprender e incluso predecir su distribución geográfica (Nicho Grinelliano); entonces este concepto de nicho es más relevante en biogeografía y macroecología que para la ecología comunitaria o de los ecosistemas.

2.4.2 El nicho como la función ecológica de la especie

En este concepto de nicho, cada especie tiene una función particular en la dinámica de un ecosistema, y esta función puede ser desempeñado por especies distintas en diferentes regiones geográficas, esto explica a los equivalentes ecológicos que convergen en funciones ecológicas similares, pero en zonas geográficas distantes, como sucede con el jerbo y la rata canguro, entre muchas especies de mamíferos euterios y marsupiales (Fig 2.21), o los pinzones de las islas Galápagos que se diversificaron a funciones altamente especializados, que incluye especies que hacen funciones similares a las de los pájaros carpinteros en zonas continentales, estas observaciones fueron determinante para Charles Elton (1927), quien enfatizó los roles funcionales de las especies (Nicho Eltoniano).

Según Elton, así se identifican el nicho de los detritívoros excavadores, el nicho de los animales que se especializan en la limpieza de garrapatas u otros parásitos o el nicho de polinización. El nicho de Elton puede aplicarse a varias especies, por ejemplo, "el nicho ocupado por aves rapaces que comen pequeños mamíferos". Por lo tanto, este nicho funcional se refiere a la posición de una especie en las cadenas alimenticias y las redes tróficas, por lo que el concepto es especialmente relevante para la ecología de los ecosistemas.

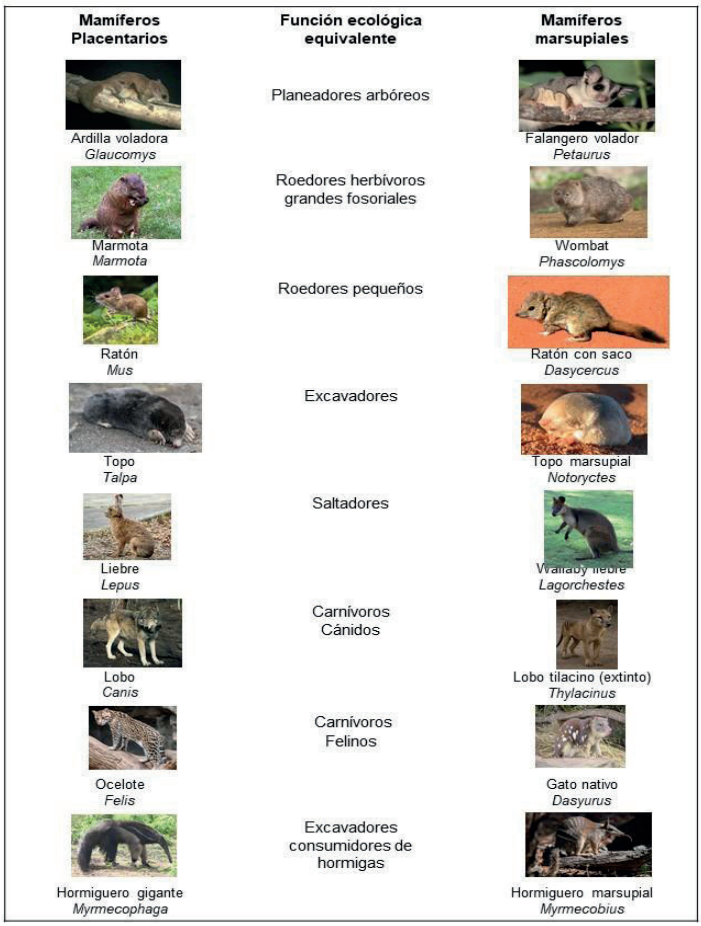


Fig 2.21. Funciones ecológicas equivalentes entre mamíferos placentarios y mamíferos marsupiales.

2.4.3 Nicho como la posición de especie en una comunidad: formalización del concepto de nicho ecológico

Para la segunda mitad del siglo XX, las investigaciones ecológicas hicieron énfasis en la diversidad de comunidades ecológicas y la ocurrencia de procesos de competencia interespecífica en estas, con estos hechos ecológicos se arribó a la formalización del concepto de nicho y a las propiedades de estos que permiten la coexistencia o la exclusión de las especies en un hábitat.

George E. Hutchinson (1957) definió formalmente este concepto de nicho, como un cierto espacio de actividad biológica, es decir un hábitat ecológico particular en el que un organismo sobrevive y se reproduce. Este espacio está influido por los límites fisiológicos de la especie en cuestión y por los efectos de los factores ambientales sobre esta. Cada uno de estos factores o variables ambientales se puede ordenar en un eje y puede considerarse como una dimensión en el espacio.

Con esta conceptualización, Hutchinson define *al nicho ecológico como un espacio o hipervolumen n-dimensional*, en el que cada dimensión representa a un factor ambiental, dispuesto en un eje en cuya longitud se representa el intervalo medible del factor ambiental en el cual el organismo puede sobrevivir (Fig. 2.22) y que potencialmente puede ocupar en su totalidad en ausencia de alguna condición o factor limitante del ambiente, este nicho potencialmente ocupable se denomina *nicho fundamental*.

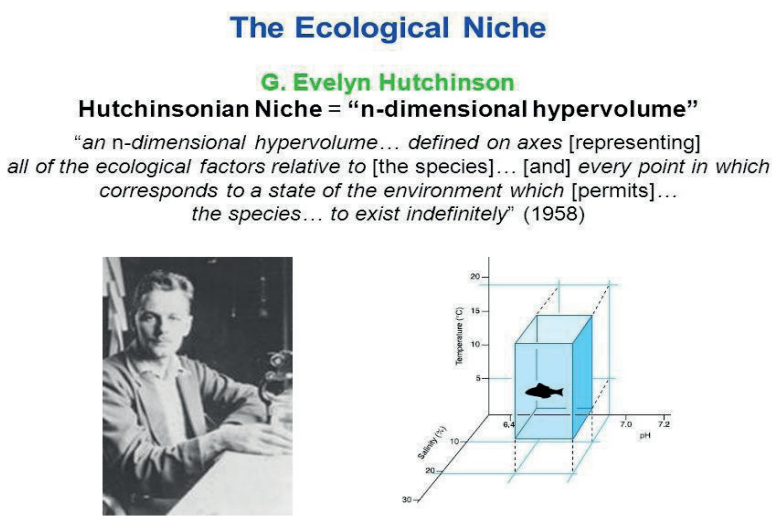


Fig. 2.22. Modelo del nicho ecológico n-hipervolumétrico propuesto por G. E. Hutchinson (1957). Foto de G. E. Hutchinson en: https://www.Eplantscience.com/index/general_zoology/environment_and_the_niche.php.

Desde que el ambiente para los organismos es multifactorial y en este muchos factores abióticos y bióticos interactúan limitando las capacidades ecológicas de los organismos, por lo que cada población ocupará solo una porción de su nicho fundamental; esta porción ocupada es determinada por la influencia de los factores ambientales tanto bióticos como abióticos, entonces este porcón ocupada será el *nicho realizado* de la especie; de acuerdo Hutchinson, el factor biótico principal que determina la extensión del nicho realizado es la competencia, pero como se aprecia en la Figura 2.23, otros factores del ambiente pueden reducir la extensión del nicho fundamental.

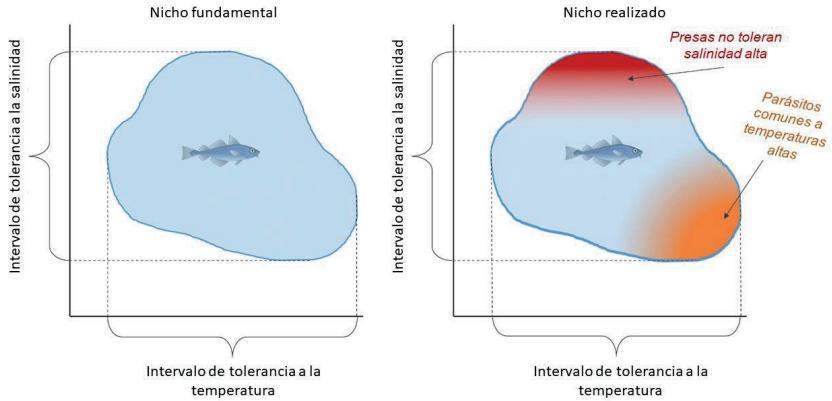


Fig. 2.23. La relación entre el nicho fundamental (basado en los límites de tolerancia abiótica) y el nicho realizado (basado en las interacciones de las especies) para una especie de pez ficticio. Modificado a partir de L. Gerhart-Barley. (https://bio.libretexts.org/Courses/University_of_California_Davis/BIS_2B%3A_Introduction_to_Biology_-_Ecology_and_Evolution/05%3A_Functional_Diversity-_Stress_and_Enemies/5.01%3A_The_Ecological_Niche.

En términos objetivos, la definición cuantitativa y exacta del nicho ecológico de una especie, ya sea realizado o fundamental, no es posible debido a la infinidad de ejes o dimensiones que lo constituyen, estas dimensiones corresponden a otros tantos factores del ambiente que hasta ahora no se han podido medir. Hasta ahora en los ejemplos comunes solo se han empleado tres dimensiones para describir las interacciones específicas de un nicho, pero en la realidad cualquier organismo está sujeto a la influencia y variación de numerosos factores del ambiente que definen los requerimientos para poder sobrevivir y reproducirse (Morowitz, 1980).

Cada dimensión en el espacio del nicho representa una variable ambiental potencial o realmente importante para la persistencia de una especie. Estas variables ya sean abióticas o bióticas, están representadas por variables físicas como la temperatura, la intensidad de la luz o la humedad, incluso por atributos menos

pensados como la textura y el relieve del suelo, el tipo y complejidad estructural de la vegetación o la cuantificación del efecto de relaciones bióticas como la competencia, la depredación o el mutualismo. Esto podría verse como una formalización del nicho grinnelliano original, es decir, las descripciones exactas de los requisitos de hábitat para una especie.

Una ventaja del concepto hutchinsoniano de los nichos ecológicos, es que se ven como entidades dinámicas, ya sea porque la presencia de una especie restringe la presencia de otra especie por competencia o se estimula su abundancia por una relación mutualista, modificando la posición de los nichos de las especies dentro del espacio multidimensional, que incluso se puede caracterizar en relación a cada estadio ontogenético de una especie. Por lo tanto, este concepto combina los requisitos ecológicos de la especie con su papel funcional en la comunidad local, incluso durante las diferentes fases de su ciclo de vida.

2.4.4 Explicando el nicho fundamental respecto al nicho realizado

Hutchinson distingue al nicho fundamental de una especie, como un aglomerado multidimensional de condiciones favorables determinadas por todas las variables ambientales (abióticas y bióticas) donde la especie puede reproducirse y sobrevivir, contrasta con el nicho realizado, que es un subconjunto de las condiciones del nicho fundamental, donde la especie puede persistir, pero con la presencia e influencia reguladora de otras especies con las que compiten por los mismos recursos. No sobra enfatizar que para Hutchinson la competencia por recursos es el factor ambiental que regula la extensión del nicho de las especies.

Por lo tanto, un nicho realizado siempre tendrá dimensiones más estrechas a lo largo de los gradientes ambientales; por ejemplo, una especie que puede sobrevivir en una amplia gama de condiciones de humedad, ocupará intervalos mucho más estrechos de estas condiciones en un hábitat con presencia de especies competidoras, que afectarán su tasa de crecimiento poblacional a valores negativos (Polechova y Storch, 2019).

De acuerdo con la formalización de Hutchinson, los nichos de diferentes especies se pueden separar a lo largo de alguna de estas dimensiones (factor ambiental) o por una combinación de estos, es decir, por su interacción combinada (Fig. 2.24).

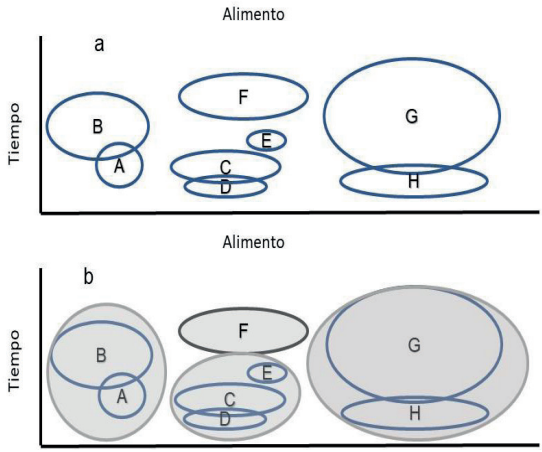


Fig. 2.24. Proyección de ocho especies (A–H) sobre dos de los ejes principales de nicho (alimento y tiempo). (a) Los óvalos que rodean cada especie representan la región del espacio de alimento y tiempo que ocupa cada especie. Los óvalos que se superponen representan regiones donde las especies compiten por recursos. (b) Los ecólogos pueden agrupar especies que ocupan un nicho similar en grupos funcionales (especies dentro de los óvalos sombreados). (Tomado y modificado de Moore, 2001).

Aunque este modelo del nicho hutchinsoniano tiene implicaciones teóricas sencillas, en la práctica es difícil describir el nicho ecológico de cualquier especie real, porque el número de dimensiones del nicho es potencialmente infinito, y los ejes significativos de un nicho (y las medidas apropiadas) pueden ser bastante difíciles de encontrar.

A menudo se han usado pocas variables para modelar los nichos realizados de las especies, y estos o sus correlatos se pueden inferir asumiendo que entendemos la biología de la especie con solvencia. Por ejemplo, cinco especies de currucas (Aves, Parulidae), analizadas por Robert MacArthur (1958) mostraron una separación significativa, a lo largo de tres ejes ambientales del nicho: comportamiento para alimentarse, altura de la vegetación a la que se alimentaron y el tiempo de anidación; Elliot et al. (2025) confirmaron esas evidencias con aves de esta misma familia en Nueva York y agregaron otras variables como la morfología y la composición de la alimentación.

2.4.5 Competencia y nicho

Teóricamente, si dos especies tienen el mismo nicho, una especie excluirá a la otra. El corolario es que los nichos de las especies coexistentes deben ser diferentes. Los nichos de las especies coexistentes pueden ser similares, pero no idénticos. Dicha "partición de nicho" se ha demostrado en muchos organismos acuáticos, por ejemplo, el pez luna (familia Centrarchidae) se alimenta preferentemente en un hábitat de estanque (ya sea bordeado por vegetación litoral o en agua abierta) donde obtiene la mayor cantidad de energía por unidad de esfuerzo (Vanni et al. 2009).

La preferencia de hábitat y la ocupación del nicho depende, sin embargo, de la presencia de otros competidores; una especie puede tener un nicho amplio en ausencia de competidores, pero un nicho estrecho en presencia de un competidor. Además, el nicho de una especie a menudo varía de forma predecible con la edad o el tamaño de los organismos. Dichos "cambios ontogenéticos de nicho " a menudo son impulsados por cambios en la dieta, particularmente por la composición de los alimentos consumidos; como se mencionó, en una especie los individuos pequeños pueden tener un nicho alimenticio diferente comparado al de los individuos más grandes y la alimentación de cada grupo a menudo está asociada con la preferencia de hábitat.

Por ejemplo, los peces pequeños marinos pueden alimentarse de zooplancton en aguas abiertas, mientras que los peces más grandes pueden alimentarse de invertebrados bentónicos cerca de la costa. Como se mencionó anteriormente, la intensidad y el resultado de la competencia interespecífica puede depender de la estructura de las poblaciones ya sea por edades o por tallas.

Por lo tanto, las dimensiones del nicho de una especie pueden depender de la presencia o ausencia de una especie competidora y la composición de tamaños de las especies competidoras. Además, la selección de hábitat también está fuertemente influenciada por la depredación. En ausencia de depredadores, los individuos pequeños pueden buscar alimento donde la disponibilidad de alimento se mayor y por la tanto la tasa de ingesta de alimento es óptima. En presencia de un depredador, estos individuos pueden alimentarse donde el riesgo de depredación es menor, pero en zonas donde el alimento está menos disponible o es de calidad baja.

Otras implicaciones interesantes en relación al nicho hutchinsoniano se relacionan a la posibilidad que los nichos de dos especies se solapen completamente, es decir, tienen nichos ecológicos idénticos y suceda lo que Gausse (1934) denominó como exclusión competitiva, en este proceso la población de la especie competidora más fuerte desplazará a la extinción a la población de la especie más débil; sin embargo, aunque existen casos experimentales y naturales en los que este resultado sucede, también hay más donde los efectos negativos de la competencia se aminoran dando

paso a la coexistencia de las especies (Holt, 2013), en diferentes procesos como la repartición de recursos demostrada en grupos de especies con similitudes tróficas funcionales (McArthur, 1958); el desplazamiento de caracteres entre especies cercanas filogenéticamente (Brown y Wilson, 1956) y otros como la liberación competitiva de los nichos (Van Valen, 1965; Diamond, 1971), en todos estos casos, que se revisarán en el CAPITULO de Interacciones Poblacionales (Competencia), se explican en lo general como procesos mediante los cuales los efectos de la competencia por recursos se han minimizado en el tiempo evolutivo.

REFERENCIAS

Alcamo, J., van den Born, G.J., Bouwman, A.F. *et al.* (1994). Modeling the global society-biosphere-climate system: Part 2: Computed scenarios. *Water Air Soil Pollu* **76**, 37–78. https://doi.org/10.1007/BF00478336

Awadelkareem, W., Haroun, M., Wang, J., & Qian, X. (2023). Nitrogen Interactions Cause Soil Degradation in Greenhouses: Their Relationship to Soil Preservation in China. Horticulturae, 9(3), 340. https://doi.org/10.3390/horticulturae9030340

Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend (1990). Ecology: Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publishers.

Begon, M.; J. L. Harper y C. R. Towsend (1994). Population Ecology: A unified study of animals and plants. Blackwell.

Bhardwaj, A., Arya, G., Kumar, R., Hamed, L., Pirasteh-Anosheh, H., Jasrotia, P., Kashyap, P., Singh, G. (2022). Switching to nanonutrients for sustaining agroecosystems and environment: the challenges and benefits in moving up from ionic to particle feeding. Journal of Nanobiotechnology. 20. 19. 10.1186/s12951-021-01177-9.

Bristow, L. A., W. Mohr, S. Ahmerkamp, M. M.M. Kuypers (2017). Nutrients that limit growth in the ocean. Current Biology, 27(11): R474-R478. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.030.

Garcia, H.E., C. Bouchard, S.L. Cross, C.R. Paver, Z. Wang, J.R. Reagan, T.P. Boyer, R.A. Locarnini, A.V. Mishonov, O. Baranova, D. Seidov, and D. Dukhovskoy. World Ocean Atlas 2023, Volume 4: Dissolved Inorganic Nutrients (phosphate, nitrate, silicate). A. Mishonov, Tech. Ed. NOAA Atlas NESDIS 92, doi.org/10.25923/39qw-7j08

Brown, Jr. W. L., Wilson E. O. (1956). Character Displacement. Systematic Zoology, 5(2): 49-64.

Brower, J. E., J. H. Zar y C. N. von Ende (1997). Field and laboratory methods for General Ecology. McGraw-Hill.

Cabello-Vergel, J., A. Villegas, J. S. Gutiérrez (2023). Keeping cool with poop: Urohidrosis lowers leg surface temperature by up to 6°C in breeding White Storks. *Ecosphere* 14(10): e4661. https://doi.org/10.1002/ecs2.4661

Ceballos G., Dirzo R., Ehrlich J. P., Ponce E., Sierra R. (2016) Riquezas Naturales de México. Servicios Ambientales y Conservación. Fundación Cultural Telmex, México, 316 p.

Collin, P. H. (1988). Dictionary of Ecology and Environment. Collin Publishing.

Corsi, F.; De Leeuw y A. Skidmore (2000). Modeling species distribution GIS. En: Boitani L. y T. K. Fuller. Research Techniques in animal ecology: controversies and consequences. Columbia University Press, USA. Cap. 11, pp. 388-434.

De Fries RS, Hansen MC, Townshend J, Janetos AC, Loveland TR. (2000). A new global 1-km dataset of percentage tree cover derived from remote sensing. Glob. Chang. Biol. 6: 247–254.

De la Torre J. A. González-Maya J. F. Zarza H., Ceballos G., Medellín R. A. (2018). The jaguar´s spots are darker than they appear: assessing the global conservation status of the jaguar *Panthera onca*. Oryx 52(2):300-315.

Diamond J. M. (1971). Ecological consequences of island colonization by south-west Pacific birds. I. Types of niche shifts. Proceedings of National Academy of Sciences, USA, 67:529–536. (doi:10.1073/pnas.67.2.529).

Dong, L., X. Yao, Y. Deng, H. Zhang, W, Zeng, X. Li, J. Tang, W. Wang (2022). Nitrogen deficiency in soil mediates multifunctionality responses to global climatic drivers. Science of The Total Environment, 838: Part 4, 156533. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156533.

Elton, C. (1927). Animal ecology. London: Sidgwick & Jackson.

Fröhlich, A., Kotowska, D., Martyka, R. et al. Allometry reveals trade-offs between Bergmann's and Allen's rules, and different avian adaptive strategies for thermoregulation. Nature Communications, 14, 1101. https://doi.org/10.1038/s41467-023-36676-w

Garshelis, D. L. (2000). Delusions in Habitat Evaluation. Meaning Use, Selection, Importance. En: Boitani L. y Fuller T. K. (2000). Research Techniques in Animal Ecology. Columbia University Press, New York. Cap. 4, pp. 111-153.

Gause, G. F., The Struggle for Existence. Williams and Wilkins Company, Baltimore, USA.

Gavrilescu, M. (2021). Water, soil, and plants interactions in a threatened environment. *Water*, *13*(19): 2746. https://doi.org/10.3390/w13192746

Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. The Auk 34, 427–433.

Hall, L. S.; P. R. Krausman y M. L. Morrison (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. Wildlife Society Bulletin 25:173-182.

Herr, A. M. y L. P. Queen (1993). Crane habitat evaluation using GIS and remote sensing. Photographic Engineering and Remote Sensing 59:1531-1538.

Holt R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st. century. Ecological and evolutionary perspectives. PNAS 106 (suppl. 2) 19659-19665. www.pnas.org/CGI/doi/10.1073/pnas.0905137106

Holt R. D. (2013). Species coexistence. Encyclopedia of Biodiversity, pp. 667-678.

Hutchinson G. E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium 22:415–427.

Kerr, R. M. (1986). Habitat mapping. En: A. Y. Cooperrider, J. B. Raymond y R. H. Stuart (eds.): Inventory and monitoring of Wildlife habitat. Bureau of Lands, Department of Interior, U. S., Denver, Colorado, pp. 49-72.

Krebs, C. J. (1985). Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row.

Krebs, C. J. (1998). Ecological Methodology. Pearson Benjamin Cummings.

Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. Meteorologische Zeitschrift, 15:259–263.

Lemhkhul, J. F. y M. G. Raphael (1993). Habitat pattern around northern spotted owl locations on the Olympic Peninsula, Washington. Journal of Wildlife, 266:1241-1246.

MacArthur, R. H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39:599–619.

McCluney, K. E. (2017). Implications of animal water balance for terrestrial food webs. Current Opinion in Insect Science, 23:13-21. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.06.007.

Mayhew, S. y A. Penny (1992). The concise Oxford dictionary of geography. Oxford University Press, Oxford, U. K.

Merriam-Webster (1981). Webster's third new international dictionary. Merriam-Webster, Chicago.

Miller E. T., Wood A. W., Baiz M., Welch A. J., Fleischer R. C., Dale A. S., Toews D. P. L. (2025). Reassessing niche partitioning in MacArthur's warblers: foraging behaviour, morphology and diet differentiation in a phylogenetic context. Biological Letters, 21:20250001. http://doi.org/10.1098/rsbl.2025.0001

Moore, J. C. (2001). Diversity, Taxonomic Versus Functional. S Asher Levin (ed.) Encyclopedia of Biodiversity. Elsevier, pp. 205-215. https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00078-X.

Morowitz, H. J. (1980). The dimensionality of niche space. Journal of Theoretical Biology, Vol86, 2, 259-263. https://doi.org/10.1016/0022-5193(80)90006-5.

Morrison, M. L.; B. G. Marcott y R. W. Mannan (1992). Wildlife-habitat relationships: Concepts and applications. Madison, Wisconsin University Press.

Mundim K. C., Baraldi S., Machado H. G., Vieira F. M.C. (2020) Temperature coefficient (Q10) and its applications in biological systems: Beyond the Arrhenius theory. Ecological Modelling, 431, 109127. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109127.

Odum, E. P. (1971). Fundamentals of Ecology. W. B. Saunders.

Olff, H., Ritchie, M., Prins, H. (2002). Global environmental controls of diversity in large herbivores. Nature. 415. 901-904. https://doi.org/10.1038/415901a.

Pérez M. R., Romero S. M. E., González H. A., Rosales M. S., Moreno S. F., Arriola P. F. J. (2019). Modelado de la distribución actual y bajo cambio climático de pinos piñoneros endémicos de México. Revista Mexicana de Ciencias Forestales, 10(56). DOI: https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i56.613

Polechová, J., Storch, D. (2019) Ecological Niche. B. Fath (ed.) Encyclopedia of Ecology (Second Edition). Elsevier, UK, pp. 72-80. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11113-3.

Quiroz-González, N., L.G. Aguilar-Estrada. (2024). Viviendo en condominio: las macroalgas y la epibiosis en los ambientes marinos. Cymbella 10 (1-3): 19-27. DOI: https://doi.org/10.22201/fc.24488100e.2024.10.1-3.2

Schoener, T. W. (2009). Ecological Niche. En: Levin S. A. (ed.) The Princeton Guide to Ecology. Princeton University Press, pp. 4–13.

Smith, T., Boers, N. (2023). Global vegetation resilience linked to water availability and variability. Nature Communications 14, 498. https://doi.org/10.1038/s41467-023-36207-7

Stelfox, H. A. y G. R. Ironside (1982). Land/Wildlife Integration. Proceedings of a technical work-shop to discuss the incorporation of wildlife information into ecological wildlife surveys. Ecological Land Classification Series No. 17. Lands Directorate, Environment Canada.

Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure. Princeton, N. J., Princeton University Press.

U. S. Fish and Wildlife Service (USFWS) (1980a). Habitat as a basis for environmental assessment. Ecological Service Manual 101. Washington, D. C.: U. S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Division of Ecological Studies.

U. S. Fish and Wildlife Service (USFWS) (1980b). Habitat Evaluation Procedures (HEP). Ecological Service Manual 102. Washington, D. C.: U. S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Division of Ecological Studies.

Vanni, M. J., J. M. Duncan, M.J. González, M.J. Horgan, Competition Among Aquatic Organisms. (2009): Gene E. Likens (ed.) Encyclopedia of Inland Waters. Academic Press. Pages 395-404, https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00201-5.

Van Valen L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. American Naturalist, 99: 377–389.

Verbesselt, J., Umlauf, N., Hirota, M. et al. (2016). Remotely sensed resilience of tropical forests. Nature Climatic Change 6:1028–1031. https://doi.org/10.1038/nclimate3108

Whittaker, R. H.; S. A. Levin y R. B. Root (1973). Niche, habitat, and ecotope. American Naturalist 107:321-338.

Zhang, X., S. Wu, X. Yan and Z. Chena (2016). A global classification of vegetation based on NDVI, rainfall and temperature. International Journal of Climatology, 37: DOI: 10.1002/joc.4847

Zonnevald, I. S. (1995). Land Ecology: an introduction to landscape ecology a base for land evaluation, land management and conservation. Amsterdam, SPB.

CAPITULO 3

LAS POBLACIONES

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

Edgar Peláez-Rodríguez

INTRODUCCIÓN

El nivel de organización poblacional constituye el primer ámbito de análisis en la ecología y uno de los más relevantes para comprender los procesos biológicos que estructuran comunidades y ecosistemas. Las poblaciones representan conjuntos de organismos de la misma especie que comparten un espacio, interactúan entre sí y exhiben propiedades emergentes, como la abundancia, densidad, distribución espacial, estructura de edades y tasas de crecimiento, que no pueden inferirse únicamente a partir del estudio de individuos aislados. Estas características, junto con factores dinámicos como las estrategias reproductivas, la supervivencia, la dispersión y la interacción con el ambiente, constituyen la base para interpretar la organización y funcionamiento de los sistemas biológicos.

A lo largo de la historia humana, el aprovechamiento de poblaciones vegetales y animales ha sido fundamental para la subsistencia y el desarrollo cultural. No obstante, la explotación sin un conocimiento adecuado de sus propiedades ecológicas ha derivado en disminuciones poblacionales, extinciones locales y alteraciones profundas en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. El deterioro ambiental contemporáneo enfatiza la necesidad de que el profesional de la biología posea bases teóricas y metodológicas robustas que le permitan comprender, evaluar y manejar las poblaciones con criterios científicos.

En este contexto, estudiar las poblaciones no sólo permite describir sus características fundamentales, sino también interpretar sus tendencias temporales, sus respuestas ante factores ambientales y antrópicos, y su papel dentro de comunidades y ecosistemas. Asimismo, proporciona elementos esenciales para la conservación, la restauración ecológica y el manejo sostenible de los recursos bióticos.

IMPORTANCIA DE LAS POBLACIONES

El interés humano por las poblaciones se remonta a las primeras observaciones sobre la reproducción, abundancia y variación temporal de plantas y animales. Desde entonces surgieron cuestionamientos fundamentales: ¿por qué algunas especies pueden aumentar rápidamente su número mientras que otras se mantienen estables o declinan?, ¿qué factores regulan el tamaño poblacional?, ¿cómo interactúan los componentes ecológicos y evolutivos en estos procesos?

Durante las décadas de 1950 y 1960, la ecología de poblaciones experimentó un avance significativo gracias a la convergencia entre la dinámica poblacional y la genética de poblaciones. Esta integración permitió reconocer que la estructura genética influye directamente en los parámetros demográficos, como la supervivencia, la fecundidad y la adaptación local y que los procesos ecológicos sólo pueden comprenderse plenamente si se consideran los cambios evolutivos que operan dentro de la población (Rabinovich, 1978). En la actualidad, esta relación es inseparable y constituye un fundamento clave de la biología evolutiva y la ecología moderna.

El estudio de las poblaciones también posee una gran relevancia aplicada porque permite evaluar la viabilidad de especies en riesgo, comprender la respuesta de poblaciones silvestres ante perturbaciones ambientales, diseñar estrategias de manejo pesquero y forestal, y establecer programas de conservación. Especialmente en México, donde numerosas especies de interés ecológico, pesquero y cultural dependen de poblaciones sujetas a presiones antrópicas, el análisis poblacional constituye una herramienta indispensable.

Asimismo, como destacan Carabias et al. (2009), la mayoría de los recursos biológicos utilizados por el ser humano, desde cardúmenes de peces hasta cultivos agrícolas o ganado, existen en forma de poblaciones naturales o manejadas. Su análisis permite comprender los factores que determinan su variación numérica y su sostenibilidad en el tiempo.

DEFINICIÓN DEL CONCEPTO ECOLÓGICO

A lo largo del desarrollo de la ecología se han propuesto múltiples definiciones del concepto de población, cada una de ellas enfatizando distintos componentes biológicos, espaciales, demográficos y genéticos. Esta diversidad conceptual refleja la complejidad inherente a las poblaciones como unidades dinámicas de organización biológica y como objetos centrales de estudio en la ecología y la biología evolutiva.

Desde una perspectiva clásica, Odum (1972) define una población como un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un lugar determinado y entre los cuales es posible el intercambio de información genética. En un sentido

similar, Boughey (1973) resalta que los individuos de una población comparten un origen común, presentan características biológicas semejantes y carecen de barreras que impidan la reproducción entre organismos sexualmente compatibles. Estas definiciones subrayan la importancia de la continuidad reproductiva y del flujo génico como elementos estructurales del concepto poblacional.

Krebs (1994, 2014) amplía esta visión al definir una población como el conjunto de organismos de una misma especie que habitan un área determinada en un momento específico, cuyos individuos tienen el potencial de reproducirse y contribuir al tamaño poblacional. Desde este enfoque, las poblaciones se caracterizan por parámetros cuantificables que describen su dinámica interna, tales como la natalidad, la mortalidad, la proporción de sexos y la estructura de edades, aspectos enfatizados de manera particular por Rabinovich (1978, 1980). Estos parámetros permiten analizar los cambios temporales en el tamaño y la composición de las poblaciones, así como su respuesta ante factores ambientales y bióticos.

En el marco de la ecología contemporánea, Smith y Smith (2007) destacan dos elementos fundamentales del concepto de población. En primer lugar, las poblaciones constituyen unidades genéticas, ya que sus miembros comparten un acervo genético común y representan el nivel operativo sobre el cual actúan los procesos evolutivos. En segundo lugar, poseen una dimensión espacial cuya delimitación no es fija, sino que depende tanto de la biología de la especie como de los objetivos del investigador. Así, los límites poblacionales pueden ser claros y fácilmente reconocibles, como en el caso de peces residentes de un lago pequeño o difusos en especies con distribuciones amplias y continuas.

Desde un enfoque didáctico, Carabias et al. (2009) definen una población como un conjunto de organismos de la misma especie que comparten un espacio y pueden interactuar entre sí mediante procesos como la reproducción, la competencia o la cooperación. Esta perspectiva enfatiza que, en condiciones naturales, los organismos rara vez existen de manera aislada, sino integrados en poblaciones cuya escala espacial puede variar desde áreas muy reducidas hasta regiones extensas, dependiendo del fenómeno ecológico que se analice.

Una definición ampliamente aceptada sintetiza estos elementos al señalar que una población es un grupo de organismos de la misma especie que ocupa un espacio determinado en un tiempo determinado (Krebs, 2014). Bajo este criterio, es posible referirse, por ejemplo, a la población de ciervos de un parque nacional, a la población de ciervos de una región completa o incluso a la población humana de un país. Los constituyentes últimos de cualquier población son los organismos individuales; no obstante, en especies con reproducción sexual, la población puede subdividirse en poblaciones locales o *demes*, entendidas como grupos de individuos

que se cruzan preferentemente entre sí y que representan la unidad colectiva más pequeña dentro de una población vegetal o animal (Krebs, 2014). Los individuos de un *deme* comparten un acervo genético común, lo que refuerza su relevancia evolutiva.

Cabe destacar que los límites espaciales y temporales de una población rara vez son absolutos. En la práctica, estos límites suelen establecerse de manera arbitraria por el investigador, con base en criterios ecológicos, logísticos o analíticos (Krebs, 2014; Begon et al., 2006). Esta flexibilidad conceptual no constituye una debilidad, sino una fortaleza del enfoque poblacional, ya que permite adaptar el análisis a la diversidad de formas de vida, patrones de distribución y escalas ecológicas presentes en la naturaleza.

Finalmente, las poblaciones como unidades de estudio han sido de interés central tanto para ecólogos como para genetistas. Uno de los principios fundamentales de la teoría evolutiva moderna establece que la selección natural actúa sobre los individuos, pero que sus efectos se manifiestan a través de cambios en la composición genética de las poblaciones a lo largo del tiempo. En este sentido, la ecología de poblaciones y la genética de poblaciones comparten una base conceptual común y se complementan en el análisis de los procesos que determinan la persistencia, adaptación y evolución de las especies (Begon et al., 2006; Krebs, 2014).

El concepto de individuo en ecología de poblaciones: alcances y problemáticas

El análisis ecológico de las poblaciones se sustenta, en principio, en la noción de individuo como unidad básica de conteo, medición y seguimiento. Sin embargo, asumir que los individuos que integran una población son equivalentes entre sí constituye una simplificación que rara vez se ajusta a la realidad biológica. Desde una perspectiva ecológica, los individuos difieren en múltiples dimensiones, ontogenéticas, fisiológicas y estructurales que condicionan su desempeño, su interacción con el ambiente y su contribución a la dinámica poblacional (Begon et al., 2006).

Una primera fuente de heterogeneidad surge del ciclo de vida. En prácticamente todos los grupos de organismos, los individuos atraviesan etapas con morfología, funciones ecológicas y vulnerabilidades contrastantes. Insectos holometábolos, por ejemplo, presentan fases larvarias y adultas que explotan recursos distintos y exhiben tasas diferenciales de mortalidad, dispersión y reproducción; de manera análoga, las plantas pasan de semilla a plántula y posteriormente a individuos adultos fotosintéticos, cada etapa sometida a presiones ambientales específicas (Begon et al., 2006). En consecuencia, aun dentro de una misma población, los individuos no experimentan el ambiente de manera homogénea.

Incluso dentro de una misma etapa del ciclo de vida, los individuos pueden diferir sustancialmente en su "calidad" o condición. Variaciones en tamaño corporal, reservas energéticas o estado fisiológico influyen directamente en la probabilidad de sobrevivencia, en la capacidad competitiva y en el éxito reproductivo. Estas diferencias individuales generan una distribución desigual de oportunidades ecológicas dentro de la población, lo que tiene implicaciones directas para su estructura y dinámica (Begon et al., 2006).

La problemática del concepto de individuo se profundiza al considerar el tipo de organización biológica de los organismos que integran una población. Begon et al. (2006) distinguen entre organismos unitarios y organismos modulares, una diferenciación clave para la ecología de poblaciones. En los organismos unitarios, como la mayoría de los animales, la forma corporal es altamente determinada y el desarrollo sigue una secuencia relativamente predecible desde el cigoto hasta la senescencia. En estos casos, la identidad del individuo es clara, su número de estructuras corporales es esencialmente constante y su delimitación espacial no presenta ambigüedades conceptuales.

En contraste, los organismos modulares no poseen una forma fija ni un programa de desarrollo estrictamente predeterminado. A partir del cigoto se origina un módulo básico que da lugar a nuevos módulos similares, de modo que el organismo crece mediante la acumulación, pérdida y especialización de estas unidades estructurales. La arquitectura final del individuo depende en gran medida de las condiciones ambientales, lo que confiere una elevada plasticidad fenotípica (Begon et al., 2006). Las plantas vasculares constituyen el ejemplo más evidente de esta organización, aunque también existen numerosos grupos animales modulares, como corales, briozoos, hidroides y ascidias coloniales, así como protistas y hongos (Harper et al., 1986; Hughes, 1989; Room et al., 1994; Collado-Vides, 2001).

La modularidad implica que individuos genéticamente equivalentes pueden diferir de manera extrema en tamaño, forma y producción reproductiva, como se observa en *Chenopodium album*, donde las condiciones ambientales determinan desde individuos diminutos con escasa producción de semillas hasta organismos de gran tamaño con una fecundidad miles de veces mayor (Begon et al., 2006). En estos casos, surge una pregunta fundamental: ¿qué debe considerarse un individuo ecológico?, ¿el organismo completo, cada módulo, o un conjunto funcional de módulos?

Estas diferencias conceptuales tienen consecuencias directas para el análisis de propiedades poblacionales. La definición de individuo condiciona la estimación del número de organismos, la densidad poblacional y la descripción de los patrones de distribución espacial. En organismos unitarios, el conteo de individuos suele

ser directo; en organismos modulares o coloniales, en cambio, la delimitación del individuo puede ser ambigua y depender del objetivo del estudio. Así, la ecología de poblaciones reconoce que el concepto de individuo no es absoluto, sino contextual, y que su definición operativa debe ajustarse a la biología del organismo y a la escala del análisis (Begon et al., 2006).

Este marco conceptual es indispensable para comprender los temas que siguen. Antes de abordar la densidad y la distribución espacial de las poblaciones, resulta fundamental reconocer que dichas propiedades emergen de poblaciones integradas por individuos desiguales, cuya definición y delimitación no siempre es trivial. Solo a partir de este entendimiento es posible interpretar correctamente los patrones espaciales y los procesos que los generan.

CARACTERÍSTICAS DE LA POBLACIÓN

La población tiene diversas características que son parámetros *no aplicables* a otros niveles de organización (por ejemplo. individuos, comunidades, ecosistemas). Se pueden observar en la Tabla 3. 1.

Tabla 3. 1 Características de una población.

TIPO:	CARACTERÍSTICA:
PRIMARIAS	DENSIDAD
	NATALIDAD
	MORTALIDAD
	INMIGRACIÓN
	EMIGRACIÓN
SECUNDARIAS	DISTRIBUCIÓN
	COMPOSICIÓN GENÉTICA
	DISTRIBUCIÓN POR EDADES

Densidad poblacional

1. Concepto y fundamento ecológico

Las poblaciones presentan propiedades emergentes que sólo pueden describirse a nivel de grupo y que no son aplicables a los individuos de manera aislada. Estas propiedades se expresan mediante medidas estadísticas y constituyen la base de la ecología de poblaciones (Krebs, 2014). Entre ellas, la **densidad poblacional** es una de las características más fundamentales, ya que permite cuantificar la presencia de los organismos en el espacio y constituye un punto de partida indispensable para el análisis ecológico.

La densidad se define clásicamente como el número de individuos por unidad de área o de volumen (Emmel, 1975; Rabinovich, 1980; Brower y Zar, 1984). Esta definición, aunque sencilla, encierra una gran relevancia ecológica, pues conecta directamente a los organismos con el espacio físico que ocupan y con los recursos disponibles en dicho espacio.

Desde una perspectiva conceptual, la densidad representa una propiedad primaria de la población. A partir de ella pueden derivarse otras características poblacionales, como la estructura por edades, la composición genética o los patrones espaciales, las cuales reflejan procesos ecológicos y evolutivos más complejos (Krebs, 2014).

2. Densidad y abundancia: conceptos relacionados, pero no equivalentes

En ecología poblacional es fundamental distinguir entre abundancia y densidad, términos que suelen utilizarse de manera indistinta en el lenguaje cotidiano, pero que tienen significados específicos.

La **abundancia** se refiere al número total de individuos que conforman una población**,** mientras que la densidad expresa ese número en relación con el espacio ocupado. En este sentido, la abundancia depende de dos factores: (1) la densidad poblacional y (2) el área o volumen a lo largo del cual la población está distribuida (Smith y Smith, 2007).

Así, una población puede presentar una alta abundancia total y, sin embargo, una densidad baja si los individuos se encuentran dispersos en una gran extensión espacial. De manera inversa, una población con pocos individuos puede alcanzar densidades elevadas si se concentra en un área reducida. Esta distinción resulta clave para interpretar adecuadamente los procesos ecológicos que regulan a las poblaciones.

3. TIPOS DE DENSIDAD POBLACIONAL

3.1 Densidad absoluta o bruta

La forma más simple de expresar la densidad es la densidad absoluta, definida como el número de individuos por unidad de área o volumen total considerado (Smith y Smith, 2007). Esta medida es ampliamente utilizada por su facilidad de cálculo y comparación entre poblaciones o sitios.

Sin embargo, la densidad absoluta presenta una limitación importante: no todos los espacios dentro del área de distribución de una población son necesariamente habitables**.** Los individuos suelen concentrarse únicamente en aquellas porciones del ambiente que reúnen las condiciones adecuadas para su supervivencia y reproducción, por lo que la densidad puede variar considerablemente de un sitio a otro dentro de la misma población.

Ejemplos ilustrativos de densidad absoluta incluyen valores como: 300 ratones silvestres por hectárea, entre 10^6 y 10^8 bacterias por centímetro cúbico, 5 $\times$ 10^6 diatomeas por metro cúbico o aproximadamente 500 árboles por hectárea, dependiendo del ecosistema considerado.

3.2 Densidad relativa o ecológica

Para atender la heterogeneidad del hábitat, los ecólogos emplean el concepto de densidad relativa o ecológica, definida como el número de individuos por unidad de espacio efectivamente habitable (Smith y Smith, 2007). Esta medida resulta particularmente útil cuando los organismos utilizan de manera selectiva ciertos microhábitats dentro de su área de distribución.

Un ejemplo clásico es el estudio de la codorniz de Virginia (*Colinus virginianus*) en Wisconsin, donde la densidad se expresó como el número de individuos por milla de seto, su hábitat preferido, en lugar de aves por hectárea. No obstante, la estimación de la densidad ecológica es poco frecuente, debido a la dificultad que implica delimitar con precisión qué fracción del ambiente constituye el espacio realmente utilizable por la población.

4. FACTORES QUE DETERMINAN LA DENSIDAD POBLACIONAL

La densidad de una población no es una propiedad estática, sino el resultado dinámico de varios procesos demográficos. Cuatro parámetros poblacionales fundamentales modifican la densidad a lo largo del tiempo: natalidad, mortalidad, inmigración y emigración (Figura 3.1) (Krebs, 2014).

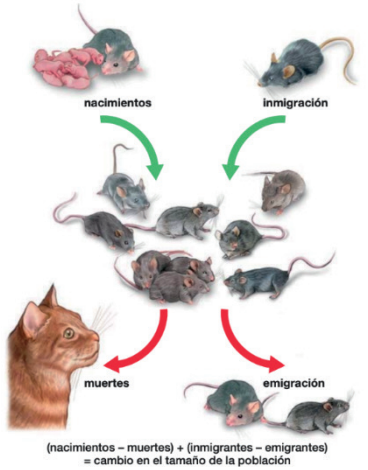


Figura 3.1. Características primarias de la población vinculadas con cambios en la densidad (Tomado de Audesirk et al. 2013).

La natalidad y la inmigración contribuyen al incremento de la densidad poblacional, mientras que la mortalidad y la emigración la reducen (Begon y Mortimer, 1981). Estos procesos reflejan la suma de las respuestas individuales de los organismos a las condiciones ambientales, bióticas y abióticas, y constituyen los llamados factores primarios de la población (Figura 3.2) (Krebs, 1994).

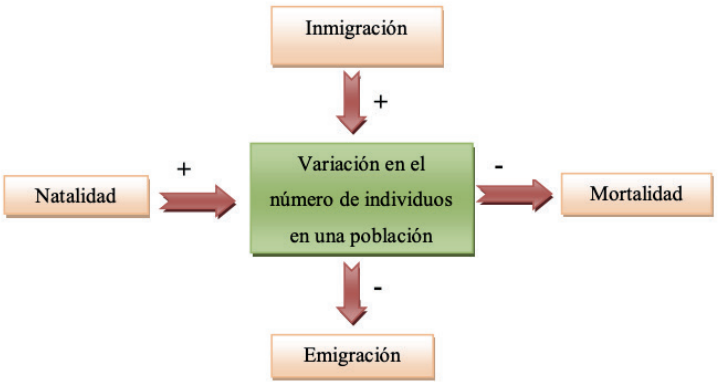


Figura 3.2. Características primarias de la población vinculadas con cambios en la densidad (Tomado de Atilio, 2020).

5. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LA DENSIDAD

La densidad poblacional proporciona información crucial sobre el funcionamiento de las poblaciones y su interacción con el ambiente. En particular, indica qué tan cercanos o apiñados se encuentran los individuos, lo cual está directamente relacionado con la intensidad de la competencia por recursos como alimento, espacio, luz o nutrientes (Carabias et al., 2009).

Además, numerosos procesos ecológicos, como la competencia intraespecífica, la transmisión de enfermedades, la regulación poblacional y la dinámica trófica son dependientes de la densidad, es decir, su intensidad y efectos varían en función del número de individuos presentes por unidad de espacio.

Por estas razones, la densidad constituye una variable central en la ecología poblacional y representa el punto de partida lógico para el análisis de otras propiedades poblacionales más complejas, como la distribución espacial, la estructura poblacional y el crecimiento de las poblaciones.

Como se puede observar en estos ejemplos, para determinar la densidad de una población es necesario utilizar una unidad de muestreo determinada, por lo cual las técnicas aplicadas para árboles, no son las mismas que para peces o diatomeas. Las dos características fundamentales que ejercen efectos en la selección de técnicas son el tamaño y la movilidad del organismo con referencia a las dimensiones de los humanos (Krebs, 1994).

Densidad absoluta

Existen dos enfoques generales para estimar la densidad poblacional. En numerosos estudios ecológicos, de manejo y conservación es necesario conocer la densidad absoluta de una población, entendida como el número de individuos por unidad de área o de volumen (por ejemplo, individuos por hectárea o por metro cuadrado). En otros contextos, resulta suficiente trabajar con densidad relativa, es decir, establecer comparaciones entre áreas del mismo tamaño para determinar en cuál de ellas existe una mayor cantidad de organismos. Esta distinción conceptual se refleja directamente en las técnicas desarrolladas para medir la densidad poblacional (Krebs, 2014).

La densidad absoluta implica, de manera explícita, la estimación del número total de organismos presentes en un área determinada. En muchos casos, la determinación exacta de esta medida es prácticamente imposible, ya que requeriría el conteo completo de todos los individuos dentro de su área de distribución. Por ello, en la práctica se emplean técnicas adaptadas a las características biológicas de cada población y al tipo de organismo estudiado, con el objetivo de obtener estimaciones confiables del número total de individuos a partir de información parcial del área ocupada.

Desde una perspectiva metodológica, los ecólogos determinan la densidad absoluta de dos formas generales: mediante conteos totales o directos y mediante métodos de muestreo, los cuales incluyen técnicas específicas como el uso de cuadrantes y los métodos de captura–recaptura (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994; 2014).

Conteos totales o directos

El conteo total o directo constituye la forma más precisa de calcular el número de organismos que viven en un área determinada. Sin embargo, su aplicación es limitada y, en general, solo es factible para organismos de gran tamaño o al menos visiblemente definidos. Este tipo de conteo puede aplicarse a poblaciones humanas y a algunos vertebrados, como aves territoriales, animales que forman bandadas, manadas o colonias, así como a ciertos invertebrados sésiles (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

La manera más directa de conocer cuántos organismos viven en un área consiste simplemente en contarlos. Un ejemplo clásico es el censo de la población humana. De forma análoga, en poblaciones vegetales es posible contar todos los individuos, como ocurre con los árboles dentro de un área delimitada. En el caso de las aves territoriales, pueden contabilizarse los machos cantores presentes en un área, mientras que, en especies gregarias, como algunas codornices, es posible contar los individuos que integran cada bandada. Otros animales, como el lobo fino del norte, pueden censarse cuando se encuentran congregados en colonias reproductivas. En contraste, muy pocos invertebrados pueden ser contados en su totalidad, con excepción de organismos sésiles como los percebes o algunos rotíferos (Krebs, 2014).

En ocasiones particulares, los animales de gran tamaño que habitan áreas pequeñas pueden ser censados completamente o bien fotografiados para realizar los conteos a partir de las imágenes. No obstante, en términos generales, los conteos directos solo son posibles para un número muy limitado de organismos, lo que restringe su aplicabilidad en la mayoría de los estudios ecológicos (Krebs, 2014).

Métodos de muestreo

Debido a las limitaciones de los conteos totales, los investigadores suelen conformarse con contabilizar únicamente una fracción de la población y utilizar esta información para estimar el tamaño total. Existen varias técnicas generales de muestreo ampliamente utilizadas en ecología de poblaciones, pero dos son las más frecuentes: el uso de cuadrantes y el método de captura–recaptura (Krebs, 2014).

Cuadrado

El método de cuadrado consiste en contar los individuos presentes en varias unidades de muestreo de tamaño conocido y extrapolar el valor promedio obtenido al área total de distribución de la población. Un cuadrado es, en esencia, un área de muestreo de cualquier forma; aunque el término describe literalmente un cuadrilátero, en la práctica se utilizan áreas de diversas formas, incluyendo círculos, dependiendo de las necesidades del estudio.

La confiabilidad de las estimaciones obtenidas mediante cuadrados depende de tres condiciones fundamentales: (1) que la población de cada cuadrado pueda determinarse con precisión, (2) que el área de cada cuadrado sea conocida con exactitud y (3) que los cuadrados muestreados sean representativos del área total de estudio. Este último requisito suele cumplirse mediante procedimientos de muestreo aleatorio (Krebs, 2014).

Este método se aplica principalmente a organismos sésiles o de movilidad limitada, siendo los vegetales y numerosos invertebrados los grupos más representativos. Por esta razón, su uso se ha generalizado ampliamente en la ecología vegetal (Krebs, 1994). El procedimiento general consiste en contar todos los individuos dentro de varios cuadrados de tamaño conocido y extrapolar posteriormente el promedio obtenido a la totalidad del área de distribución (Krebs, 2014).

Un ejemplo ilustrativo de este procedimiento es el siguiente: si se contabilizan 19, 21, 17 y 19 individuos de una especie de escarabajo en cuatro muestras de suelo de 10 cm × 10 cm, es posible extrapolar esta información para estimar una densidad aproximada de 1900 escarabajos por metro cuadrado de superficie de suelo (Krebs, 2014).

Para obtener estimaciones confiables, es indispensable considerar que la población de cada cuadrado puede contarse sin error en algunos organismos, mientras que en otros casos solo puede estimarse. Por ello, se han desarrollado numerosas técnicas específicas para aplicar el muestreo por cuadrados a distintos tipos de plantas y animales, tanto en sistemas terrestres como acuáticos (Krebs, 2014).

Un ejemplo clásico del uso detallado de cuadrados es el estudio de los gusanos de alambre, larvas de escarabajos de la familia Elateridae que viven en el suelo y que pueden causar daños importantes a los cultivos agrícolas. Para estimar las poblaciones de estas plagas, Salt y Hollick desarrollaron una técnica para extraer larvas de muestras de suelo mediante la fragmentación de terrones, el tamizado del material y la separación de las larvas por flotación. En un pastizal cercano a Cambridge, Inglaterra, se recolectaron 240 muestras aleatorias que contenían un total de 3742 larvas, lo que permitió estimar una infestación de aproximadamente

19.3 millones de larvas por hectárea. Este estudio demostró que las poblaciones de gusanos de alambre eran cerca de tres veces mayores de lo que se había supuesto previamente (Krebs, 2014).

Los cuadrantes han sido utilizados extensamente en ecología vegetal y constituyen el método más común para el muestreo de plantas. Existe una amplia bibliografía dedicada a evaluar la eficiencia relativa de cuadrantes de diferentes formas, como circulares, cuadrados y rectangulares (Krebs, 2014).

Otros métodos de conteo para densidad absoluta

Además del uso de cuadrados, se han desarrollado otras técnicas para estimar la densidad absoluta en poblaciones específicas. Entre ellas se encuentran los censos aéreos, utilizados principalmente en aves y mamíferos silvestres, en los que se emplea fotografía aérea para registrar y contar organismos a partir de imágenes obtenidas durante sobrevuelos del área de estudio (Rabinovich, 1978, 1980).

Otro método extremo es el censado por captura total o exterminio, en el cual se elimina a todos los individuos de la población mediante distintos procedimientos, incluyendo el uso de sustancias mortales. Aunque esta técnica es claramente anti-conservacionista, se ha empleado en situaciones particulares consideradas necesarias, como el control de plagas o el manejo de poblaciones enfermas. Ejemplos históricos incluyen la eliminación de venados viejos en Europa para favorecer la introducción de individuos jóvenes, así como la erradicación de más de 22,000 venados en el Parque Nacional Stanislaus, California, entre 1921 y 1923, con el objetivo de evitar la propagación de una epidemia (Rabinovich, 1978, 1980). Asimismo, esta técnica se ha utilizado en estudios de peces arrecifales mediante el uso de rotenona, aunque con efectos colaterales severos sobre la fauna y flora asociadas.

Método de captura–recaptura

La técnica de captura, marcaje, liberación y recaptura constituye uno de los métodos más importantes y ampliamente utilizados en la ecología de poblaciones para la estimación de la densidad absoluta en organismos móviles. A diferencia de los conteos directos y del muestreo por cuadrados, este enfoque permite trabajar con especies cuya movilidad impide el conteo total y, adicionalmente, proporciona información valiosa sobre otros parámetros poblacionales como la natalidad, la mortalidad, la supervivencia, el crecimiento y, en algunos casos, la distribución espacial de los individuos (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994, 2014).

El principio general que sustenta todos los métodos de captura–recaptura es conceptualmente sencillo. Si se capturan individuos de una población, se marcan de alguna forma reconocible y se liberan nuevamente en el ambiente, tras un periodo suficiente para que los organismos marcados se mezclen homogéneamente con los no marcados, la proporción de individuos marcados en una muestra posterior debe reflejar la proporción de individuos marcados en el total de la población. Bajo este razonamiento, es posible estimar el tamaño poblacional total y, conociendo el área ocupada por la población, calcular su densidad absoluta (Figura 3.3) (Krebs, 1994, 2014).

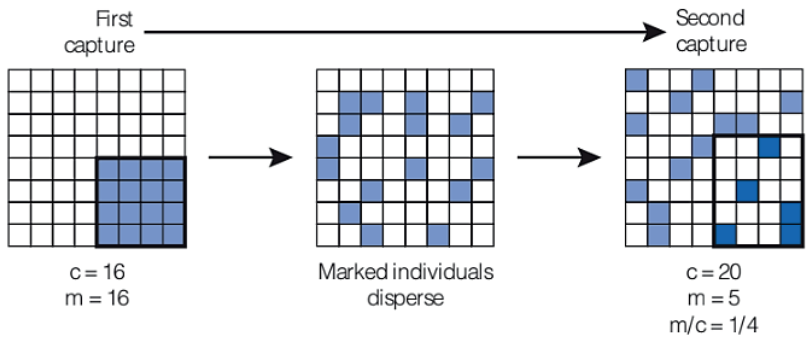


Figura 3.3. Ilustración esquemática de una sesión de muestreo de captura-recaptura con dos períodos de captura. Cada cuadrado representa un individuo, cada cuadrado azul claro representa un individuo marcado (m) una vez, cada cuadrado azul oscuro indica individuos marcados dos veces y las líneas gruesas indican los individuos capturados (c) (Tomado de Krebs, 2014).

Existen diversos modelos de captura–recaptura, que varían en complejidad según el número de sesiones de muestreo y los supuestos sobre la dinámica de la población. El modelo más simple y clásico es el método de Petersen, desarrollado originalmente por el científico pesquero danés C. G. J. Petersen en 1898. En la literatura ecológica también se conoce como el método de Lincoln, debido a que F. C. Lincoln fue el primero en aplicarlo sistemáticamente al estudio de una población silvestre de patos en 1930 (Krebs, 2014).

El método de Lincoln-Petersen implica únicamente dos periodos de muestreo. En el primer periodo se capturan individuos, se marcan y se liberan nuevamente en la población. En el segundo periodo se realiza una nueva captura y se registra cuántos de los individuos capturados están marcados y cuántos no. El intervalo entre ambos muestreos debe ser relativamente corto, ya que el método asume que la población es cerrada durante ese lapso, es decir, que no ocurren nacimientos,

muertes, inmigración ni emigración, y que los individuos marcados no pierden sus marcas ni presentan mortalidad diferencial respecto a los no marcados (Krebs, 2014). Más adelante se describirán estos métodos.

El supuesto central del método es que la segunda muestra es aleatoria y, por lo tanto, contiene la misma proporción de individuos marcados que existe en el total de la población. A partir de esta proporción se puede estimar el tamaño poblacional total y, posteriormente, la densidad absoluta.

Para la aplicación de los métodos de captura–recaptura es fundamental distinguir entre poblaciones cerradas y poblaciones abiertas. Una población se considera cerrada cuando su tamaño no cambia durante el periodo de captura, marcaje y recaptura, mientras que una población abierta es aquella en la que ocurren cambios demográficos durante el periodo de estudio. En la naturaleza, la mayoría de las poblaciones son claramente abiertas; sin embargo, pueden tratarse como cerradas si el periodo de muestreo es suficientemente breve (Krebs, 2014).

La estimación del tamaño poblacional en poblaciones abiertas es considerablemente más compleja, ya que es necesario incorporar explícitamente los procesos de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración. Los modelos desarrollados para este tipo de poblaciones consideran múltiples sesiones de captura y permiten estimar simultáneamente varios parámetros demográficos. El desarrollo teórico y metodológico de estos modelos se encuentra detallado en trabajos clásicos como los de Seber (1982), Pollock et al. (1990) y Krebs (1999).

Todos los modelos de captura–recaptura, independientemente de su complejidad, se basan en tres supuestos fundamentales (Krebs, 2014):

1. Los individuos marcados y no marcados tienen la misma probabilidad de ser capturados; es decir, las capturas son aleatorias.

2. Los individuos marcados están sujetos a la misma tasa de mortalidad que los individuos no marcados. En el caso específico del método de Petersen, se asume además que no ocurre mortalidad durante el intervalo de muestreo.

3. Las marcas no se pierden, no se deterioran y son siempre detectadas correctamente durante la recaptura.

En la práctica, estos supuestos no siempre se cumplen y han generado múltiples problemas metodológicos. Por ejemplo, algunos roedores pueden volverse propensos a las trampas o, por el contrario, evitarlas tras una primera captura, lo que viola el supuesto de captura aleatoria. En peces capturados en alta mar, el estrés causado por las redes y el proceso de marcado puede incrementar la mortalidad inmediatamente después de la liberación. En aves longevas, las anillas pueden desgastarse o perderse con el tiempo. Además, se han documentado casos en los que pescadores no devuelven las marcas recuperadas de peces, ya sea por desconocimiento o por considerarlas amuletos de buena suerte (Krebs, 2014).

Debido a estas limitaciones, se han desarrollado numerosas variantes y refinamientos de las técnicas de marcado y de los modelos estadísticos de análisis, con el objetivo de reducir los sesgos asociados a la violación de los supuestos básicos. Estas mejoras han permitido ampliar notablemente la aplicabilidad del método a una gran diversidad de organismos y contextos ecológicos (Krebs, 2014).

La técnica de captura–recaptura se ha utilizado principalmente en organismos relativamente grandes y de fácil marcaje, como mariposas, caracoles, escarabajos y numerosos vertebrados. No obstante, con el desarrollo de nuevas tecnologías de marcado, como microetiquetas, marcas genéticas y dispositivos electrónicos, su uso se ha extendido a un rango cada vez mayor de especies (Krebs, 2014).

Un aspecto adicional que debe considerarse al estimar la densidad absoluta mediante captura–recaptura es la determinación del área efectivamente ocupada por la población. En sistemas claramente delimitados, como islas o fragmentos aislados de bosque, esta área puede definirse con relativa facilidad. En hábitats continuos, en cambio, la delimitación espacial es menos evidente y es necesario aplicar correcciones que consideren los movimientos de los individuos dentro y fuera del área de muestreo (Krebs, 2014).

Desde una perspectiva más amplia, el método de marcaje y recaptura no solo permite estimar la densidad poblacional, sino que también proporciona información clave sobre otros atributos poblacionales, como la natalidad, la mortalidad, la supervivencia y el crecimiento individual, lo que lo convierte en una herramienta central de la ecología animal (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

Existen múltiples modelos y variantes de esta técnica, pero todos comparten el mismo razonamiento fundamental: tras el marcaje y la liberación de los individuos, la población pasa a estar compuesta por organismos marcados y no marcados; la proporción entre ambos, observada en capturas posteriores, permite inferir el tamaño poblacional total (Krebs, 1994).

Finalmente, un elemento crucial en la aplicación de estos métodos es la elección adecuada de las marcas, las cuales deben ser duraderas, fácilmente identificables y, sobre todo, apropiadas para la biología y la etología de los organismos estudiados. Una revisión detallada de los distintos tipos de marcas y sus aplicaciones puede encontrarse en Southwood (1991).

Índice de Lincoln-Petersen

Este índice es el más simple, se le conoce también como índice de Lincoln o técnica de una sola marca y una sola captura o índice de Petersen, debido a que fue aplicado independientemente por tres investigadores: Petersen en 1889 y 1894 lo aplicó a poblaciones de peces, Lincoln en 1930 para patos y Jackson en 1933 para determinar la densidad de abejas africanas (Brower y Zar, 1984).

Este método depende en capturar una parte de la población, marcarlos de manera permanente y distintiva sin que afecte su etología (M), liberarlos, esperar a que se mezclen con el resto de la población y capturar una nueva parte (C) después de un intervalo de tiempo, en donde parte de estos individuos habrá tanto marcados (R) como no marcados (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1978, 1980). Con esto se puede conocer el tamaño poblacional (N), que expresado matemáticamente queda:

$$N = \frac{MC}{R}$$

Donde:

N= tamaño de la población

M= número de individuos marcados y liberados

C= número de individuos recapturados

R= número de individuos marcados de la recaptura

Como el valor es una aproximación del número total de organismos se deben estimar los límites de confianza, en donde caerá el verdadero valor poblacional de nuestro estudio. Para obtenerlo se calcula primeramente el valor de "p", que representa la fracción decimal de individuos marcados obtenidos en la recaptura (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$p = \frac{R}{C}$$

Una vez obtenido este valor se calculan los límites de confianza al 95% de confiabilidad con la siguiente relación (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1980):

$$p \pm t_{(\alpha,95\%)}\sqrt{\frac{pq}{C}}$$

Donde

C = número de individuos recapturados

p = fracción decimal de individuos marcados

q = 1-p fracción decimal de animales no marcados obtenidos de la recaptura

t = valor de "t" de tablas de la distribución de t-student con grados de libertad = α y 95% de confianza. t= 1.96

El resultado de la relación proporciona dos valores de "p" con los cuales se obtienen los límites de confianza al sustituirlos en la siguiente relación (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$N = \frac{M}{p}$$

Este método tiene varias suposiciones:

El marcaje no afecta la mortalidad y el comportamiento de los individuos

Las marcas no se deben perder y no deben afectar la probabilidad de captura de los organismos.

La población es cerrada (no deben existir migraciones, es decir, inmigración ni emigración).

Todos los organismos tienen la misma probabilidad de ser capturados (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1980; Southwood, 1991; Krebs, 1994).

Índice de Jackson

Se le conoce también como método positivo de Jackson y se basa en el mismo planteamiento que el anterior y con las mismas suposiciones, pero involucra un marcado y por lo menos más de dos recapturas a intervalos de tiempo iguales entre cada una.

Para aplicarlo se tiene que marcar inicialmente a un grupo de individuos (M), liberarlos y dejar que pase un tiempo para que se homogenicen, pasando algún tiempo se hace la primera recaptura y se cuantifican todos los organismos (T_x) que consistirán tanto de organismos marcados (P_x) como no marcados. Dependiendo de la modalidad del investigador y de los organismos sujetos a estudio, puede haber cuatro opciones: a) regresar solamente los marcados y liberarlos para que se

distribuyan regularmente, b) regresar solamente los no marcados para que suceda lo mismo, c) regresar tanto a los organismos marcados como a los no marcados y d) no regresar ningún organismo a la población. Para elegir cual es la mejor opción no hay nada fundamentado, pero se ha visto mejores resultados con las opciones a) y c).

Según la elección, se tendrá que hacer una segunda recaptura, pasado el mismo tiempo transcurrido para la primera y registrar los mismos valores y así sucesivamente con todas las recapturas necesarias, que dependen de las marcas (tiempo de permanencia, afección al organismo etc).

Con estos datos se calcula primeramente un valor de corrección para cada recaptura y su estandarización a 100 animales marcados por 100 de la recaptura total (para hacer las diferentes recapturas comparativas entre sí ya que puede haber variación entre recaptura y recaptura). Esto se expresa de la siguiente manera (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$Y_x = \left(P_x\right)\left(\frac{100}{M}\right)\left(\frac{100}{T_x}\right)$$

Donde:

Y_x = Recaptura corregida de la muestra x

P_x = Número de organismos marcados de la recaptura x

T_x = Total de organismos marcados y no marcados colectados de la recaptura x

M = Total de animales capturados inicialmente marcados y liberados

Después se calcula una tasa de cambio o un valor ponderado de la recaptura (r_+) que determina el decremento de los valores de las recapturas con las siguientes ecuaciones dependiendo el número de capturas realizadas:

Cuando se colectan dos o tres recapturas (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$r_+ = \frac{\left(Y_2 + Y_3\right)}{\left(Y_1 + Y_2 + \ldots Y_{n-1}\right)}$$

Cuando se colectan más de tres recapturas (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$r_+ = \sqrt{\frac{\left(Y_3 + Y_4 + \ldots Y_n\right)}{\left(Y_1 + Y_2 + \ldots Y_{n-2}\right)}}$$

Los subíndices n-1 o n-2, significa no considerar la última o las dos últimas recapturas, según sea el caso.

El valor teórico de la recaptura Y_0 para el tiempo en que se capturaron los organismos se marcaron y se liberaron, se calcula mediante la siguiente expresión (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$Y_0 = \frac{\left(Y_1 + Y_2 + \ldots Y_{n-1}\right)}{r_+} - \left(Y_1 + Y_2 + \ldots Y_{n-2}\right)$$

El resultado representa el tamaño poblacional, pero estandarizada a 100 organismos marcados por 100 recapturados, por lo que hay que convertirlo a valores reales mediante la siguiente expresión (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$N = \left(\frac{100}{Y_0}\right)100$$

Este método a diferencia del anterior no maneja índices de confianza por lo que podría representar una desventaja ya que casi nunca se calcula un valor exacto del tamaño poblacional. A pesar de esto se han obtenido resultados muy confiables cuando metodológicamente se aplica bien (Cox, 1976; Rabinovich, 1980).

Densidad relativa o ecológica

La densidad relativa, también denominada densidad ecológica, consiste en estimar el tamaño de una población a partir de huellas, rastros o indicios dejados por los organismos, en lugar de contar directamente a los individuos. Este enfoque se emplea cuando la estimación de la densidad absoluta resulta impracticable debido a la movilidad de los organismos, a su comportamiento críptico o a la imposibilidad de realizar conteos directos en toda el área de distribución.

Las características de los métodos de densidad relativa dependen de la recolección sistemática de muestras que representan algún indicio más o menos constante del tamaño de la población. En este sentido, estos métodos no proporcionan una estimación directa del número total de individuos, sino que generan índices de abundancia, los cuales permiten comparar poblaciones entre áreas, momentos o condiciones distintas. Debido a esta naturaleza indirecta, las técnicas para estimar la densidad relativa son numerosas y variadas, y su selección depende del tipo de organismo, del ambiente y del objetivo del estudio.

Índices de densidad relativa

Todos los métodos para medir la densidad relativa se basan en el supuesto de que los indicios recolectados mantienen una relación relativamente constante, aunque desconocida, con el tamaño total de la población. En consecuencia, estos métodos proporcionan un índice de abundancia con mayor o menor precisión, pero no una medida absoluta del tamaño poblacional (Krebs, 2014).

Por ejemplo, si un índice de abundancia, como el número de huellas registradas en diagramas de arena es de 4.0 en un área X y de 8.0 en un área Y, puede concluirse que el área Y presenta una mayor densidad de animales que el área X. Sin embargo, no es válido inferir que el área Y tiene el doble de individuos, ya que la diferencia en el índice puede deberse, al menos en parte, a variaciones en la actividad, el comportamiento o la detectabilidad de los organismos, y no exclusivamente a diferencias reales en el tamaño poblacional (Krebs, 2014).

Existe una gran diversidad de índices de densidad relativa. A continuación, se describen algunos de los más utilizados en estudios ecológicos, enfatizando su fundamento y limitaciones.

Trampas

Las trampas constituyen uno de los métodos más empleados para estimar la densidad relativa en poblaciones animales. Aunque estas técnicas se utilizan con frecuencia en estudios de captura-recaptura para estimar densidad absoluta, el número de individuos capturados por unidad de tiempo o por trampa también puede emplearse como un índice de densidad relativa.

Este enfoque ha sido ampliamente aplicado en ratones distribuidos en campo abierto, insectos voladores nocturnos mediante trampas de luz, escarabajos capturados en trampas de caída o fosas en el suelo, insectos aéreos mediante trampas de succión y organismos planctónicos recolectados con redes. La efectividad de las trampas depende de múltiples factores, entre ellos el tamaño corporal, el nivel de actividad, el patrón de movimiento del organismo y la adecuación del tipo de trampa al grupo biológico de interés. Asimismo, la capacidad del investigador para colocar las trampas en sitios representativos del hábitat influye de manera significativa en los resultados obtenidos (Krebs, 1994).

El número de organismos capturados refleja no solo la densidad poblacional, sino también la actividad y el rango de movimiento de los individuos, así como las condiciones ambientales durante el muestreo. Por esta razón, los datos obtenidos mediante trampas deben interpretarse con cautela, ya que proporcionan únicamente una estimación aproximada de la abundancia relativa, útil principalmente para comparaciones espaciales o temporales dentro de un mismo estudio (Krebs, 2014).

Número de heces o restos fecales

El conteo de heces o restos fecales es un método ampliamente utilizado como índice de densidad relativa en poblaciones de mamíferos terrestres. Este enfoque se ha aplicado con éxito en especies como liebres, venados, ratones de campo y conejos. La técnica consiste en contar los restos fecales presentes en un área conocida y determinar la tasa promedio de defecación por individuo; al extrapolar esta información al área total de distribución, se obtiene un índice del tamaño poblacional (Krebs, 1994).

Este método parte del supuesto de que la tasa de defecación es relativamente constante para una especie bajo condiciones ambientales similares y que los restos fecales permanecen detectables durante un período de tiempo conocido. Cuando estos supuestos se cumplen, el número de heces registradas puede reflejar adecuadamente las variaciones en la abundancia relativa entre áreas o entre distintos momentos temporales.

Técnicas similares se han empleado en estudios de insectos fitófagos, como las orugas defoliadoras, donde se estima la abundancia poblacional a partir de la cantidad de excrementos que caen desde el dosel de los árboles. En estos casos, el método permite evaluar la magnitud de las infestaciones sin necesidad de observar directamente a los organismos (Krebs, 2014).

Frecuencia

En ecología, el término frecuencia se refiere al porcentaje de cuadrantes de muestreo en los que una especie determinada está presente, independientemente del número de individuos registrados en cada uno. Aunque por definición la frecuencia es simplemente el número de veces que ocurre un evento, su aplicación ecológica permite describir patrones de ocupación espacial dentro de un área de estudio (Brower y Zar, 1984).

Como índice de densidad relativa, la frecuencia proporciona información sobre la distribución espacial de la población y su grado de dispersión en el hábitat. Una especie con alta frecuencia aparece en muchos cuadrantes, mientras que una especie con baja frecuencia se encuentra restringida a pocos sitios. No obstante, este índice no permite inferir directamente el tamaño poblacional, ya que no considera el número de individuos por cuadrante, sino únicamente su presencia o ausencia.

Frecuencia de vocalización

La frecuencia de vocalización se ha utilizado como índice de densidad relativa en diversos grupos animales, particularmente en aves y anfibios. Esta técnica consiste en cuantificar el número de cantos, sonidos o vocalizaciones registrados durante un intervalo de tiempo definido, generalmente en las horas de mayor actividad de los organismos (Krebs, 1994).

En estudios de aves, por ejemplo, el número de cantos escuchados cada diez minutos durante las primeras horas de la mañana se ha empleado como un indicador del tamaño poblacional. Métodos similares se han aplicado en ranas, grillos y cigarras, utilizando grabaciones acústicas para estandarizar el esfuerzo de muestreo (Krebs, 2014).

Este índice se basa en la suposición de que existe una relación positiva entre la tasa de vocalización y la abundancia de individuos. Sin embargo, factores como la estacionalidad, el comportamiento reproductivo, las condiciones climáticas y la estructura del hábitat pueden influir en la detectabilidad acústica, por lo que los resultados deben interpretarse con cautela.

Registros de pieles

Los registros históricos de pieles obtenidos por tramperos han sido utilizados como índices de densidad relativa para evaluar cambios poblacionales a largo plazo en diversas especies de mamíferos. Un ejemplo clásico es el del lince canadiense, para el cual existen registros continuos que se remontan hasta aproximadamente 300 años atrás (Krebs, 2014).

Aunque estos datos no representan censos directos, proporcionan información valiosa sobre fluctuaciones poblacionales de gran escala temporal. Sin embargo, su interpretación debe considerar factores socioeconómicos, como el esfuerzo de caza, la demanda comercial y los cambios en las prácticas de captura, que pueden influir en el número de pieles registradas independientemente del tamaño real de la población.

Número de artefactos o dispositivos

El conteo de artefactos, dispositivos o indicios producidos por los organismos es otro método común para estimar la densidad relativa. Este enfoque se aplica a especies que dejan evidencia clara de sus actividades, como chimeneas de lodo en cangrejos de río, nidos de ardillas arbóreas, túneles subterráneos, huellas o estuches pupales de insectos emergidos (Krebs, 1994).

El método consiste en contar estos indicios en un área determinada y utilizar dicha información como un índice del tamaño poblacional. Su eficacia depende de que exista una relación consistente entre el número de artefactos y el número de individuos, así como de que los artefactos persistan el tiempo suficiente para ser registrados durante el muestreo (Krebs, 2014).

Cuestionarios

El uso de cuestionarios dirigidos a cazadores y tramperos ha sido empleado como una herramienta indirecta para detectar cambios poblacionales en animales de gran tamaño. A través de estas encuestas se obtiene una estimación subjetiva de las variaciones en la abundancia a lo largo del tiempo (Krebs, 2014).

Este método resulta útil únicamente para identificar cambios poblacionales marcados, ya que depende de la percepción humana y de la experiencia acumulada de los informantes. No proporciona estimaciones precisas del tamaño poblacional, pero puede complementar otros índices en estudios regionales o históricos.

Cobertura

La cobertura se utiliza principalmente en estudios de plantas y de organismos sésiles o modulares, y se define como el porcentaje de la superficie del suelo ocupada por una especie. Este índice ha sido ampliamente empleado por botánicos y ecólogos que estudian comunidades vegetales y comunidades de invertebrados en zonas intermareales rocosas (Brower y Zar, 1984).

El método consiste en estimar la proporción del área cubierta por el organismo y extrapolar al área total de estudio para obtener un índice de densidad relativa. La cobertura es particularmente relevante para organismos modulares, en los cuales el número de unidades no siempre refleja adecuadamente su importancia ecológica o su dominancia espacial (Krebs, 1994; 2014).

Conteos en carretera

Los conteos en carretera constituyen un método de densidad relativa basado en la observación directa de organismos a lo largo de trayectos estandarizados. El número de aves observadas al recorrer una distancia previamente definida ha sido utilizado como un índice de abundancia poblacional, y esta misma técnica puede aplicarse a otros organismos altamente visibles.

Como todos los métodos de densidad relativa, los conteos en carretera no permiten estimar el tamaño real de la población, sino que proporcionan un índice comparable entre sitios o periodos de tiempo. Por esta razón, deben considerarse

con escepticismo hasta que hayan sido evaluados de manera rigurosa sus supuestos y posibles sesgos (Anderson, 2003). No obstante, resultan particularmente útiles como complemento de técnicas de censo más directas y para detectar cambios amplios o tendencias generales en la densidad poblacional (Krebs, 2014).

Captura por unidad de esfuerzo (CPUE)

La captura por unidad de esfuerzo constituye uno de los índices de densidad relativa más utilizados, especialmente en poblaciones con movilidad elevada o sujetas a explotación, como ocurre en muchos sistemas pesqueros. Este método emplea la relación entre el número de organismos capturados y una unidad estandarizada de esfuerzo, por ejemplo, el número de peces obtenidos por cada 100 horas de pesca de arrastre (Krebs, 2014).

La CPUE se fundamenta en la reducción progresiva del tamaño poblacional mediante muestreos sucesivos en los que los individuos capturados no regresan a la población. Bajo este esquema, una disminución constante en la tasa de captura permite inferir, de manera indirecta, el tamaño relativo de la población (Ricker, 1975). Para que este método sea confiable, es indispensable que el esfuerzo de muestreo se mantenga constante, que las capturas se realicen en el menor intervalo de tiempo posible y que los organismos se redistribuyan homogéneamente en el área de estudio entre muestreo y muestreo (Cox, 1976; Rabinovich, 1980; Brower y Zar, 1984).

El esfuerzo se define como la cantidad total de trabajo aplicada para obtener una determinada captura y puede expresarse en distintas unidades, tales como barcos por año, horas-hombre o tiempo efectivo de pesca.

En 1939 Leslie-Davis introduce este método por primera vez para obtener la estimación del tamaño de la población usando datos de la captura de las pesquerías de los mares del norte, el cual por muchos años ha sido probado el modelo y constituye una piedra fundamental en cualquier estudio biológico-pesquero (Ricker, 1975).

El método está basado en dos hipótesis:

1) El tamaño de una población (N) en un tiempo dado (t) sujeta a explotación, disminuye proporcionalmente por efecto de la pesca debido a las capturas (C) sucesivas que se realizan en dicho tiempo (t):

$$Ct \text{a } Nt$$

El tamaño de la captura depende por lo tanto del tamaño de la población y con que se está pescando (esfuerzo pesquero), es decir, si hay mucha población y se utilizan buenas artes de captura, habrá mucha pesca (Ricker, 1975):

$$Ct = qNt$$

Donde:

C = captura

N = tamaño poblacional

q = coeficiente de capturabilidad

t = tiempo

2) El tamaño poblacional a un tiempo determinado de una población sujeta a explotación (N) en un tiempo dado (t), está determinada por el número de organismos antes de iniciar la pesca (No) y de los individuos que se van capturando y acumulando como producto (K) con el tiempo (t) (Ricker, 1975):

$$Nt = No\ell^{rt}$$

Donde:

N = Tamaño de la población

K = captura acumulada

No = Tamaño inicial de la población

t = tiempo

Si se sustituye esta ecuación en la obtenida con la hipótesis 1) queda:

$$Ct = q(No - Kt)$$
$$Ct = qNo - qKt$$

Donde:

C = captura al tiempo t

No = Tamaño poblacional

q = coeficiente de capturabilidad

K = captura acumulada al tiempo t

t = tiempo

Es una ecuación de forma lineal donde la variable dependiente es C_t; la ordenada al origen es q No; la pendiente es q y la variable independiente es K_t con un gráfico de forma lineal (Figura 3.4) (Ricker, 1975; Cox, 1976).

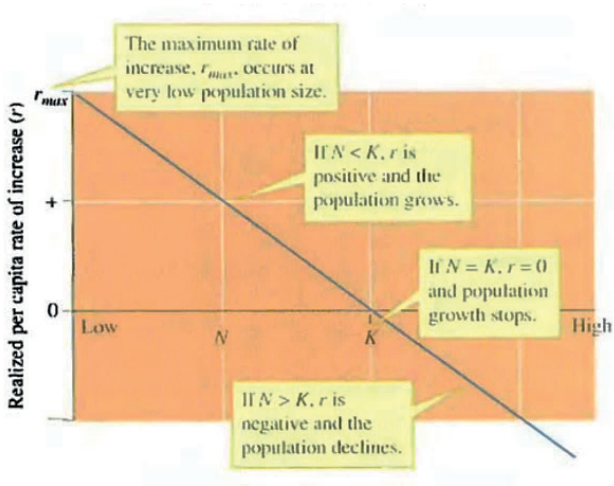


Figura 3.4.Modelo gráfico de Captura por Unidad de Esfuerzo. (C P U E) (Tomado de Molles, 2008).

Al realizar el análisis de regresión lineal por mínimos cuadrados de la captura contra la captura acumulada, se obtienen las constantes del modelo: q como la pendiente y qNo como la ordenada al origen, por lo que para obtener el tamaño poblacional al inicio de la temporada de pesca (No) se deberá aplicar (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984):

$$a = -qNo$$

$$No = \frac{a}{-q}$$

Donde:

a = ordenada al origen

q = pendiente

Como el resultado de la ecuación es negativo matemática y ecológicamente representa el número total de organismos, cuando se reporta el tamaño poblacional no se mencionará como valores negativos.

Este valor es una estimación aproximada del tamaño real de la población, para lo cual hay que obtener los límites de confianza para asegurar que el verdadero valor del tamaño poblacional caiga dentro de ellos:

Límites de confianza superior e inferior en cualquier nivel de probabilidad de la estimación del tamaño inicial de la población (No) son las raíces de la ecuación cuadrática de la forma (Ricker, 1975):

$$ax^2 + bx + c = 0$$

$$N^2\left(q^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{22}\right) - 2\left(q^2 No - t_p^2 S_{yx}^2 C_{12}\right)N + \left(q^2 No^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{11}\right) = 0$$

En esta ecuación, la incógnita está representada por N (tamaño poblacional); el término

ax^2 (N^2) es igual a = $q^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{22}$

bx (N) es igual a = $-2\left(q^2 No - t_p^2 S_{yx}^2 C_{12}\right)$

c = $\left(q^2 No^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{11}\right)$

Para su resolución se obtienen primeramente los siguientes valores de la regresión lineal:

valor del pendiente (q) respetando su signo correspondiente

sumatorias de las variables: Σx, Σx^2, Σy, Σy^2, Σxy con todos los decimales posibles

valor de "t_p" de tablas de la distribución de t-student al 95% de confianza y n-2 grados de libertad

el número de capturas (n) (parejas de datos en la regresión)

y los valores de las siguientes constantes obtenidas de las fórmulas propuestas en Ricker (1975):

$$C_{11} = \frac{\sum x^2}{n\left(\sum x^2 - \frac{\left(\sum x\right)^2}{n}\right)}$$

$$C_{12} = \frac{\sum x}{n\left(\sum x^2 - \frac{\left(\sum x\right)^2}{n}\right)}$$

$$C_{22} = \frac{1}{\left(\sum x^2 - \frac{\left(\sum x\right)^2}{n}\right)}$$

$$S_{yx}^2 = \frac{\left[\sum y^2 - \frac{\left(\sum y\right)^2}{n}\right] - \left[q\left(\sum xy - \frac{\sum x \sum y}{n}\right)\right]}{n-2}$$

Una vez obtenidos los valores, se sustituyen con la ecuación general para resolver las ecuaciones cuadráticas:

$$\frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$$

Como resultado se obtienen dos valores de la incógnita (N) que representan el límite inferior y superior con la característica de que no todos son simétricos (Ricker, 1975). Estos dos valores se tienen que comprobar al sustituirlos en la ecuación cuadrática y tendrán que resultar ambos exactamente igual a cero (Rabinovich, 1980).

CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LA DENSIDAD RELATIVA

En conjunto, las técnicas para medir la densidad relativa permiten obtener información poblacional detallada y precisa únicamente para un número limitado de organismos. En muchos casos, es necesario conformarse con estimaciones de orden de magnitud. Como consecuencia, se ha desarrollado una cantidad desproporcionada de estudios centrados en los grupos más fáciles de censar, particularmente mariposas, aves, mamíferos y especies de importancia económica. Este sesgo metodológico influye de manera directa en los análisis posteriores sobre los mecanismos que determinan la densidad poblacional (Krebs, 2014).

Movimientos de los individuos

El movimiento de los individuos en el espacio es un proceso fundamental en la ecología de poblaciones, ya que influye directamente en el tamaño poblacional, la estructura espacial, el flujo génico y la persistencia de las poblaciones a distintas escalas. Estos desplazamientos no ocurren de manera aleatoria, sino que responden a la heterogeneidad ambiental, a la disponibilidad de recursos, a la presión intraespecífica y a la historia evolutiva de las especies.

Desde una perspectiva demográfica, los movimientos de los individuos se manifiestan principalmente como **inmigración, emigración y migración**, cada uno con implicaciones ecológicas diferenciadas. La inmigración y la emigración forman parte de los procesos de dispersión y representan entradas y salidas unidireccionales de individuos entre poblaciones o subpoblaciones, afectando directamente la densidad local y la conectividad poblacional. Aunque con frecuencia se asume que estos flujos se compensan, su magnitud y dirección pueden modificar de manera sustancial la dinámica poblacional (Krebs, 1994; 2014).

Por su parte, la migración constituye un tipo particular de movimiento, caracterizado por desplazamientos cíclicos y recurrentes entre áreas bien definidas, generalmente asociados a cambios estacionales en las condiciones ambientales. A diferencia de la inmigración y la emigración, la migración no implica necesariamente una ganancia o pérdida neta de individuos, sino una redistribución espacial temporal de la población (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007).

En conjunto, estos procesos reflejan la capacidad de las poblaciones para responder a la variabilidad espacial y temporal del ambiente, y representan un eje conceptual clave para comprender fenómenos como la colonización, la extinción local, la dinámica fuente–sumidero y la viabilidad poblacional en paisajes naturales y antropizados (Figura 3.5) (Krebs, 2014).

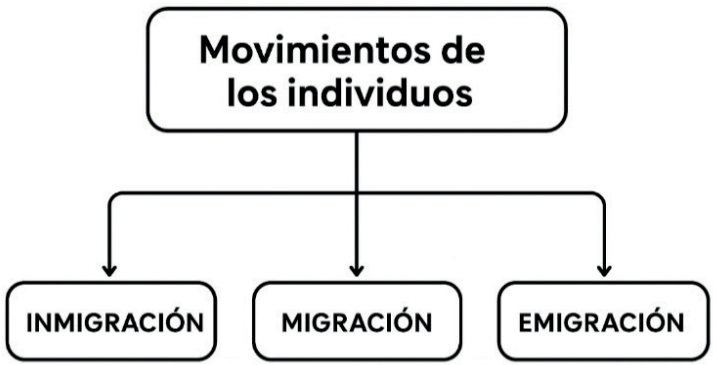


Figura 3.5. Esquema conceptual de los principales tipos de movimiento de los individuos en ecología de poblaciones. Se ilustran las relaciones entre dispersión (inmigración y emigración) y migración, destacando sus diferencias en direccionalidad, temporalidad y efectos demográficos (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007; Krebs, 2014).

INMIGRACIÓN

Definición

La **inmigración** se define como el movimiento unidireccional de individuos que **ingresan a una población** desde otra población o área distinta, ya sea hacia una región previamente ocupada o hacia un área recientemente colonizada. Este proceso implica un **incremento en el número de individuos de la población receptora** y constituye uno de los componentes fundamentales de la dinámica poblacional (Emmel, 1975).

Desde una perspectiva operativa, la inmigración es considerada un fenómeno demográfico que influye directamente en el tamaño, la densidad y la estructura de las poblaciones, aunque en muchos estudios poblacionales se ha asumido, de manera simplificada, que sus efectos son equivalentes a los de la emigración o bien que ambos procesos no son significativos para el sistema bajo estudio (Krebs, 1994). Sin embargo, esta suposición ha sido ampliamente cuestionada en la ecología moderna.

En un marco espacial más amplio, la inmigración puede entenderse como el **desplazamiento de individuos entre subpoblaciones** dentro de una distribución geográfica mayor, proceso clave para el mantenimiento del flujo génico y para la dinámica de metapoblaciones (Smith y Smith, 2007).

Características ecológicas de la inmigración

La inmigración presenta una serie de características ecológicas relevantes que la distinguen de otros tipos de movimiento poblacional:

1. Direccionalidad definida

A diferencia de la migración, la inmigración implica un desplazamiento **en una sola dirección**, sin retorno inmediato al sitio de origen. El individuo se integra funcionalmente a la población receptora (Emmel, 1975).

2. Respuesta a factores ecológicos y demográficos

La inmigración puede ser consecuencia de múltiples factores, entre ellos:

- Competencia intraespecífica elevada.
- Sobrepoblación en el sitio de origen.
- Deterioro ambiental (sequía, escasez de alimento, pérdida de hábitat).
- Procesos de colonización de nuevos hábitats.
- Aislamiento y dinámicas de especiación.

Este comportamiento **no es genético en sí mismo**, sino una respuesta ecológica a condiciones ambientales y poblacionales específicas (Emmel, 1975).

3. Importancia en el flujo génico

La inmigración es un mecanismo central para el **intercambio genético entre poblaciones**, ya que introduce nuevos genotipos y reduce los riesgos de endogamia, especialmente en poblaciones pequeñas o aisladas (Smith y Smith, 2007; Krebs, 2014).

4. Dependencia de la conectividad del paisaje

La magnitud y frecuencia de la inmigración están fuertemente condicionadas por la **estructura espacial del hábitat**, la disponibilidad de áreas libres adecuadas y la densidad de las poblaciones circundantes (Smith y Smith, 2007).

5. Dificultad de medición directa

La inmigración rara vez se cuantifica de manera explícita en estudios poblacionales, ya que requiere el seguimiento de individuos provenientes de áreas externas al sitio de estudio, lo que introduce limitaciones metodológicas importantes (Krebs, 2014).

Ejemplos ecológicos de inmigración

La inmigración se manifiesta en una amplia variedad de organismos y contextos ecológicos:

- **Plantas**

La llegada de semillas dispersadas por viento, agua o animales hacia un nuevo parche de hábitat constituye un proceso de inmigración. Por ejemplo, semillas transportadas por aves frugívoras que son depositadas en sitios distantes al parental permiten el establecimiento de nuevos individuos y el aumento de la población local (Smith y Smith, 2007).

- **Invertebrados acuáticos y marinos**

Las larvas transportadas por corrientes fluviales o marinas que se incorporan a poblaciones bentónicas locales representan un claro caso de inmigración pasiva, dependiente de procesos hidrodinámicos (Smith y Smith, 2007).

- **Vertebrados terrestres**

En poblaciones de aves o pequeños mamíferos, individuos juveniles o subadultos pueden incorporarse a poblaciones vecinas en busca de territorios disponibles o mejores condiciones de supervivencia, contribuyendo al mantenimiento demográfico de poblaciones locales (Smith y Smith, 2007).

- **Poblaciones dependientes de inmigración neta**

Existen poblaciones que no son autosuficientes y solo se mantienen gracias a una **inmigración constante**. Un ejemplo documentado son las poblaciones de aves canoras en fragmentos pequeños de bosque del este de Estados Unidos, donde la alta depredación de nidos impide la autosustentabilidad poblacional y la permanencia depende del arribo continuo de individuos desde áreas fuente (Tittler et al., 2006).

Problemáticas asociadas al estudio de la inmigración

A pesar de su importancia ecológica, la inmigración presenta múltiples desafíos conceptuales y metodológicos:

1. **Subestimación en estudios poblacionales**

Tradicionalmente, la inmigración ha sido ignorada o asumida como equivalente a la emigración, lo que conduce a interpretaciones incompletas o erróneas de la dinámica poblacional (Krebs, 1994; 2014).

2. **Limitaciones metodológicas**

La medición directa de la inmigración requiere técnicas de marcaje, recaptura o seguimiento individual, las cuales pueden ser costosas, técnicamente complejas y limitadas por la escala espacial de los movimientos (Krebs, 2014).

3. **Problemas de escala espacial**

Uno de los principales retos es que los individuos suelen desplazarse **más allá de los límites del área de estudio**, lo que dificulta detectar eventos de inmigración a larga distancia y conduce a una subestimación del proceso (Krebs, 2014).

4. **Fragmentación del hábitat**

En paisajes fragmentados, la inmigración puede verse severamente restringida por la pérdida de conectividad, convirtiéndose en uno de los problemas centrales de la biología de la conservación. Facilitar la inmigración entre poblaciones aisladas en parques y reservas es un desafío aún no resuelto (Krebs, 2014).

5. **Implicaciones para la conservación**

La ausencia de inmigración puede llevar a la extinción local de poblaciones pequeñas, mientras que su presencia puede enmascarar problemas demográficos internos, generando poblaciones aparentemente estables pero dependientes de aportes externos (Krebs, 2014).

EMIGRACIÓN

Definición

La **emigración** se define como el movimiento unidireccional de individuos que **salen de una población** para incorporarse a otra o desplazarse hacia un área distinta, **sin retorno inmediato al sitio de origen**. Este proceso implica una **disminución en el número de individuos de la población emisora** y constituye uno de los componentes fundamentales de la dinámica poblacional (Emmel, 1975).

Desde el punto de vista demográfico, la emigración representa una pérdida neta de individuos que puede afectar la densidad, la estructura por edades y la viabilidad de una población. En muchos estudios poblacionales, este proceso ha sido simplificado o considerado equivalente a la inmigración, o bien asumido como poco relevante, lo que ha llevado a interpretaciones incompletas de los cambios poblacionales observados (Krebs, 1994).

En un contexto espacial más amplio, la emigración corresponde al **desplazamiento de individuos fuera de una subpoblación**, proceso clave en sistemas de metapoblaciones y en el mantenimiento de la conectividad entre poblaciones locales (Smith y Smith, 2007).

Características ecológicas de la emigración

La emigración presenta una serie de rasgos ecológicos distintivos que determinan su papel en la dinámica poblacional:

1. Direccionalidad y pérdida demográfica

La emigración implica un movimiento en **una sola dirección**, desde la población de origen hacia otra área, lo que se traduce en una reducción directa del tamaño poblacional local (Emmel, 1975).

2. Respuesta a condiciones ambientales y sociales

La salida de individuos puede estar motivada por:

- Alta densidad poblacional y competencia intraespecífica.
- Degradación del hábitat.
- Escasez de alimento o recursos clave.
- Cambios climáticos o estacionales.
- Presión social o territorial.

Al igual que la inmigración, la emigración **no constituye un comportamiento genéticamente programado**, sino una respuesta ecológica a condiciones locales desfavorables (Emmel, 1975).

3. Selectividad por edad, sexo o condición

La emigración no ocurre de manera aleatoria. En muchas especies, los individuos que emigran pertenecen a clases específicas, como juveniles, subadultos o individuos subordinados. Por ejemplo, en diversas aves los principales emigrantes suelen ser individuos jóvenes, mientras que en algunos roedores los machos subadultos y las hembras representan una proporción importante de los dispersores (Smith y Smith, 2007).

4. **Relación con la estructura del paisaje**

La probabilidad de emigración y la distancia recorrida dependen de la **densidad de las poblaciones circundantes**, la disponibilidad de hábitats adecuados y la conectividad del paisaje. Los individuos emigrantes suelen buscar áreas libres o menos saturadas para establecerse (Smith y Smith, 2007).

5. **Importancia en la dinámica regional**

La emigración permite que algunas poblaciones funcionen como **fuentes de individuos**, exportando organismos hacia otras poblaciones que dependen de estos aportes para mantenerse, fenómeno central en la dinámica fuente–sumidero (Krebs, 2014).

Ejemplos ecológicos de emigración

La emigración se manifiesta en múltiples grupos taxonómicos y contextos ecológicos:

- **Plantas**

Desde la perspectiva de la población parental, la salida de semillas dispersadas por viento, agua o animales constituye un evento de emigración. La mayoría de las semillas caen cerca de la planta madre, pero una fracción puede emigrar a mayores distancias, dependiendo del agente de dispersión, como ocurre en especies anemocoras o zoocoras (Smith y Smith, 2007).

- **Invertebrados acuáticos y marinos**

En ríos y arroyos, las formas larvales de numerosos invertebrados que son transportadas corriente abajo representan una emigración desde las poblaciones ubicadas aguas arriba. En ambientes marinos, muchas especies presentan emigración larval asociada a corrientes y mareas (Smith y Smith, 2007).

- **Vertebrados terrestres**

En aves y pequeños mamíferos, la emigración suele involucrar individuos jóvenes que abandonan el sitio natal en busca de territorios disponibles. Este proceso reduce la competencia local y contribuye a la colonización de nuevos hábitats (Smith y Smith, 2007).

- **Poblaciones exportadoras de individuos**

Algunas poblaciones mantienen una **emigración neta**, actuando como exportadoras de individuos hacia poblaciones vecinas. Estas poblaciones fuente pueden sostener a poblaciones sumidero que, por sí solas, no serían viables demográficamente (Krebs, 2014).

Problemáticas asociadas al estudio de la emigración

A pesar de su relevancia ecológica, la emigración enfrenta múltiples dificultades conceptuales y metodológicas:

1. Subestimación del proceso

La emigración rara vez se mide de forma explícita en estudios poblacionales. Con frecuencia se asume que sus efectos son equivalentes a los de la inmigración o que ambos procesos se compensan, una suposición altamente cuestionable (Krebs, 1994; 2014).

2. Dificultad para el seguimiento de individuos

Una vez que los individuos emigran fuera del área de estudio, resulta complejo determinar su destino, supervivencia o integración a otras poblaciones, lo que limita la cuantificación precisa del proceso (Krebs, 2014).

3. Problemas de escala espacial

Los individuos pueden desplazarse distancias mayores que el tamaño de las áreas de muestreo, lo que genera pérdida de información sobre emigración a larga distancia y subestimaciones sistemáticas del fenómeno (Krebs, 2014).

4. Limitaciones técnicas

Aunque el uso de técnicas como el marcaje individual y la radiotelemetría ha revolucionado el estudio de los movimientos animales, su aplicación sigue estando restringida por costos, logística y el tamaño de los organismos estudiados (Millspaugh y Marzluff, 2001).

5. Implicaciones para la conservación

En paisajes fragmentados, la emigración puede conducir a la pérdida irreversible de individuos si no existen hábitats receptores adecuados o corredores funcionales. Facilitar procesos seguros de emigración, y su complemento, la inmigración, entre áreas protegidas constituye uno de los principales retos actuales de la biología de la conservación (Krebs, 2014).

MIGRACIÓN

Definición

La **migración** se define como un **desplazamiento periódico, cíclico y reversible** de individuos o de la mayor parte de una población entre dos o más áreas geográficas, que implica un **viaje de ida y vuelta** a lo largo del tiempo. A diferencia de la inmigración y la emigración, la migración no representa una pérdida o ganancia neta de individuos a escala poblacional, sino un movimiento recurrente asociado a fases específicas del ciclo de vida (Emmel, 1975).

Desde una perspectiva ecológica y poblacional, la migración constituye un fenómeno distinto de la dispersión unidireccional, ya que los individuos **regresan sistemáticamente al área de origen** o a sitios previamente utilizados. Este comportamiento suele estar motivado por reproducción, condiciones ambientales o patrones etológicos con una base genética, por lo que debe ser considerado explícitamente como un parámetro propio en el estudio de poblaciones migratorias (Emmel, 1975).

Características ecológicas de la migración

La migración presenta una serie de rasgos ecológicos que la diferencian claramente de la inmigración y la emigración:

1. Ciclicidad y previsibilidad temporal

La migración ocurre de manera regular, diaria, estacional o anual, y está asociada a cambios previsibles en el ambiente, como variaciones en la temperatura, la disponibilidad de alimento o el fotoperíodo (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007).

2. Movimiento bidireccional

A diferencia del desplazamiento en una sola dirección característico de la inmigración y la emigración, la migración implica un **trayecto de ida y regreso**, lo que permite a los individuos utilizar distintos hábitats a lo largo del tiempo sin abandonar definitivamente su población de origen (Smith y Smith, 2007).

3. Participación de una fracción significativa de la población

En muchos casos, la migración involucra a **la mayor parte de la población**, aunque la proporción puede variar según la especie, la edad o el estado fisiológico de los individuos (Emmel, 1975).

4. Base etológica y genética

La migración suele estar regulada por mecanismos fisiológicos y conductuales heredados, lo que la distingue de la dispersión asociada a condiciones locales adversas. Este carácter genético le confiere estabilidad evolutiva y coherencia poblacional (Emmel, 1975).

5. Uso de múltiples hábitats

Las poblaciones migratorias dependen de una **red de sitios interconectados** que incluyen áreas de reproducción, alimentación, descanso y rutas de desplazamiento. En consecuencia, toda esta extensión espacial forma parte de la zona de distribución funcional de la población (Emmel, 1975).

Ejemplos ecológicos de migración

La migración se presenta en una amplia diversidad de organismos y escalas espaciales:

- **Migraciones diarias**

El zooplancton marino realiza migraciones verticales diarias, desplazándose hacia aguas profundas durante el día y ascendiendo a la superficie por la noche, en respuesta a la intensidad lumínica. De forma similar, los murciélagos abandonan sus refugios diurnos para alimentarse durante la noche y regresan al amanecer (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones estacionales de corta distancia**

Algunas especies realizan desplazamientos estacionales relativamente cortos, como las lombrices de tierra, que migran verticalmente en el suelo para evitar temperaturas extremas, o los ciervos (*Cervus canadensis*), que se desplazan entre zonas montañosas y tierras bajas según la estación (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones estacionales de larga distancia**

Los renos (*Rangifer tarandus*) migran entre bosques boreales y tundra ártica, mientras que grandes cetáceos como la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) y la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) recorren miles de kilómetros entre zonas de alimentación y reproducción (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones reproductivas**

Un caso particular es el de los salmones del Pacífico (*Oncorhynchus* spp), que realizan una migración con un solo viaje de retorno: nacen en agua dulce, migran al océano para crecer y madurar, regresan a los ríos de origen para reproducirse y mueren tras el desove (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones de aves**

Las migraciones estacionales de aves acuáticas, aves playeras y migratorias neotropicales entre áreas de anidación y de invernación constituyen uno de los ejemplos más generalizados y estudiados de migración a gran escala (Smith y Smith, 2007).

Problemáticas asociadas al estudio de la migración

A pesar de su visibilidad ecológica, la migración plantea múltiples desafíos para su estudio y conservación:

1. Complejidad espacial y logística

El estudio de poblaciones migratorias requiere aplicar técnicas poblacionales en **todos los sitios utilizados por los organismos**, incluyendo áreas de residencia temporal y rutas migratorias, lo que incrementa significativamente la complejidad del muestreo (Emmel, 1975).

2. Escala de los movimientos

Muchos organismos migratorios recorren distancias que exceden con creces el tamaño de las áreas de estudio, lo que dificulta el seguimiento continuo de individuos y la obtención de datos completos sobre supervivencia y uso del hábitat (Smith y Smith, 2007).

3. Dependencia de múltiples hábitats

La alteración o pérdida de cualquiera de los sitios clave utilizados durante la migración puede comprometer la viabilidad de toda la población, incluso si las áreas de reproducción o alimentación permanecen intactas (Smith y Smith, 2007).

4. Diferenciación conceptual insuficiente

En algunos estudios poblacionales, la migración se confunde con inmigración y emigración, lo que puede llevar a errores en la interpretación de cambios en la densidad o el tamaño poblacional si no se reconoce explícitamente su carácter cíclico (Emmel, 1975).

5. Implicaciones para la conservación

La protección de poblaciones migratorias exige un enfoque regional o incluso continental, ya que la conservación local resulta insuficiente si no se consideran las rutas migratorias completas y los sitios intermedios utilizados por los organismos (Smith y Smith, 2007).

Integración conceptual de inmigración, emigración y migración en la dinámica poblacional

El movimiento de los individuos en el espacio constituye uno de los procesos centrales que determinan la estructura, el tamaño y la persistencia de las poblaciones. **Inmigración, emigración y migración** representan formas distintas de desplazamiento, con implicaciones ecológicas y demográficas diferenciadas, pero estrechamente interrelacionadas.

La **inmigración** y la **emigración** son componentes de la **dispersión**, entendida como el movimiento unidireccional de individuos entre poblaciones o subpoblaciones. En conjunto, estos procesos regulan los intercambios demográficos y genéticos entre poblaciones locales, influyen en la conectividad del paisaje y determinan si

una población actúa como fuente o como sumidero. A pesar de su importancia, ambos procesos han sido históricamente subestimados en estudios poblacionales, donde con frecuencia se asume que se compensan mutuamente o que su efecto es marginal (Krebs, 1994; 2014).

En contraste, la **migración** constituye un fenómeno cualitativamente distinto. Se trata de un desplazamiento **cíclico y reversible**, generalmente sincronizado con cambios ambientales estacionales o diarios, y con una fuerte base etológica y genética. La migración no implica una ganancia o pérdida neta de individuos a escala poblacional, pero sí una redistribución espacial temporal que modifica la densidad local y la interacción con el ambiente en diferentes momentos del ciclo anual (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007) (Tabla 3. 2).

Desde una perspectiva integradora, estos tres procesos pueden entenderse como mecanismos complementarios mediante los cuales las poblaciones responden a la heterogeneidad espacial y temporal del ambiente. La inmigración y la emigración permiten la colonización, el rescate demográfico y el mantenimiento del flujo génico, mientras que la migración optimiza el uso de recursos distribuidos de manera desigual en el espacio y el tiempo. En paisajes fragmentados, la alteración de cualquiera de estos procesos puede tener consecuencias severas para la viabilidad poblacional, lo que los convierte en ejes conceptuales fundamentales tanto en ecología teórica como en biología de la conservación (Krebs, 2014).

Tabla 3. 2 Cuadro comparativo: inmigración, emigración y migración.

Característica	Inmigración	Emigración	Migración
Tipo de movimiento	Unidireccional hacia una población	Unidireccional fuera de una población	Bidireccional (ida y vuelta)
Efecto demográfico local	Incrementa el tamaño poblacional	Disminuye el tamaño poblacional	No genera cambio neto a largo plazo
Temporalidad	Irregular o dependiente de condiciones locales	Irregular o dependiente de condiciones locales	Regular, cíclica (diaria, estacional, anual)
Base genética / etológica	No genética; respuesta ecológica	No genética; respuesta ecológica	Generalmente genética y etológica
Escala espacial	Local a regional	Local a regional	Regional a continental
Proporción de la población involucrada	Variable; a menudo fracción pequeña	Variable; a menudo fracción pequeña	Frecuentemente gran parte de la población
Relación con la dispersión	Componente de la dispersión	Componente de la dispersión	No es dispersión
Implicación en flujo génico	Introduce nuevos genotipos	Exporta genotipos	Mantiene cohesión poblacional

Ejemplos típicos	Colonización de nuevos parches; rescate demográfico	Salida de juveniles o subordinados	Migraciones de aves, peces, mamíferos
Principales retos de estudio	Detección del origen de los individuos	Seguimiento tras la salida del área	Seguimiento a gran escala espacial
Relevancia en conservación	Mantiene poblaciones sumidero	Puede debilitar poblaciones pequeñas	Requiere protección de rutas y sitios múltiples

Distribución vs. Disposición espacial en ecología de poblaciones

En ecología, el término **distribución** se utiliza con dos acepciones que, aunque relacionadas, operan en **escalas espaciales distintas** y responden a **procesos ecológicos diferentes**, lo que ha generado confusión conceptual y didáctica.

Distribución geográfica de una especie

La **distribución geográfica** hace referencia al **área espacial en la que una especie está presente**, es decir, el conjunto de regiones, ecosistemas o unidades biogeográficas donde ocurre naturalmente una población o un conjunto de poblaciones.

Este tipo de distribución responde principalmente a procesos **históricos, evolutivos y macroecológicos**, tales como:

- límites fisiológicos de tolerancia ambiental,
- historia evolutiva y biogeográfica,
- barreras geográficas,
- dispersión a largo plazo,
- interacciones interespecíficas a gran escala.
- Ejemplos típicos incluyen:
- distribución cosmopolita,
- distribución endémica,
- distribución continua o discontinua,
- distribución latitudinal o altitudinal.

En este sentido, la distribución geográfica responde a la pregunta: **¿Dónde se encuentra la especie?**

Disposición espacial (o patrón de distribución espacial) de los individuos

En contraste, la **disposición espacial** (frecuentemente denominada en la literatura anglosajona como *spatial dispersion* o *spatial pattern*) describe **cómo se organizan los individuos dentro del área que ocupa la población**.

Aquí el foco no es el área total ocupada, sino la **relación espacial entre individuos**, y se analiza generalmente a escalas locales o poblacionales. La disposición emerge como resultado de procesos ecológicos de **escala fina**, tales como:

- comportamiento social,
- reproducción,
- competencia intraespecífica,
- heterogeneidad ambiental,
- disponibilidad de recursos,
- mecanismos de dispersión.

En este caso, la pregunta central es: **¿Cómo están distribuidos los individuos dentro del área que ocupa la población?**

Importancia de la distinción conceptual

Desde un punto de vista didáctico y teórico, es fundamental **separar ambos niveles de análisis**, ya que:

- **distribución geográfica** se relaciona con biogeografía, nicho ecológico y límites de tolerancia;
- **disposición espacial** se vincula directamente con dinámica poblacional, competencia, reproducción y supervivencia.

Confundir ambos conceptos puede llevar a interpretaciones erróneas, por ejemplo, al atribuir patrones agregados a procesos biogeográficos, o al explicar límites de distribución mediante interacciones locales.

En ecología de poblaciones, ambos términos han sido utilizados indistintamente, sin embargo, en este CAPITULO se adoptará una distinción conceptual basada en la escala espacial y en los procesos ecológicos involucrados.

DISTRIBUCIÓN

Definición y alcance del concepto

En ecología de poblaciones, la **distribución** se refiere al **área geográfica en la que una especie o población está presente**, definida a partir de la presencia y ausencia de individuos en el espacio. En términos operativos, la distribución describe el **rango geográfico** o el **límite espacial** que encierra a todos los individuos de una población o al conjunto de poblaciones de una especie (Smith y Smith, 2007). Ninguna especie se encuentra en todas partes; incluso los organismos con amplia tolerancia ambiental presentan límites espaciales bien definidos, determinados por factores históricos, ambientales y biológicos (Krebs, 2014).

El análisis de la distribución es fundamental porque establece el **marco espacial** dentro del cual ocurren los procesos poblacionales, natalidad, mortalidad, migración y dispersión y constituye el punto de partida para comprender patrones de abundancia, rareza y vulnerabilidad de las especies.

La distribución y el problema de la escala espacial

Con frecuencia se asume que el área de distribución geográfica de una especie se puede cartografiar de manera sencilla. Sin embargo, esta suposición se desvanece cuando se intenta describir la distribución con mayor detalle espacial. La distribución puede medirse y representarse en **múltiples escalas espaciales**, desde una escala global hasta escalas locales muy finas (Krebs, 2014).

En un extremo, la distribución geográfica se define por la **extensión mundial** de la presencia de una especie, representada como una línea en un mapa que delimita los puntos más alejados donde ha sido registrada. Esta escala es la utilizada comúnmente en guías de campo y obras de historia natural. En el otro extremo, es posible delimitar un área mucho menor dentro de esa distribución amplia y cartografiar la ubicación de cada individuo. Si un hábitat particular no está ocupado por la especie, dicha región no forma parte de su distribución geográfica, aun cuando se encuentre dentro de los límites generales del mapa (Figura 3.6.) (Krebs, 2014).

Idealmente, los ecólogos desearían conocer el **área real ocupada** por cada especie; sin embargo, esto rara vez es posible, ya que para la mayoría de los organismos no se dispone de información suficientemente detallada sobre su presencia en el espacio (Gaston, 1991). Lo relevante es reconocer que la distribución no es una propiedad fija, sino una **medida dependiente de la escala espacial** a la que se analice (Krebs, 2014).

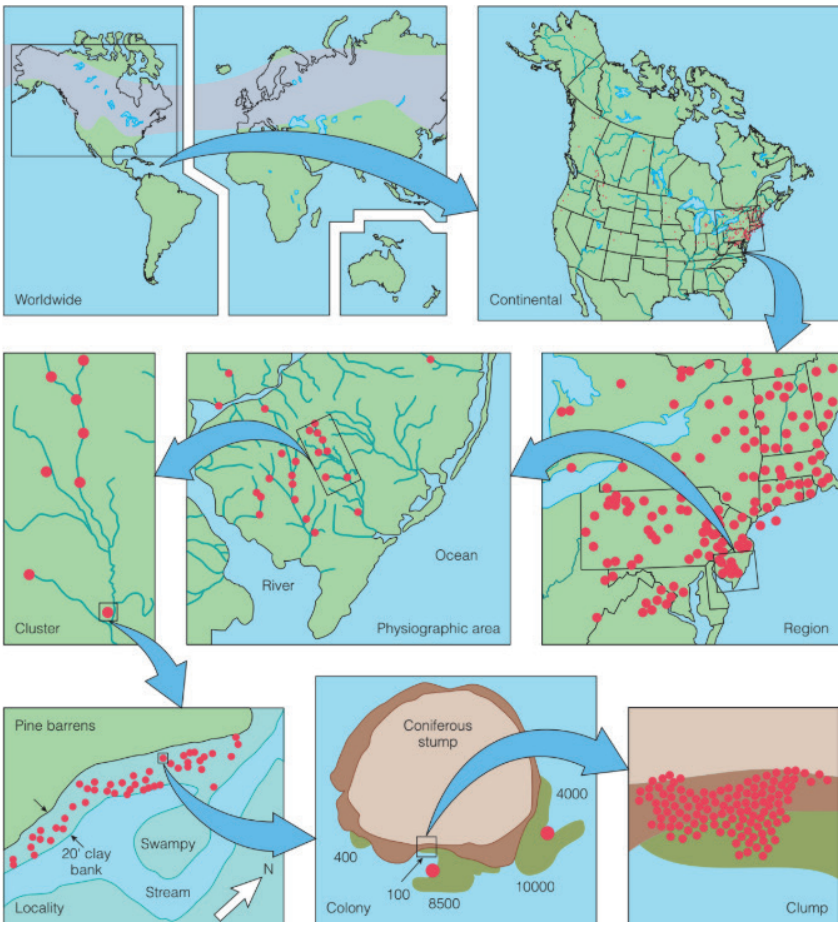


Figura 3.6. Jerarquía de escalas para analizar la distribución geográfica del musgo Tetraphis. La respuesta a la pregunta "¿Qué limita la distribución geográfica?" puede tener diferentes respuestas al analizarse a escala continental y a escala local del tocón de árbol individual. (Según Forman, 1964 Tomado de Krebs, 2014).

VARIACIÓN EN EL TAMAÑO DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Una vez definida la escala de análisis, es posible examinar la **variación en el tamaño del área de distribución geográfica** entre las especies de un grupo taxonómico. Un patrón general, observado en numerosos grupos de organismos, indica que **la mayoría de las especies poseen áreas de distribución pequeñas**, mientras que sólo unas pocas presentan distribuciones geográficas muy amplias (Krebs, 2014).

Este patrón tiene implicaciones profundas para la ecología y la conservación, ya que las especies con áreas de distribución reducidas suelen ser más vulnerables a perturbaciones ambientales, pérdida de hábitat y extinción.

Gradientes latitudinales y altitudinales: la Regla de Rapaport

Uno de los patrones más estudiados en relación con el tamaño del área de distribución es la **Regla de Rapaport**, propuesta originalmente para mamíferos por el ecólogo argentino Eduardo Rapaport. Esta regla establece que el tamaño del área de distribución geográfica **disminuye desde las latitudes polares hacia las ecuatoriales**, de modo que las especies tropicales tienden a ocupar áreas más pequeñas que las especies de latitudes altas (Stevens, 1989; Krebs, 2014).

En Norteamérica, por ejemplo, las áreas de distribución de los mamíferos canadienses son, en promedio, aproximadamente 25 veces más extensas que las de los mamíferos mexicanos (Pagel et al., 1991; Arita et al., 2005). La Regla de Rapaport ha recibido apoyo empírico en árboles, peces, reptiles, algunas aves y numerosos mamíferos en distintos continentes (Gaston et al., 1998). No obstante, también existen excepciones importantes, y no todos los grupos taxonómicos siguen este patrón.

Extensiones de la Regla de Rapaport se han propuesto para gradientes altitudinales, bajo el supuesto de que los argumentos ecológicos que explican el patrón latitudinal podrían aplicarse de manera análoga a la altitud. Sin embargo, estudios en la cordillera del Himalaya han mostrado que, en árboles, el tamaño del área de distribución puede ser máximo a elevaciones intermedias, en contradicción con la regla original (Bhattarai y Vetaas, 2006; Krebs, 2014).

Estos resultados ponen de manifiesto que la Regla de Rapaport no es universal y que su validez depende del grupo de organismos, la región geográfica y los factores ambientales dominantes.

Mecanismos ecológicos propuestos para explicar la Regla de Rapaport

Se han propuesto al menos tres explicaciones ecológicas principales para la Regla de Rapaport. La primera se basa en la **variabilidad climática**, la cual es mayor en latitudes altas. Bajo esta hipótesis, sólo los organismos con amplios rangos de tolerancia climática pueden persistir en estas regiones, y dicha tolerancia les permitiría ocupar áreas de distribución más extensas. Esta explicación genera predicciones claras tanto para organismos terrestres como marinos, algunas de las cuales han recibido apoyo empírico, como en el caso de peces marinos de aguas someras (Krebs, 2014).

Una segunda explicación atribuye el patrón a la **historia glacial**, particularmente en el hemisferio norte. Tras el retroceso de los glaciares, sólo las especies con alta capacidad de dispersión pudieron recolonizar las regiones septentrionales, dando lugar a amplias áreas de distribución. Aunque este mecanismo puede explicar ciertos patrones regionales, no resulta suficiente para explicar la Regla de Rapoport en el hemisferio sur, donde la glaciación fue menos extensa (Brown, 1995; Krebs, 2014).

La tercera explicación propone que la regla surge de una **menor competencia interespecífica** en comunidades polares, donde el número de especies es reducido. Sin embargo, este mecanismo carece actualmente de respaldo empírico sólido, debido a la dificultad de medir la competencia a escalas geográficas amplias (Krebs, 2014).

En conjunto, estos enfoques resaltan la necesidad de considerar múltiples factores como climáticos, históricos y bióticos para comprender los patrones de distribución observados.

Distribución geográfica y abundancia

Una cuestión central en ecología de poblaciones es si existe una relación entre el **tamaño del área de distribución geográfica** y la **abundancia** de una especie. Los datos disponibles para una amplia variedad de organismos indican una correlación positiva general: las especies más ampliamente distribuidas tienden a ser más abundantes (Brown, 1984; Gaston, 1990; Krebs, 2014). Este patrón ha sido denominado la **Regla de Hanski**, en reconocimiento a las contribuciones de Ilkka Hanski al estudio de esta relación (Hanski, 1982; Krebs, 2014).

Diversos modelos han sido propuestos para explicar esta correlación. El **modelo de muestreo** sugiere que la relación es un artefacto estadístico, ya que las especies raras son más difíciles de detectar. No obstante, este modelo no explica adecuadamente los patrones observados en grupos bien muestreados, como aves, mamíferos y mariposas (Krebs, 2014).

El **modelo de especialización ecológica**, propuesto por Brown, plantea que las especies generalistas, capaces de explotar una amplia gama de recursos, tienden a ser más abundantes y a ocupar áreas de distribución mayores que las especies especialistas. Un corolario de este modelo es que los recursos utilizados por las especies generalistas suelen ser, en sí mismos, abundantes (Krebs, 2014).

El **modelo de población local** considera que las especies están subdivididas en poblaciones locales o parches que interactúan mediante dispersión. Las especies con mayor capacidad de dispersión ocuparían más parches y, en consecuencia, presentan distribuciones más amplias y mayores abundancias promedio (Hanski et al., 1993; Krebs, 2014). Variantes de este enfoque, como los modelos neutrales, también predicen una relación positiva entre distribución y abundancia (Bell, 2001).

No obstante, existen contraejemplos relevantes. Estudios comparativos han mostrado que especies endémicas raras pueden ser localmente más abundantes dentro de su rango restringido que especies ampliamente distribuidas muestreadas en áreas equivalentes (Lesica et al., 2006; Krebs, 2014). Estos resultados subrayan que la relación entre distribución y abundancia no es universal ni simple.

Cambios en la distribución asociados a cambios en la abundancia

La relación entre distribución y abundancia también puede analizarse **dentro de una misma especie** a lo largo del tiempo. En algunos casos, una disminución en la abundancia se acompaña de una contracción del área de distribución; en otros, las especies pueden mantener o incluso expandir su rango geográfico a pesar de declives poblacionales locales. Estudios basados en censos de aves han documentado ambos patrones, lo que sugiere que los cambios en distribución dependen de múltiples factores ecológicos y antrópicos (Webb et al., 2007; Krebs, 2014).

Estos hallazgos son particularmente relevantes para la biología de la conservación, ya que la pérdida de distribución geográfica puede aumentar significativamente el riesgo de extinción.

Distribución, heterogeneidad ambiental y subdivisión poblacional

La distribución de una población está fuertemente influenciada por la **existencia de condiciones ambientales adecuadas** y por la presencia de **barreras geográficas** que limitan la dispersión. El arce rojo (*Acer rubrum*), por ejemplo, presenta una amplia distribución en el este de América del Norte gracias a su alta tolerancia a la temperatura y a diversas condiciones edáficas, aunque su expansión está limitada por condiciones climáticas extremas y barreras geográficas como la línea costera (Smith y Smith, 2007).

Dentro del rango geográfico de una especie, los individuos no ocupan el espacio de manera homogénea. La heterogeneidad ambiental conduce a la subdivisión de las poblaciones en **subpoblaciones locales**, cada una asociada con parches de hábitat adecuado. El conjunto de estas subpoblaciones interconectadas mediante dispersión constituye una **metapoblación** (Smith y Smith, 2007).

DISTRIBUCIÓN, HETEROGENEIDAD AMBIENTAL Y SUBDIVISIÓN POBLACIONAL

Limitantes ambientales

La distribución geográfica de una población está condicionada, en primer lugar, por la **existencia de condiciones ambientales adecuadas** que permitan la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos. Cada especie presenta rangos de tolerancia definidos para variables como temperatura, humedad, salinidad, pH, disponibilidad de nutrientes y características del sustrato. Solo cuando las condiciones ambientales locales se encuentran dentro de estos rangos es posible la ocupación del espacio y la persistencia poblacional (Smith y Smith, 2007).

Un ejemplo clásico es el arce rojo (*Acer rubrum*), una de las especies arbóreas caducifolias más ampliamente distribuidas del este de América del Norte. Su límite norte coincide con regiones del sureste de Canadá donde las temperaturas mínimas invernales alcanzan aproximadamente –40 °C, mientras que su límite sur se localiza en la costa del Golfo y el sur de Florida. Hacia el oeste, su distribución está restringida por condiciones climáticas más secas. Dentro de estos límites, la especie crece en una amplia variedad de suelos, condiciones de humedad, acidez y altitud, lo que refleja una elevada tolerancia ambiental y explica su extensa distribución geográfica (Smith y Smith, 2007).

Barreras geográficas

Además de las condiciones ambientales, la **capacidad de dispersión** y la presencia de **barreras geográficas** influyen de manera determinante en la distribución de una población. Aun cuando existan regiones con condiciones ambientales potencialmente adecuadas, una especie puede estar ausente debido a limitaciones históricas o físicas que impiden su colonización. Océanos, cordilleras montañosas, grandes extensiones de hábitat inadecuado o discontinuidades ambientales pueden restringir la expansión del rango geográfico de una especie (Smith y Smith, 2007).

En el caso del arce rojo, aunque podría establecerse en otras regiones del mundo con condiciones ambientales similares, como Europa o Asia, su distribución natural está limitada por barreras geográficas y por su historia de dispersión. En este sentido, la distribución geográfica refleja no sólo dónde una especie *podría* vivir, sino dónde ha logrado establecerse a lo largo del tiempo.

Subpoblaciones y metapoblaciones

Dentro del rango geográfico de una población, los individuos **no ocupan el espacio de manera uniforme**. La heterogeneidad ambiental genera parches de hábitat adecuado separados por áreas menos favorables o inadecuadas, lo que conduce a la subdivisión de la población en **subpoblaciones locales** (Smith y Smith, 2007).

El musgo *Tetraphis pellucida* ejemplifica claramente este patrón jerárquico. A escala continental, su distribución está limitada por condiciones climáticas generales, principalmente temperatura y humedad. A escalas regionales, la especie se restringe a microclimas específicos, como los márgenes de arroyos donde las coníferas son abundantes. A escala local, los individuos ocupan únicamente sustratos con condiciones adecuadas de pH y humedad, como tocones de coníferas en descomposición. Como resultado, la población se fragmenta en subpoblaciones locales asociadas a parches discretos de hábitat adecuado (Smith y Smith, 2007).

El conjunto de estas subpoblaciones interconectadas mediante dispersión constituye una **metapoblación**, concepto central en ecología de poblaciones. Desde esta perspectiva, procesos como extinción local, recolonización y persistencia regional solo pueden comprenderse adecuadamente cuando se considera la estructura espacial de la población.

Importancia de definir explícitamente los límites espaciales de la población

Dado que los ecólogos suelen estudiar poblaciones locales más que la población completa de una especie a lo largo de toda su distribución geográfica, resulta fundamental **definir explícitamente los límites espaciales** del sistema bajo análisis. Sin una delimitación clara del alcance espacial, las estimaciones de abundancia, densidad, tasas demográficas y conectividad entre subpoblaciones pueden resultar ambiguas o difíciles de interpretar (Smith y Smith, 2007).

Reconocer la estructura espacial jerárquica, desde la distribución geográfica hasta las subpoblaciones locales, permite vincular de manera coherente los patrones espaciales observados con los procesos ecológicos subyacentes.

La **distribución geográfica** constituye el **marco espacial fundamental** dentro del cual operan los procesos ecológicos que regulan a las poblaciones. Determina dónde una especie puede establecerse y persistir, y refleja la interacción entre tolerancia ambiental, historia evolutiva, capacidad de dispersión, barreras geográficas e interacciones bióticas, actuando a múltiples escalas espaciales.

Este marco espacial proporciona el contexto necesario para profundizar en otros atributos clave de las poblaciones. A partir de la distribución, es posible analizar cómo varía la **abundancia** de los organismos en el espacio, cómo se organizan los individuos dentro del área ocupada mediante distintos patrones de **disposición espacial**, y cómo estos elementos se integran en la **dinámica poblacional**, donde las poblaciones aumentan o disminuyen en tamaño en respuesta a factores ambientales y biológicos.

De este modo, el estudio de la distribución no constituye un fin en sí mismo, sino el punto de partida para una comprensión integral de la ecología de poblaciones.

Disposición espacial de los individuos en una población: definición y contexto conceptual

La **distribución de una población** determina su ubicación espacial, es decir, el área geográfica que ocupa y dentro de la cual se encuentran todos los individuos que la integran. Este concepto se fundamenta en la presencia o ausencia de organismos y describe el rango geográfico o el límite espacial que encierra a la población completa de una especie. En términos ecológicos, la distribución responde a la pregunta fundamental **¿dónde está la población?**, estableciendo el marco espacial general sobre el cual operan los procesos ecológicos y evolutivos (Smith y Smith, 2007).

No obstante, el conocimiento de la distribución geográfica resulta insuficiente para comprender la **estructura interna** de una población. Dentro del área de distribución, los individuos no se disponen de manera homogénea, ya que no todas las porciones del espacio ofrecen condiciones ambientales igualmente adecuadas. Como consecuencia, la **abundancia poblacional**, definida como el número total de individuos, depende tanto de la densidad como del área ocupada, y puede variar ampliamente de un sitio a otro dentro del rango de distribución (Smith y Smith, 2007).

En este contexto se introduce el concepto de **disposición espacial**, también denominado **arreglo espacial** o **patrón espacial**, el cual se refiere a la **posición relativa de los individuos entre sí** dentro de una localidad física y en un tiempo determinado. Es decir, describe la forma en que los organismos se organizan internamente dentro de la población. Mientras que la distribución delimita el espacio ocupado por la población, la disposición explica **cómo se acomodan los individuos dentro de ese espacio** (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007).

Precisión terminológica: distribución, disposición y dispersión

El término *distribución* ha sido utilizado de manera indistinta en la literatura ecológica para referirse tanto al rango geográfico de una población como a la organización interna de sus individuos. Bajo esta definición, el uso indiscriminado del término ha generado ambigüedad conceptual en ecología de poblaciones (Pielou, 1969; Odum, 1972). Por esta razón, numerosos autores han propuesto el uso de los términos **disposición** o **arreglo** en español, para referirse específicamente al arreglo espacial interno de los individuos. En contraste, el término **dispersión** no es apropiado en este contexto, ya que en español alude al **movimiento de individuos o de sus unidades de diseminación** (semillas, esporas, larvas) hacia dentro o fuera del área poblacional, y no al patrón espacial resultante (Odum, 1972; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1978, 1980).

Importancia ecológica de la disposición espacial

El estudio de la disposición espacial (frecuentemente denominado en la literatura anglosajona *spatial dispersion* o *spatial pattern)* es un componente central de la ecología de poblaciones, ya que permite identificar el **grado de asociación positiva o negativa entre los individuos**. Dichos patrones espaciales reflejan procesos ecológicos fundamentales como la competencia, la alelopatía, la depredación, la cooperación y el comportamiento social (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980; Carabias et al., 2009).

Asimismo, la disposición espacial influye de manera directa en la densidad observada, el acceso a los recursos, el éxito reproductivo y la dinámica poblacional. Estos patrones pueden describirse a **múltiples escalas espaciales**, desde microhábitats locales hasta arreglos regionales, dependiendo de la escala de análisis considerada (Smith y Smith, 2007).

Desde esta perspectiva, la disposición espacial constituye uno de los **ejes conceptuales centrales** de la ecología de poblaciones, ya que vincula el marco espacial definido por la distribución con los procesos ecológicos y evolutivos que regulan la estructura y funcionamiento de las poblaciones. Aquí, el énfasis no se coloca en el área total ocupada, sino en la **relación espacial entre los individuos**, generalmente analizada a escalas locales o poblacionales.

Marco conceptual integrado: distribución, abundancia y disposición espacial

La **distribución** describe el área geográfica o el límite espacial dentro del cual se encuentran todos los individuos que conforman una población, y se define a partir de la presencia y ausencia de organismos, delimitando el rango geográfico que encierra a la población o a la especie completa (Smith y Smith, 2007).

La **abundancia**, por su parte, expresa el tamaño poblacional entendido como el número total de individuos. Esta es función de dos componentes fundamentales: (1) la densidad de individuos y (2) el área sobre la cual se distribuye la población. Dado que no todo el espacio dentro del rango de distribución ofrece condiciones ambientales adecuadas, los individuos no se distribuyen de manera homogénea, lo que genera variaciones espaciales significativas en la densidad (Smith y Smith, 2007).

Dentro de este marco, la **disposición espacial** se refiere a la distribución interna de los individuos en el seno de una población, en una localidad física y en un tiempo dado. Este atributo influye directamente sobre la densidad observada y sobre la interpretación de los procesos ecológicos que estructuran la población (Pielou, 1969; Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Smith y Smith, 2007; Carabias et al., 2009).

Patrones básicos de disposición espacial

Con base en este enfoque conceptual, se reconocen **tres patrones fundamentales de disposición espacial** de los individuos dentro de una población (Figura 3.7):

- **Disposición al azar**
- **Disposición uniforme o regular**
- **Disposición contagiosa, agregada o amontonada.**

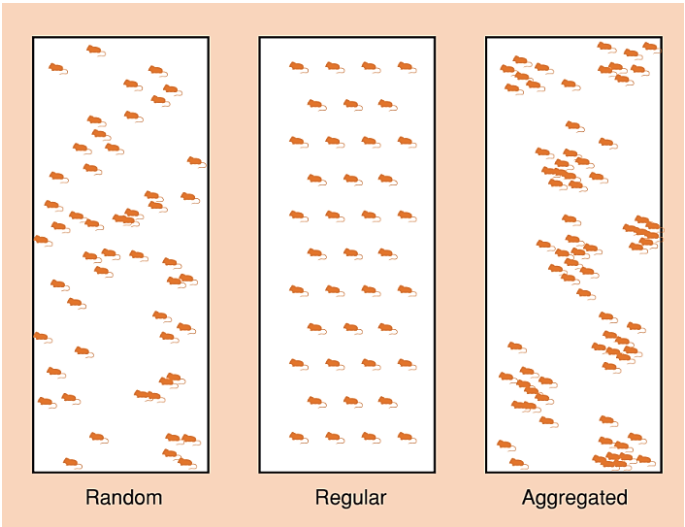


Figura 3.7. Tres patrones espaciales generalizados que pueden exhibir los organismos en sus hábitats (Tomado de Begon et al., 2006).

Estos patrones representan respuestas espaciales a la interacción entre las características del ambiente y las interacciones biológicas entre los individuos, y constituyen la base para el análisis cuantitativo y conceptual de la estructura poblacional (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Carabias et al., 2009).

DISPOSICIÓN ESPACIAL AL AZAR

Definición

La **disposición espacial al azar** constituye el **arreglo más simple** de organismos en el espacio. En este patrón, **todos los individuos tienen la misma probabilidad de encontrarse en cualquier punto del área**, y la presencia de un individuo en un sitio determinado **no afecta la ubicación de otros individuos** (Odum, 1972). En términos probabilísticos, la posición de cada organismo es **independiente** de la de los demás (Smith y Smith, 2007) (Figura 3.8).

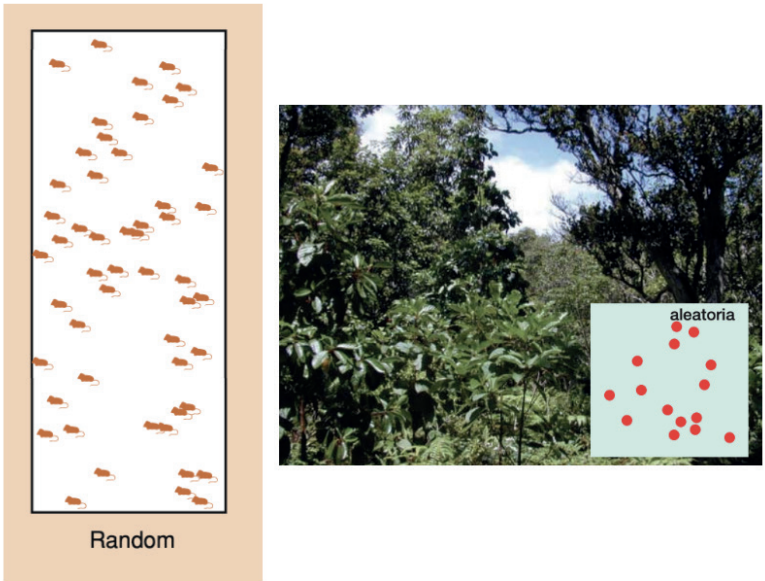


Figura 3.8. Distribución al azar. Ejemplo gráfico de la distribución espacial de los individuos de una población arreglada al azar (Tomado de Begon et al. 2006 y Audesirk et al. 2013).

Este patrón implica, por tanto, la **ausencia de asociaciones espaciales**, tanto positivas como negativas, entre los individuos de la población.

Condiciones ambientales que permiten la disposición al azar

La ocurrencia de una disposición al azar en la naturaleza está **estrechamente condicionada por las características del ambiente**. Para que este patrón se manifieste, deben cumplirse simultáneamente dos requisitos fundamentales:

1. **Homogeneidad ambiental**:

El espacio habitable debe ser continuo o altamente homogéneo, de tal forma que todos los sitios presentan exactamente las mismas condiciones de habitabilidad. Esto implica la invariabilidad de los factores físicos, químicos y biológicos, así como una distribución uniforme de los recursos en toda el área (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

2. **Ausencia de interacciones biológicas relevantes**:

Los individuos deben ser **insensibles a la presencia de otros**, de modo que no existan interacciones positivas (como asociaciones sociales o simbiosis) ni interacciones negativas (como competencia, alelopatía o depredación) que influyan en su ubicación espacial (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

Cuando estas condiciones se cumplen, la probabilidad de encontrar un individuo en cualquier punto del espacio es la misma para todos, y la distribución espacial resulta verdaderamente aleatoria.

Relación con la heterogeneidad y la escala espacial

Los conceptos de **homogeneidad y heterogeneidad ambiental** están íntimamente ligados a la **escala espacial** considerada. Un ambiente puede percibirse como homogéneo a escala local y como heterogéneo a escalas regionales; asimismo, dentro de un ambiente heterogéneo, cada parche puede ser internamente homogéneo (Rabinovich, 1978, 1980).

Debido a esta dependencia de la escala, la disposición al azar **puede observarse únicamente en determinadas escalas espaciales** y bajo condiciones muy específicas, lo que limita notablemente su frecuencia en sistemas naturales.

Frecuencia y relevancia ecológica del patrón al azar

A pesar de su simplicidad teórica, la disposición espacial al azar es **relativamente rara en la naturaleza**. Esto se debe a que los ambientes naturales suelen presentar algún grado de heterogeneidad y a que las interacciones entre individuos son comunes en la mayoría de las poblaciones (Emmel, 1975).

No obstante, el patrón al azar tiene una **importancia conceptual fundamental**, ya que funciona como un **modelo nulo** frente al cual pueden compararse los patrones uniforme y agregado. El análisis de desviaciones respecto a la aleatoriedad permite inferir la existencia de procesos ecológicos subyacentes, como competencia, atracción social o estructuración ambiental.

Importancia del estudio de la disposición al azar

El estudio de la disposición espacial, incluida la disposición al azar, es esencial para **evaluar el grado de asociación positiva o negativa entre los individuos** de una población y para interpretar correctamente procesos como competencia, alelopatía o depredación (Rabinovich, 1978, 1980).

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, comprender este patrón contribuye a establecer un **referente teórico** para analizar cómo las poblaciones se organizan espacialmente en relación con los recursos disponibles y las condiciones ambientales, así como para interpretar adecuadamente la estructura y dinámica poblacional (Rabinovich, 1980).

DISPOSICIÓN ESPACIAL UNIFORME O REGULAR

Definición

La **disposición espacial uniforme o regular** se caracteriza porque los individuos de la población se encuentran **espaciados de manera más o menos equitativa**, manteniendo entre sí una distancia relativamente constante (Emmel, 1975). En este patrón, los individuos tienden a separarse lo más posible unos de otros, lo que genera una distribución regular en el espacio (Figura 3.9).

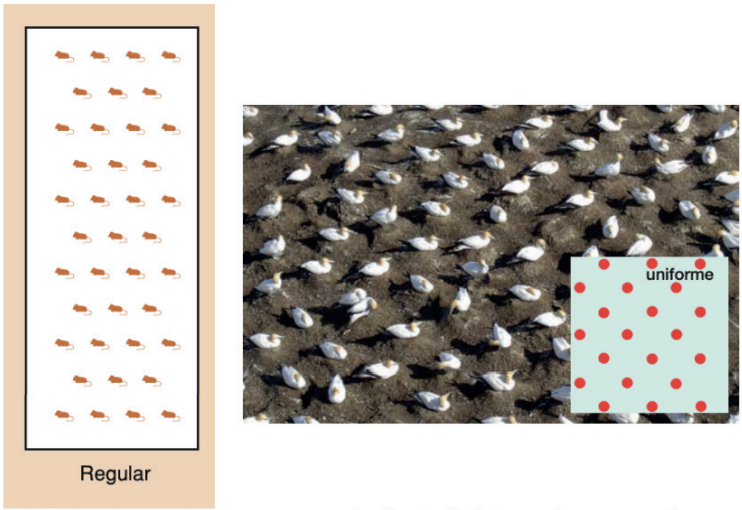


Figura 3.9. Distribución regular o uniforme. Ejemplo gráfico de la distribución espacial de los individuos de una población arreglada regular o uniformemente (Tomado de Begon et al. 2006 y de Audesirk et al. 2013).

Este tipo de arreglo es consecuencia directa de **interacciones negativas entre los individuos**, que generalmente adoptan la forma de **competencia** por recursos limitados, como espacio, alimento, agua o nutrientes. Dichas interacciones funcionan como un mecanismo que mantiene una **distancia mínima** entre los miembros de la población (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

Condiciones ambientales que permiten la disposición

Para que la disposición uniforme sea claramente observable, el **ambiente debe ser continuo u homogéneo**, de modo que las condiciones físicas, químicas y biológicas no impongan restricciones diferenciales a la ocupación del espacio. En este contexto, las interacciones entre los individuos adquieren mayor relevancia que los procesos de tolerancia al medio (Odum, 1972; Emmel, 1975).

La homogeneidad ambiental implica que todo el hábitat ofrece condiciones apropiadas para la presencia de los organismos, sin la existencia de parches discretos. No obstante, la percepción de homogeneidad o heterogeneidad depende de la **escala espacial considerada**, ya que un ambiente puede ser homogéneo a escala local y heterogéneo a escala regional (Rabinovich, 1978, 1980).

Mecanismos ecológicos que generan la disposición uniforme

La disposición uniforme es un **reflejo directo de la competencia intraespecífica**. Aunque la competencia es un proceso común en la naturaleza, este patrón resulta **relativamente poco frecuente**, ya que requiere condiciones ambientales específicas y una intensidad suficiente de interacción negativa entre los individuos (Odum, 1972; Emmel, 1975).

Este tipo de arreglo se observa principalmente:

- En **poblaciones animales territoriales**, especialmente durante la época reproductiva, cuando los individuos defienden áreas exclusivas para el cortejo, la incubación y el cuidado parental (Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).
- En **poblaciones vegetales** que habitan ambientes donde los recursos son particularmente escasos, como en los desiertos, y donde existe una fuerte competencia por el agua y los nutrientes del suelo. En algunos casos, las plantas pueden incluso desarrollar **mecanismos alelopáticos** que inhiben el establecimiento de otros individuos cercanos (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

Vinculación con distribución y abundancia poblacional

Desde el marco distribución–abundancia, la disposición uniforme influye directamente en la **densidad local** de la población. Aunque la **distribución geográfica** define el área total ocupada por la población, la disposición espacial determina cómo se reparte la abundancia dentro de esa área (Smith y Smith, 2007).

En poblaciones con disposición uniforme, los individuos no ocupan todo el espacio disponible de manera continua, sino que mantienen distancias regulares entre sí, lo que genera una **densidad relativamente homogénea** a escala local. Este patrón reduce la variabilidad espacial de la densidad, pero al mismo tiempo evidencia la existencia de procesos reguladores intensos dentro de la población (Smith y Smith, 2007).

Importancia ecológica y analítica del patrón uniforme

El reconocimiento de la disposición uniforme es esencial para interpretar correctamente la **estructura poblacional** y los procesos que la regulan. Este patrón proporciona evidencia clara de **interacciones negativas** y de la importancia del espacio como recurso limitante.

Además, la disposición uniforme tiene implicaciones directas para el **muestreo poblacional**, ya que la regularidad espacial puede conducir a subestimar la intensidad de la competencia si no se reconoce explícitamente el patrón subyacente (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

En síntesis, la disposición espacial uniforme representa un arreglo altamente estructurado, resultado de la interacción entre individuos en ambientes relativamente homogéneos, y constituye un componente clave para comprender la organización espacial y funcional de las poblaciones (Rabinovich, 1980; Smith y Smith, 2007; Carabias et al., 2009).

DISPOSICIÓN ESPACIAL AMONTONADA, AGREGADA O CONTAGIOSA

Definición

La **disposición espacial amontonada, agregada o contagiosa** es el **patrón más común de distribución en la naturaleza a escala geográfica**. Se caracteriza porque los individuos no se distribuyen de manera uniforme en el espacio, sino que se concentran en **grupos o bloques**, dejando áreas con baja densidad o incluso sin presencia de organismos (Figura 3.10.) (Odum, 1972; Smith y Smith, 2007).

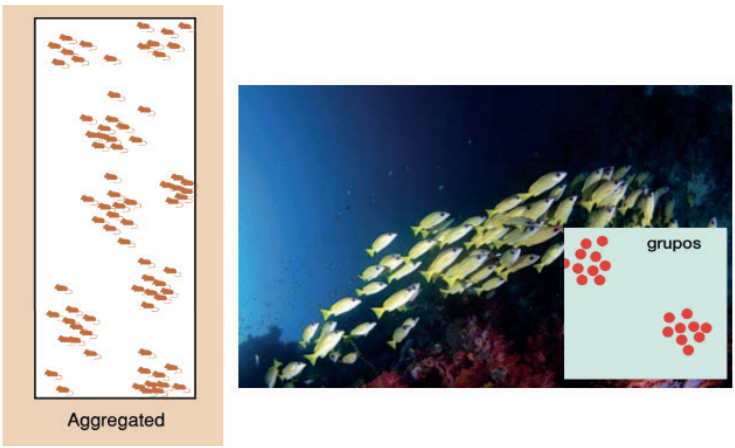


Figura 3.10. Distribución amontonada, contagiosa o apiñonada. Ejemplo gráfico de la distribución espacial de los individuos de una población con arreglo contagioso (Tomado de Begon et al. 2006 y Audesirk et al. 2013).

Este patrón surge principalmente como resultado de la **no uniformidad del hábitat**, es decir, cuando el espacio habitable es **discontinuo o heterogéneo**, y cuando existen **interacciones positivas o mecanismos de atracción** entre los individuos de la población (Odum, 1972).

Relación con la heterogeneidad ambiental

Los patrones de disposición espacial están estrechamente determinados por las **condiciones del ambiente**, las cuales pueden clasificarse de manera general en ambientes **continuos u homogéneos** y ambientes **discontinuos o heterogéneos** (Rabinovich, 1978, 1980).

La disposición agregada se asocia principalmente con ambientes **heterogéneos**, donde los organismos se encuentran confinados a **parches discretos de hábitat adecuado**. En estos casos, los individuos sólo se localizan en sitios específicos que reúnen las condiciones ambientales óptimas o tolerables para su desarrollo. Ejemplos de estos sistemas incluyen orugas restringidas a los tallos de plantas hospedantes, ectoparásitos sobre el cuerpo del huésped, isópodos bajo piedras o larvas de mosquitos en charcos. En todos estos casos, el espacio habitable es claramente discontinuo y está fragmentado en parches (Rabinovich, 1978, 1980).

La **heterogeneidad ambiental**, no obstante, es dependiente de la **escala geográfica** considerada. Un ambiente puede ser homogéneo a escala local y heterogéneo a escala regional. Asimismo, dentro de un ambiente heterogéneo, cada parche puede presentar condiciones relativamente homogéneas en su interior.

Gradientes ambientales e intensidad del agrupamiento

La intensidad y frecuencia de la disposición amontonada pueden variar considerablemente. Este patrón puede manifestarse sólo en determinados momentos del ciclo anual o durante fases específicas del ciclo de vida de los organismos, particularmente durante la reproducción (Emmel, 1975).

Los **factores ambientales,** como temperatura, luz, disponibilidad de agua, minerales, dirección y velocidad del viento, generan diferencias entre los hábitats y determinan gradientes de calidad ambiental. La combinación óptima de estos factores produce zonas donde la concentración de individuos es elevada; áreas con condiciones tolerables presentan densidades intermedias, mientras que en zonas cercanas al límite mínimo de tolerancia la abundancia de organismos es muy baja o nula (Emmel, 1975).

Interacciones positivas y comportamiento social

Además de la heterogeneidad ambiental, la disposición amontonada se ve reforzada por la presencia de **interacciones positivas entre los individuos**. Este patrón se observa cuando los organismos se agrupan con distintos fines funcionales, tales como:

- Hibernación o estivación.
- Refugio nocturno.
- Consumo cooperativo de alimentos, como en el caso de los lobos.
- Actividades reproductivas en aves, mamíferos y gibones.
- Reuniones familiares.
- Formaciones sociales complejas, como en hormigas y termitas (Rabinovich, 1978, 1980).

En plantas, la disposición agregada puede resultar de la **reproducción asexual**, donde los ramets se extienden a partir de una planta madre, formando grupos densos. En humanos, este patrón responde a factores sociales, económicos y geográficos, acentuados por el desarrollo de zonas urbanas (Smith y Smith, 2007).

Disposición agregada y escala espacial

La disposición espacial de los individuos puede describirse en **múltiples escalas espaciales**. Un ejemplo ilustrativo es el de los arbustos *Euclea divinorum* en las sabanas del sur de África. A escala local, estos arbustos presentan una disposición agregada, ya que los grupos se concentran cerca de la cobertura proporcionada por árboles del género *Acacia*. Sin embargo, a una escala mayor, los grupos de *Euclea* se distribuyen de manera regular, reflejando la disposición uniforme de los árboles de *Acacia*, la cual está determinada por la intensa competencia por el agua entre individuos vecinos (Smith y Smith, 2007).

Este ejemplo evidencia que la disposición agregada puede coexistir con otros patrones dependiendo de la escala de análisis, y resalta la importancia de considerar múltiples niveles espaciales al estudiar la estructura poblacional.

Factores evolutivos y consecuencias ecológicas

Las razones que subyacen a los patrones de disposición espacial tienen un **componente adaptativo y evolutivo**. La variabilidad genética influye a través del intercambio de individuos entre poblaciones, proporcionando nuevas combinaciones génicas que afectan las estrategias de ocupación del espacio. Aunque los genotipos

individuales difieren, todos los miembros de una especie participan en estrategias de dispersión que les permiten colonizar el hábitat disponible (Rabinovich, 1980).

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, la disposición amontonada contribuye a una **ocupación óptima del espacio**, maximizando el acceso a los recursos disponibles y favoreciendo la permanencia de la población en los hábitats de mayor calidad ambiental (Rabinovich, 1980).

Implicaciones de la disposición espacial para el muestreo y el análisis poblacional

La **disposición espacial de los individuos** constituye un elemento central para la **interpretación cuantitativa de las poblaciones**, ya que condiciona directamente la forma en que se **estima la densidad, la abundancia y la variabilidad espacial** dentro del área de distribución. Dado que la disposición describe la **posición relativa de los individuos entre sí**, su análisis no puede separarse de las decisiones metodológicas asociadas al muestreo poblacional (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

Cada patrón de disposición espacial implica **supuestos distintos** sobre la ocupación del espacio y, por tanto, requiere **estrategias de muestreo y análisis acordes** para evitar sesgos en la estimación de los parámetros poblacionales.

En el caso de una **disposición al azar**, los individuos presentan una probabilidad uniforme de ocupar cualquier punto del área, lo que permite asumir que las unidades de muestreo son **estadísticamente independientes** entre sí. Bajo estas condiciones, la variación observada en la densidad refleja principalmente el error de muestreo, y los estimadores poblacionales resultan conceptualmente más sencillos de interpretar (Figura 3.11) (Odum, 1972; Emmel, 1975).

Cuando la población presenta una **disposición uniforme**, la separación regular entre individuos genera una **variación espacial reducida** entre unidades de muestreo. En estos casos, la densidad tiende a ser más homogénea, pero la interpretación ecológica de los datos exige reconocer que dicha regularidad es consecuencia de **interacciones negativas**, como la competencia o la territorialidad. Ignorar este patrón puede conducir a subestimar la intensidad de los procesos reguladores que estructuran la población (Figura 3.11) (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

En contraste, la **disposición agregada** introduce una **alta heterogeneidad espacial**, donde algunas unidades de muestreo concentran numerosos individuos mientras que otras carecen de ellos. Este patrón, el más frecuente en la naturaleza, incrementa la varianza de las estimaciones de densidad y abundancia y exige un **diseño de muestreo particularmente cuidadoso**, capaz de capturar la estructura

en parches del hábitat y las interacciones positivas que promueven la agregación (Figura 3.11.) (Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

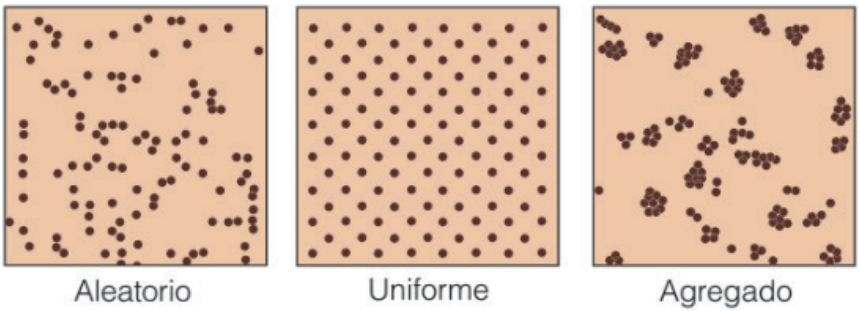


Figura 3.11. Los patrones de la distribución espacial de los individuos dentro de una población: al azar, uniformes y agregados (Tomado de Smith y Smith, 2007).

Desde esta perspectiva, la disposición espacial no es únicamente una descripción del arreglo de los individuos, sino un **marco interpretativo indispensable** para evaluar la confiabilidad de los datos poblacionales. La **elección de la escala espacial**, el tamaño y número de unidades de muestreo, así como la interpretación de la variabilidad observada, dependen críticamente del patrón de disposición predominante.

En consecuencia, el análisis poblacional riguroso requiere integrar explícitamente la **disposición espacial** con la **distribución geográfica**, la **abundancia** y las **condiciones ambientales**, reconociendo que estos componentes forman un sistema conceptual interdependiente. Solo mediante esta integración es posible interpretar adecuadamente la estructura poblacional y establecer inferencias ecológicas sólidas sobre los procesos que regulan a las poblaciones en la naturaleza (Rabinovich, 1980).

MÉTODOS PARA EVALUAR LA DISTRIBUCIÓN

La evaluación de la distribución espacial y patrones de distribución pueden realizarse por cálculos en unidades discretas cuando el hábitat presenta sitios específicos o bien en unidades continuas cuando todo el hábitat es propicio para ser habitado.

Distribución de Poisson

De los métodos para estimar la distribución en unidades discretas, se tiene a la distribución de Poisson, modelo matemático que por sus propiedades específicas satisface las condiciones ecológicas de un arreglo al azar, es decir esta prueba *determinará si la población presenta distribución al azar o no*. En esta distribución los organismos se encuentran distribuidos al azar y por esto todos tienen la misma

probabilidad e independencia de aparecer en la muestra. El número de individuos en una muestra es una variable de Poisson y la distribución de frecuencias sigue la distribución de Poisson.

$$P(x) = \frac{m^x}{x!} e^{-m}$$

Donde:

x = Número de organismos encontrados en cada clase de frecuencias

m = Número de organismos promedio en el muestreo

x! = factorial del número de individuos por cada clase de frecuencias

e = base de los logaritmos naturales

Una vez obtenida la función probabilística para cada clase de frecuencia se multiplica ésta por el total de muestreos realizados a fin de obtener la frecuencia esperada por cada serie de eventos y después por medio de la relación de ji cuadrada (x^2) se obtiene la significancia de la distribución (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984):

$$X^2 = \sum_{i=1}^{n} \frac{(O - E)^2}{E}$$

Donde:

O = valor observado por cada clase de frecuencias

E = valor esperado por cada clase de frecuencias

n = número de datos

Se obtiene el valor de x^2 teórica al 0.05 de confiabilidad o 95% de confiabilidad y n-2 grados de libertad y la regla de decisión será:

Ho = La población presenta definitivamente una distribución al azar.

Ha = La población definitivamente no presenta una distribución al azar.

Para aceptar o rechazar la hipótesis nula:

X^2 c ≤ X^2 tablas se acepta la hipótesis nula

X^2 c > X^2 tablas se rechaza la hipótesis nula y se acepta la alterna (Rabinovich, 1978, 1980).

Prueba de razón varianza / media

Esta prueba es una de la más confiables para evaluar la distribución haciendo uso de las propiedades más importantes y elementales que es la media y varianza, además de que *proporciona los tres tipos de distribución* a diferencia de la anterior (Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984).

La prueba consiste en hacer el cociente de la media y la varianza:

La distribución es al azar si:

$$\frac{S^2}{\overline{X}} = 1$$

La distribución es contagiosa o amontonada si:

$$\frac{S^2}{\overline{X}} > 1$$

La distribución es uniforme o regular si:

$$\frac{S^2}{\overline{X}} < 1$$

Una vez calculado el valor y para saber si es correcta la decisión, deberá cumplir además con su límite de confianza, es decir, si es al azar, deberá satisfacer a la resolución del límite de confianza de una distribución al azar, sino se cumple, se elegirá el más aproximado y se probará el límite hasta que satisfaga la relación.

Para conocer los límites de confianza de la razón varianza media para un arreglo al azar deberá cumplir con:

$$1 - \left(t_{\alpha,95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right) < \frac{S^2}{\overline{X}} < 1 + \left(t_{\alpha,95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right)$$

Los límites de confianza para un arreglo contagioso son :

$$1 + \left(t_{\alpha,95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right) < \frac{S^2}{\overline{X}}$$

Los límites de confianza para un arreglo uniforme son:

$$\frac{S^2}{\overline{X}} < 1 - \left(t_{\alpha,95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right)$$

Donde:

$t_{\alpha, 95\%}$ = valor de t de tablas de la distribución de t-student con α grados de libertad y 95% de confianza = 1.96

S^2 = varianza

x = media

n = número de muestras

ÍNDICE DE MORISITA

Esta es una prueba para determinar los *tres tipos de disposición* de los organismos en el espacio y también está relacionada a la razón varianza / media de acuerdo con el siguiente criterio:

$\frac{S^2}{\overline{X}} > 1$ la distribución es amontonada

$\frac{S^2}{\overline{X}} \leq 1$ la distribución es uniforme o al azar

Si la distribución de la población es la última opción, se debe utilizar el índice de Morisita para discernir de las dos opciones y esto se calcula de la siguiente forma (Vandermeer, 1981):

$$\text{Im} = \frac{n\sum Xi(Xi-1)}{N(N-1)}$$

Donde:

n = número de cuadrantes

Xi = número de individuos del cuadrante i

N = número total de todos los individuos en todos los cuadrantes

La regla de decisión será en base al siguiente criterio:

Im = 1 la distribución es al azar

Im > 1 la distribución es uniforme

Al igual que en la distribución de Poisson para evaluar la bondad de ajuste de las frecuencias hay que probarlo estadísticamente con la distribución teórica y uno de los más usados es la ji cuadrada (X^2).

$$X^2 = \frac{n\sum Xi(Xi-1)}{N} - N$$

El valor obtenido se compara con el teórico buscado en las tablas de la distribución de X^2 con n-1 grados de libertad al 95% de confianza y la regla de decisión será:

Ho = el valor obtenido es igual a 1 o existe una distribución al azar.

Ha = el valor obtenido es menor a 1 o existe una distribución uniforme.

La regla de decisión será (Brower y Zar, 1984):

$X^2c < X^2t$ la distribución es al azar

$X^2c > X^2t$ la distribución es uniforme

DINAMICA POBLACIONAL

Concepto de dinámica poblacional

La **dinámica poblacional** se refiere al estudio de los **cambios en el tamaño, la estructura y la composición de una población a lo largo del tiempo**, como resultado de la acción conjunta de procesos demográficos y ambientales. A diferencia de los atributos espaciales y estructurales, que describen cómo está organizada una población en un momento dado, la dinámica poblacional incorpora explícitamente la **dimensión temporal**, permitiendo analizar trayectorias, tendencias y fluctuaciones poblacionales (Odum, 1972; Emmel, 1975; Begon et al., 2006).

Desde una perspectiva ecológica, el tamaño poblacional no es una propiedad estática, sino una variable que responde continuamente a la incorporación y pérdida de individuos, así como a cambios en la organización interna de la población. En este sentido, la dinámica poblacional integra tanto el **estado actual de la población** como los **procesos que explican su cambio**, constituyéndose en un eje central para comprender la persistencia, estabilidad o colapso de las poblaciones naturales (Odum, 1972; Krebs, 2014).

Es fundamental distinguir entre **atributos estructurales** y **procesos dinámicos** de la población. Los atributos estructurales describen cómo se distribuyen y organizan los individuos en el espacio en un momento determinado, e incluyen la **distribución geográfica**, la **disposición espacial** y la **abundancia**. Estos atributos proporcionan una descripción espacial y cuantitativa de la población, pero no explican por sí mismos los cambios observados en el tiempo (Smith y Smith, 2007).

En contraste, los **procesos dinámicos** son aquellos que modifican directamente el tamaño y la composición de la población. Entre ellos se encuentran la **natalidad** y la **mortalidad**, que representan los mecanismos internos de incorporación y pérdida de individuos, así como la **inmigración** y la **emigración**, que implican el movimiento de individuos hacia dentro o fuera del área poblacional. Estos procesos operan de manera simultánea y su balance determina la dirección y magnitud del cambio poblacional (Figura 3.12.) (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 2014).

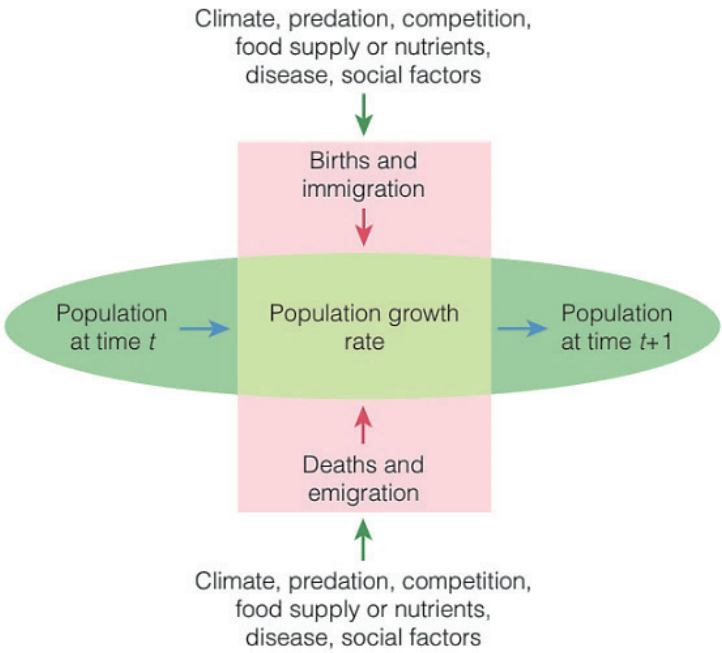


Figura 3.12. La dinámica de las poblaciones se centra en comprender la tasa de crecimiento poblacional. Los cuatro parámetros poblacionales principales (recuadro rosa) que, en conjunto, determinan cómo cambiará la densidad poblacional (Tomado de Krebs, 2014).

La introducción explícita del **tiempo como eje analítico** distingue a la dinámica poblacional de otros enfoques descriptivos de la ecología de poblaciones. Las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración pueden variar en función de la edad de los individuos, las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos y la densidad poblacional, lo que genera fluctuaciones temporales que solo pueden comprenderse mediante un análisis dinámico (Emmel, 1975; Begon et al., 2006).

Así, la dinámica poblacional proporciona el marco conceptual para explicar **cómo y por qué cambian las poblaciones**, y constituye el puente natural entre la descripción espacial y estructural de las poblaciones y el análisis de procesos más complejos, como el **crecimiento poblacional**, la regulación dependiente de la densidad y las respuestas poblacionales a la variabilidad ambiental (Odum, 1972; Krebs, 2014).

PROCESOS DEMOGRÁFICOS FUNDAMENTALES

Los **procesos demográficos** son los mecanismos mediante los cuales se modifica el número de individuos que integran una población a lo largo del tiempo. En esta etapa del análisis no se pretende aún modelar matemáticamente dichos cambios, sino **identificar y definir con precisión los procesos básicos** que explican las variaciones en el tamaño poblacional. Entre estos procesos destacan la **natalidad** y la **mortalidad**, que representan las vías internas de incorporación y pérdida de individuos, respectivamente, y que constituyen el núcleo de la dinámica poblacional (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

La importancia de estos procesos radica en que actúan de manera continua y simultánea, y su balance determina si una población aumenta, disminuye o mantiene su tamaño a lo largo del tiempo. En este contexto, la natalidad ocupa un lugar central como uno de los principales determinantes del crecimiento poblacional.

Natalidad (nacimientos)

La **natalidad** se define como la **producción de nuevos individuos** que se incorporan a una población por unidad de tiempo, ya sea por nacimiento, eclosión, germinación o fisión, dependiendo del tipo de organismo considerado (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1980; Krebs, 1994). En términos demográficos, la natalidad representa un flujo de entrada de individuos y constituye un factor fundamental en la variación temporal del tamaño poblacional.

Es importante distinguir que la natalidad no es sinónimo directo de reproducción en sentido biológico. Mientras que la reproducción se refiere al conjunto de procesos fisiológicos, conductuales y ecológicos mediante los cuales los organismos generan

descendencia, la natalidad corresponde al **resultado poblacional observable** de dichos procesos: la incorporación efectiva de nuevos individuos a la población. Por ello, la natalidad se analiza desde una perspectiva demográfica y ecológica, independientemente de los mecanismos reproductivos subyacentes (Emmel, 1975; Rabinovich, 1980; Krebs, 2014).

Desde un punto de vista cuantitativo, es necesario diferenciar entre **natalidad absoluta** y **tasa de natalidad**. La natalidad absoluta se refiere al **número total de nuevos individuos producidos en una población durante un intervalo de tiempo determinado**. En contraste, la tasa de natalidad expresa este proceso de forma relativa, generalmente como el **número de individuos producidos por hembra por unidad de tiempo**, y suele abreviarse con la letra *b* (birth rate) (Krebs, 1994; 2014). Esta distinción permite comparar poblaciones de distinto tamaño y facilita el análisis dinámico.

La natalidad está estrechamente relacionada con dos conceptos fundamentales que, aunque vinculados a la reproducción, deben distinguirse claramente: **fecundidad** y **fertilidad**. La fecundidad es un concepto de naturaleza fisiológica que describe la **capacidad reproductiva potencial** de un organismo o de una población, es decir, el número máximo de descendientes que podría producir bajo condiciones ideales (Krebs, 1994; 2014). En contraste, la fertilidad es un concepto ecológico que se refiere al **número real de crías viables producidas durante un período de tiempo**, y refleja las condiciones ambientales, energéticas y ecológicas bajo las cuales ocurre la reproducción.

La distinción entre fecundidad potencial y fertilidad realizada es crucial para comprender la natalidad poblacional. Por ejemplo, en la población humana, la fertilidad realizada puede ser del orden de un nacimiento cada cuatro a cinco años por hembra en edad reproductiva, mientras que la fecundidad potencial permitiría un nacimiento aproximadamente cada nueve a once meses (Krebs, 1994; 2014). Esta diferencia ilustra cómo la natalidad observada es el resultado de restricciones ecológicas, sociales y ambientales que limitan la expresión del potencial reproductivo.

La magnitud de la tasa de natalidad varía ampliamente entre organismos y depende del modo de reproducción, la estrategia de vida y el grado de cuidado parental. Algunas especies se reproducen una sola vez al año, otras varias veces, y algunas de manera continua. Asimismo, existe una gran variación en el número de descendientes producidos: una ostra puede liberar entre 55 y 114 millones de huevos, muchos peces producen miles de huevos, las ranas cientos, las aves suelen poner entre uno y veinte huevos, y los mamíferos rara vez tienen camadas superiores a diez crías, siendo común la producción de una o dos (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994; 2014).

De manera general, la fecundidad tiende a estar **inversamente relacionada con el grado de cuidado parental**, de modo que especies con altas tasas de producción de descendientes suelen presentar una baja inversión por cría, mientras que aquellas con baja fecundidad destinan mayores recursos al cuidado y supervivencia de cada individuo. Este patrón tiene implicaciones directas sobre la natalidad efectiva y sobre la dinámica poblacional, y será retomado posteriormente al analizar las estrategias de historia de vida y el crecimiento poblacional (Krebs, 2014).

MORTALIDAD (MUERTES)

Definición general de mortalidad

La mortalidad se define como el número de individuos que mueren en una población durante un intervalo de tiempo determinado (Odum, 1972; Emmel, 1975). Al igual que la natalidad, la mortalidad constituye un **proceso demográfico fundamental** que modifica el tamaño poblacional y que, junto con los nacimientos, determina la dirección y magnitud de los cambios poblacionales a lo largo del tiempo.

Desde un punto de vista cuantitativo, la mortalidad puede expresarse como una **tasa o velocidad de muerte**, comúnmente abreviada como *d* (death) o, en muchos contextos ecológicos, como *z*. Esta tasa indica el número de individuos muertos por unidad de tiempo dentro de la población (Odum, 1972; Emmel, 1975). La mortalidad, por tanto, responde a la pregunta ¿cuántos individuos se pierden del sistema poblacional en un periodo dado?

Mortalidad como proceso dependiente de la edad

El interés ecológico por la mortalidad no se limita al conteo de individuos muertos, sino que se centra de manera fundamental en **la edad a la que ocurre la muerte** (Krebs, 2014). La probabilidad de morir no es constante a lo largo de la vida de los organismos, sino que varía entre clases de edad, lo que tiene profundas implicaciones para la estructura y la dinámica de las poblaciones.

Desde esta perspectiva, la mortalidad puede analizarse a través de su complemento: la **supervivencia**, lo que permite evaluar la permanencia de los individuos en la población a lo largo del tiempo (Krebs, 2014). Este enfoque introduce el concepto de **longevidad**, entendido como la edad a la muerte de los individuos dentro de una población.

Longevidad potencial y longevidad realizada

Se reconocen dos tipos fundamentales de longevidad: la **longevidad potencial** y la **longevidad realizada** (Krebs, 2014).

La longevidad potencial corresponde a la **máxima esperanza de vida** que puede alcanzar un individuo de una especie determinada bajo condiciones óptimas. Este límite está impuesto por la fisiología del organismo y representa el punto en el cual la muerte ocurre por envejecimiento natural. Una forma alternativa de expresar la longevidad potencial es como la longevidad promedio de los individuos que viven en condiciones ideales, sin limitaciones ambientales severas (Krebs, 2014).

Sin embargo, en la naturaleza los organismos rara vez experimentan condiciones óptimas. La mayoría de los individuos muere como resultado de enfermedades, depredación, competencia, estrés ambiental o eventos físicos adversos. La **longevidad realizada** representa, por tanto, la esperanza de vida real de los individuos en condiciones ambientales naturales y puede estimarse como el promedio de edad a la muerte dentro de una población silvestre (Krebs, 2014). A diferencia de la longevidad potencial, la longevidad realizada puede medirse directamente en campo.

Ejemplos clásicos ilustran esta distinción. El petirrojo europeo (*Erithacus rubecula*) presenta una esperanza de vida promedio cercana a un año en estado silvestre, mientras que en cautiverio puede vivir al menos 11 años (Lack, 1954). De manera similar, en poblaciones humanas históricas, la longevidad realizada era notablemente baja: en la antigua Roma, la esperanza de vida al nacer para las mujeres era de aproximadamente 21 años, y en Inglaterra hacia la década de 1780 era cercana a los 39 años (Pearl, 1922). En contraste, durante el siglo XX la longevidad realizada humana aumentó de forma drástica; por ejemplo, en Estados Unidos en 2007, las mujeres al nacer podían esperar vivir en promedio 81 años, mientras que la longevidad potencial humana se sitúa alrededor de los 100 años (Krebs, 2014).

Estos ejemplos muestran que la diferencia entre longevidad potencial y realizada no implica la ausencia de individuos longevos en poblaciones naturales, sino que la **alta mortalidad temprana**, especialmente en etapas juveniles, reduce de manera significativa el promedio de vida poblacional (Krebs, 2014).

Medición de la mortalidad

Las mediciones más simples de mortalidad en plantas y animales se realizan de manera directa mediante el seguimiento de individuos a lo largo del tiempo. Un procedimiento común consiste en **marcar una cohorte de organismos** y registrar cuántos sobreviven entre un tiempo t y un tiempo posterior $t + 1$ (Krebs, 2014). Este enfoque permite estimar tasas de mortalidad y supervivencia, así como evaluar diferencias entre clases de edad, sexos o condiciones ambientales.

La cuantificación de la mortalidad constituye un paso esencial para la construcción de tablas de vida y para el análisis posterior de patrones de supervivencia, aunque estos enfoques se desarrollarán con mayor profundidad en secciones posteriores del CAPITULO.

Importancia ecológica de la mortalidad

La mortalidad es un componente central de la dinámica poblacional, ya que regula el tamaño de las poblaciones, influye en su estructura por edades y determina la permanencia o pérdida de individuos reproductivos. Junto con la natalidad, la mortalidad establece el **balance demográfico básico** que, en ausencia de migración, define si una población crece, se mantiene estable o decrece.

Desde una perspectiva ecológica, los patrones de mortalidad reflejan la interacción entre los organismos y su ambiente, integrando efectos de depredación, competencia, enfermedades y condiciones físicas. Por ello, el análisis de la mortalidad no solo describe la pérdida de individuos, sino que proporciona información clave sobre los factores limitantes que operan sobre la población y prepara el terreno conceptual para el análisis del crecimiento poblacional.

Interacción entre natalidad, mortalidad y estructura poblacional

La natalidad y la mortalidad no operan de manera aislada dentro de una población. Ambos procesos interactúan de forma continua y conjunta, determinando no solo el tamaño poblacional, sino también su **estructura interna y su organización espacial** a lo largo del tiempo (Odum, 1972; Krebs, 2014).

En primer lugar, la interacción entre nacimientos y muertes **modifica directamente la abundancia poblacional**, entendida como el número total de individuos presentes en un área determinada. Cuando la natalidad supera a la mortalidad, la población tiende a incrementarse; cuando la mortalidad excede a la natalidad, la población disminuye; y cuando ambas tasas se equilibran, el tamaño poblacional se mantiene relativamente estable.

Sin embargo, el efecto de estos procesos va más allá del cambio en el número de individuos. La natalidad y la mortalidad **alteran la estructura por edades de la población**, ya que no todos los individuos nacen ni mueren al mismo ritmo ni en las mismas etapas del ciclo de vida. Las poblaciones con alta natalidad suelen presentar una proporción elevada de individuos jóvenes, mientras que aquellas con alta mortalidad temprana o baja fecundidad muestran estructuras dominadas por adultos o individuos senescentes (Krebs, 2014).

Adicionalmente, estos procesos influyen en la **disposición espacial de los individuos**. La incorporación de nuevos individuos mediante la natalidad puede intensificar la agregación en zonas favorables, mientras que la mortalidad diferencial, por depredación, competencia o estrés ambiental, puede generar vacíos espaciales o modificar patrones previamente establecidos. De esta manera, la dinámica demográfica se vincula directamente con los patrones espaciales descritos previamente en el CAPITULO.

Aunque la **estructura etaria** será desarrollada con mayor detalle en secciones posteriores, es importante reconocer desde este punto que la distribución de edades dentro de una población es una consecuencia directa de la interacción entre natalidad y mortalidad, y constituye un componente clave para comprender su comportamiento dinámico.

ESCALAS TEMPORALES Y VARIABILIDAD DE LAS TASAS DEMOGRÁFICAS

Un aspecto fundamental de la dinámica poblacional es que las tasas de natalidad y mortalidad **no son constantes en el tiempo**. Por el contrario, presentan una variabilidad significativa que depende tanto de factores ambientales como de la escala temporal de análisis (Odum, 1972; Krebs, 2014).

En escalas cortas, estas tasas pueden mostrar **variación estacional**, asociada a ciclos reproductivos, disponibilidad de recursos, condiciones climáticas o patrones de actividad biológica. Muchas especies concentran la reproducción en periodos específicos del año, lo que genera pulsos de natalidad seguidos por fases con escasa incorporación de nuevos individuos. De manera similar, ciertos periodos pueden registrar incrementos en la mortalidad debido a condiciones ambientales extremas o a una mayor presión de depredadores.

En escalas más amplias, se observa **variación interanual**, relacionada con fluctuaciones climáticas, eventos extremos, cambios en el hábitat o alteraciones en las interacciones biológicas. Estas variaciones pueden provocar años de alta supervivencia alternados con años de mortalidad elevada, afectando de forma acumulativa la trayectoria poblacional.

Además, las tasas demográficas muestran una marcada **dependencia del ambiente**, ya que factores como la disponibilidad de alimento, la densidad poblacional, la competencia intraespecífica y la presencia de perturbaciones influyen directamente en la probabilidad de nacer o morir. Esta dependencia ambiental refuerza la idea de que la dinámica poblacional no puede entenderse sin considerar el contexto ecológico en el que se desarrolla la población.

Por ello, la **escala temporal** de observación es crucial para interpretar correctamente los valores de natalidad y mortalidad. Tasas estimadas en periodos cortos pueden no reflejar tendencias poblacionales de largo plazo, mientras que promedios a largo plazo pueden ocultar fluctuaciones relevantes desde el punto de vista ecológico.

TRANSICIÓN CONCEPTUAL HACIA EL CRECIMIENTO POBLACIONAL

De las tasas demográficas al cambio en el tamaño poblacional

La integración de la natalidad y la mortalidad conduce de manera natural al análisis del **crecimiento poblacional**. Estas dos tasas constituyen los componentes demográficos básicos que determinan el cambio en el tamaño de una población a lo largo del tiempo (Odum, 1972).

En su forma más simple, el crecimiento poblacional puede plantearse como un **balance entre nacimientos y muertes**, donde el cambio neto en el número de individuos resulta de la diferencia entre ambos procesos. Este planteamiento, aunque conceptualmente sencillo, encierra una complejidad ecológica considerable, ya que las tasas involucradas varían en el tiempo, dependen del ambiente y se relacionan con la estructura interna de la población.

Este balance demográfico representa el punto de partida para comprender por qué las poblaciones no permanecen estáticas, sino que muestran trayectorias dinámicas que pueden incluir crecimiento, estabilidad o declive.

Planteamiento del problema ecológico central

El análisis conjunto de la natalidad y la mortalidad conduce al **problema ecológico central de la dinámica poblacional**: ¿por qué algunas poblaciones crecen, otras se mantienen relativamente estables y otras disminuyen o incluso desaparecen?

Responder a esta pregunta requiere integrar múltiples componentes demográficos y ecológicos. Además de la natalidad y la mortalidad, es necesario considerar la **fecundidad**, entendida como la capacidad potencial de producir descendencia, y la **fertilidad**, que refleja la reproducción efectiva bajo condiciones ambientales reales. Ambos conceptos vinculan los procesos demográficos con la biología reproductiva de las especies, sin que ello implique aún un desarrollo detallado de los mecanismos reproductivos.

Asimismo, el **ambiente** desempeña un papel central al modular todas estas tasas, imponiendo límites físicos y biológicos que condicionan la supervivencia y la reproducción de los individuos.

Este conjunto de factores establece el marco conceptual que permite transitar de la descripción de los procesos demográficos básicos hacia el análisis formal del **crecimiento poblacional**, tema que se abordará a continuación como una consecuencia directa de la interacción entre natalidad, mortalidad, fecundidad, fertilidad y ambiente.

Crecimiento poblacional: marco general e importancia ecológica

El crecimiento constituye uno de los ejes conceptuales fundamentales en la ecología de poblaciones, ya que permite comprender cómo varía el tamaño de una población a lo largo del tiempo y cuáles son los procesos biológicos y ambientales que determinan dicha variación. El análisis del crecimiento no solo proporciona información descriptiva sobre el aumento o disminución del número de individuos, sino que también permite evaluar la respuesta de las poblaciones a las condiciones del entorno, identificar mecanismos reguladores y establecer vínculos con procesos ecológicos de mayor escala, como la estructura de comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas.

Desde una perspectiva histórica, el interés por el crecimiento poblacional surge al reconocer el contraste entre el elevado potencial reproductivo de los organismos y la relativa estabilidad observada en las poblaciones naturales. Darwin ya había señalado este problema al destacar la aparente contradicción entre la capacidad de reproducción de las especies y el equilibrio poblacional observado en la naturaleza. En su análisis, ilustró esta idea preguntándose por qué, dada su alta capacidad reproductiva, no existían muchos más elefantes en el mundo, concluyendo que diversos factores limitan el crecimiento poblacional en condiciones naturales (Darwin, 1859 citado en Krebs, 2014).

Conceptualización del crecimiento: antecedentes demográficos

Los primeros avances formales en la cuantificación del crecimiento poblacional provienen de los estudios demográficos en poblaciones humanas. En este contexto, Alfred Lotka desarrolló en 1925 un parámetro demográfico que integra la reproducción y la mortalidad para estimar el cambio neto de una población a lo largo del tiempo. Este parámetro, conocido como capacidad intrínseca de crecimiento, permitió establecer un marco cuantitativo para analizar la dinámica poblacional bajo condiciones específicas (Krebs, 2014).

Crecimiento individual y crecimiento poblacional

En ecología se reconocen dos formas generales de abordar el crecimiento. Por un lado, el crecimiento individual se define como el cambio en longitud, peso o volumen de un organismo con respecto al tiempo, concepto ampliamente desarrollado en estudios de fisiología y biología del desarrollo (Bertalanffy, 1938). Por otro lado, el crecimiento poblacional se refiere al cambio en el número o en la densidad de individuos que conforman una población a lo largo del tiempo, enfoque central de la ecología de poblaciones (Emmel, 1975; Begon et al., 1990).

Este crecimiento puede evaluarse cuantitativamente considerando el tipo de organismo y las condiciones ambientales en las que se desarrolla la población. En este sentido, las poblaciones pueden aumentar, mantenerse relativamente constantes o disminuir, ya sea en términos del número de individuos o de su biomasa total.

Procesos demográficos que determinan el crecimiento poblacional

El crecimiento poblacional es el resultado del balance neto entre los procesos demográficos que incorporan o eliminan individuos de una población a lo largo del tiempo. De manera general, este balance está determinado por cuatro procesos fundamentales: la natalidad, la mortalidad, la inmigración y la emigración. La interacción entre estos procesos define si una población aumenta, se mantiene estable o disminuye en tamaño.

Los individuos nacen y mueren, y además pueden ingresar o salir de una población mediante movimientos espaciales. Por ello, las poblaciones no son entidades estáticas, sino sistemas dinámicos en constante cambio. Cuando el número de individuos que se incorporan a la población, por nacimientos e inmigración, excede al número de individuos que la abandonan, por muertes y emigración, el tamaño poblacional aumenta. En contraste, cuando ocurre el proceso inverso, la población se reduce. Diversos factores ambientales, fisiológicos y ecológicos influyen sobre la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos, y el efecto conjunto de estos factores regula el crecimiento de la población (Smith y Smith, 2007).

Poblaciones abiertas y cerradas como marcos analíticos del crecimiento

La expresión crecimiento poblacional se refiere específicamente a la forma en que el número de individuos de una población aumenta o disminuye con el tiempo, y está controlada por la tasa a la que los individuos se incorporan a la población mediante nacimientos e inmigración, así como por la tasa a la que la abandonan a través de la mortalidad y la emigración (Smith y Smith, 2007).

Con base en la importancia relativa de los movimientos de entrada y salida de individuos, se distinguen dos tipos de poblaciones desde un punto de vista analítico. Las poblaciones abiertas son aquellas en las que ocurre inmigración y/o emigración, de modo que los flujos espaciales de individuos influyen de manera significativa en su dinámica poblacional. En contraste, las poblaciones cerradas son aquellas en las que no existen movimientos relevantes de entrada y salida, o bien en las que dichos movimientos no afectan de forma apreciable el crecimiento poblacional (Smith y Smith, 2007).

Dominio relativo de la natalidad y la mortalidad en la dinámica poblacional

En condiciones de población cerrada, o cuando las tasas de inmigración y emigración son equivalentes y se compensan entre sí, la dinámica del crecimiento poblacional queda determinada exclusivamente por los procesos demográficos asociados al nacimiento y la muerte. En estos casos, el crecimiento poblacional depende directamente del balance entre la natalidad y la mortalidad (Smith y Smith, 2007).

Cuando el número de nacimientos excede al de muertes, el tamaño de la población aumenta; cuando las muertes superan a los nacimientos, la población disminuye. Aunque el movimiento de individuos dentro de la población puede modificar los patrones de distribución espacial y la densidad a lo largo del tiempo, los procesos de nacimiento y muerte constituyen los principales determinantes de la dinámica de la abundancia poblacional en estos sistemas (Smith y Smith, 2007).

Así se tiene que en función de estos parámetros el crecimiento de una población sólo podrá presentar tres alternativas:

1.- Cuando la *tasa de natalidad es igual a la mortalidad la población permanece constante* a lo largo del tiempo (Figura 3.13), es decir, el mismo número de individuos que nacen por unidad de tiempo mueren por unidad de tiempo (Rabinovich, 1978, 1980).

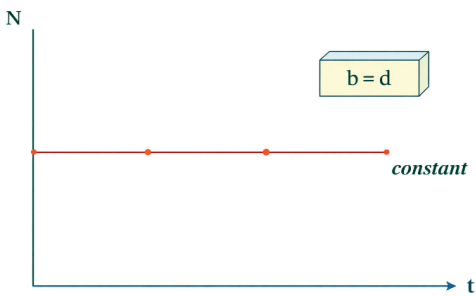


Figura 3.13. Relación entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando son iguales, la población se mantiene constante.

2.- Cuando la *tasa de natalidad es más grande que la tasa de mortalidad la población se incrementa* a lo largo del tiempo (Figura 3.14), es decir, hay un número mayor de individuos que nacen por unidad de tiempo que los que mueren por unidad de tiempo (Rabinovich, 1978, 1980).

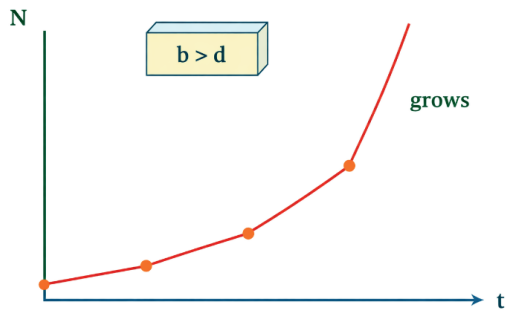


Figura 3.14. Relación entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando es mayor la primera, la población crece al infinito.

3.- Cuando la *tasa de natalidad es menor que la de mortalidad la población decrece* (Figura 3.15), es decir, cuando hay más muertos por unidad de tiempo que nacimientos por unidad de tiempo la población decrece (Rabinovich, 1978, 1980).

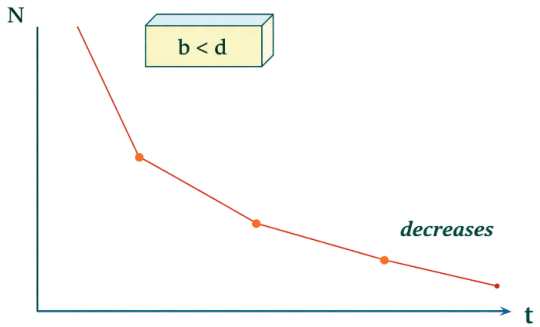


Figura 3.15. Relación entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando es menor la primera, la población decrece o se extingue (Tomado de Molles, 2008).

Escala espacial y estructura de las poblaciones

Finalmente, es importante reconocer que no todas las poblaciones de una especie constituyen unidades homogéneas que se reproducen libremente entre sí. A escala regional, las poblaciones suelen estar formadas por un conjunto de poblaciones locales conectadas por el intercambio ocasional de individuos. En consecuencia, la dinámica poblacional está influida por procesos que operan simultáneamente en

dos escalas espaciales: la dinámica interna de las poblaciones locales y la dinámica del conjunto de poblaciones locales que conforman la población regional (Smith y Smith, 2007).

Capacidad intrínseca de crecimiento y variabilidad ambiental

Cualquier población que habita un entorno determinado presenta una longevidad media, una tasa de supervivencia, una tasa de natalidad y una velocidad de desarrollo características. Estos valores dependen tanto de las condiciones ambientales como de las cualidades innatas de los organismos. Aunque dichas cualidades no son constantes ni pueden medirse de forma aislada, su expresión bajo condiciones específicas permite definir la capacidad intrínseca de crecimiento de una población, también conocida como parámetro maltusiano (Krebs, 2014).

Los ambientes naturales son inherentemente variables y fluctúan entre condiciones favorables y desfavorables. Cuando las condiciones son favorables, las poblaciones tienden a aumentar; cuando son desfavorables, disminuyen. Por esta razón, ninguna población crece indefinidamente. En la naturaleza se observa una tasa real de cambio poblacional que varía continuamente de positiva a negativa en respuesta a cambios internos, como la estructura por edades, la organización social y la composición genética, así como a variaciones en los factores ambientales (Krebs, 2014).

Desde un punto de vista teórico, es posible plantear una abstracción que consiste en analizar qué ocurriría si una población mantuviera constantes sus tasas de natalidad y mortalidad durante un período prolongado bajo condiciones ambientales invariables. En este escenario idealizado, la capacidad intrínseca de crecimiento refleja la fertilidad, la longevidad y la velocidad de desarrollo de los organismos. Para estimar cuantitativamente la tasa de crecimiento o disminución poblacional, resulta indispensable describir cómo varían las tasas de natalidad y mortalidad a lo largo de la vida de los individuos (Krebs, 2014).

Capacidad intrínseca de crecimiento poblacional

El tamaño de una población cambia a lo largo del tiempo como resultado de la incorporación y la pérdida de individuos. Estos cambios son consecuencia directa de los nacimientos, las muertes, las inmigraciones y las emigraciones, y la magnitud de dicha variación se expresa mediante la tasa de crecimiento poblacional, uno de los parámetros más relevantes en la ecología de poblaciones (Carabias et al., 2009).

El interés por cuantificar el crecimiento poblacional tiene sus raíces en los estudios demográficos de poblaciones humanas. Los primeros investigadores en este campo lograron integrar las estimaciones de reproducción y mortalidad para evaluar los cambios netos en el tamaño poblacional. Como resultado de estos

esfuerzos, Alfred Lotka derivó en 1925 un parámetro demográfico conocido como capacidad intrínseca de crecimiento, el cual permite combinar de manera sintética la información sobre natalidad y mortalidad para describir la dinámica potencial de una población (Krebs, 2014).

Cualquier población que habita un entorno particular presenta una longevidad media o tasa de supervivencia, una tasa de natalidad media y una velocidad de desarrollo característica. Estos valores dependen parcialmente de las condiciones ambientales y parcialmente de las cualidades innatas de los organismos. Aunque dichas cualidades no son constantes ni pueden medirse de forma directa, su expresión bajo condiciones específicas permite definir para cada población su capacidad intrínseca de crecimiento, también denominada parámetro maltusiano, una característica estadística poblacional que depende del ambiente en el que se desarrolla la población (Krebs, 2014).

Los ambientes naturales no son estáticos, sino que varían continuamente en el tiempo, fluctuando entre condiciones favorables y desfavorables, como ocurre de manera estacional entre invierno y verano. Cuando las condiciones ambientales son favorables, las poblaciones tienden a aumentar; cuando son desfavorables, disminuyen. En consecuencia, ninguna población crece de manera indefinida en la naturaleza. Este contraste entre el alto potencial de crecimiento y el equilibrio aproximado observado en las poblaciones naturales ya había sido reconocido por Darwin, quien se preguntó por qué, dadas sus tasas reproductivas, no existían muchos más elefantes en el mundo, estimando que dos individuos podrían originar millones de descendientes en unos cuantos siglos (Figura 3.16.) (Darwin, 1859, citado en Krebs, 2014).

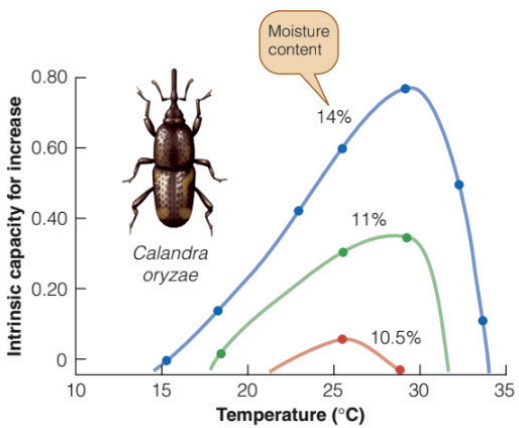


Figura 3.16. Capacidad intrínseca de crecimiento (r) del gorgojo del grano, *Calandra oryzae*, que vive en trigo con diferentes contenidos de humedad y temperaturas. Cuanto mayor sea el contenido de humedad del trigo, más rápidamente pueden aumentar estos gorgojos. (Según Birch, 1953 tomado de Krebs, 2014).

En la naturaleza, la tasa real de cambio poblacional varía continuamente de valores positivos a negativos en respuesta a modificaciones internas de la población, como la distribución por edades, la estructura social y la composición genética, y a cambios en los factores ambientales. No obstante, desde un punto de vista teórico, es posible plantear una abstracción que consiste en analizar qué sucedería con una población si mantuviera constantes sus tasas de natalidad y mortalidad durante un período prolongado bajo condiciones ambientales invariables. Esta aproximación representa, en ecología, un equivalente conceptual al vacío perfecto de la física, y permite definir el potencial de crecimiento de una población en un entorno determinado (Krebs, 2014).

La capacidad intrínseca de crecimiento de una población depende fundamentalmente de la fertilidad, la longevidad y la velocidad de desarrollo de los organismos. Estos procesos se integran demográficamente mediante la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad. Cuando la tasa de natalidad supera a la tasa de mortalidad, la población aumenta; cuando ocurre lo contrario, la población disminuye. Para estimar cuantitativamente la tasa de crecimiento o decrecimiento poblacional, es necesario describir cómo varían tanto la natalidad como la mortalidad a lo largo de la edad de los individuos (Krebs, 2014).

Por lo tanto, la relación que existe entre la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad en el crecimiento poblacional sin importar edad o sexo es:

$$r = b - d$$

Donde la nueva variable es "*r*", que representa la *contribución de cada organismo de la población al crecimiento global de esta* y se denomina *tasa intrínseca de crecimiento "per capita"* (Vandermeer, 1981) o *potencial biótico de la población* (Brower y Zar, 1984; Pianka, 1994).

Esta tasa es el resultado de la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad por lo tanto se pueden establecer las siguientes relaciones:

1.- Si la tasa de natalidad (b) es igual a la de mortalidad (d) y *la tasa intrínseca de crecimiento per capita* deberá ser *igual a cero*, la población se mantendrá *constante*.

2.- Si la tasa de natalidad (b) es mayor que la mortalidad (d) y la *tasa intrínseca de crecimiento per capita es mayor que cero*, la población *crecerá* al infinito

3.- Si la tasa de natalidad (b) es menor que la mortalidad y *la tasa intrínseca de crecimiento per capita es menor que cero*, la población se *extinguirá* (Figura 3.17).

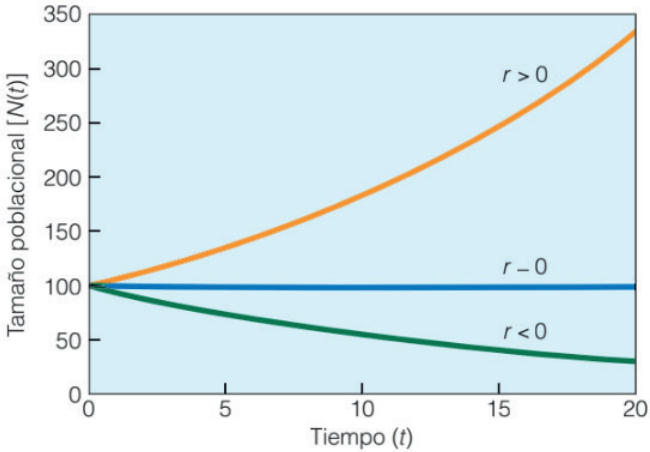


Figura 3.17. Ejemplos de crecimiento exponencial bajo diferentes valores de r, la tasa instantánea de crecimiento per cápita. Cuando r > 0 (b > d), el tamaño poblacional aumenta exponencialmente, mientras que para los valores de r < 0 (b < d), existe una reducción exponencial. Cuando r = 0 (b = d), no existe en el transcurso del tiempo ningún cambio en el tamaño poblacional (Tomado de Smith y Smith, 2007).

Modelo de crecimiento poblacional exponencial

Las poblaciones están formadas por individuos que nacen y mueren, por lo que constituyen entidades dinámicas sujetas a cambios continuos en su tamaño. Si el número de individuos que nacen excede al número de individuos que mueren, la población aumenta; si ocurre la situación inversa, el tamaño poblacional se reduce. Diversos factores influyen sobre la sobrevivencia y la reproducción de los individuos, y el efecto conjunto de estos factores regula el crecimiento de la población (Smith y Smith, 2007).

La expresión crecimiento poblacional se refiere al modo en que el número de individuos de una población aumenta o disminuye con el tiempo. Este crecimiento está controlado por la tasa a la que los individuos se incorporan a la población mediante los procesos de nacimiento e inmigración, y por la tasa a la que la abandonan a través de la mortalidad y la emigración (Smith y Smith, 2007).

Desde un punto de vista analítico, se distingue entre poblaciones abiertas y poblaciones cerradas. Las poblaciones abiertas son aquellas en las que se produce inmigración y/o emigración, mientras que las poblaciones cerradas son aquellas en las que no ocurren movimientos significativos de entrada y salida de individuos, o bien en las que dichos movimientos no influyen de manera apreciable en el crecimiento

poblacional (Smith y Smith, 2007). En condiciones de población cerrada, o cuando las tasas de inmigración y emigración son equivalentes, la dinámica poblacional depende exclusivamente de los procesos demográficos asociados al nacimiento y la muerte (Smith y Smith, 2007).

Aunque el movimiento de individuos dentro de una población puede modificar los patrones de distribución espacial y la densidad a lo largo del tiempo, los factores que dominan la dinámica de la abundancia poblacional en este contexto son los procesos demográficos de natalidad y mortalidad (Smith y Smith, 2007). Esta simplificación conceptual constituye la base del modelo de crecimiento poblacional exponencial, el cual describe el aumento o disminución del tamaño poblacional cuando las tasas de natalidad y mortalidad permanecen constantes en el tiempo y no existen limitaciones ambientales.

Es importante señalar que no todas las poblaciones de una especie forman unidades homogéneas. A escala regional, las poblaciones suelen estar constituidas por un conjunto de poblaciones locales conectadas por el intercambio ocasional de individuos. En consecuencia, la dinámica poblacional regional está determinada por procesos que operan simultáneamente a dos escalas espaciales: la dinámica interna de las poblaciones locales y la dinámica del conjunto de poblaciones locales que conforman la población regional (Smith y Smith, 2007).

Formalización matemática del modelo de crecimiento poblacional exponencial

El modelo de crecimiento poblacional exponencial constituye la representación matemática más simple del cambio en el tamaño de una población a lo largo del tiempo. Este modelo se fundamenta en el supuesto de que la población crece o decrece en un ambiente sin limitaciones, donde las tasas de natalidad y mortalidad permanecen constantes y no existen restricciones impuestas por los recursos, el espacio o la interacción con otras poblaciones (Figura 3.18).

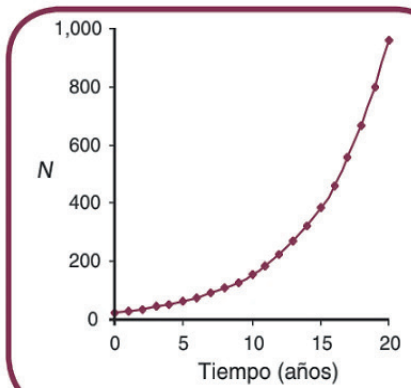


Figura 3.18. Crecimiento poblacional de tipo exponencial (Tomado de Carabias et al., 2009).

Desde un punto de vista matemático, el crecimiento poblacional se expresa como la tasa de cambio del número de individuos (N) con respecto al tiempo (t). Bajo las condiciones descritas, dicha tasa de cambio es proporcional al tamaño actual de la población y se puede plantear una relación matemática que explique este cambio (Boughey, 1973), quedando así:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = N$$

donde *delta N* es el incremento neto en el tamaño de la población, delta t es el intervalo de tiempo sobre la cual *delta N* es medido y *N* es el tamaño de la población al inicio del intervalo *delta t*.

Dichos incrementos son netos o puntuales y desde el punto de vista matemático dicho incremento no es continuo y por lo tanto no existe una sumarización de los eventos que se presentan, por lo tanto, se debe calcular la ecuación de acuerdo con cambios o adiciones instantáneas del número de la población y este proceso se da si se maneja diferenciales:

$$\frac{dN}{dt} = N$$

donde la *d*N son cambios infinitesimalmente pequeños en el tiempo y la diferencia de t es el cambio del tamaño de la población sobre un período de tiempo pequeño, *N* = tamaño de la población al inicio del intervalo *dt* (Boughey, 1973; Pianka, 1994).

Pero como este tamaño de la población o el crecimiento está influido por las tasas de natalidad y mortalidad queda (Pianka, 1994):

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN$$

sacando a *N* como factor común de la expresión del lado derecho (Pianka, 1994):

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N$$

Por cuestiones prácticas y conociendo que b - d = r se pueden sustituir las tasas de natalidad y la de mortalidad por la tasa intrínseca de crecimiento poblacional per capita y la ecuación quedaría (Boughey, 1973; Brower y Zar, 1984):

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

que es la ecuación de crecimiento exponencial de las poblaciones naturales en forma derivada o diferencial, que indica que la *velocidad de crecimiento de una población animal o vegetal con respecto al tiempo será directamente proporcional al tamaño que tiene esa población en un momento dado por el factor de proporcionalidad o la velocidad de crecimiento de la población representado por la tasa intrínseca de crecimiento "per cápita"* (Figura 3.19.) (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

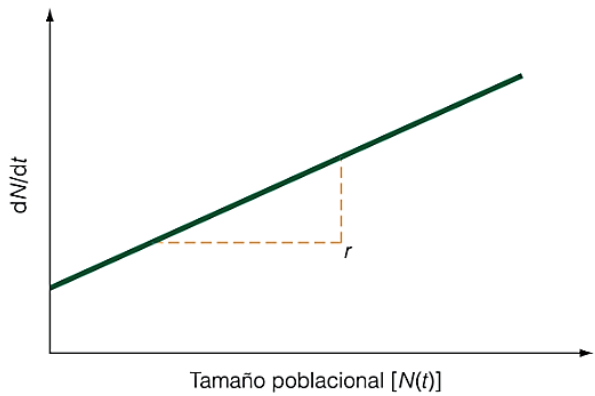


Figura 3.19. Tasa de crecimiento poblacional (dN/dt) expresada como una función del tamaño poblacional [N(t) para el modelo de crecimiento exponencial: dN/dt = rN. La tasa de crecimiento aumenta continuamente con N(t). La pendiente de la línea, definida como (dN/dt)/N(t), es la tasa instantánea de crecimiento poblacional, r (Tomado de Smith y Smith, 2007).

La solución de esta ecuación diferencial:

$$\frac{dNt}{Nt} = r_t dt$$

$$\int_0^t \frac{dNt}{Nt} = \int_0^t r_t dt$$

$$\log Nt - \log No = rt$$

$$\log\left(\frac{Nt}{No}\right) = rt$$

$$\frac{Nt}{No} = \ell^{rt}$$

Conduce a la expresión:

$$Nt = No\ell^{rt}$$

Donde:

No = número de individuos al inicio del crecimiento

e = la base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita

t = tiempo

N = tamaño de la población al tiempo t

Este modelo es la *ecuación general de crecimiento poblacional exponencial.* Esta ecuación describe un crecimiento exponencial continuo, en el que la población se incrementa de manera acelerada conforme aumenta el número de individuos reproductivos, siempre que las condiciones ambientales permanezcan constantes (Odum, 1972; Emlen, 1973; Cox, 1976; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Begon y Mortimer, 1981; Pianka, 1994).

Este planteamiento indica que el incremento absoluto en el número de individuos por unidad de tiempo depende directamente del número de individuos presentes en la población. Cuando r > 0, la población crece; cuando r < 0, la población disminuye; y cuando r = 0, el tamaño poblacional permanece constante (Figura 3.20).

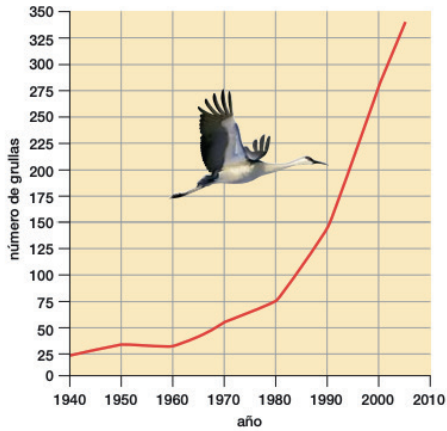


Figura 3.20. Crecimiento exponencial. Curva en forma de "J" donde se muestra el aumento en la densidad poblacional en un ambiente ilimitado (Tomado de Audesirk et al. 2013).

La ecuación y la gráfica indica *que a partir de una población inicial (No), después de un intervalo de unidades de tiempo (t), el tamaño de la población estará dado por dicha población inicial multiplicada por la exponencial del producto de la tasa intrínseca de crecimiento por el lapso ocurrido*. En otras palabras, se ha derivado una expresión que, conocida la población inicial, permite evaluar en cualquier intervalo de tiempo la población final, conociendo el parámetro de la tasa de crecimiento poblacional per capita.

Esta tasa como se recuerda es el resultado de la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad por lo tanto se pueden establecer las siguientes relaciones:

1.- Si la tasa de natalidad (b) es igual a la de mortalidad (d) y *la tasa intrínseca de crecimiento per capita* deberá ser *igual a cero*, la población se mantendrá *constante* (Figura 3.21). El crecimiento neto constante es una **idealización teórica**, indispensable para la construcción y comprensión de modelos poblacionales, pero **incompatible con la complejidad, variabilidad y estocasticidad propias de los sistemas naturales**.

En ecología, la estabilidad poblacional siempre es **dinámica, transitoria y dependiente del contexto ambiental**. Existen casos que pueden inducir a suponer un crecimiento constante:

- **Poblaciones aparentemente estables**:

Algunas poblaciones muestran tamaños relativamente constantes durante ciertos periodos (crecimiento neto cercano a cero), pero esto corresponde a **equilibrios dinámicos temporales**, no a constancia real del crecimiento neto.

- **Poblaciones bajo manejo humano**:

En sistemas artificiales (cultivos, ganado, organismos en laboratorio), el crecimiento neto puede mantenerse aproximadamente constante mediante control externo, pero estos **no representan poblaciones naturales**.



Figura 3.21. Balance entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando son iguales ambas tasas, la tasa intrínseca de crecimiento per capita, es igual a cero y la población se mantiene constante.

2.- Si la tasa de natalidad (b) es mayor que la mortalidad (d) y la *tasa intrínseca de crecimiento per capita es mayor que cero*, la población *crecerá* al infinito (Figura 3.22).

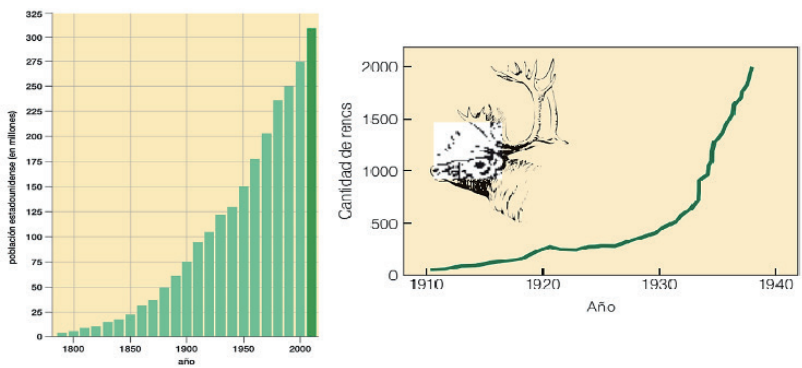


Figura 3.22. Balance entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando la primera es mayor, la tasa intrínseca de crecimiento per cápita es mayor que cero y la población crece al infinito (Tomado de Audesirk et al. 2013 y de Smith y Smith, 2007).

3.- Si la tasa de natalidad (b) es menor que la mortalidad y *la tasa intrínseca de crecimiento per capita es menor que cero*, la población se *extinguirá* (Figura 3.23).

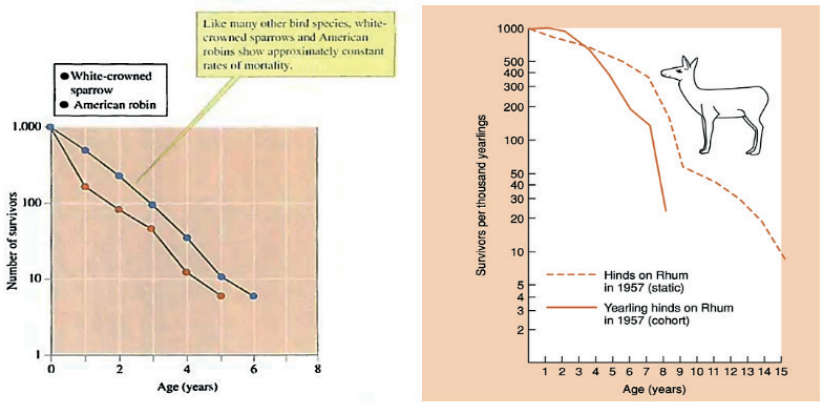


Figura 3.23. Balance entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando la primera es menor que la mortalidad, la tasa intrínseca de crecimiento per capita es menor que cero y la población decrece o se extingue (Tomado de Molles, 2008 y de Begon et al. 2006).

Si se quiere evaluar la tasa intrínseca de crecimiento se tiene que linearizar la ecuación de crecimiento exponencial y queda:

$$\ln N = \ln No + rt$$

con lo cual se puede obtener los parámetros mencionados.

Supuestos ecológicos del modelo exponencial

El modelo de crecimiento exponencial se apoya en una serie de supuestos que deben ser explícitos para su correcta interpretación ecológica:

1. La población es cerrada, o bien las tasas de inmigración y emigración se compensan.
2. Las tasas de natalidad y mortalidad son constantes en el tiempo.
3. No existen limitaciones ambientales ni dependencia de la densidad.
4. La estructura por edades y la proporción de individuos reproductivos no cambian.
5. El ambiente es homogéneo y estable.

Estos supuestos rara vez se cumplen de manera estricta en la naturaleza, razón por la cual el modelo exponencial se considera una **abstracción teórica** y no una descripción literal del crecimiento poblacional real.

Coherencia conceptual entre la tasa intrínseca de crecimiento (r) y el modelo exponencial

Uno de los puntos conceptuales más importantes, y a menudo más confusos para los estudiantes, es la relación entre la **capacidad intrínseca de crecimiento** y el **modelo de crecimiento exponencial**. Es fundamental subrayar que **no son lo mismo**, aunque estén estrechamente vinculados.

La tasa intrínseca de crecimiento (*r*) es un **parámetro demográfico** que resume el potencial de una población para crecer bajo condiciones ambientales específicas. Este parámetro integra la fertilidad, la longevidad y la velocidad de desarrollo de los organismos, y se deriva de las tasas de natalidad y mortalidad a lo largo del ciclo de vida. En este sentido, *r* es una **propiedad de la población en un ambiente dado**, no un modelo en sí mismo.

El modelo de crecimiento exponencial, en cambio, es una **herramienta matemática** que utiliza el valor de *r* para describir cómo cambiaría el tamaño poblacional si ese potencial de crecimiento se expresara plenamente y sin restricciones. Es decir, el modelo exponencial representa la **manifestación teórica del crecimiento poblacional cuando *r* actúa sin limitaciones ambientales**.

Dicho de otro modo:

- ***r*** responde a la pregunta: *¿cuál es el potencial de crecimiento de esta población bajo ciertas condiciones?*
- **El modelo exponencial** responde a la pregunta: *¿cómo cambiaría el tamaño poblacional si ese potencial se mantuviera constante en el tiempo?*

Por ello, el crecimiento exponencial no debe interpretarse como un patrón esperado de manera permanente en la naturaleza, sino como una referencia teórica que permite:

- comprender el significado biológico de *r*,
- comparar el potencial de crecimiento entre poblaciones o especies,
- establecer un punto de partida para introducir modelos más realistas.

• Importancia conceptual del modelo exponencial en ecología de poblaciones

A pesar de sus limitaciones, el modelo de crecimiento exponencial desempeña un papel central en la ecología de poblaciones. Su valor radica en que establece un escenario idealizado que permite identificar con claridad cuándo y por qué las poblaciones reales se desvían de este patrón. Estas desviaciones, observadas de manera sistemática en la naturaleza, conducen de forma lógica al desarrollo de

modelos que incorporan la dependencia de la densidad y las limitaciones ambientales, como el modelo de crecimiento logístico.

En este sentido, el modelo exponencial no constituye un fin en sí mismo, sino un **eslabón conceptual indispensable** para comprender la regulación del crecimiento poblacional y la transición hacia modelos ecológicamente más realistas (Figura 3.24).

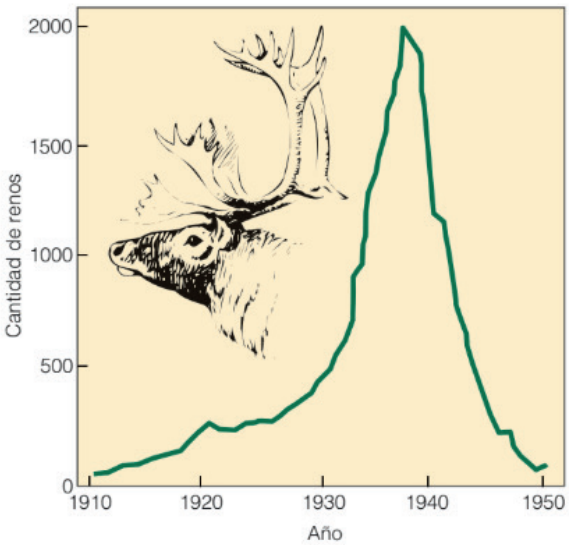


Figura 3.24. Seguimiento del crecimiento experimental de la manada de renos de San Pablo, la sobreexplotación de los recursos degradó el hábitat, cuyo resultado fue una disminución abrupta en las cantidades poblacionales. (Adaptado de Scheffor 1951 tomado de Smith y Smith, 2007).

TASA NETA DE REPRODUCCIÓN (R_0)

Comúnmente llamada tasa de reemplazo refleja el *número promedio de progenie hembra que es capaz de producir solo hembras durante toda su vida* (Rabinovich, 1978, 1980). En este caso *Ro* es una cantidad exacta por la cual una población se incrementará en ese número en cada generación. Por ejemplo, la tasa neta de reproducción de una bacteria es igual a 2 porque cada individuo da origen a 2 nuevos individuos.

La forma de obtener R_0 a partir de datos de crecimiento es mediante la fórmula:

$$Ro = \frac{N_{t+1}}{No}$$

Donde:

No = tamaño inicial de la población

N_{t+1} = tamaño de la población a la generación t+1 o al siguiente tiempo

R_0 = Tasa neta de reproducción

La tasa intrínseca de crecimiento per capita "*r*" y la tasa neta de reproducción *Ro* proporcionan una medida de la capacidad de multiplicación de la población y por lo tanto estarán relacionadas entre sí. Esto se puede ver de la siguiente manera:

1) Si la tasa de natalidad (*b*) es igual a la de mortalidad (*d*), la tasa intrínseca de crecimiento per capita es igual a cero y la *tasa neta de reproducción es igual a 1* (Figura 3.25), la población se mantendrá *constante* (Rabinovich, 1978, 1980).

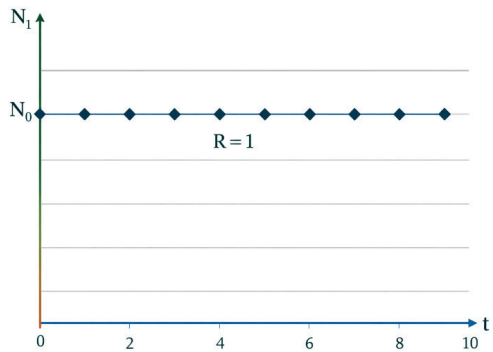


Figura 3.25. Tasa neta de reproducción. Para que la población permanezca constante, las tasas de natalidad y mortalidad deberán ser iguales, la tasa intrínseca de crecimiento per capita igual a cero y la tasa neta de reproducción igual a uno (Modificada de Parra, 2019).

2) Si la tasa de natalidad (*b*) es mayor que la mortalidad (*d*), la tasa intrínseca de crecimiento per capita es mayor que cero y la *tasa neta de reproducción es mayor a 1* (Figura 3.26), la población *crece* (Rabinovich, 1978, 1980).

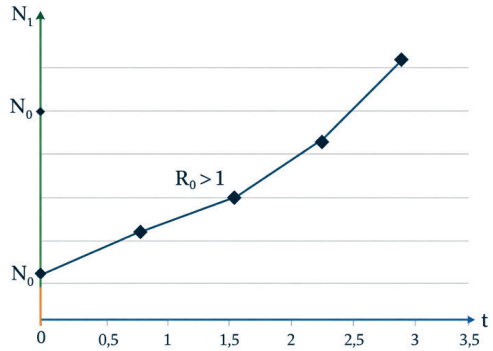


Figura 3.26. Tasa neta de reproducción. Para que la población crezca, deberá ser mayor la natalidad que la mortalidad, la tasa intrínseca de crecimiento per capita mayor que cero y la tasa neta de reproducción mayor que uno. (Modificado de Parra, 2019).

3) Si la tasa de natalidad (*b*) es menor que la de mortalidad (*d*), la tasa intrínseca de crecimiento per capita es menor que 0 y la *tasa neta de reproducción es menor a 1* (Figura 3.27), la población se *decrece* (Rabinovich, 1978, 1980).

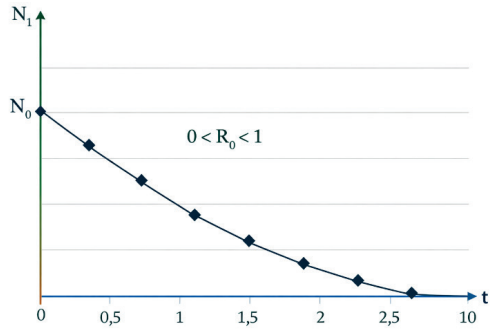


Figura 3.27. Tasa neta de reproducción. Cuando una población decrece o se extingue, es porque la natalidad es menor que la mortalidad, la tasa intrínseca de crecimiento per capita menor a cero y la tasa neta de reproducción menor a uno (Tomado de Parra, 2019).

Tiempo generacional (t)

Representa el *tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas*, por ejemplo, es el tiempo que pasa desde huevo hasta cuando es hembra con capacidad de oviposición.

Si en la ecuación de crecimiento exponencial, el lapso en el cual la población ha pasado desde el tamaño inicial (No) al tamaño N_t sea el lapso de una generación o tiempo generacional (T), resulta:

$$N_T = No\,e^{rT}$$
$$\frac{N_T}{No} = e^{rT}$$
$$\frac{N_T}{No} = Ro$$

donde el lado izquierdo de la relación es la razón entre el número de individuos en el tiempo T y el número de individuos inicial en el lapso de una generación. Esta razón ya se había definido anteriormente por lo cual se puede establecer:

$$Ro = e^{rT}$$

linealizando la ecuación:

$$\ln Ro = rT$$

y despejando a la tasa intrínseca de crecimiento per capita:

$$r = \frac{\ln Ro}{T}$$

La relación de las tasas de crecimiento y neta de reproducción es a través del tiempo generacional y su cálculo por este método es muy aproximado al obtenido por el modelo de crecimiento exponencial. Cuando no se conoce el tiempo generacional, se asume que T=1.

Limitaciones del crecimiento exponencial en poblaciones naturales

El modelo de crecimiento poblacional exponencial asume un ambiente ilimitado, con recursos abundantes y constantes, y con tasas de natalidad y mortalidad que no dependen del tamaño poblacional. Bajo estas condiciones ideales, el crecimiento de una población se acelera de manera indefinida conforme aumenta el número de individuos. Sin embargo, este escenario rara vez se presenta en la naturaleza.

En los sistemas naturales, los recursos como alimento, espacio, refugio y sitios de reproducción son finitos. A medida que el tamaño poblacional aumenta, la competencia intraespecífica se intensifica y las condiciones ambientales se vuelven progresivamente menos favorables. Como consecuencia, la tasa real de crecimiento poblacional disminuye conforme aumenta la densidad, lo que impide que las poblaciones crezcan indefinidamente.

Estas limitaciones ponen de manifiesto la necesidad de un modelo que incorpore explícitamente el efecto del tamaño poblacional sobre la tasa de crecimiento, es decir, un modelo que considere la **dependencia de la densidad**.

Introducción conceptual al modelo de crecimiento poblacional logístico

El modelo de crecimiento poblacional logístico surge como una extensión del modelo exponencial, al incorporar la influencia de los recursos limitados y la competencia intraespecífica sobre la dinámica poblacional. Este modelo describe un crecimiento inicialmente rápido, similar al exponencial, que posteriormente se desacelera conforme aumenta la densidad poblacional, hasta alcanzar un equilibrio dinámico.

Cuando no se manifiestan las condiciones óptimas e ilimitadas para el desarrollo de la población y existe el efecto de la densidad sobre la tasa de crecimiento o exista una cierta resistencia ambiental para que la población aumente geométricamente la curva de crecimiento tiende a ser desviada a su derecha (Figura 3.28).

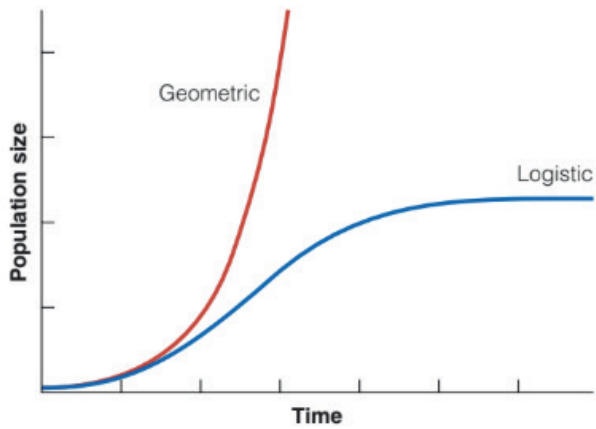


Figura 3.28. Crecimiento poblacional: crecimiento geométrico en un entorno ilimitado y crecimiento logístico (sigmoideo) en un entorno limitado (Tomado de Krebs, 2014).

El gráfico muestra la relación entre el potencial biótico, la resistencia ambiental y el crecimiento de una población, que sólo podrá alcanzar cierto límite o tamaño en función de la capacidad que presente el ambiente para sostenerlos, debido a que el espacio se satura y el alimento se acaba lo que origina una resistencia ambiental (Odum, 1972; Boughey, 1973).

Este equilibrio se conoce como **capacidad de carga** del ambiente y representa el tamaño poblacional máximo que un entorno puede sostener de manera estable a largo plazo.

Este límite se conoce desde el punto de vista ecológico como *capacidad de carga del ambiente* y se denota como "*K*" que es la *densidad máxima posible de una población dada, que pueda ser soportada por el ambiente sin que se agote el alimento o el espacio,* ecológicamente también se dice, que no sobrepasando dicha densidad *no se manifestarán tan drásticamente la gama de relaciones intraespecíficas en el seno de la población para que no disminuya el tamaño poblacional o se extinga la población, lo que ocurriría si se rebasa dicha capacidad* (Figura 3.29) (Odum, 1972).

Formalización matemática del modelo de crecimiento logístico

Cuando la población crece, la densidad se incrementa, pero al alcanzar altas densidades en la naturaleza la tasa de incremento decrece, a una densidad máxima ya no se incrementa esta tasa por lo tanto la tasa de incremento depende de la densidad y se establece la siguiente relación:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K - N}{K}\right)$$

Este modelo es una ecuación diferencial no lineal que se conoce como ecuación diferencial de Bernoulli que es una ecuación de primer orden, homogénea y no lineal y propuesta por Verhulst en 1838 (Rabinovich, 1978, 1980). Es el modelo más simple del crecimiento de una población en un medio con limitaciones en espacio y alimento motivado por la abundancia de la población (Figura 29) (Odum, 1972; Boughey, 1973; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Krebs, 1994; Pianka, 1994).

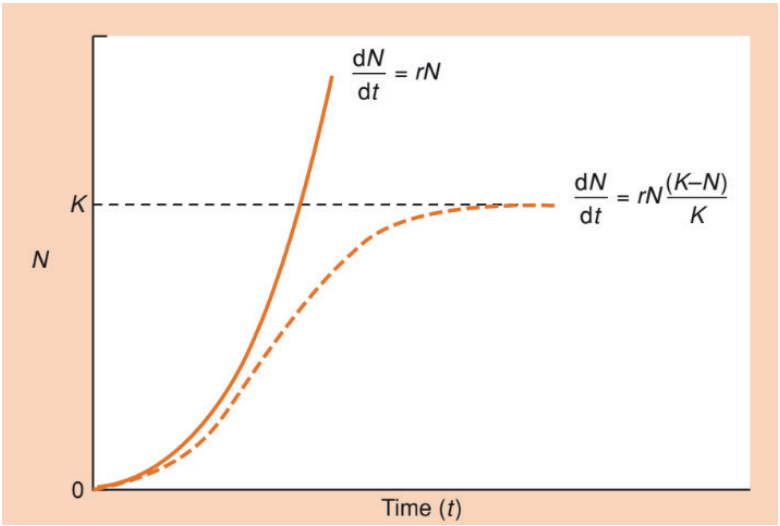


Figura 3.29. Incremento exponencial y sigmoideo de la densidad (N) con el tiempo para modelos de reproducción continua. La ecuación que da el incremento sigmoideo es la ecuación logística (Tomado de Begon et al. 2006).

Trabajar con este modelo es muy complicado y para efectos de evaluaciones se utiliza el modelo integrado que se conoce como la *ecuación general de crecimiento poblacional logístico* (Odum, 1972; Emlen, 1973; Cox, 1976; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Begon y Mortimer, 1981; Krebs, 1994):

$$Nt = \frac{K}{1 + \ell^{a-rt}}$$

Donde:

N_t = es el tamaño de la población al tiempo " t "

K = capacidad de carga del ambiente

e = base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per capita

a= constante del modelo que representa un factor de proporcionalidad al número inicial de individuos (se habla del efecto de la densodependencia)

Dinámica del crecimiento logístico

Esta ecuación está representada por la curva sigmoidea o en forma de "S". El crecimiento poblacional descrito por el modelo logístico presenta tres fases principales según la mayoría de los autores (Figura 30):

1. **Fase inicial**: cuando el tamaño poblacional es bajo, la disponibilidad de recursos es alta y el crecimiento es aproximadamente exponencial.
2. **Fase de desaceleración**: conforme aumenta la densidad poblacional, la competencia intraespecífica reduce la tasa de crecimiento.
3. **Fase de equilibrio**: la población se estabiliza alrededor de la capacidad de carga del ambiente, donde las tasas de natalidad y mortalidad tienden a equilibrarse.

Emmel (1975) introduce una cuarta fase llamada de adaptación (Figura 3.30.):

FASE I. Establecimiento o aceleración. Los organismos se están ajustando a las condiciones ambientales, el crecimiento en un principio es lento por un tiempo y su duración estará en función de la tasa de crecimiento y del tamaño de la población.

FASE II. Exponencial. El crecimiento de los organismos es de tipo exponencial y de forma muy rápida, si no hay limitaciones en espacio y alimento.

FASE III. Inflexión. El crecimiento ilimitado se manifiesta hasta que se notan los factores dependientes de la densidad (falta de alimento, espacio, etc), por lo que el ritmo de crecimiento ya no sigue acelerado, sino que empieza a retrasarse hasta que la curva llega a cambiar de dirección. A este punto se le llama punto de inflexión, que es donde la curva cambia de concavidad y entra en una fase de desaceleración, donde el crecimiento se detiene y la tasa de crecimiento y el incremento de la población declina.

FASE IV. Constante o asíntota o estacionaria. En esta fase la curva se hace asíntota y es donde matemáticamente $N_t = K$ que en condiciones naturales una población no mantiene una N_t máxima constante, sino que presenta ciertas fluctuaciones. Esta asíntota está determinada cuando la tasa de crecimiento es igual a cero. El modelo refleja los tres tipos de crecimiento exponencial visto con anterioridad.

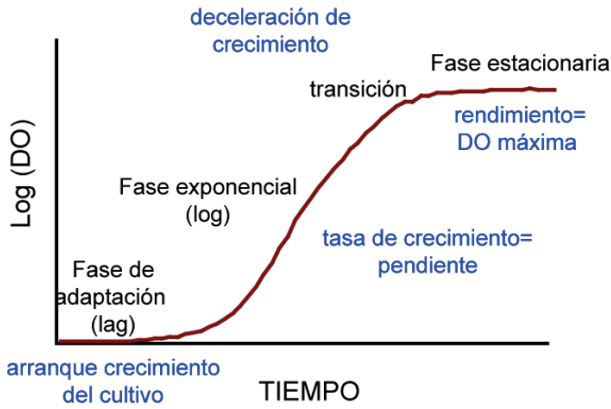


Figura 3.30. Crecimiento logístico. Curva teórica en forma de "S", donde se muestran las diferentes fases o etapas de desarrollo en el crecimiento poblacional en un ambiente limitado.

Para obtener las constantes del crecimiento logístico también se linealiza la ecuación quedando de la siguiente forma:

$$\ln\left(\frac{K-N}{N}\right) = a - rt$$

que es la ecuación de una recta de la forma $y = a - bx$ donde "r" representa el valor absoluto de la pendiente y "a" queda definido como la ordenada al origen, ambas pueden ser obtenidas mediante un análisis de regresión por mínimos cuadrados (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984).

Supuestos del modelo de crecimiento poblacional logístico

El modelo de crecimiento poblacional logístico, aunque más realista que el modelo exponencial, sigue siendo una representación simplificada de la dinámica poblacional. Su correcta interpretación requiere reconocer los supuestos ecológicos y demográficos en los que se fundamenta. Estos supuestos limitan su aplicabilidad y explican tanto su utilidad como sus limitaciones.

1. Dependencia de la densidad lineal y negativa

Se asume que la tasa de crecimiento poblacional disminuye de manera progresiva y lineal conforme aumenta el tamaño de la población. En este contexto, el efecto de la densidad se manifiesta como una retroalimentación negativa que reduce el crecimiento a medida que la población se aproxima a la capacidad de carga (*K*).

2. Capacidad de carga constante

El modelo supone que la capacidad de carga del ambiente es un valor fijo en el tiempo y el espacio. Esto implica que la disponibilidad de recursos, las condiciones ambientales y las interacciones ecológicas permanecen constantes, lo cual rara vez ocurre en ambientes naturales.

3. Respuesta inmediata a los cambios en densidad

Se asume que los efectos de la densidad poblacional sobre la natalidad y la mortalidad son inmediatos, sin retardos temporales. En otras palabras, la población ajusta instantáneamente su tasa de crecimiento en respuesta a los cambios en su tamaño.

4. Población cerrada

El modelo considera poblaciones cerradas, o bien situaciones en las que las tasas de inmigración y emigración se compensan entre sí. Por lo tanto, el crecimiento poblacional depende exclusivamente de los procesos demográficos de natalidad y mortalidad.

5. Estructura poblacional constante

Se asume que la estructura por edades, la proporción de individuos reproductivos y la composición genética de la población no cambian a lo largo del tiempo. Esto permite describir la dinámica poblacional utilizando una única tasa de crecimiento.

6. Ambiente homogéneo

El modelo presupone un ambiente espacialmente homogéneo, sin variaciones locales significativas en la disponibilidad de recursos, condiciones físicas o interacciones biológicas.

7. Ausencia de perturbaciones externas

No se consideran eventos estocásticos o perturbaciones externas como sequías, incendios, epidemias o intervenciones humanas que puedan alterar abruptamente el tamaño poblacional.

Reconocer estos supuestos es fundamental para entender que el modelo logístico **no describe fielmente la complejidad de las poblaciones naturales**, sino que proporciona un marco teórico para analizar la regulación poblacional bajo condiciones idealizadas. Las desviaciones observadas en poblaciones reales, como fluctuaciones, sobrepasos u oscilaciones, surgen precisamente cuando uno o varios de estos supuestos no se cumplen.

Este análisis de los supuestos del modelo logístico prepara el terreno conceptual para abordar enfoques más complejos, como modelos con retardos, variabilidad ambiental, estructura por edades o interacciones entre especies (Odum, 1972; Boughey, 1973; Begon et al., 1990).

Regulación poblacional y mecanismos densodependientes

La **regulación poblacional** se refiere al conjunto de procesos mediante los cuales el tamaño de una población tiende a mantenerse dentro de ciertos límites, evitando tanto el crecimiento indefinido como la extinción inmediata. Desde la perspectiva de la ecología de poblaciones, la regulación emerge cuando la **tasa de crecimiento poblacional depende del tamaño o densidad de la población**, es decir, cuando el crecimiento es **densodependiente**.

En el modelo de crecimiento exponencial, la tasa intrínseca de crecimiento (*r*) se mantiene constante e independiente del tamaño poblacional. Sin embargo, esta condición rara vez se cumple en la naturaleza. A medida que el número de individuos aumenta, los recursos disponibles por individuo disminuyen, se intensifica la competencia intraespecífica y se modifican las tasas de natalidad y mortalidad. Como consecuencia, la tasa real de crecimiento poblacional disminuye conforme aumenta la densidad.

El modelo logístico incorpora explícitamente este principio al introducir la capacidad de carga (K) y al establecer que la tasa de crecimiento poblacional decrece linealmente con el aumento del tamaño poblacional. De este modo, la regulación poblacional surge como una consecuencia directa de la **dependencia de la densidad**, y no como un equilibrio estático, sino como un balance dinámico entre procesos opuestos (Figura 3.31).

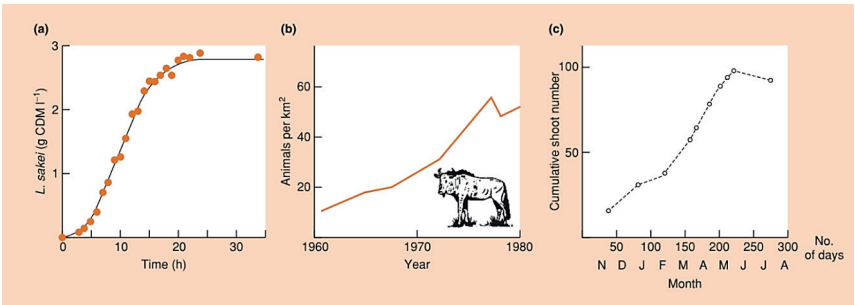


Figura 3.31. Ejemplos reales de crecimiento poblacional en forma de S. (a) La bacteria *Lactobacillus sakei* (medida en gramos de «masa seca celular» (CDM) por litro) cultivada en caldo nutritivo. (Según Leroy y de Vuyst, 2001). (b) La población del gñu *Connochaetes taurinus*, de la región del Serengeti en Tanzania y Kenia, parece estabilizarse tras aumentar desde una baja densidad causada por la peste bovina. (Según Sinclair y Norton-Griffiths, 1982; Deshmukh, 1986). (c) La población de brotes del *Juncus gerardi* anual en un hábitat de marisma salada en la costa oeste de Francia. (Según Bouzille et al., 1997 tomado de Begon et al., 2006).

Mecanismos densodependientes

Los mecanismos densodependientes son aquellos procesos cuyo efecto sobre el crecimiento poblacional se intensifica o debilita en función de la densidad de la población. Entre los más importantes se encuentran:

- **Competencia intraespecífica**: el aumento de la densidad incrementa la competencia por alimento, espacio, refugio y sitios de reproducción, lo que reduce el éxito reproductivo y/o incrementa la mortalidad.
- **Regulación por recursos**: la disponibilidad limitada de recursos conduce a una reducción progresiva de la tasa de natalidad o a un aumento de la mortalidad conforme la población se aproxima a (K).
- **Interacciones biológicas**: aunque no están explícitamente incluidas en el modelo logístico simple, procesos como la depredación, el parasitismo y las enfermedades suelen intensificarse a altas densidades y actuar como factores reguladores.
- **Cambios fisiológicos y conductuales**: el estrés asociado a altas densidades puede alterar la reproducción, el crecimiento individual y la supervivencia.

Estos mecanismos actúan de forma integrada, modificando los componentes demográficos fundamentales, natalidad y mortalidad, y generando una retroalimentación negativa que limita el crecimiento poblacional.

Regulación poblacional como proceso dinámico

Es importante enfatizar que la regulación poblacional no implica que el tamaño de la población permanezca constante en el tiempo. Incluso en poblaciones reguladas, el tamaño poblacional puede fluctuar alrededor de la capacidad de carga como respuesta a variaciones ambientales, perturbaciones externas o cambios internos en la estructura de la población. El modelo logístico clásico representa una aproximación idealizada de este proceso regulatorio.

Variaciones del modelo logístico: retardos, sobrepasos y oscilaciones

Aunque el modelo logístico simple proporciona una primera aproximación al crecimiento regulado, asume que la respuesta de la población a los cambios en densidad es **inmediata**. En poblaciones reales, esta suposición rara vez se cumple. Como resultado, se han desarrollado variaciones del modelo logístico que incorporan **retardos temporales** y generan dinámicas más complejas, como sobrepasos y oscilaciones.

Retardos en la respuesta densodependiente

Un **retardo** ocurre cuando el efecto de la densidad poblacional sobre la natalidad o la mortalidad no se manifiesta de forma instantánea, sino después de un cierto intervalo de tiempo. Estos retardos pueden originarse por diversas razones, entre ellas:

- ciclos de vida largos,
- tiempo necesario para que la escasez de recursos afecte la reproducción,
- acumulación progresiva de estrés o daño fisiológico,
- respuesta retardada de depredadores o patógenos.

Cuando se incorporan retardos al modelo logístico, la población puede continuar creciendo incluso después de haber alcanzado o superado la capacidad de carga.

Sobrepasar de la capacidad de carga

El **sobrepaso** ocurre cuando el tamaño poblacional excede temporalmente la capacidad de carga del ambiente. En este escenario, la población utiliza recursos acumulados o reservas ambientales, pero esta situación no es sostenible. Como consecuencia, el sobrepaso suele ir seguido de una disminución poblacional, a veces abrupta, debido al agotamiento de los recursos o al aumento de la mortalidad.

Este comportamiento no contradice el concepto de regulación poblacional, sino que refleja la naturaleza dinámica y no instantánea de los mecanismos densodependientes.

Oscilaciones poblacionales

Cuando los retardos son suficientemente grandes, el sistema poblacional puede entrar en un régimen de **oscilaciones** alrededor de la capacidad de carga. En lugar de estabilizarse en un valor cercano a (K), la población alterna fases de crecimiento y decrecimiento, generando fluctuaciones periódicas o cuasi-periódicas en el tamaño poblacional (Figura 3.32).

Estas oscilaciones pueden ser:

- **amortiguadas**, cuando la amplitud de las fluctuaciones disminuye con el tiempo hasta alcanzar un equilibrio,
- **persistentes**, cuando las fluctuaciones se mantienen en el tiempo,
- incluso **inestables**, cuando las variaciones aumentan y conducen a colapsos poblacionales.

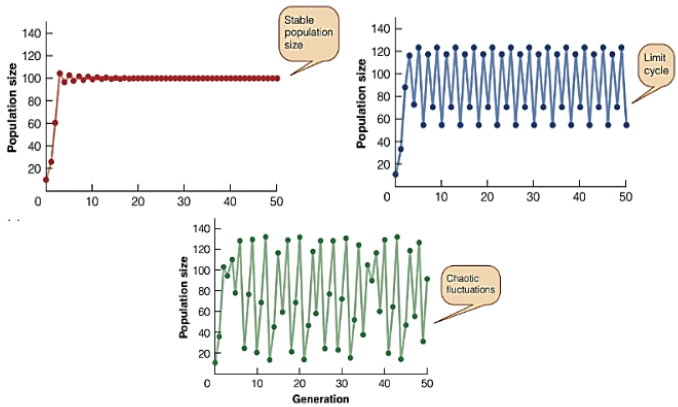


Figura 3.32. Ejemplos de crecimiento poblacional con diferentes oscilaciones (Tomado de Krebs, 2014).

Las variaciones del modelo logístico ponen de manifiesto que la regulación poblacional no es un proceso simple ni uniforme. La dependencia de la densidad, los retardos temporales y la variabilidad ambiental interactúan para producir una amplia gama de dinámicas poblacionales. En este contexto, el modelo logístico clásico debe entenderse como un punto de partida conceptual que permite avanzar hacia interpretaciones más realistas del crecimiento y la regulación de las poblaciones naturales.

En la siguiente figura y tabla 3. se comparan los supuestos de los modelos de crecimiento poblacional exponencial y logístico, con la finalidad de presentar claridad conceptual (Figura 3.33, Tabla 3. 3).

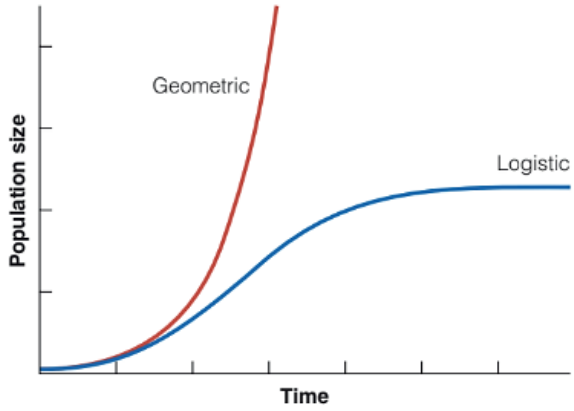


Figura 3.33. Crecimiento poblacional: crecimiento geométrico en un entorno ilimitado y crecimiento logístico (sigmoideo) en un entorno limitado (Tomado de Krebs, 2014).

Tabla 3. 3. Comparación de los modelos de crecimiento exponencial y logístico.

Aspecto	Modelo exponencial	Modelo logístico
Dependencia de la densidad	No existe dependencia de la densidad; la tasa de crecimiento es independiente del tamaño poblacional	Existe dependencia de la densidad; la tasa de crecimiento disminuye conforme aumenta el tamaño poblacional
Tasa de crecimiento (r)	Constante y máxima; representa el potencial intrínseco de crecimiento	Constante, pero su efecto se ve modulado por la densidad poblacional
Capacidad de carga (K)	No considerada	Considerada explícitamente como límite ambiental del crecimiento
Disponibilidad de recursos	Ilimitada y constante	Limitada; disminuye progresivamente conforme aumenta la población
Competencia intraespecífica	Ausente	Presente e intensificada a altas densidades
Población abierta o cerrada	Población cerrada o con inmigración y emigración equilibradas	Población cerrada o con inmigración y emigración equilibradas
Respuesta a cambios en densidad	Inmediata y sin retroalimentación negativa	Inmediata y con retroalimentación negativa
Estructura poblacional	Constante; no se considera estructura por edades ni genética	Constante; no se considera estructura por edades ni genética
Variabilidad ambiental	Ambiente estable y homogéneo	Ambiente estable y homogéneo
Crecimiento a largo plazo	Crecimiento indefinido	Crecimiento limitado que converge a un equilibrio alrededor de (K)
Forma de la curva de crecimiento	Curva exponencial en forma de "J"	Curva sigmoidea en forma de "S"
Realismo ecológico	Muy bajo; modelo puramente idealizado	Moderado; incorpora regulación densodependiente básica

CONSIDERACIONES MODERNAS EN LA MODELIZACIÓN DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL

El modelo de crecimiento logístico, a pesar de su elegancia y simplicidad, representa una idealización de las dinámicas poblacionales. La ecología moderna, apoyada por herramientas estadísticas avanzadas y datos experimentales de alta calidad, ha comenzado a confrontar estos modelos teóricos con la complejidad del mundo real. Un desafío central es que las poblaciones naturales no sólo están limitadas por la capacidad de carga, sino que también están sujetas a fluctuaciones estocásticas, es decir, a variaciones aleatorias inherentes a los procesos demográficos.

Un estudio clave de Rosenbaum y Fronhofer (2023) utilizando microcosmos experimentales con el protista *Tetrahymena thermophila* destaca una distinción fundamental para entender estas fluctuaciones: la diferencia entre error de proceso y error de observación.

- Error de proceso: Se refiere a la variabilidad estocástica real en la dinámica de la población, como las fluctuaciones aleatorias en las tasas de natalidad y mortalidad. Es una característica intrínseca del sistema biológico.

- Error de observación: Representa la imprecisión en la medición del tamaño poblacional. Es una limitación del método de muestreo, no de la población en sí.

Tradicionalmente, los modelos se ajustaban a los datos intentando minimizar la distancia entre la curva teórica y los puntos observados (un método conocido como *trajectory matching*), lo cual asume que toda la variabilidad se debe al error de observación. Sin embargo, Rosenbaum y Fronhofer (2023) demuestran que este enfoque puede llevar a estimaciones sesgadas de los parámetros poblacionales, como la tasa intrínseca de crecimiento (r) y la capacidad de carga (K) .

Para abordar esta complejidad, se han desarrollado enfoques estadísticos más sofisticados, como los modelos de espacio de estados (State-Space Models, SSM). Estos modelos son capaces de separar y estimar simultáneamente tanto el error de proceso como el de observación, proporcionando una representación más fiel de la dinámica poblacional. Los hallazgos sugieren que, aunque los modelos determinísticos como el logístico pueden ser adecuados cuando la estocasticidad ambiental es baja y los datos son precisos, los modelos de espacio de estados ofrecen una robustez y precisión superiores en escenarios más complejos y realistas.

Esta perspectiva moderna no invalida el modelo logístico, sino que lo contextualiza como un pilar fundamental sobre el cual se construyen modelos más detallados que incorporan la incertidumbre y la variabilidad inherentes a los sistemas ecológicos.

MODELOS ALTERNATIVOS DE CRECIMIENTO DENSODEPENDIENTE: EL MODELO DE BEVERTON-HOLT

Si bien el modelo logístico es el más conocido para describir el crecimiento dependiente de la densidad, no es el único. Una alternativa importante es el modelo de Beverton-Holt, que surge de estudios en pesquerías pero es aplicable a una amplia gama de poblaciones.

A diferencia del modelo logístico, donde la tasa de crecimiento *per capita* disminuye linealmente con la densidad, el modelo de Beverton-Holt propone una relación hiperbólica.

La formulación en tiempo continuo del modelo de Beverton-Holt es la siguiente:

$dN/dt = (b/1+\beta N - d)\, N$,

Donde:

- *b* es la tasa de natalidad máxima a baja densidad.
- *d* es la tasa de mortalidad, asumida como constante.
- β es un parámetro que escala la reducción de la natalidad con la densidad.

En este modelo, la tasa de natalidad *per capita* (*b / (1 + \beta N)*) decrece a medida que la población (*N*) aumenta, pero nunca llega a cero. La tasa intrínseca de crecimiento a densidades bajas es r = b - d, y la capacidad de carga es K = r_0 / (\beta d).

Rosenbaum y Fronhofer (2023) compararon directamente el ajuste del modelo logístico y el de Beverton-Holt a datos experimentales. Sus resultados indican que ambos modelos pueden describir adecuadamente los datos de crecimiento de una sola especie, y la elección entre uno y otro puede depender de los mecanismos biológicos subyacentes que regulan la población. Por ejemplo, si la competencia afecta principalmente a la supervivencia (mortalidad), el modelo logístico podría ser más apropiado, mientras que si afecta a la fecundidad (natalidad), el de Beverton-Holt podría ofrecer una mejor descripción.

DEPENSACIÓN Y EL EFECTO ALLEE

Los modelos logísticos y de Beverton-Holt asumen que la tasa de crecimiento *per capita* es máxima cuando la densidad poblacional es muy baja. Sin embargo, en muchas especies, las bajas densidades pueden ser perjudiciales para el crecimiento o la supervivencia, un fenómeno conocido como depensación o efecto Allee. Este efecto puede surgir por diversas razones, como la dificultad para encontrar pareja, la reducción de la defensa cooperativa contra depredadores o la ineficacia en la alimentación en grupo.

Cuando el efecto Allee es lo suficientemente fuerte como para que la tasa de crecimiento *per capita* se vuelva negativa por debajo de un cierto umbral de densidad, se habla de un efecto Allee fuerte, que puede llevar a una población a la extinción si cae por debajo de ese umbral crítico.

Para incorporar este fenómeno, los modelos de crecimiento pueden ser modificados. Por ejemplo, el modelo logístico con un término de efecto Allee se puede formular de la siguiente manera, según lo presentado por Rosenbaum y Fronhofer (2023) :

$dN/dt = (b/1 + \beta N - d - \eta / 1 + \gamma N) N$

Donde:

- η (eta) representa la magnitud del efecto Allee (la máxima reducción en la tasa de crecimiento a baja densidad).

- γ (gamma) controla cómo disminuye el efecto Allee a medida que la densidad aumenta.

La inclusión del efecto Allee es crucial para la biología de la conservación, ya que implica la existencia de umbrales poblacionales por debajo de los cuales la recuperación de una especie amenazada se vuelve improbable sin intervención. Identificar y cuantificar el efecto Allee a partir de datos empíricos es un desafío, ya que requiere observaciones precisas a densidades poblacionales muy bajas, pero es fundamental para predecir la viabilidad de poblaciones pequeñas, (Rosenbaum y Fronhofer, 2023).

MODELOS ESTRUCTURADOS POR EDAD: BASES CONCEPTUALES Y DEMOGRÁFICAS

1. La edad como variable demográfica fundamental

En ecología de poblaciones, la abundancia describe únicamente el número total de individuos que conforman una población; sin embargo, este parámetro, por sí solo, resulta insuficiente para comprender su funcionamiento interno, ya que no proporciona información sobre las diferencias demográficas y biológicas entre los individuos que la integran (Smith y Smith, 2007). En la mayoría de las poblaciones naturales, los individuos no son idénticos ni atraviesan los mismos procesos vitales de manera simultánea. Salvo en casos particulares como muchas plantas anuales y numerosos insectos en los que cada generación completa su ciclo de vida dentro de una misma estación sin coexistir con la siguiente, las poblaciones presentan generaciones superpuestas y, por tanto, una estructura interna definida.

Desde una perspectiva demográfica, esta heterogeneidad se organiza fundamentalmente a partir de la **edad**, entendida no sólo como el tiempo cronológico transcurrido desde el nacimiento o la germinación, sino como una variable que resume la historia de supervivencia y reproducción de un individuo. La edad constituye el criterio central para agrupar individuos en clases con probabilidades similares de supervivencia y fecundidad, lo que la convierte en un eje clave para el análisis poblacional.

La **estructura por edad** se define como la cantidad o proporción de individuos que pertenecen a diferentes clases etarias dentro de una población (Smith y Smith, 2007). Su importancia radica en que las tasas vitales no se distribuyen de manera uniforme a lo largo del ciclo de vida. La reproducción suele restringirse a determinados intervalos de edad, mientras que la mortalidad puede concentrarse en etapas específicas, particularmente en edades tempranas o avanzadas. En consecuencia, las proporciones relativas de los distintos grupos etarios influyen directamente en la velocidad con la que una población crece, se mantiene estable o disminuye.

Desde un enfoque ecológico funcional, las poblaciones suelen dividirse en grandes clases de edad o etapas del ciclo de vida, comúnmente denominadas pre reproductiva, reproductiva y posreproductiva. Un ejemplo clásico es la población humana, que puede clasificarse en individuos jóvenes, adultos en edad reproductiva y laboral, y personas de la tercera edad (Smith y Smith, 2007). No obstante, la duración de cada etapa y su influencia sobre la dinámica poblacional dependen estrechamente del ciclo de vida de la especie. En organismos anuales, la duración de la fase pre reproductiva tiene poca influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional; en contraste, en especies con tiempos de gestación prolongados o maduración tardía, este periodo ejerce un efecto profundo sobre la dinámica demográfica. Las especies de vida corta suelen presentar incrementos poblacionales rápidos y cortos intervalos generacionales, mientras que las especies longevas como elefantes y ballenas, muestran incrementos lentos y amplias separaciones entre generaciones (Smith y Smith, 2007).

Desde el punto de vista demográfico, la edad permite establecer clases discretas (x, x+1, x+2, …) que constituyen la base matemática de las tablas de vida y de los modelos matriciales. En estos enfoques, la edad se maneja como una variable que avanza en intervalos regulares, lo cual resulta particularmente adecuado para poblaciones con reproducción estacional y dinámica en tiempo discreto. Esta formalización conecta directamente la biología del ciclo de vida con la dinámica poblacional y justifica el desarrollo de modelos estructurados por edad.

2. Estimación de la edad en poblaciones naturales

Para describir formalmente la estructura por edad de una población es indispensable contar con métodos que permitan estimar la edad de los individuos. En poblaciones humanas esta tarea resulta relativamente sencilla; sin embargo, en poblaciones naturales representa un desafío metodológico considerable (Smith y Smith, 2007). El método más preciso consiste en marcar individuos jóvenes y dar seguimiento a su supervivencia a lo largo del tiempo, lo que permite conocer con exactitud la edad de cada organismo. No obstante, este enfoque requiere grandes tamaños de muestra y periodos prolongados de observación, lo que lo hace costoso y logísticamente complejo.

Por esta razón, los ecólogos recurren con frecuencia a métodos indirectos, menos precisos, pero operativamente viables. En animales silvestres, la edad puede inferirse a partir del análisis de restos de individuos muertos. En ungulados y otros mamíferos, se emplean criterios como el desgaste y reemplazo dental, los anillos de crecimiento en el cemento de los dientes o los anillos anuales en los cuernos. En aves, los cambios y el desgaste del plumaje permiten distinguir, en ciertas especies, entre individuos jóvenes, subadultos y adultos (Smith y Smith, 2007).

En las plantas, los estudios sobre estructura por edad son relativamente escasos, principalmente debido a la dificultad para determinar la edad real de los individuos y a la distinción entre individuos genéticos (genetes) y ramets clonales. En silvicultura, se ha utilizado el diámetro del tronco a la altura del pecho como un indicador indirecto de edad, bajo el supuesto de que el diámetro aumenta con el tiempo. Sin embargo, este supuesto se cumple principalmente en árboles dominantes del dosel, mientras que los individuos del sotobosque, plantones y juveniles pueden presentar diámetros pequeños pese a tener edades similares a las de árboles grandes, debido a limitaciones de luz, agua o nutrientes (Smith y Smith, 2007). En árboles con crecimiento estacional, el conteo de anillos anuales permite una estimación más precisa de la edad, mientras que en plantas herbáceas de vida corta el marcaje y seguimiento de plántulas sigue siendo el método más confiable.

3. REPRESENTACIÓN DE LA ESTRUCTURA POR EDAD DE UNA POBLACIÓN: ¿QUÉ SON Y PARA QUÉ SIRVEN?

Una herramienta descriptiva fundamental para representar la estructura por edad de una población son las pirámides de edad, las cuales constituyen instantáneas de la población en un momento determinado y muestran los tamaños relativos de los distintos grupos etarios. Estas representaciones reflejan directamente los patrones de mortalidad y reproducción específicos de cada edad, permitiendo visualizar cómo se distribuyen los individuos jóvenes, adultos y viejos dentro de la población (Smith y Smith, 2007).

Las pirámides de edad son representaciones gráficas que organizan a los individuos de una población en clases de edad o estadios ontogenéticos, lo que facilita la comprensión de la estructura poblacional y su dinámica. Desde una perspectiva ecológica, la estructura por edad constituye un componente central de la dinámica poblacional, ya que determina el potencial de crecimiento, la estabilidad demográfica y la respuesta de la población frente a cambios ambientales. En general, una población con una alta proporción de individuos jóvenes tendrá mayor capacidad de aumentar su tamaño en el futuro que una población dominada por individuos adultos o envejecidos (Begon et al., 2006; Krebs, 2014).

Estas representaciones no sólo describen cómo está conformada la población en un momento dado, sino que también permiten inferir procesos demográficos subyacentes, como las tasas de reclutamiento, la supervivencia diferencial entre edades y la presión selectiva que actúa sobre distintos estadios del ciclo de vida (Ricklefs y Miller, 1999). Por esta razón, las pirámides de edad son herramientas clave para interpretar el estado actual de una población y anticipar su posible trayectoria futura.

En ecología, las pirámides de edad pueden construirse con base en edades cronológicas (por ejemplo, años de vida) o utilizando estadios funcionales, como larvas, juveniles y adultos reproductivos. Esto es especialmente relevante en organismos con ciclos de vida complejos, como muchos invertebrados, peces y plantas, donde los estadios del desarrollo tienen funciones ecológicas claramente diferenciadas. En ambos casos, el objetivo es el mismo: comprender cómo se distribuyen los individuos dentro de la población y qué implicaciones tiene esa distribución para su persistencia, crecimiento y regulación a lo largo del tiempo (Figura 3.34) (Begon et al., 2006).

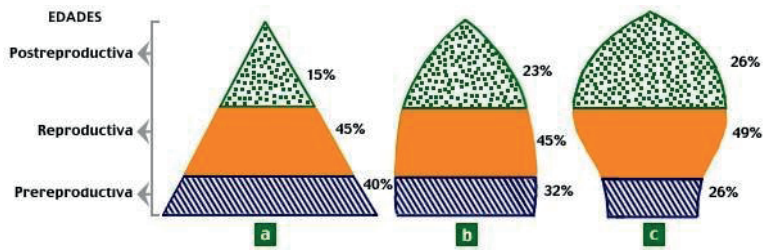


Figura 3.34. Pirámides de una población de acuerdo a sus etapas reproductivas (Tomado de Smith y Smith, 2007).

¿Cómo se interpreta una pirámide de edad?

La forma de la pirámide de edad refleja directamente los patrones de natalidad y mortalidad de la población. Una base amplia indica una alta incorporación de individuos jóvenes, mientras que una base estrecha sugiere un bajo reclutamiento. De manera similar, la presencia o ausencia de individuos en edades avanzadas proporciona información sobre la supervivencia adulta.

TIPOS DE PIRÁMIDES DE EDAD Y SU SIGNIFICADO ECOLÓGICO

De manera general, las pirámides de edad se clasifican en tres tipos básicos según su forma: **expansiva**, **estacionaria** y **regresiva**. Cada una refleja combinaciones particulares de natalidad, mortalidad y supervivencia, y se asocia con distintos estados dinámicos de la población (Figura 3.35).

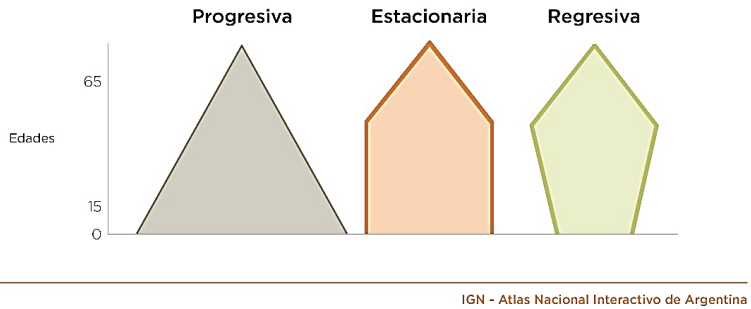


Figura 3.35. Pirámides de población y sus formas generales (Tomado de https://ide.ign.gob.ar/portal/apps).

Pirámide de edad expansiva: poblaciones en crecimiento

La pirámide de edad expansiva se caracteriza por una base muy ancha y un estrechamiento progresivo hacia las edades mayores. Esta forma indica que la población produce una gran cantidad de individuos jóvenes, lo que se traduce en una alta proporción de organismos en los primeros grupos etarios. Sin embargo, también refleja que muchos de estos individuos no alcanzan la edad adulta, debido a una elevada mortalidad en los primeros estadios del ciclo de vida (Figura 3.36).

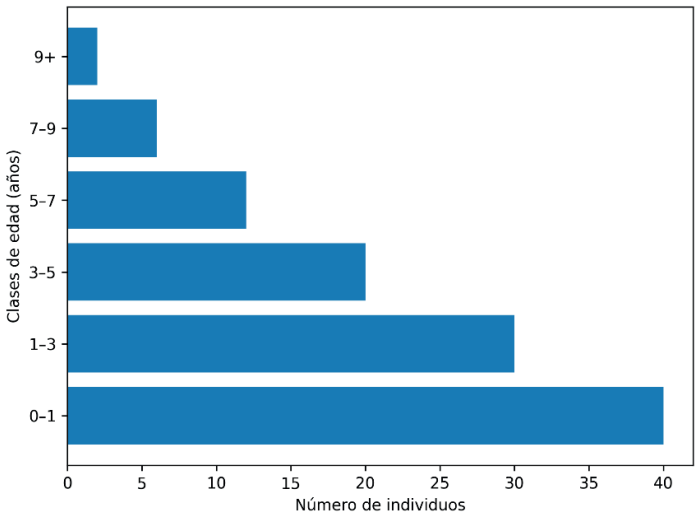


Figura 3.36. Representación teórica de una pirámide de edad expansiva, caracterizada por una base amplia que indica una alta proporción de individuos jóvenes y un estrechamiento progresivo hacia las edades mayores. Este tipo de estructura es típico de poblaciones con altas tasas de natalidad y elevada mortalidad en los primeros estadios de vida, y se asocia con un alto potencial de crecimiento poblacional.

Este tipo de estructura es típico de poblaciones con altas tasas de natalidad y elevada mortalidad temprana, un rasgo común en muchas especies con estrategias de historia de vida tipo *r* (Begon et al., 2006). Desde una perspectiva ecológica, una pirámide expansiva sugiere que la población tiene un alto potencial de crecimiento, siempre que las condiciones ambientales permitan que una fracción suficiente de los individuos jóvenes sobreviva hasta alcanzar la madurez reproductiva.

Las pirámides expansivas son frecuentes en poblaciones que colonizan ambientes nuevos o perturbados, así como en especies con reproducción masiva y poco o nulo cuidado parental. Este patrón es común en numerosos insectos, peces y plantas anuales, donde la producción de grandes cantidades de descendencia compensa las altas tasas de mortalidad temprana y favorece el rápido incremento poblacional cuando las condiciones son favorables (Ricklefs y Miller, 1999; Begon et al., 2006).

Ejemplo ecológico: una población de peces estuarinos con desove masivo presenta muchos huevos y larvas, pero solo una fracción pequeña sobrevive hasta la edad adulta. La pirámide resultante muestra una base amplia y una cima estrecha. En la Figura 3.37, se presenta con fines didácticos las tres formas de pirámides de edad en poblaciones humanas con datos reales.

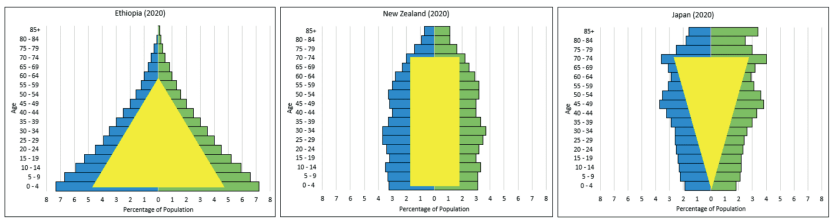


Figura 3.37. Ejemplo de pirámides de edad en poblaciones humanas construidas a partir de datos reales que ilustran los tres patrones generales de estructura poblacional: expansivo, estacionario y regresivo. Estas representaciones permiten comparar cómo las diferencias en natalidad y mortalidad se reflejan en la forma de la pirámide.

Pirámide de edad estacionaria: poblaciones estables

La pirámide de edad estacionaria presenta una base de tamaño similar a los grupos de edades intermedias, con una reducción gradual en las clases más viejas (Figura 3.38). Esta forma indica que las tasas de natalidad y mortalidad se encuentran aproximadamente equilibradas, de modo que la cantidad de individuos que nacen es cercana a la cantidad de individuos que mueren. Como resultado, el tamaño poblacional se mantiene relativamente constante a lo largo del tiempo (Krebs, 2014).Desde una perspectiva ecológica, este tipo de estructura se asocia con poblaciones que se encuentran cercanas a la capacidad de carga del ambiente. En estas condiciones, la competencia por recursos y otros mecanismos de regulación densodependiente actúan limitando el crecimiento poblacional y manteniendo un estado de estabilidad demográfica.

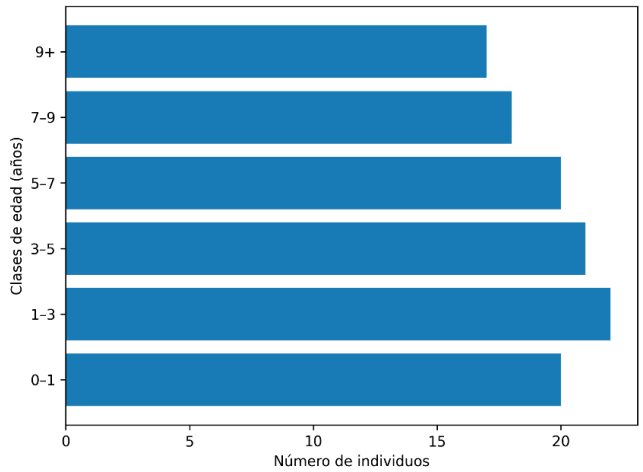


Figura 3.38. Modelo teórico de una pirámide de edad estacionaria, donde las clases de edad jóvenes y adultas presentan tamaños similares, lo que refleja un equilibrio aproximado entre natalidad y mortalidad. Esta estructura es característica de poblaciones estables que se encuentran cerca de la capacidad de carga del ambiente.

Las pirámides estacionarias son características de poblaciones estables de vertebrados, plantas perennes y otros organismos con ciclos de vida largos, en los que la supervivencia adulta es relativamente alta y la reproducción está regulada por factores ambientales y biológicos (Begon et al., 2006). Este tipo de estructura refleja poblaciones que persisten en el tiempo sin presentar incrementos o disminuciones marcadas en su tamaño.

Ejemplo ecológico: una población de mamíferos medianos o de plantas perennes que habita un ecosistema poco perturbado suele presentar una pirámide de edad cercana al estado estacionario, lo que evidencia una dinámica poblacional regulada por la disponibilidad de recursos y las interacciones intraespecíficas. En la Figura 3.39, se presenta con fines didácticos las tres formas de pirámides de edad en poblaciones humanas y datos reales.

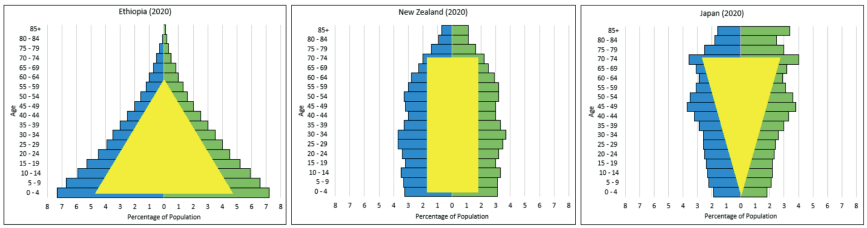


Figura 3.39. Ejemplo de pirámides de edad en poblaciones humanas construidas a partir de datos reales que ilustran los tres patrones generales de estructura poblacional: expansivo, estacionario y regresivo. Estas representaciones permiten comparar cómo las diferencias en natalidad y mortalidad se reflejan en la forma de la pirámide.

Pirámide de edad regresiva o constrictiva: poblaciones en declive

La pirámide de edad regresiva o constrictiva se distingue por una base estrecha y una mayor proporción de individuos en edades adultas y viejas, junto con una baja representación de individuos juveniles (Figura 3.40). Esta estructura indica un bajo reclutamiento, es decir, una incorporación reducida de nuevos individuos a la población. Este patrón suele estar asociado con bajas tasas de reproducción, alta mortalidad temprana o con el deterioro de las condiciones ambientales que afectan la supervivencia de los estadios iniciales del ciclo de vida (Smith y Smith, 2007).

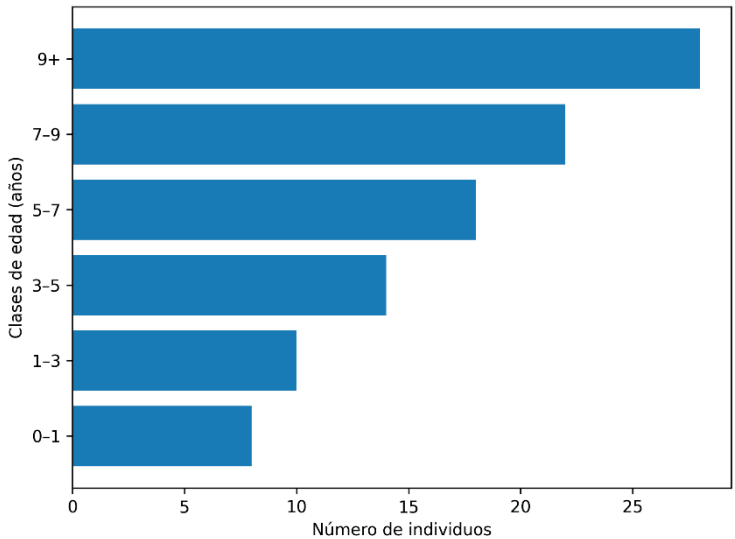


Figura 3.40. Representación teórica de una pirámide de edad regresiva, distinguida por una base estrecha y una mayor proporción relativa de individuos adultos y viejos. Este patrón indica un bajo reclutamiento de individuos jóvenes y suele asociarse con poblaciones en declive o sometidas a condiciones ambientales desfavorables.

Desde una perspectiva ecológica, una pirámide regresiva constituye una señal de advertencia, ya que sugiere que la población podría encontrarse en declive. Cuando la escasa incorporación de individuos jóvenes no compensa la mortalidad de los adultos, el tamaño poblacional tiende a disminuir con el tiempo. Este tipo de estructura es frecuente en poblaciones sometidas a presiones antrópicas intensas, como la sobreexplotación, la fragmentación del hábitat, la contaminación o cambios ambientales abruptos, y resulta particularmente relevante en estudios de conservación y manejo de recursos naturales (Ricklefs y Miller, 1999; Krebs, 2014).

Las pirámides regresivas reflejan poblaciones con una dinámica demográfica comprometida, en las que la persistencia a largo plazo depende de la recuperación de las tasas de reproducción y del mejoramiento de las condiciones ambientales que favorezcan la supervivencia de los individuos jóvenes.

Ejemplo ecológico: poblaciones de peces sometidas a sobrepesca o especies vegetales que habitan en ambientes fragmentados suelen presentar pirámides de edad regresivas, caracterizadas por la escasez de juveniles y el predominio de individuos adultos. En la Figura 3.41, se presenta con fines didácticos las tres formas de pirámides de edad en poblaciones humanas y datos reales.

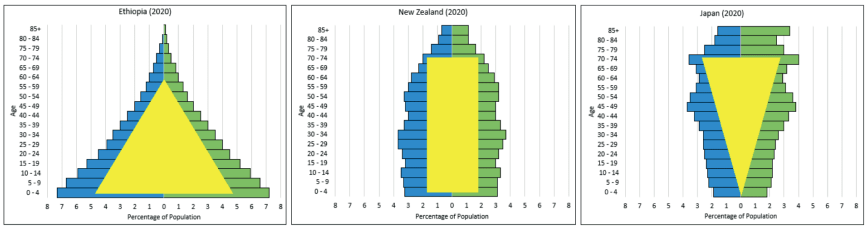


Figura 3.41. Ejemplo de pirámides de edad en poblaciones humanas construidas a partir de datos reales que ilustran los tres patrones generales de estructura poblacional: expansivo, estacionario y regresivo. Estas representaciones permiten comparar cómo las diferencias en natalidad y mortalidad se reflejan en la forma de la pirámide.

Importancia ecológica de las pirámides de edad

El análisis de las pirámides de edad permite evaluar el estado demográfico de una población y anticipar su trayectoria futura. La forma general de la pirámide refleja el equilibrio entre natalidad y mortalidad, y proporciona información clave sobre el potencial de crecimiento o disminución poblacional. En términos generales, una población con una estructura predominantemente juvenil tiene mayor probabilidad de crecer, mientras que una población dominada por individuos adultos o senescentes puede experimentar estabilidad temporal o un declive a mediano plazo (Figura 3.42) (Begon et al., 2006).

Las pirámides de edad también permiten diferenciar poblaciones con estructuras expansivas, estacionarias o regresivas, lo que resulta fundamental para interpretar su dinámica. Mientras que una estructura expansiva se asocia con altas probabilidades de crecimiento poblacional, una estructura regresiva indica un riesgo potencial de disminución o desaparición local si no se incrementa la incorporación de nuevos individuos.



Figura 3.42. Pirámides de población y sus formas según el modelo de Transición Demográfica (Tomado de Zaragozí et al.).

Desde una perspectiva ecológica más amplia, estas representaciones son esenciales para comprender la relación entre la estructura poblacional y procesos ecológicos clave, como la competencia intraespecífica, la depredación selectiva por edad y la respuesta de las poblaciones ante perturbaciones ambientales. En conjunto con otras herramientas demográficas, como las tablas de vida y las curvas de supervivencia, las pirámides de edad constituyen un marco integrador para el análisis de la dinámica de las poblaciones naturales (Krebs, 2014).

Finalmente, las pirámides de edad son herramientas clave en estudios de ecología aplicada, conservación y manejo de recursos naturales, ya que permiten identificar poblaciones vulnerables y evaluar el impacto de perturbaciones ambientales, como la sobrepesca, la pérdida de hábitat o el cambio climático. Su análisis facilita la toma de decisiones orientadas al manejo sostenible y a la conservación de las poblaciones naturales (Figura 3.43) (Krebs, 2014; Begon et al., 2006).

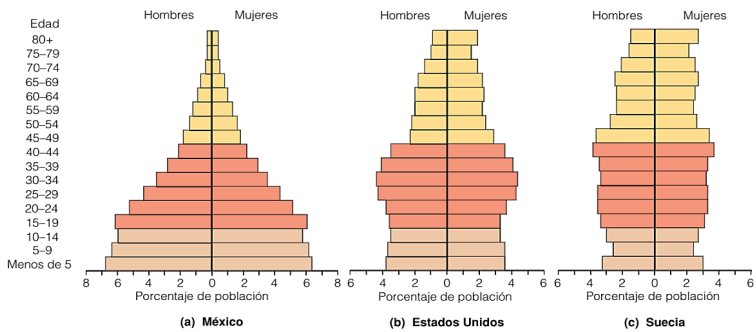


Figura 3.43. Pirámides de edad para tres poblaciones humanas en 1989. (a) México muestra una población en aumento. Una amplia base de jóvenes entrarán en las clases de edad reproductiva. (b) La pirámide de edad de los Estados Unidos posee una forma menos cónica. Las clases de edad más jóvenes ya no son las más grandes. (c) La pirámide de edad de Suecia es la típica de una población que se acerca a una tasa de crecimiento cero (Tomada de Smith y Smith, 2007).

En poblaciones vegetales, la distribución por clases de edad suele estar fuertemente sesgada, ya que los árboles dominantes del dosel pueden inhibir el establecimiento y la supervivencia de individuos jóvenes. En estos casos, una o dos clases de edad dominan el sitio hasta que mueren o son removidas, permitiendo posteriormente el acceso de las clases jóvenes a recursos clave y desencadenando nuevos pulsos de crecimiento.

4. ESTRUCTURA POBLACIONAL Y HETEROGENEIDAD INDIVIDUAL

Si todos los individuos de una población fueran idénticos, bastaría con contabilizar su número total para caracterizarla. No obstante, en la mayoría de las poblaciones animales y vegetales existen diferencias significativas entre los individuos que influyen en sus probabilidades presentes y futuras de supervivencia y reproducción. Por ejemplo, los individuos de mayor tamaño suelen presentar mayores tasas de supervivencia, producir un mayor número de crías, a veces de mayor tamaño, y mostrar tasas de crecimiento más lentas (Rees y Ellner, 2009). En este contexto, describir la estructura poblacional, entendida como el número de individuos en cada clase, resulta esencial para comprender y predecir los cambios poblacionales a lo largo del tiempo.

5. BASES CONCEPTUALES DE LOS MODELOS ESTRUCTURADOS POR EDAD

Sobre estas bases se desarrollan los **modelos estructurados por edad**, particularmente relevantes para poblaciones que habitan ambientes estacionales y cuya dinámica se describe en tiempo discreto. El origen histórico de este enfoque se remonta a los trabajos del matemático Leonhard Euler (1707–1783), quien estableció las bases formales del análisis demográfico por edad. Estos modelos se consideran habitualmente antes de abordar formulaciones alternativas en las que los individuos se caracterizan por etapas del ciclo de vida, como semillas frente a plantas con flor o larvas frente a adultos (Rees y Ellner, 2009).

En su formulación más simple, los modelos estructurados por edad asumen que la probabilidad de supervivencia y reproducción de cada individuo depende exclusivamente de su edad, sin considerar efectos de la densidad poblacional. Además, suelen contabilizar únicamente a las hembras, bajo el supuesto de que la disponibilidad de parejas no limita la reproducción, y asumen que todos los nacimientos ocurren en un único pulso inmediatamente antes del censo poblacional, lo que se conoce como **censo posreproductivo** (Rees y Ellner, 2009).

Sobre estos supuestos se construyen dos herramientas fundamentales del análisis demográfico de poblaciones estructuradas por edad: **la tabla de vida y la matriz de Leslie**, las cuales permiten describir, analizar y proyectar la dinámica poblacional a partir de la variación de las tasas vitales con la edad.

TABLA DE VIDA

1. La edad como variable demográfica fundamental

Definición ecológica de edad

En ecología de poblaciones, la **edad** es una variable demográfica fundamental que permite describir, comparar y analizar las diferencias en supervivencia y reproducción entre los individuos que conforman una población. Desde un punto de vista estrictamente demográfico, la edad puede definirse como el tiempo transcurrido desde el nacimiento, la eclosión o la germinación de un organismo, lo que se conoce como **edad cronológica**. Sin embargo, en términos ecológicos, esta definición puede resultar insuficiente, ya que individuos con la misma edad cronológica pueden diferir considerablemente en su estado de desarrollo, condición fisiológica y capacidad reproductiva.

Por esta razón, en muchos estudios se distingue entre **edad cronológica** y **edad fisiológica**. La edad fisiológica hace referencia al estado funcional del organismo, el cual puede estar determinado por factores como el crecimiento, la madurez sexual o el desgaste acumulado, y no necesariamente coincide con el tiempo calendario. Esta distinción es particularmente relevante en organismos cuyo crecimiento o desarrollo depende fuertemente de las condiciones ambientales.

Desde el punto de vista metodológico, la edad puede tratarse como una **variable continua**, cuando se mide de manera precisa a lo largo del tiempo, o como una **variable discreta**, cuando se agrupa en clases o intervalos (por ejemplo, edades anuales). En ecología de poblaciones, el tratamiento discreto de la edad es el más común, ya que facilita la construcción de modelos demográficos y tablas de vida.

Es importante diferenciar el concepto de edad de otros criterios de clasificación poblacional, como los **estadios de desarrollo** y las **clases de tamaño**. Los estadios se refieren a fases cualitativamente distintas del ciclo de vida (por ejemplo, larva, juvenil, adulto), mientras que las clases de tamaño agrupan individuos con dimensiones corporales similares. Aunque estos criterios pueden utilizarse cuando la edad no es observable, la edad sigue siendo la variable central en los enfoques demográficos clásicos, particularmente en la construcción de la tabla de vida.

Importancia de la edad en ecología de poblaciones

La relevancia de la edad en ecología de poblaciones radica en que los procesos demográficos básicos como la supervivencia y la reproducción, **varían sistemáticamente a lo largo del ciclo de vida**. La probabilidad de que un individuo sobreviva no es constante con la edad, ni tampoco lo es su capacidad reproductiva. En muchas especies, la mortalidad es elevada en las primeras etapas del desarrollo, disminuye durante la etapa adulta y vuelve a incrementarse en edades avanzadas.

De manera similar, la reproducción suele estar restringida a intervalos específicos de edad. Los individuos jóvenes generalmente no se reproducen, mientras que los individuos adultos presentan tasas reproductivas que pueden variar con la edad y disminuir conforme se aproximan a la senescencia. Esta relación directa entre edad, supervivencia y fecundidad convierte a la edad en el eje estructurante de la dinámica poblacional.

En este contexto, la edad constituye la **base de la estructura poblacional**, ya que determina la proporción relativa de individuos que contribuyen activamente al crecimiento de la población y aquellos que representan una carga demográfica desde el punto de vista reproductivo (Figura 3.44).

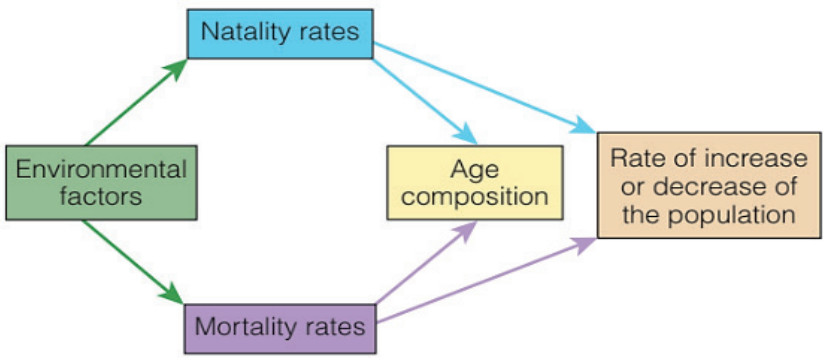


Figura 3.44. Relaciones entre la natalidad, la mortalidad y la composición por edad de las poblaciones. Cuando una o ambas de estas tasas cambian, la composición por edad también debe cambiar (Tomado de Krebs, 2014).

ESTRUCTURA POR EDADES DE UNA POBLACIÓN

La **estructura por edades** de una población se define como la distribución de los individuos en diferentes clases de edad en un momento determinado. Esta estructura refleja tanto la historia demográfica pasada como las condiciones ecológicas actuales que afectan la supervivencia y la reproducción.

Las poblaciones pueden presentar **generaciones discretas**, en las que los individuos de una generación no coexisten con los de la siguiente, o **generaciones sobrepuestas**, en las que individuos de distintas edades conviven simultáneamente. La mayoría de las poblaciones naturales presentan generaciones superpuestas, lo que hace indispensable el análisis por edades para comprender su dinámica.

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, la estructura por edades tiene profundas implicaciones, ya que influye en la velocidad de crecimiento poblacional, en la estabilidad demográfica y en la respuesta de la población a perturbaciones ambientales. La necesidad de describir y cuantificar esta estructura es precisamente lo que justifica la existencia de herramientas formales como la **tabla de vida**, organizada explícitamente en función de la edad.

2. LA DEMOGRAFÍA Y EL SURGIMIENTO DE LAS TABLAS DE VIDA

Demografía: definición y alcance en ecología

La **demografía** es el estudio de cómo están estructuradas las poblaciones y de cómo cambian a lo largo del tiempo (Carabias et al., 2009). El término proviene de los vocablos griegos *demos* (δεμος, grupo o pueblo) y *graphein* (γραφειν, escribir o registrar) y en sus orígenes se limitaba al estudio de poblaciones humanas (Carabias et al., 2009).

Con el desarrollo de la ecología como disciplina científica, particularmente a partir de principios del siglo XX, los ecólogos comenzaron a aplicar los conceptos y métodos demográficos al estudio de poblaciones de animales, plantas, hongos, protistas y bacterias. En este contexto, la demografía ecológica se centra en el análisis de los cambios en el tamaño poblacional (*N*) como resultado de cuatro parámetros fundamentales: los nacimientos (*b*), las muertes (*m*), las inmigraciones (*i*) y las emigraciones (*e*) (Carabias et al., 2009).

2.2 Origen histórico de las tablas de vida

Las **tablas de vida** fueron desarrolladas originalmente por demógrafos humanos, en particular aquellos vinculados a compañías de seguros de vida, cuyo interés principal era estimar la esperanza de vida de las personas en función de su edad al momento de contratar un seguro (Pianka, 1994; Krebs, 2014). Como consecuencia, existe una extensa literatura sobre tablas de vida humanas, mientras que la información disponible para otras especies es considerablemente menor (Krebs, 2014).

La incorporación formal de las tablas de vida a la ecología se atribuye a Raymond Pearl, quien introdujo este enfoque a los ecólogos en 1921, y posteriormente describió los patrones generales de supervivencia (Pearl, 1928 citado en Krebs, 2014). No obstante, fue Deevey (1947), en su trabajo *Life tables for natural populations of animals*, quien visualizó de manera explícita el potencial de las tablas de vida desarrolladas por los demógrafos humanos para su aplicación en poblaciones animales, con objetivos ecológicos distintos a los de la demografía humana (Odum, 1972; Cox, 1976; Rabinovich, 1978, 1980; Southwood, 1991).

3. CONCEPTO Y DEFINICIÓN FORMAL DE LA TABLA DE VIDA

Definición de tabla de vida

La **tabla de vida**, también conocida como **cuadro de vida**, es un arreglo de hileras y columnas en forma de tabla en el que se presentan de manera sinóptica, sintética y cuantitativa las características poblacionales organizadas por edades (Odum, 1972). Esta herramienta resume la información demográfica esencial de una población y permite, en conjunto con la tabla de fertilidad, obtener los parámetros más importantes relacionados con el crecimiento poblacional (Rabinovich, 1978, 1980).

A diferencia de otros métodos demográficos que requieren múltiples visitas al área de estudio para estimar la densidad total de la población sin distinguir edad o sexo, la construcción de una tabla de vida puede basarse en un solo muestreo, siempre que se identifiquen y cuantifiquen todas las edades presentes y el número de organismos correspondiente a cada una. Por esta razón, los resultados de una tabla de vida son estrictamente aplicables al momento temporal en que se realizó el muestreo.

Objetivos ecológicos de la tabla de vida

Una de las herramientas demográficas más utilizadas en ecología es la tabla de vida, ya que permite registrar los principales parámetros demográficos de una población, particularmente la supervivencia y la reproducción (Carabias et al., 2009). Para su elaboración, es necesario dividir previamente a la población en categorías de edad; cuando esto no es posible, pueden emplearse categorías de tamaño o estadios de desarrollo.

En cada categoría de edad se registran las probabilidades de supervivencia y la fecundidad de los individuos, lo que permite evaluar el crecimiento poblacional y calcular parámetros demográficos fundamentales (Carabias et al., 2009). De este modo, la tabla de vida constituye el vínculo operativo entre la estructura por edades y la dinámica poblacional.

4. TIPOS DE TABLAS DE VIDA

Tabla de vida de cohorte (horizontal o dinámica)

La **tabla de vida de cohorte**, también denominada específica por edades u horizontal, representa los eventos que le ocurren a un grupo de individuos que tienen la misma edad cronológica, es decir, una cohorte (Deevey, 1947; Brower y Zar, 1984). Al dar seguimiento a esta cohorte a lo largo del tiempo, se obtiene un registro directo de los eventos demográficos que la afectan, particularmente la mortalidad y la supervivencia (Rabinovich, 1978, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991).

Este tipo de tabla permite cuantificar directamente la fecundidad (m_x), ya que es posible registrar el número de descendientes producidos por los individuos al alcanzar la edad reproductiva (Carabias et al., 2009). Sin embargo, su principal limitación radica en la gran cantidad de tiempo y esfuerzo requeridos para seguir a los individuos desde su nacimiento hasta la muerte del último miembro de la cohorte (Figura 3.45) (Krebs, 2014).

Tabla de vida estática (vertical o temporal)

La **tabla de vida estática**, también conocida como temporal, actual o vertical, se basa en la estructura de edades de una población en un momento específico y se construye a partir de una cohorte hipotética o imaginaria (Rabinovich, 1978, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991). Su elaboración parte de una estimación muestral o censal y asume que la población es estacionaria y presenta generaciones superpuestas (Figura 3.45).

En este enfoque, se supone que la estructura de edades observada refleja el comportamiento de una cohorte a lo largo del tiempo. Por ejemplo, si se observan 193 individuos de dos años de edad y 125 de tres años, se infiere que aproximadamente el 46 % de los individuos murió al pasar de una edad a la siguiente (Carabias et al., 2009). No obstante, en este tipo de tablas no siempre se dispone de información directa sobre la reproducción de los individuos.

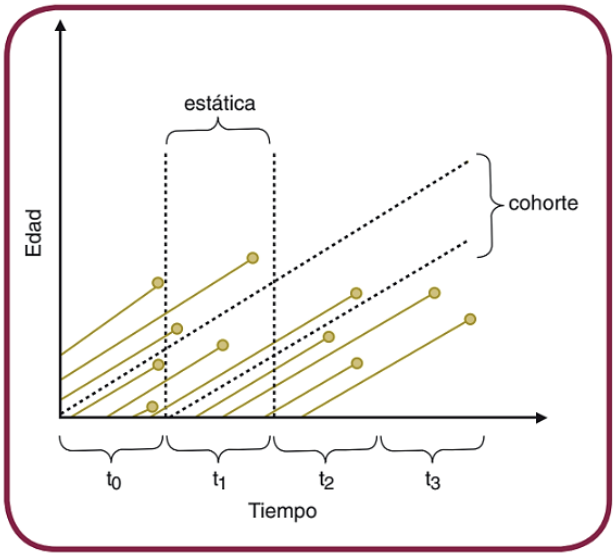


Figura 3.45. En esta gráfica se representa a una población. Cada línea refleja la trayectoria de vida de un individuo, y el punto al final de cada línea representa el momento de la muerte. Las formas de obtener los datos para elaborar una Tabla de vida (de cohorte y estática) se señalan con las líneas punteadas (Tomado de Carabias et al., 2009).

Comparación conceptual entre ambos tipos

La diferencia fundamental entre las tablas de vida de cohorte y las estáticas radica en el tipo de datos que utilizan. Las primeras se basan en el seguimiento temporal de un grupo de individuos, mientras que las segundas utilizan una "fotografía" de la estructura poblacional y trabajan bajo la hipótesis de que esta refleja el comportamiento pasado de la población (Carabias et al., 2009; Caughley, 1977 citado en Krebs, 2014).

Ambos tipos de tablas serían idénticos únicamente si el ambiente no cambiará de un año a otro y la población se encontrara en equilibrio, una condición que rara vez se cumple en poblaciones naturales (Krebs, 2014).

5. COMPONENTES Y PARÁMETROS DE UNA TABLA DE VIDA

Columnas fundamentales

Las principales columnas de una tabla de vida incluyen la edad (x), la supervivencia (l_x), la mortalidad (d_x) y la fecundidad (m_x). Entre estas, l_x y m_x son particularmente relevantes, ya que su combinación permite evaluar el desempeño demográfico de la población (Carabias et al., 2009).

Las columnas de una tabla de vida varían según el autor a consultar, pero las más generales según Odum (1972), Emlen (1973), Cox (1976), Rabinovich (1978, 1980), Brower y Zar (1984), Begon y Mortimer (1981), Vandermeer (1981), Southwood (1991) y Krebs, (1994), son:

***x,* edad o intervalo de edad**. Representa las diferentes edades o intervalos de edad de las que consta la población o la cohorte. Este parámetro es obtenido en el campo y de estudios biológicos para determinar las diferentes edades de una población, como determinación de marcas de crecimiento en vértebras, escamas otolitos; modelos estadísticos como los de Casie, etc.

***n_x*, número de sobrevivientes en la edad o intervalo de edad "*x*".** Representa el número de individuos vivos en cada una de las edades o intervalos de edad que existen en la población. Este parámetro es obtenido del campo, al cuantificar el número de individuos según las edades establecidas anteriormente.

***l_x*, proporción de organismos que sobreviven a la edad o intervalo de edad "*x*".** Se calcula con la siguiente expresión:

$$l_x = \frac{n_x}{n_0}$$

Donde:

n_x = número de individuos a la edad " x "

n_o = número de individuos al inicio de la cohorte o de la tabla de vida

Esta columna es una de las más importantes para los ecólogos de poblaciones animales ya que es la probabilidad de supervivencia de los individuos, es decir, *representa la proporción de individuos que estarán vivos en una cierta edad en relación con el número inicial de la cohorte (edad primera)*.

***d_x*, número de individuos que mueren durante la edad o el intervalo de edad x +1**. Para calcular esta columna se usa:

$$d_x = l_x - l_{x+1}$$

Donde:

l_x = supervivencia de la edad x

l_{x+1} = supervivencia de la edad x + 1

***q_x*, tasa de mortalidad durante el intervalo de edad x al x + 1**. Este parámetro proporciona la tasa de mortalidad de la población y representa la probabilidad de morir al pasar de una edad a otra.

$$q_x = \frac{d_x}{l_x}$$

Donde:

d_x = número de individuos que mueren durante la edad o el intervalo de edad x al x+1

l_x = sobrevivientes de la edad x

***L_x*, número promedio de individuos que viven durante la edad o el intervalo de edad x al x + 1**. Este parámetro es una medida de supervivencia entre dos edades sucesivas y se le denomina distribución de edades estacionaria, se calcula de la siguiente forma:

$$L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$$

Donde:

l_x = supervivencia de la edad x

l_{x+1} = supervivencia de la edad x + 1

***T_x*, número total de días que le quedan por vivir a los individuos de la edad o intervalo de edad x.** Este parámetro se evalúa haciendo una sumatoria del número promedio de individuos (L_x) de abajo hacia arriba.

$$T_x = \sum_{m}^{x} L_x$$

Donde:

x = edad o intervalo de edad

m = edad máxima alcanzada

L_x = número promedio de individuos que viven durante la edad o intervalo x al x + 1

***e_x*, esperanza media de vida.** Cuanto le queda por vivir a los organismos de la edad x, expresada en unidades de tiempo según como se halla definido la edad (día, mes, año, etc).

Este es otro de los parámetros importantes para los ecólogos poblacionales ya que indica el tiempo que le espera por vivir a un organismo de cierta edad. Se evalúa de la siguiente forma:

$$e_x = \frac{T_x}{l_x}$$

Donde:

T_x = número total de días que quedan por vivir a los individuos de la edad o intervalo de edad x

lx = sobrevivencia de la edad o intervalo de edad x

Si la tabla se trabajó con intervalo de edad, el valor obtenido en esta columna se multiplicará por las unidades que involucran el intervalo.

La mayor parte de la tendencia de las curvas de la esperanza de vida en función de la edad suelen ser de tipo decreciente, pero suelen manifestar ciertos máximos o pequeños picos que demuestran cuáles son las edades críticas de la población en términos de los riesgos de mortalidad.

Parámetros derivados

A partir de l_x y m_x se calcula la **tasa reproductiva neta (R_0)**, que indica el número promedio de descendientes que se espera que produzca una hembra a lo largo de su vida y representa la tasa a la que la población se multiplica de una generación a otra (Carabias et al., 2009). Asimismo, se estima el **tiempo generacional (TG)**, definido como el tiempo promedio entre el nacimiento de un individuo y el nacimiento de su descendencia (Carabias et al., 2009).

6. CURVAS DE SUPERVIVENCIA

Construcción de la curva de supervivencia

La representación gráfica de la supervivencia en función de la edad constituye una de las herramientas clásicas y más informativas del análisis demográfico. Al graficar los valores de la supervivencia específica por edad (l_x) contra la edad de los individuos se obtienen las denominadas **curvas de supervivencia** o **curvas (l_x)**, las cuales describen el patrón de pérdida de individuos a lo largo del ciclo de vida de una población (Figura 3.46) (Odum, 1972; Boughey, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

Estas curvas derivan directamente de la información contenida en una **tabla de vida**, ya que sintetizan gráficamente las probabilidades de supervivencia de los individuos conforme envejecen. Su análisis permite identificar en qué etapas del ciclo de vida la mortalidad es más intensa y cómo dicha mortalidad se distribuye a lo largo del tiempo, proporcionando una base conceptual indispensable para la formulación posterior de modelos estructurados por edad, incluyendo los modelos matriciales (Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994).

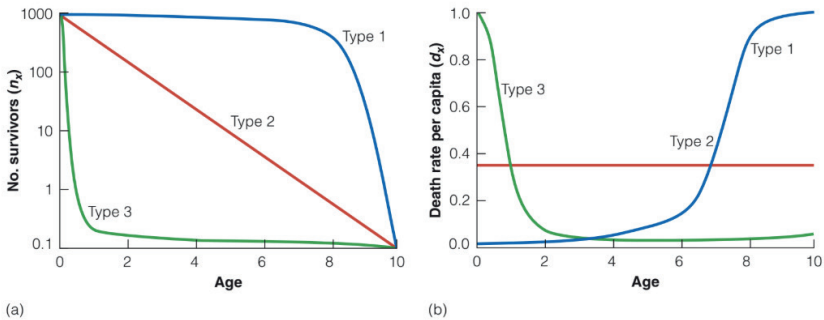


Figura 3.46. Tipos de curvas de supervivencia. (a) Curvas de supervivencia hipotéticas (nx). (b) Curvas de tasa de mortalidad (dx) correspondientes a estas curvas de supervivencia hipotéticas. Las curvas de tipo 2 (rojas) muestran una tasa de supervivencia constante con respecto a la edad. Las curvas de tipo 1 (azules) muestran una mortalidad creciente en etapas avanzadas de la vida, y las de tipo 3 (verdes) muestran la mortalidad más alta en etapas tempranas de la vida. (Según Pearl, 1928 tomado de Krebs, 2014).

TIPOS CLÁSICOS DE CURVAS (I, II Y III)

Desde un punto de vista clásico, se reconocen **cuatro tipos ideales de curvas de supervivencia**, aunque en muchos textos se describen únicamente tres. Estas curvas representan patrones extremos y simplificados, útiles como marcos de referencia teóricos para interpretar la dinámica real de las poblaciones naturales.

La **curva de supervivencia tipo I** se caracteriza por una probabilidad de supervivencia elevada y casi constante durante las etapas tempranas, juveniles y adultas de la vida, seguida de un incremento abrupto de la mortalidad en edades avanzadas. En este caso, la mayoría de los individuos sobreviven hasta alcanzar edades cercanas al máximo de vida, concentrándose las muertes en los individuos viejos (Figura 3.47).

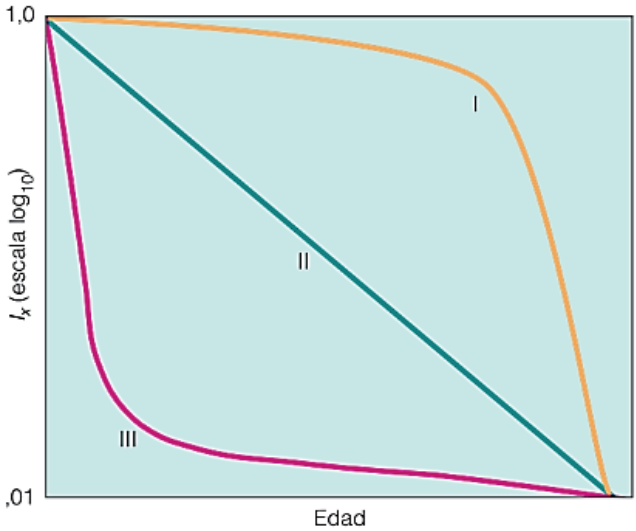


Figura 3.47. Clasificación de las curvas de supervivencia. El tipo I (convexo), representado quizás por los humanos en países ricos, los animales mimados en un zoológico o las hojas de una planta, describe la situación en la que la mortalidad se concentra al final de la esperanza de vida máxima (Según Pearl, 1928; Deevey, 1947, tomado de Smith y Smith,2007).

Este patrón refleja una supervivencia alta en edades tempranas y una mortalidad elevada en edades tardías, y ha sido descrito para el ser humano y otros mamíferos con alto cuidado parental. Sin embargo, este tipo de supervivencia es relativamente raro en la naturaleza, ya que incluso en estas especies suele existir cierta mortalidad en las primeras etapas del desarrollo (Figura 3.48) (Odum, 1972; Boughey, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994; Pearl, 1928; Carabias et al., 2009; Krebs, 2014).

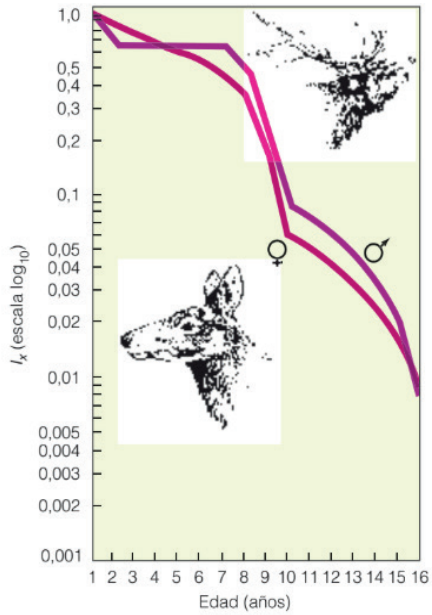


Figura 3.48. Comparación de las curvas de supervivencia para el ciervo europeo (Cervus elaphus) hembra y macho(Tomado de Smith y Smith,2007).

La **curva de supervivencia tipo II** describe poblaciones en las que la mortalidad actúa de manera aproximadamente constante a lo largo de toda la vida. En este patrón, el mismo número de individuos muere por unidad de tiempo, independientemente de la edad o del número de sobrevivientes, lo que da lugar a una curva con forma aproximadamente lineal cuando se representa en escala semilogarítmica (Figura 3.49).

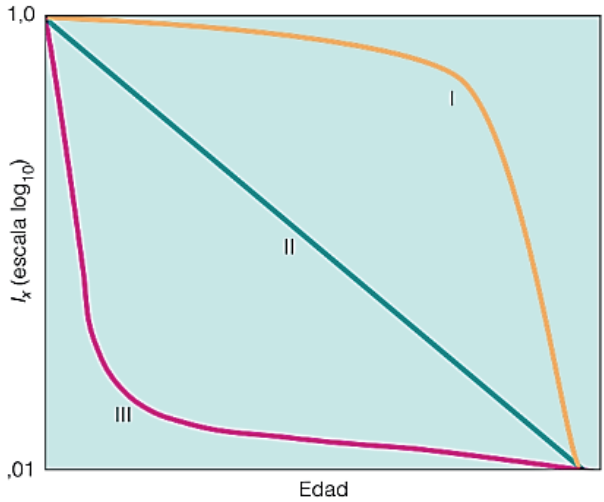


Figura 3.49. Clasificación de las curvas de supervivencia. El tipo II (recto) indica que la probabilidad de muerte se mantiene constante con la edad, y bien podría aplicarse a los bancos de semillas enterrados de muchas poblaciones vegetales (Según Pearl, 1928; Deevey, 1947, tomado de Smith y Smith,2007).

Este tipo de curva ha sido documentado en numerosas aves y otros organismos con tasas de mortalidad relativamente uniformes a lo largo del ciclo vital (Figura 3.50) (Odum, 1972; Boughey, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994; Carabias et al., 2009; Krebs, 2014).

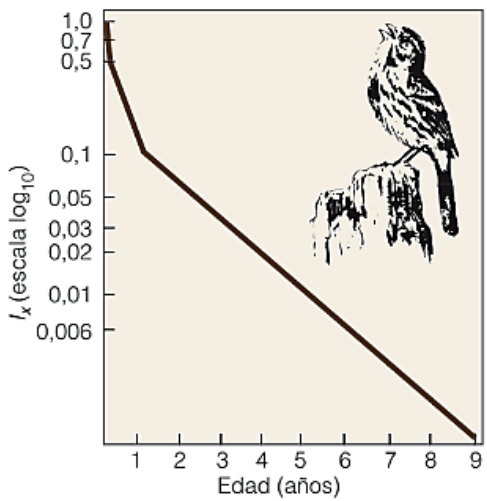


Figura 3.50. Curva de supervivencia para el gorrión cantor (Melospiza melodia). La curva es típica de las aves. Después de un período de elevada mortalidad juvenil (tipo III), la curva se vuelve lineal (tipo II). (Adaptado de Johnson 1956 tomado de Smith y Smith, 2007).

La **curva de supervivencia tipo III** indica una mortalidad extremadamente elevada en las etapas más tempranas de la vida, seguida de una supervivencia relativamente constante entre los individuos que logran superar este período crítico. En este caso, muere una fracción constante de los individuos vivos en cada intervalo de edad, de modo que el número absoluto de muertes disminuye conforme la población envejece, debido a la reducción progresiva del número de sobrevivientes (Figura 3.51).

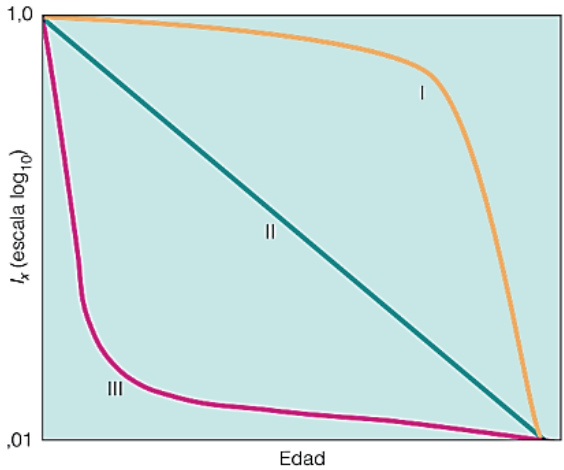


Figura 3.51. Clasificación de las curvas de supervivencia. El tipo III (cóncavo) indica una alta mortalidad temprana, y los que quedan presentan una alta tasa de supervivencia posterior. Esto es cierto, por ejemplo, en el caso de muchos peces marinos, que producen millones de huevos, de los cuales muy pocos sobreviven hasta la edad adulta (Según Pearl, 1928; Deevey, 1947, tomado de Smith y Smith,2007).

Este patrón es común en muchos insectos, peces, anfibios, invertebrados marinos y plantas, y refleja estrategias reproductivas caracterizadas por la producción de grandes cantidades de descendientes con baja probabilidad individual de supervivencia (Figura 3.52) (Rabinovich, 1978, 1980; Southwood, 1991; Carabias et al., 2009; Krebs, 2014).

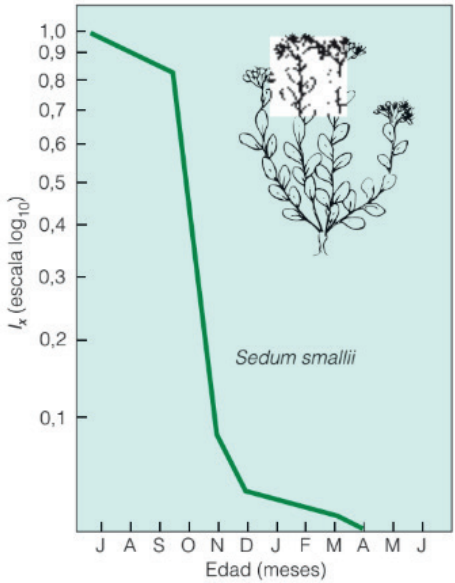


Figura 3.52. Curva de supervivencia para la siempreviva *Sedum smallii.*

Algunos autores reconocen además una **curva de supervivencia tipo IV**, en la cual la mortalidad afecta de manera particularmente intensa a los individuos de menor edad, pero una vez superada esta fase crítica, la supervivencia se mantiene casi constante durante el resto de la vida. Este patrón enfatiza la existencia de cuellos de botella demográficos tempranos, tras los cuales los individuos presentan una elevada probabilidad de supervivencia (Odum, 1972; Boughey, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994).

Desde un punto de vista metodológico, las curvas de supervivencia suelen representarse utilizando una escala logarítmica en el eje de las ordenadas, lo que permite linealizar patrones exponenciales de mortalidad. Cada una de estas curvas puede ajustarse mediante el método de mínimos cuadrados para estimar un índice específico constante de supervivencia, facilitando comparaciones cuantitativas entre poblaciones o especies (Odum, 1972). La construcción formal de la curva se realiza a partir de la columna (lx) de la tabla de vida, graficando la supervivencia específica por edad contra la edad cronológica en el eje de las abscisas (Carabias et al., 2009).

Es importante subrayar que estas curvas son **idealizaciones teóricas** y que ninguna de ellas representa de manera exacta a una población natural concreta. Lo que sí resulta generalizable es que, a medida que los individuos envejecen, se vuelven susceptibles a distintas fuentes de mortalidad, al igual que ocurre durante

las etapas más tempranas del desarrollo (Figura 3.53). El patrón de supervivencia de una población depende de la intensidad y naturaleza de las presiones ambientales que actúan sobre cada grupo etario, así como de factores biológicos y ecológicos específicos (Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

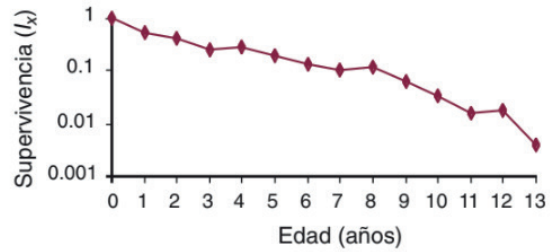


Figura 3.53. Curva de supervivencia para una población hipotética de una palma que vive 13 años (Tomado de Carabias et al., 2009).

En este sentido, las curvas de supervivencia no constituyen una propiedad fija de las especies, sino una forma de expresar la supervivencia efectiva de una población bajo condiciones ambientales determinadas. Variables como el sexo, el genotipo de los individuos y su posición dentro de la comunidad influyen de manera decisiva en la forma que adopta la curva de supervivencia, lo que refuerza su valor como herramienta descriptiva y comparativa dentro del análisis demográfico (Rabinovich, 1978, 1980).

En conjunto, las curvas de supervivencia proporcionan el marco conceptual y cuantitativo necesario para comprender cómo se distribuye la mortalidad a lo largo del ciclo de vida y constituyen un paso previo indispensable para el desarrollo formal de las **tablas de vida** y de los **modelos estructurados por edad**, en particular la **matriz de Leslie**, que permiten analizar y proyectar la dinámica poblacional en tiempo discreto.

Al igual que la sobrevivencia, se grafica este parámetro contra la edad y se obtienen las curvas de mortalidad y que serán recíprocas a las de sobrevivencia (Figura 3.54). Estas curvas también se linearizan por medio de mínimos cuadrados para obtener sus modelos y la pendiente representará la tasa de mortalidad:

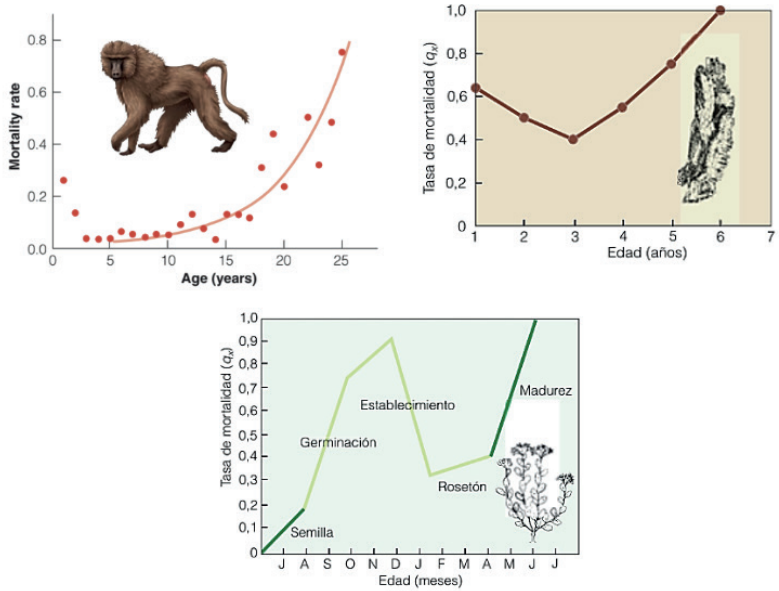


Figura 3.54. Algunos ejemplos de curvas de mortalidad. Tasa de mortalidad anual para cada intervalo de edad de un año en 274 hembras de babuino (Papio hamadryas) del Parque Nacional Amboseli, Kenia. La edad al morir se determinó mediante observación directa de los animales marcados. (Datos de Bronikowski et al., 2002). Curvas de mortalidad para la población de ardillas grises y la siempreviva *Sedum prealtum*.

7. IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y APLICACIONES

Las tablas de vida son herramientas fundamentales para analizar el crecimiento poblacional y determinar si una población crece, se mantiene estable o disminuye (Carabias et al., 2009). Además, permiten identificar las edades, estadios o categorías de tamaño en las que se concentra la mayor mortalidad y, por lo tanto, aquellas en las que los individuos son más vulnerables.

En el caso de especies en peligro de extinción, la información derivada de las tablas de vida es crucial para identificar las etapas del ciclo de vida en las que deben concentrarse los esfuerzos de conservación y manejo (Carabias et al., 2009). Por estas razones, la tabla de vida constituye una de las herramientas más poderosas y versátiles de la ecología de poblaciones.

Tabla de fertilidad o función m_x

Por definición, es un *arreglo de hileras y columnas en forma de tabla donde se presentan las características de la población atribuidas a hembras*, y debido a que ellas tienen la responsabilidad del nacimiento o generación de nuevos individuos, se le denomina fertilidad. Esta tabla es resultado de un solo muestreo, por lo tanto, de un solo tiempo.

Componentes y parámetros de una tabla de fertilidad

Columnas fundamentales

Las columnas de las que consta según Southwood (1991), Krebs (1994) y Pianka (1994) son:

***x*, edad**. Asignada por el investigador y de la forma: 0,1, 2, 3, 4, hasta la última edad.

***Edad*, verdadera edad, o intervalo de edad, o promedio de edad de la población**. Corresponde a la primera columna de una tabla de vida, la cual fue obtenida del campo por medio de métodos específicos.

***l_x*, supervivencia de la edad o intervalo de edad "x".** Corresponde a la segunda columna de una tabla de vida y su cálculo es de la misma forma.

***m_x*, fertilidad**. Número de hijas nacidas por cada hembra que vive en cada grupo de edad. Este parámetro es obtenido del campo y de laboratorio por medio de estudios biológicos y métodos específicos.

$l_x m_x$, fracción de las hembras que llegan a sobrevivir hasta una edad dada (l_x) multiplicadas por el número promedio de progenie hembra que producen hembras a esa misma edad (m_x).

$x l_x m_x$, fracción como producto de la supervivencia y de la fecundidad específica por edades multiplicada por la propia edad o intervalo de edad (segunda columna).

Parámetros derivados a través de una tabla de vida y fertilidad

Los parámetros poblacionales utilizando las tablas de vida y fertilidad que se obtengan, se refieren exclusivamente a las hembras de una población.

Tasa neta de reproducción (R_0)

Conocida también como tasa de reemplazo y ya definida anteriormente, se refiere *al número promedio de hijas hembra que son capaces de ser producidas por cada hembra de la población durante toda su vida* (Rabinovich, 1978, 1980; Pianka, 1994; Krebs, 1994, 2014) y se calcula realizando la sumatoria de la penúltima columna de una tabla de fertilidad:

$$Ro = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

Smith y Smith (2007) la definen como la cantidad promedio de hembras que quedarán durante una vida de una hembra recién nacida Si el valor de R_0 es inferior a 1, las hembras no se están reemplazando. Si el valor es superior a 1, las hembras se están reemplazando así mismas en cantidades mayores (Figura 3.55).

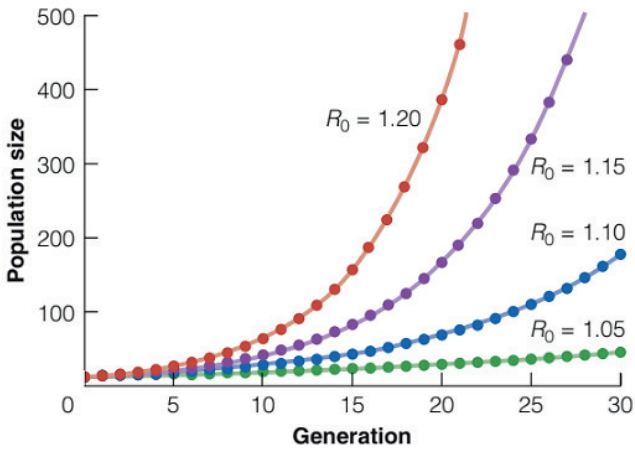


Figura 3.55. Crecimiento poblacional exponencial de acuerdo a la tasa neta de reproducción (R_0) constante (Tomado de Krebs, 2014).

Tiempo generacional (T)

Tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas, también se le ha definido como la duración promedio de una *generación (período de tiempo promedio que transcurre desde que un huevo hembra es depositado hasta que es hembra capaz de ovoponer nuevos huevos*). Se calcula utilizando las sumatorias de las dos últimas columnas de una Tabla de fertilidad en cociente (Rabinovich, 1978, 1980):

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{\sum l_x m_x}$$

Tasa intrínseca de crecimiento per capita (r)

Capacidad de multiplicación de una población en el lapso de una generación y se calcula con la ecuación ya descrita (Rabinovich, 1978, 1980; Pianka, 1994):

$$r = \frac{\ln Ro}{T}$$

El resultado obtenido de la expresión anterior, se considera una estimación aproximada, a la verdadera tasa intrínseca de crecimiento per capita obtenida por el modelo exponencial de crecimiento, ya que hay que recordar, que las tablas de vida y fertilidad son producto de un solo muestreo o un tiempo, pero se puede realizar un cálculo más aproximativo a partir de la ecuación de Lotka desarrollada durante 1907 y 1913, la cual permite calcular el valor de la tasa intrínseca de crecimiento per capita que en este caso se denominará *máxima* (r_m) y se obtendrá por la resolución de:

$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

Donde:

l_x = supervivencia de la edad o intervalo "x"

m_x = fertilidad a la edad o intervalo de edad "x"

e = base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita a probar o aproximada

x = edad o intervalo de edad verdadero (segunda columna de la tabla de fertilidad)

Como esta ecuación es una igualdad, no se debe despejar la tasa intrínseca de crecimiento per cápita de manera directa; por lo que para obtenerla se necesita resolver la ecuación por medio de iteración o sustitución de diferentes valores de "r" hasta que la ecuación sea igual a 1 (Rabinovich, 1978, 1980; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994).

Existen dos formas de resolución de la ecuación de Lotka:

1) El método más laborioso y tardado consiste en encontrar a la tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima (r_m) por medio de prueba de ensayo y error, es decir, probar varios valores de la tasa escogiendo un valor más alto y/o uno más bajo al obtenido de la tabla de fertilidad, resolver por cada uno de ellos la ecuación de Lotka con la utilización de la misma tabla. y el verdadero valor será aquel en donde la sumatoria sea igual a 1.0 exactamente; sino se tendrá que escoger nuevos valores y realizar la operación tantas veces sea necesario (Rabinovich, 1980).

2) Este método calcula la tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima también como método iterativo, pero no tan aleatorio como el anterior, reduciendo al 50% el proceso (Rabinovich, 1980). Para ello se tiene que obtener lo siguiente a partir de la tabla de fertilidad:

n= número de clases de edad

A= suma de todas las edades (segunda columna)

B= A / n

$S= \Sigma l_x m_x e^{-rx}$

$\Delta= \ln (S) / B$

$r_i= r_{i-1} + \Delta$

donde r_{i-1} es el valor de la tasa intrínseca que se está probando y r_i es la nueva tasa intrínseca de crecimiento a probar que propone el método.

Con este valor se resuelve la ecuación de Lotka para determinar si es igual a 1.0 exactamente; sino es así, se repite el proceso obteniendo los nuevos valores de S, incremento (Δ), y la r_i, (donde ahora el valor de r_{i-1} es la tasa intrínseca que en el primer paso era r_i) y posteriormente calcular la ecuación de Lotka, hasta que la igualdad no difiera de 1.0 (Rabinovich, 1978, 1980).

Tasa finita de crecimiento (λ)

Es la capacidad innata de crecimiento de la población y por definición representa *el número de individuos producidos por generación por cada individuo presente en la población por unidad de tiempo* (Rabinovich, 1978, 1980).

$$\lambda = e^{r_m}$$

Donde:

e = base de los logaritmos naturales

r_m = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

Esta tasa como su nombre lo indica, es una tasa finita no instantánea como lo es la tasa intrínseca de crecimiento per capita, que representa la aportación de cada individuo de la población sin importar edad y sexo al crecimiento de esta en cualquier tiempo de desarrollo, en cambio la finita, representa el número de organismos producidos por cada generación, es decir en unidades discretas (Rabinovich, 1980). Los valores de λ superiores a 1.0 indican que se trata de una población en crecimiento, mientras que los valores inferiores a 1.0 indican que es una población que va disminuyendo. Un valor = 1.0 indica que el tamaño de población es estable, es decir que no aumenta ni disminuye con el tiempo (Smith y Smith, 2007).

Tasa finita de natalidad (β)

Representa el *número de nacimientos hembras producidas por cada generación o durante el intervalo t* a *t+1* (Rabinovich, 1980). Se calcula mediante la siguiente expresión:

$$\beta = \frac{1}{\sum_{x=0}^{\infty} L_x e^{-r(x+1)}}$$

Donde:

L_x = número promedio de individuos que sobreviven (tomado de la tabla de vida)

e = base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per capita máxima

x = edad 0, 1, 2, etc. (primera columna de la tabla de fertilidad)

1 = constante

Tasa instantánea de natalidad (b)

Definida anteriormente como el *número de individuos producidos por unidad de tiempo* (Rabinovich, 1980) y calculada por:

$$b = \frac{r\beta}{e^{r} - 1}$$

Donde:

r = tasa intrínseca de crecimiento per capita máxima

β = tasa finita de natalidad

e = base de logaritmos naturales

1 = constante

$e^r = \lambda$ = tasa finita de crecimiento

Tasa instantánea de mortalidad (D)

Definida anteriormente como el *número de muertos por unidad de tiempo* (Rabinovich, 1980) y como ya se cuenta con la tasa intrínseca de crecimiento máxima y la tasa instantánea de natalidad solo se despeja de la ecuación:

$$r = b - d$$

$$d = b - r$$

Donde:

b = tasa instantánea de natalidad

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

Tasa finita de mortalidad (δ)

Representa *el número de muertos durante cada generación o durante el intervalo de tiempo t a t+1* (Rabinovich, 1980), y se calcula:

$$\delta = \frac{(\lambda - 1)d}{r}$$

Donde:

λ = tasa finita de crecimiento per cápita máxima

d = tasa instantánea de mortalidad

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

1 = constante

Para comprobar que están bien calculadas, la tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima deberá ser igual a la resta de la tasa instantánea de natalidad menos la mortalidad:

$$r = b - d$$

Distribución estable por edades

La distribución por edades se define como la cantidad de individuos de una población por cada edad presente en ella y puede expresarse como porcentaje o proporción de individuos. Si esta población alcanza su equilibrio con el ambiente

a través del tiempo y por procesos evolutivos lo mantiene, siempre y cuando no cambien drásticamente las condiciones que la rodean, alcanzará una *distribución estable por edades*, que significa un equilibrio entre el tamaño poblacional (por ende, una tasa de crecimiento estable a lo largo del tiempo) y el ambiente. Es decir, es *una proporción o porcentaje de individuos de cada edad presente en la población y que se mantiene entre cada generación a lo largo del tiempo* (Figura 3.56.) (Rabinovich, 1980).

La distribución estable por edades se calcula mediante la siguiente expresión, siendo la primera cuando se quiera expresar dicha estructura en porcentaje, (es lo más indicado) y la segunda, cuando se desea en proporción:

$$D.E.P.E = L_x \ell^{-r(x+1)}(\beta)(100)$$

$$D.E.P.E = L_x \ell^{-r(x+1)}(\beta)$$

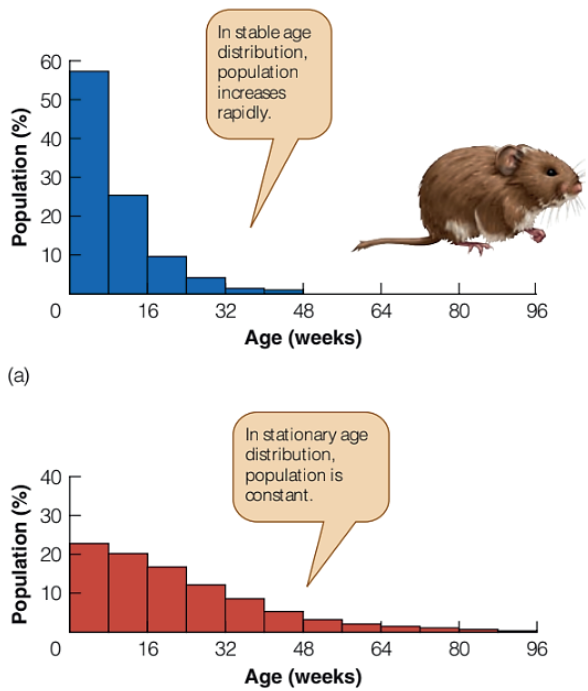


Figura 3.56. Distribución de edades. (a) Distribución de edades estable y (b) distribución de edades estacionaria para el topillo Microtus agrestis en el laboratorio. La distribución de edades estable debe observarse cuando las poblaciones crecen rápidamente, y la distribución de edades estacionaria cuando las poblaciones mantienen un tamaño constante. (Según Leslie y Ranson, 1940 tomado de Krebs, 2014).

Ejemplo del desarrollo del modelo de tablas de vida y fertilidad:

Para una ejemplificación del modelo anterior se presenta el desarrollo de los modelos con datos reales (Tabla 3. 4 y 5, Figura 3.57). Recomendamos realices los cálculos necesarios y se discuta en clase:

Los siguientes datos, fueron obtenidos del campo al realizar un muestreo utilizando la técnica de marcado y recaptura para determinar el número de individuos por cada clase de edad. Las seis clases de edad fueron determinadas por medio de la técnica de anillos de crecimiento y están dadas en años, asignándole por lo tanto número progresivo de 0 a 5 a cada una de ellas. La fertilidad se calculó realizando conteo total de huevecillos y su viabilidad.

Tabla 3. 4. tabla de vida vertical. Construcción de la tabla de vida de una especie a partir de censos por estadio. La edad está dada en años.

X	*Edad*	n_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
0	**4.5**	**1000**	1.0000	0.0600	0.0600	0.9700	3.3190	3.3190
1	**5.5**	**940**	0.9400	0.0790	0.0840	0.9005	2.3490	2.4989
2	**6.5**	**861**	0.8610	0.3480	0.4042	0.6870	1.4485	1.6823
3	**7.5**	**513**	0.5130	0.1370	0.2671	0.4445	0.7615	1.4844
4	**8.5**	**376**	0.3760	0.2470	0.6569	0.2525	0.3170	0.8431
5	**9.5**	**129**	0.1290	0.1290	1.0000	0.0645	0.0645	0.5000

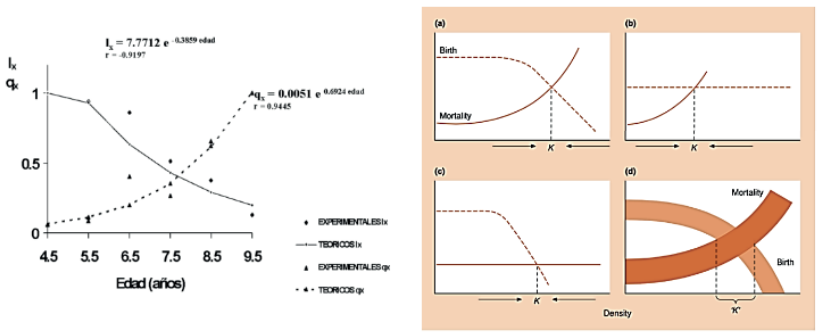


Figura 3.57. Curvas y modelos de supervivencia y mortalidad. Datos experimentales y teóricos de ambas tasas contra la edad y sus modelos específicos (Tomado de Begon et al. 2006).

Tabla 3. 5. tabla de fertilidad o función m_x. Construcción de la tabla de fertilidad a partir de censos por estadio y la supervivencia tomada de la tabla de vida.

X	*Edad*	l_x	m_x	$l_x m_x$	*edad* $l_x m_x$
0	**4.5**	1.0000	**20.00**	20.0000	90.0000
1	**5.5**	0.9400	**12.50**	11.7500	64.6250
2	**6.5**	0.8610	**14.50**	12.4845	81.1493
3	**7.5**	0.5130	**9.50**	4.8735	36.5513
4	**8.5**	0.3760	**2.50**	0.9400	7.9900
5	**9.5**	0.1290	**1.00**	0.1290	1.2255
Σ				50.1770	281.5410

Tasa neta de reproducción (Ro): 50.1770 individuos totales producidos por cada hembra por generación.

Tiempo generacional (T): 5.610957211 años, que es el tiempo promedio que transcurre entre el nacimiento de los padres y la producción de su descendencia o de nuevos hijos.

Tasa intrínseca de crecimiento per capita (r): 0.697841136, contribución aproximada de cada individuo integrante sin importar sexo o edad al crecimiento total de la población.

Como este valor es una aproximación, se tiene que encontrar el más real por medio del método de Lotka y Volterra:

Por medio de la resolución aleatoria (método 1) y que depende de cada investigador para su resolución, así como para obtener 1.0 exactamente en la igualdad de la ecuación, en este ejemplo se llevó 50 iteraciones para encontrar la tasa intrínseca de crecimiento máxima, por el segundo método descrito, sólo se llevó 18 iteraciones para llegar al mismo resultado, donde las constantes usadas para la primera iteración fueron:

$n = 6$ $\quad r_{i-1} = 0.697841136$

$A = 42$ $\quad S = 1.280879714$

$B = 7$ $\quad \Delta = 0.035363874$

$r_i = 0.73320501$

el último vector donde la sumatoria es igual 1.0 es

0.691357305

0.19229633

0.096730816

0.017877025

0.001632461

0.000106063

Σ= 1.000000

Tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima (r_{max}): 0.747740173, que representa la contribución de cada individuo de la población al crecimiento global de la misma.

Tasa finita de crecimiento (λ): 2.112221364 nuevas hembras en la siguiente generación por cada hembra existente en la población.

Tasa finita de natalidad (β): 1.310553783 hembras nacidas durante el tiempo t a t+1, donde el vector $L_x e^{-r(x+1)}$ es:

0.45923217

0.201838893

0.072901832

0.022331302

0.006005708

0.000726312

Σ= 0.763036217

Tasa instantánea de natalidad (b): 0.881077943, que es el número de individuos que nacen por unidad de tiempo (velocidad de nacimientos).

Tasa instantánea de mortalidad (d): 0.13333777, que es el número de individuos que mueren por unidad de tiempo (velocidad de muertes).

Comprobación: r = b - d

0.747740173 = 0.881077943 - 0.13333777

Tasa finita de mortalidad (δ): 0.198332418, número de hembras muertas durante el tiempo t a t+1.

Tabla 3. 6. Distribución estable por edades. Los resultados corresponden a cada estadio en proporción o porcentaje que es lo más indicado (redondeado a dos decimales).

EDAD	PROPORCION	PORCENTAJE
4.5	0.601848457	60.18484571
5.5	0.264520724	26.45207244
6.5	0.095541772	9.554177209
7.5	0.029266372	2.926637206
8.5	0.007870804	0.78708036
9.5	0.000951871	0.095187074
Σ	**1.0**	**100**

Para propósitos del ejercicio, se presentaron las operaciones como los resultados con todos los decimales.

Modelos matriciales en poblaciones estructuradas: matrices de Leslie y de Lefkovitch

El estudio de la dinámica poblacional ha evolucionado desde modelos simples que consideran a la población como un conjunto homogéneo de individuos, hacia enfoques más realistas que reconocen la **heterogeneidad demográfica interna**. En este contexto, los **modelos poblacionales estructurados** representan un avance fundamental en la ecología de poblaciones, al incorporar explícitamente diferencias en supervivencia y fecundidad asociadas a la edad, etapa o tamaño de los organismos.

Una forma realista de estimar el crecimiento poblacional fue iniciada por **Patrick Leslie (1945)**, quien calculó los cambios poblacionales a partir de las tasas de natalidad y supervivencia específicas por edad. Este planteamiento dio origen a lo que hoy se conoce como **modelo matricial estructurado por edad** o **matriz de Leslie** (Krebs, 2014). Leslie, quien colaboró estrechamente con los ecólogos del grupo de **Charles Elton** en la Oficina de Población Animal de Oxford, fue responsable de numerosas aplicaciones de las matemáticas a cuestiones ecológicas, sentando las bases de la demografía ecológica moderna (Crowcroft, 1991).

Posteriormente, **Lefkovitch (1965)** reconoció que la matriz de Leslie constituía un caso particular dentro de una clase más amplia de modelos matriciales, y propuso una generalización basada en **etapas del ciclo de vida** en lugar de edades estrictas. Este desarrollo dio origen a la **matriz de Lefkovitch**, también conocida como **matriz de proyección poblacional basada en etapas**, ampliando considerablemente el campo de aplicación de los modelos matriciales (Krebs, 2014).

Recordatorio: nociones básicas de álgebra matricial aplicadas a la ecología de poblaciones

El uso de modelos matriciales en ecología de poblaciones requiere un conocimiento básico del **álgebra de matrices**, ya que este formalismo matemático permite representar de manera compacta y eficiente los procesos demográficos que gobiernan la dinámica poblacional. En este apartado se presentan los conceptos esenciales necesarios para comprender los modelos poblacionales estructurados, con énfasis en su **interpretación biológica**.

¿Qué es una matriz?

Por definición una matriz *es un arreglo rectangular de números ordenados en* ***filas*** *y* ***columnas***. No es más que un *arreglo de números de forma de tabla, simbolizada con una letra mayúscula, sus elementos con la misma letra, pero en minúsculas, la posición de cada uno de ellos con dos subíndices, el primero indicando la posición del renglón y el segundo la de la columna y todos ellos encerrados en corchetes* (Swokowski, s.a.; Emlen, 1973; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Begon y Mortimer, 1981; Vandermeer, 1981; Southwood, 1991).

Desde el punto de vista biológico, una matriz permite **organizar información demográfica,** como fecundidades, probabilidades de supervivencia o transiciones entre clases, de manera sistemática y coherente.

Una matriz con (m) filas y (n) columnas se denomina matriz de dimensión (m x n).

Estructura de una matriz

En ecología de poblaciones, las matrices que se utilizan con mayor frecuencia son **matrices cuadradas**, es decir, aquellas que tienen el mismo número de filas y columnas ((k x k)). Esto se debe a que el número de clases poblacionales en el tiempo (t) es el mismo que en el tiempo (t+1).

Cada fila y cada columna tienen un significado biológico específico:

- **Columnas**: representan la contribución de cada clase poblacional en el tiempo (t).
- **Filas**: representan el destino de los individuos o descendientes en el tiempo (t+1).

De esta forma, cada elemento de la matriz describe un proceso demográfico concreto, como la producción de nuevos individuos o la supervivencia entre clases.

Tipos de matrices relevantes en ecología de poblaciones

En el contexto de los modelos poblacionales estructurados, se emplean principalmente los siguientes tipos de matrices:

- **Matriz cuadrada**: matriz con igual número de filas y columnas; es la forma típica de las matrices de Leslie y Lefkovitch.

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

Esta matriz se simboliza de la siguiente forma:

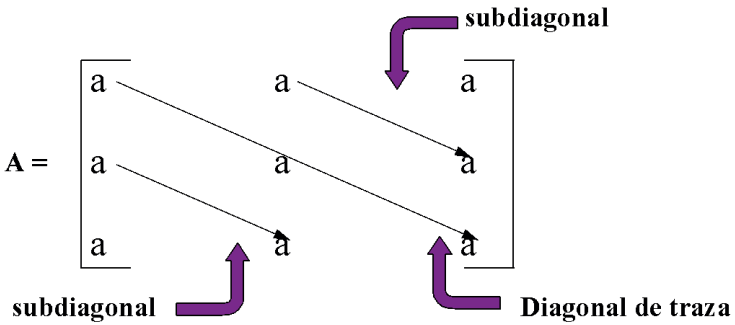
$$A = \left\{ a_{i,j} \right\}$$

Donde:

i = indica el número de renglón de la matriz

j = indica el número de columna de la matriz

El eje principal en diagonal de izquierda a derecha se denomina *diagonal de traza*, el resto se llama *diagonal (es) secundaria (s) o subdiagonal (es)* (Figura 3.58).



solo existe una diagonal de traza y dependiendo del tamaño de la matriz, será el número de subdiagonales

Figura 3.58. Representación de un arreglo matricial hipotético. Posición y localización de la diagonal de traza y subdiagonales.

Las matrices varían en tamaño, por lo que se debe especificar éste indicando el número de renglones et alumnas de las que consta la matriz de la siguiente forma: *(i x j),* siendo el primer número la cantidad de renglones y el segundo columnas, que en su conjunto se denomina *orden de la matriz* (Swokowski, s.a.; Vandermeer, 1981).

Si coincide el número de renglones y columnas se denominan *matrices cuadradas* y se dividen en simétricas (las que utilizan para hacer correlaciones múltiples) y asimétricas (las utilizadas en las covarianzas). Si no son iguales los renglones ey columnas en cuanto a número, se denominan *matrices rectangulares* (Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

- **Matriz triangular**: matriz donde los elementos distintos de cero se concentran en la diagonal principal y una de sus regiones (superior o inferior), reflejando la direccionalidad de las transiciones demográficas.
- **Matriz diagonal**: matriz donde solo los elementos de la diagonal principal son distintos de cero; aunque poco común en demografía, es útil como referencia conceptual.
- **Matriz de proyección poblacional**: matriz que contiene las tasas de fecundidad y las probabilidades de supervivencia o transición, y que permite proyectar el tamaño y la estructura de la población a través del tiempo.
- **Matriz de identidad:** denominada así porque cualquier matriz multiplicada por ésta, proporciona como resultado la misma matriz. Se abrevia con la letra I y como característica principal es que en la diagonal de traza los únicos elementos que presenta son números 1.0 (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$I = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

- **Vector columna:** aquella matriz que consta de más de dos renglones, pero una sola columna (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$B = \begin{bmatrix} 5 \\ 8 \\ 9 \\ 13 \end{bmatrix}$$

- **Vector renglón:** aquella matriz que consta de un solo renglón y más de dos columnas (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$X = \begin{bmatrix} 6 & 9 & 34 \end{bmatrix}$$

- **Escalar:** la matriz consta de un solo elemento, una columna y un renglón (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$Z = \begin{bmatrix} 5 \end{bmatrix}$$

Producto matriz–vector: significado biológico

El **producto entre una matriz y un vector** es una operación fundamental en los modelos poblacionales estructurados. En términos ecológicos, esta operación describe cómo la población cambia de un tiempo al siguiente:

$$n_{t+1} = A\, n_t$$

Donde:

A es la matriz de proyección poblacional,

n_t es la estructura poblacional actual,

n_{t+1} es la estructura poblacional proyectada.

El producto por una matriz y un vector columna, da como resultado de esta operación, otro vector columna, con orden matricial igual al número de renglones de la primera matriz y al número de columnas de la segunda. Así mismo, la única regla que se debe recordar para poder realizar correctamente la operación es que el número de renglones de la segunda matriz sea igual al número de columnas de la primera matriz, sino se cumple esta condición, no se podrá llevarla a cabo.

Una vez cubriendo estos requisitos se procede a realizar la operación multiplicando todos los elementos del vector columna por los elementos del primer renglón de la matriz, elemento a elemento y sumándolos para formar el primer elemento del vector resultante; posteriormente, se realizará el mismo procedimiento pero utilizando el segundo renglón de la matriz para formar el segundo elemento y así sucesivamente según el número de renglones de la matriz (Swokowski, s.a.; Emlen, 1973; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Begon y Mortimer, 1981; Vandermeer, 1981):

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 4 \\ 2 & 6 & 0 \\ 3 & 4 & 0 \end{bmatrix} B = \begin{bmatrix} 1 \\ 5 \\ 3 \end{bmatrix} AxB = \begin{bmatrix} 23 \\ 32 \\ 23 \end{bmatrix} \begin{matrix} (1x1) + (5x2) + (3x4) = 1 + 10 + 12 = 23 \\ (1x2) + (5x6) + (3x0) = 2 + 30 + 0 = 32 \\ (1x3) + (5x4) + (3x0) = 3 + 20 + 0 = 23 \end{matrix}$$

Biológicamente, esta ecuación integra en un solo paso los procesos de **reproducción, supervivencia y transición** entre clases, mostrando cómo cada clase contribuye a la población futura.

Interpretación general de los elementos de una matriz poblacional

Cada elemento (a_{ij}) de una matriz poblacional tiene una interpretación ecológica precisa:

- Indica la contribución de los individuos de la clase (j) en el tiempo (t) a la clase (i) en el tiempo (t+1).
- Puede representar fecundidad (producción de nuevos individuos) o supervivencia/transición entre clases.

Así, el formalismo matricial no es un ejercicio abstracto, sino una **traducción matemática directa del ciclo de vida del organismo**.

Importancia del enfoque matricial en ecología

El uso del álgebra de matrices permite:

- Integrar múltiples procesos demográficos en un solo modelo.
- Analizar poblaciones estructuradas de manera explícita.
- Derivar propiedades globales como la tasa de crecimiento poblacional y la estructura estable.
- Comparar estrategias de vida entre especies o poblaciones.

Este enfoque constituye la base matemática sobre la cual se construyen los **modelos de Leslie y de Lefkovitch**, que se desarrollan en las secciones siguientes.

Modelos poblacionales estructurados

Los **modelos matriciales** describen la dinámica de poblaciones en **tiempo discreto**, incorporando explícitamente la **estructura interna** de la población. A diferencia de los modelos no estructurados, como el exponencial o el logístico, estos enfoques reconocen que:

- Los individuos **no son demográficamente equivalentes**.
- La **supervivencia** y la **fecundidad** dependen de la edad, la etapa o el tamaño.

- La población puede representarse mediante un **vector de estado** que resume su estructura.

En términos generales, la dinámica de una población estructurada puede expresarse como:

$$n_{t+1} = A\, n_t$$

donde n_t es el vector de abundancias por clases en el tiempo t, y A es la **matriz de proyección poblacional**, que contiene las probabilidades de supervivencia, transición y fecundidad.

El modelo simple estructurado por edad puede escribirse como una matriz, comúnmente conocida como **matriz de Leslie**, en honor al ecólogo británico P. H. Leslie. Expresar esta formulación en forma matricial implica colocar las probabilidades de supervivencia (p_x) y las fecundidades (f_x) en posiciones específicas dentro de la matriz (Rees y Ellner, 2009).

MODELO MATRICIAL DE LESLIE (ESTRUCTURADO POR EDAD)

Fundamentos conceptuales

El modelo matricial de Leslie es un modelo poblacional estructurado por edad, en el cual el ciclo de vida del organismo se descompone en una serie de etapas secuenciales, de modo que cada clase de edad representa una etapa del ciclo de vida (Figura 3.59). En este enfoque, los individuos sobreviven de una etapa a la siguiente con una probabilidad $\mathbf{P_x}$ y producen un número promedio de descendientes $\mathbf{F_x}$ específico para cada edad, lo que permite incorporar explícitamente la variación demográfica asociada a la edad (Leslie, 1945, 1948; Krebs, 2014).

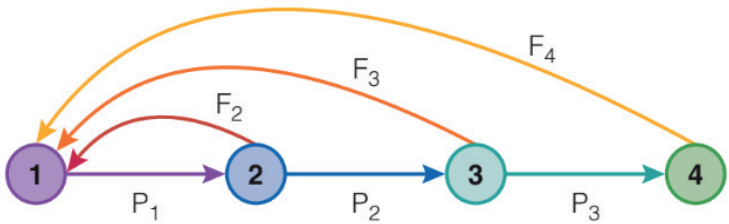


Figura 3.59. Matrices de proyección poblacional. La matriz de Leslie, o ciclo de vida clasificado por edad. En este ejemplo se muestran cuatro clases de edad, con diferentes fecundidades (Fx) para cada clase y diferentes probabilidades (Px) de supervivencia de una clase a la siguiente. (b) Un ciclo de vida basado en el tamaño o la etapa, en el que la única complicación adicional es que un individuo tiene una probabilidad Px de permanecer en la misma etapa del ciclo de vida durante un período y una probabilidad Gx de sobrevivir y avanzar a la siguiente etapa del ciclo de vida. (Según Caswell, 2001 tomado de Krebs, 2014).

Este modelo es apropiado bajo los siguientes supuestos:

1. La población se divide en clases de edad discretas.
2. La reproducción ocurre en pulsos regulares (tiempo discreto).
3. Todos los individuos avanzan obligatoriamente de la edad **x** a la edad **x+1** en cada intervalo de tiempo.
4. La supervivencia y la fecundidad dependen exclusivamente de la edad.
5. La población es cerrada, es decir, no presenta migración.

Estos fundamentos fueron propuestos por Leslie con el objetivo de superar las limitaciones de los modelos de crecimiento exponencial, que describen únicamente patrones globales sin considerar los estadios de vida, y de las tablas de vida y fertilidad, que, si bien incorporan la estructura por edades, no integran explícitamente la dinámica poblacional a lo largo del tiempo (Emlen, 1973; Begon y Mortimer, 1981). En este sentido, la matriz de Leslie puede considerarse una síntesis metodológica que rescata las ventajas de ambos enfoques, al permitir analizar simultáneamente el crecimiento global de la población y la contribución demográfica de cada estadio de vida. Entre sus principales ventajas se encuentra que refleja la participación de cada estadio en la reproducción y en la supervivencia global de la población, describe la supervivencia específica de cada clase de edad, proporciona una distribución estable por edades, predice una tasa de crecimiento poblacional tanto per cápita como por estadio, y permite modelar poblaciones sometidas a explotación, evidenciando cómo el impacto depende del estadio afectado; todo ello se logra mediante la construcción de una matriz poblacional cuadrada y un vector poblacional columna, que constituyen el núcleo del modelo de crecimiento matricial (Leslie, 1945, 1948; Begon y Mortimer, 1981).

Estructura de la matriz de Leslie

En honor a su creador (Leslie), la matriz poblacional se *simboliza* con la letra mayúscula "***L***" y se construye poniendo los estadios de la población al tiempo "t" en las columnas y en los renglones los mismos estadios, pero al tiempo "t + 1", que significará cómo se incrementa y afecta lo que le sucede a cada estadio del tiempo "t" a los mismos estadios, pero al tiempo siguiente "t + 1" o generación.

Dentro de los corchetes de la matriz, se colocarán en el *primer renglón* y correspondiendo a su estadio respectivo la *fecundidad*; la *subdiagonal* localizada por debajo de la diagonal de traza, se llenará con los datos de la *supervivencia* de cada estadio y *todas las casillas restantes* se llenarán de *ceros* (Leslie, 1948; Emlen, 1973; Begon y Mortimer, 1981).

Para ejemplificar lo anterior, suponga que se tiene una población natural de tres estadios crías, jóvenes y adultos, su matriz poblacional estará representada de la siguiente forma (Krebs, 1994):

$$
\begin{array}{lcccc}
 & & TIEMPO\ t & & \\
 & & crias & juveniles & adultos \\
 & crias & f_c & f_j & f_a \\
TIEMPO\ t+1 = & juveniles & S_c & 0 & 0 \\
 & adultos & 0 & S_j & 0
\end{array}
$$

Esta construcción significa lo siguiente para cada estadio:

Crías: Las crías del tiempo "t" afectan a las crías de la siguiente generación o del tiempo "t+1" por medio de su fecundidad (número de organismos que se producen) y que se simboliza como f_c. Las crías del tiempo "t" afectan a los juveniles de la siguiente generación o tiempo "t+1" por la cantidad de crías que lleguen a sobrevivir y alcancen el estado juvenil, es decir, por la supervivencia de las crías, y se representará como S_c. Las crías del tiempo "t" no afectan para nada a los adultos del tiempo "t+1" porque las crías que sobrevivan pasarán primero por el estado juvenil y no se incorporan inmediatamente al estado adulto y por lo tanto su influencia es *cero*.

Juveniles: Los juveniles del tiempo "t" afectan a las crías de la siguiente generación o tiempo "t+1" por medio de su fecundidad para producir nuevas crías y se abrevia como f_j. Los juveniles del tiempo "t" no afectan a los juveniles del tiempo "t+1" porque todos o pasan a ser adultos o se mueren y ninguno se queda como juvenil por lo tanto es *cero* la influencia. Los juveniles del tiempo "t" afectan a los adultos al tiempo "t+1" por la supervivencia de aquellos juveniles que pasan al estado adulto y se abrevia como S_j.

Adultos: Los adultos del tiempo "t" afectan a las crías del tiempo "t+1" por la fecundidad que éstos posean para producir nuevas crías a la siguiente generación y se abrevia como f_a. Los adultos del tiempo "t" no afectan a los juveniles del tiempo "t+1" porque no existen adultos que regresen a ser juveniles en la siguiente generación, por lo que será *cero*. Los adultos del tiempo "t" no afectan a los adultos del tiempo "t+1" de la siguiente generación porque no se pueden quedar en ese mismo estadio pasado algún tiempo, sino que se mueren y por lo tanto es *cero*.

Como se observa en la matriz, *no todos* los individuos sin importar sexo y edad contribuyen al crecimiento de la población, como lo supone el modelo de crecimiento exponencial, sino que intervendrán a éste, según la edad y las características que posean

Como en la tabla de vida y fertilidad, los datos de supervivencia y fecundidad serán obtenidos del campo por muestreos poblacionales para determinar la densidad para el primer caso y en el segundo caso por estudios biológicos, así como para determinar las clases de edad existentes en la población.

Lo más difícil en la construcción de este modelo es la obtención de la fecundidad por estadio, porque son datos únicamente extraídos del campo, lo que implica capturar a las hembras en diferentes estadios de madurez, si estuvieran en etapa reproductora, realizar el conteo de huevecillos y determinar su estadio de maduración, así como cortes histológicos de todos ellos para ser más confiables los datos, y existen muy pocas poblaciones que tengan este tipo de información biológica para generar información ecológica. Si esto no se lleva a cabo, por lo menos se debe contar con indicios de la fecundidad y supervivencia. Observa este ejemplo:

Se tiene una población que pasados un año sobreviven el 80% y al otro año el 40%. La fecundidad de la edad 3 es 2 y es el doble que el de la edad 2 y la edad 1 no presentan. La matriz poblacional resultante es:

$$\begin{array}{cc} & t \\ & \begin{array}{ccc} 1 & 2 & 3 \end{array} \\ t+1 \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} & \begin{bmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix} \end{array}$$

El vector poblacional

La estructura de la población en un tiempo determinado se representa mediante un **vector poblacional**, denotado generalmente como (n_t). La segunda matriz que involucra el modelo se denomina *vector poblacional* que no es más que un vector columna (una sola columna con más de dos renglones) y se simboliza con la letra minúscula "*n*" y contendrá entre los corchetes, el número total de individuos por cada estadio, clase de edad o etapa de la población las cuales se colocarán en cada renglón (Leslie, 1948; Krebs, 1994):

$$n = \begin{bmatrix} n_c \\ n_j \\ n_a \end{bmatrix}$$

Cada elemento del vector tiene un significado biológico claro: el tamaño de una clase poblacional específica en el tiempo (t). Los datos de este vector poblacional son obtenidos del campo al realizar un muestreo al tiempo "t" para obtener la densidad poblacional por cada estadio identificado en la población, es decir, el número de crías (n_c) se colocarán en el primer renglón, el número de juveniles (n_j) en el segundo, el número de adultos (n_a) en el tercero y así sucesivamente según el número total de estadios identificados. Si se realizara la sumatoria de todos los individuos cuantificados por estadio, se obtiene el número total de la población (***N***) al tiempo "t" debido a lo cual y para evitar confusión, el vector poblacional se simboliza con letra minúscula (n) porque sus componentes son partes del total.

Para construir el **modelo de Leslie**, es decir, tanto la **matriz de proyección poblacional** como el **vector poblacional**, es necesario contar, además de la información biológica previamente descrita, con datos empíricos obtenidos a partir de **dos muestreos de campo realizados en tiempos distintos**, usualmente denotados como t y t+1. Estos muestreos permiten cuantificar los cambios en la abundancia de cada clase de edad a lo largo del tiempo y estimar las probabilidades de supervivencia y las tasas de fecundidad específicas por edad que alimentan la matriz. En este contexto, la comparación entre la estructura poblacional observada en t y la registrada en t+1 constituye la base empírica para la formulación del modelo, ya que vincula directamente los procesos demográficos con la dinámica temporal de la población, como se ilustra a continuación.

En una población natural se realizaron dos muestreos en diferentes tiempos y se identificaron tres estadios y de cada uno se cuantificó el número total de individuos en las dos visitas. Así también, se determinó que las crías no tienen fecundidad y las de los juveniles es la mitad de los adultos (½ fa). En el primer muestreo (t) se recolectaron 10 crías, 8 juveniles y 6 adultos. En el segundo fueron 15 crías, 8 juveniles y 6 adultos.

Para construir la matriz poblacional y su vector se procederá a obtener las supervivencias, determinando cuantos pasaron de un estadio al otro.

Crías a juveniles = De 10 crías cuantificadas al tiempo t sólo pasaron 8 al tiempo t+1, por lo tanto:

$S_c = 8/10 = 0.8$

Juveniles a adultos: De 8 jóvenes cuantificados en el tiempo t sólo pasaron 6 al tiempo t+1 por lo tanto:

$S_j = 6/8 = 0.75$

Estos datos se colocan en la subdiagonal por abajo de la diagonal de traza y el resto de los casilleros se llenará con ceros.

Para obtener el renglón de las fecundidades y según nuestros datos obtenidos del campo, los únicos estadios que contribuyen a la producción de crías son los 8 adultos y los 6 juveniles del tiempo "t", ellos producen a la siguiente generación las 15 crías del tiempo t+1, si estos datos se escriben en una ecuación se obtiene:

$8 f_j + 6 f_a = 15$ crías

Esta es una ecuación con dos incógnitas y no se puede despejar alguna de ellas, pero se sabe que la fecundidad de los juveniles es ½ de la de adultos, por lo que se substituye:

$8 (½ f_a) + 6 f_a = 15$ crías

$4 fa + 6 fa = 15$ $\qquad$ $10 fa = 15$

$fa = 15 / 10$ $\qquad$ $fa = 1.5$

Los juveniles presentan la mitad de la fecundidad de los adultos y el dato ya fue calculado, sólo se sustituye:

$fj = ½ fa$

$fj = ½ (1.5)$ $\qquad$ $fj = 0.75$

Finalmente, el vector poblacional será representado por el número de organismos cuantificados en el campo al tiempo "t" y el modelo será el siguiente:

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0.75 & 1.5 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.75 & 0 \end{bmatrix} n = \begin{bmatrix} 10 \\ 8 \\ 6 \end{bmatrix}$$

Como se observa en la matriz, no todos los individuos contribuyen en la población para que crezca, sino que solo algunos y en diversas formas, debido a que ciertos estadios no son fértiles como las crías, otros son medio reproductivos como los jóvenes y otros totalmente reproductivos como los adultos. Esta influencia sólo se podría observar en tablas de vida y fertilidad, pero no se determinaba el crecimiento a lo largo del tiempo como si lo puede realizar el modelo matricial.

Si esta matriz poblacional se multiplica por el vector poblacional como resultado de la multiplicación se obtendrá otro vector poblacional, pero los datos corresponderán a la siguiente generación o tiempo t+1. Esta situación se puede representar algebraicamente, dando como resultado la *ecuación general de crecimiento poblacional matricial* (Leslie, 1948):

$$Ln_t = n_{t+1}$$

Donde:

L = matriz poblacional de Leslie

n_t = vector poblacional al tiempo t

n_{t+1} = vector poblacional al tiempo t+1

t = tiempo

Si se continúa multiplicando el vector poblacional del tiempo t+1 (t=1) por la matriz poblacional, se obtendrá un segundo vector poblacional del tiempo t+1 (t=2) y así sucesivamente. Lo que se estará obteniendo es el crecimiento poblacional a diferentes tiempos, tanto global de la población, como de cada estadio y es lo que se denomina el *Método de Proyección* (existe el método analítico, para obtener los parámetros poblacionales, sin llegar a desarrollar el método descrito).

Una vez realizada la operación y obtenido los valores de crecimiento poblacional (en este caso exponencial), se pueden obtener los parámetros poblacionales necesarios en todo estudio ecológico y ya descritos.

Interpretación demográfica

A partir de la matriz de Leslie se derivan propiedades demográficas fundamentales, como la **tasa finita de crecimiento poblacional** (λ lambda), que corresponde al valor propio dominante de la matriz. Asimismo, es posible obtener la **distribución estable de edades**, asociada al vector propio derecho, y el **valor reproductivo**, asociado al vector propio izquierdo. Estas propiedades emergen independientemente de la estructura inicial de la población, siempre que la matriz sea **primitiva**.

Tasa neta de reproducción (R_0)

Definida como *el número promedio de progenie que es capaz de producir la población por generación* se calcula mediante la expresión:

$$Ro = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

Donde:

N_{t+1} = Sumatoria del vector poblacional del tiempo t+1

N_t = Sumatoria del vector poblacional del tiempo t

Como se tienen numerosas sumatorias de todos los vectores poblacionales (N) de diferentes tiempos, se tienen tantas tasas netas de reproducción como vectores poblacionales existan, que dejarán de ser tasas netas cuando exista un valor que permanezca constante a través de todos los vectores subsecuentes y ese valor constante se conocerá como tasa finita de crecimiento

Tasa finita de crecimiento (λ)

Esta tasa como su nombre lo indica, es una tasa finita y no instantánea de crecimiento poblacional (r). Se define como *el número de individuos que se agrega a la población por individuo y por unidad de tiempo* y se calcula como (Southwood, 1991):

$$\lambda = e^{r_m}$$

Donde:

e = base de los logaritmos naturales

r_m = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

La tasa finita también se puede calcular también como:

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

pero sólo cuando λ es un valor cercano a 1 y ya no fluctúa a través del tiempo se dice que la población alcanzó la tasa finita de crecimiento, no antes porque serán tasas netas de reproducción.

Como se observa, es la misma forma como se calculó la tasa neta de reproducción, por lo que *sólo se puede aplicar esta igualdad en el modelo matricial y siempre y cuando la tasa neta de reproducción a lo largo del tiempo permanezca constante*. Así mismo, y como la tasa finita también es igual a la exponencial de la tasa intrínseca de crecimiento per cápita, se puede establecer la siguiente relación:

$$Ro = \lambda = e^{r_m}$$

Para poder establecer esta igualdad, se tendrá que hacer sólo si la tasa neta de reproducción permanece constante y la única diferencia radica en que λ está dada en lapsos de 1.0 tiempo y Ro es una tasa de acuerdo con un promedio generacional (T).

Tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima (r_m)

Por medio de una matriz poblacional se obtiene por tres vías la tasa intrínseca de crecimiento per cápita.

1) La primera y más sencilla es que si ya se conoce el valor de lambda (λ) y sabiendo que ésta es igual a la exponencial de la tasa intrínseca de crecimiento, sólo se despeja:

$$r_m = \ln \lambda$$

2) Se puede obtener por el método ya conocido utilizando la tasa neta de reproducción, si y sólo si es la constante a lo largo de los vectores subsecuentes:

$$r = \frac{\ln Ro}{T}$$

Donde:

Ro = tasa neta de reproducción cuando es constante

ln = logaritmo natural

T = tiempo generacional igual a 1.0

3) Se obtiene por medio de un análisis de regresión usando el modelo de crecimiento exponencial, ya conocido:

$$Nt = No\,e^{rt}$$

utilizando el tamaño total de la población (sumatoria de cada vector poblacional) y los diferentes tiempos; con ello se obtiene la ordenada al origen, que será el tamaño de la población con que se inició el crecimiento, la pendiente (tasa intrínseca de crecimiento per cápita) y las curvas teórica y experimental de dicho crecimiento.

El modelo de crecimiento exponencial se aplica también utilizando como variables dependientes a los diferentes tamaños poblacionales y sus tiempos por cada estadio, para obtener las curvas de crecimiento representativas de cada uno de ellos y sus modelos respectivos, todos ellos mostrando diferentes valores, según la tendencia y comportamiento de cada estadio en el contexto de global de la población.

Estructura estable por edades

La estructura estable por edades se alcanza cuando una población se *reproduce en un ambiente constante*. Esto quiere decir que la estructura estable por edades es una *proporción o porcentaje que se mantiene constante entre las diferentes edades y a través del tiempo* que presenta una población cuando esta alcanza una tasa finita de crecimiento.

Alcanzada la estructura estable por edades, todas van a mantener una proporción constante de crecimiento de generación tras generación, es decir el tamaño poblacional aumentará pero de forma constante y en las mismas proporciones numéricas.

Para calcular la estructura estable por edades, se dividirá el tamaño poblacional de cada estadio, entre el tamaño del estadio inicial (generalmente crías) que se tenga en la población, y sólo de aquellos vectores en los que se alcanzó la tasa finita de crecimiento (λ). Se puede expresar como porcentaje al multiplicar el resultado por 100 que es lo más adecuado o simplemente como una proporción.

El modelo de crecimiento matricial antes descrito construye un crecimiento de tipo exponencial, y como ya se había mencionado es un crecimiento que presentarán las poblaciones naturales en ciertos momentos (cuando el espacio y alimento son ilimitados), pero como existe una heterogeneidad ambiental, esto no se da frecuentemente, y se presenta un crecimiento logístico.

El modelo de crecimiento matricial también puede describir un crecimiento logístico, sólo que la única diferencia estriba en conocer la capacidad de carga del ambiente (K) que se resta a cada vector resultante, esto mostrará la influencia densodependiente en el crecimiento poblacional.

A manera de ejemplificar el modelo antes descrito, se presentan los datos de una población que presenta 4 estadios: crías, juveniles, adultos y viejos; La fecundidad del primero y último es cero, la de jóvenes es 1/3 de la fecundidad de adultos. En el primer muestreo se cuantificaron por estadios: 200, 160, 100, 25, respectivamente y en el segundo muestreo fueron: 300, 150, 90, 30. (Figura 3.60).

Después de haber realizado los cálculos necesarios para obtener la fecundidad y sobrevivencia por estadios se obtuvo el modelo de Leslie:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0.65 & 1.96 & 0 \\ 0.75 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.56 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.3 & 0 \end{bmatrix} x \begin{bmatrix} 200 \\ 160 \\ 100 \\ 25 \end{bmatrix}$$

Los vectores resultantes, tiempo, número de organismos totales y tasa neta de reproducción son los siguientes:

$$\begin{bmatrix}300\\150\\90\\30\end{bmatrix}\begin{bmatrix}274\\225\\84\\27\end{bmatrix}\begin{bmatrix}311\\206\\126\\25\end{bmatrix}\begin{bmatrix}381\\233\\115\\38\end{bmatrix}\begin{bmatrix}377\\286\\130\\35\end{bmatrix}\begin{bmatrix}441\\283\\160\\39\end{bmatrix}\begin{bmatrix}498\\331\\158\\48\end{bmatrix}\begin{bmatrix}525\\374\\185\\47\end{bmatrix}\begin{bmatrix}606\\394\\209\\56\end{bmatrix}$$

t= 1 2 3 4 5 6 7 8 9

N= 570 610 668 767 828 923 1035 1131 1265

$$\begin{bmatrix}666\\455\\221\\63\end{bmatrix}\begin{bmatrix}729\\500\\255\\66\end{bmatrix}\begin{bmatrix}825\\547\\280\\77\end{bmatrix}\begin{bmatrix}904\\619\\306\\84\end{bmatrix}\begin{bmatrix}1002\\678\\347\\92\end{bmatrix}\begin{bmatrix}1121\\752\\380\\104\end{bmatrix}\begin{bmatrix}1234\\841\\421\\114\end{bmatrix}\begin{bmatrix}1372\\926\\471\\126\end{bmatrix}\begin{bmatrix}1525\\1029\\519\\141\end{bmatrix}$$

t= 10 11 12 13 14 15 16 17 18

N=1405 1550 1729 1913 2119 2357 2610 2895 3214

$$\begin{bmatrix}1686\\1144\\576\\156\end{bmatrix}\begin{bmatrix}1873\\1265\\641\\173\end{bmatrix}\begin{bmatrix}2079\\1405\\708\\192\end{bmatrix}\begin{bmatrix}2301\\1559\\787\\212\end{bmatrix}\begin{bmatrix}2556\\1726\\873\\236\end{bmatrix}\begin{bmatrix}2833\\1917\\967\\262\end{bmatrix}\begin{bmatrix}3141\\2125\\1074\\290\end{bmatrix}\begin{bmatrix}3486\\2356\\1190\\322\end{bmatrix}$$

t= 19 20 21 22 23 24 25 26

N= 3562 3952 4384 4859 5391 5979 6630 7354

$$\begin{bmatrix}3864\\2615\\1319\\357\end{bmatrix}\begin{bmatrix}4285\\2898\\1464\\396\end{bmatrix}\begin{bmatrix}4753\\3214\\1623\\439\end{bmatrix}\begin{bmatrix}5270\\3565\\1800\\487\end{bmatrix}\begin{bmatrix}5845\\3953\\1996\\540\end{bmatrix}$$

t= 27 28 29 30 31

N= 8155 9043 10029 11122 12334

Ro= 1.1089 1.1090 1.1090 1.1090 1.1090

Ro= 1.1090

$\lambda = 1.1090$

$e^{r} = 1.1090$

$r = \ln(1.1090) = 0.1035$

Modelo de crecimiento exponencial de la población:

$$Nt = 497.3630\ell^{0.1036t}$$

$$r = 0.9999$$

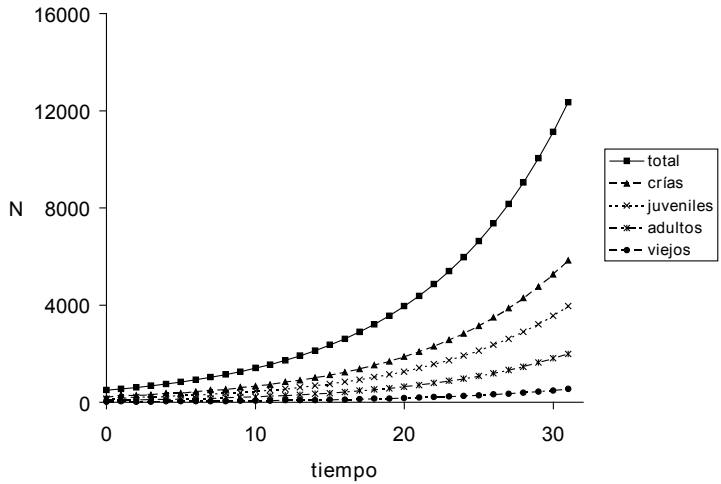


Figura 3.60. Curvas de crecimiento de la población total y sus diferentes estadios contra el tiempo a partir del modelo matricial.

La estructura estable por edades se alcanza en la 28ª generación (cuando se alcanza la tasa finita de crecimiento) y es en porcentaje o proporción:

$$\begin{bmatrix}100\\68\\34\\9\end{bmatrix} o \begin{bmatrix}1\\0.68\\0.34\\0.09\end{bmatrix}$$

3. MODELO MATRICIAL DE LEFKOVITCH (ESTRUCTURADO POR ETAPAS)

Modelos basados en etapas del ciclo de vida

En muchos organismos, particularmente **plantas, invertebrados y numerosos organismos acuáticos**, la edad cronológica no describe de manera adecuada el desempeño demográfico de los individuos. En estos casos, la población se divide en **categorías discretas denominadas etapas o clases de etapa**, las cuales pueden corresponder a estados claramente definidos del ciclo de vida como huevo, larva, juvenil y adulto, o bien a **clases de tamaño** impuestas sobre un rasgo que varía de forma continua, como la longitud, el peso o el área foliar (Rees y Ellner, 2009).

Por ejemplo, una población vegetal puede caracterizarse mediante individuos pequeños, medianos y grandes, permitiendo múltiples transiciones entre etapas como resultado tanto del crecimiento como de la contracción. A pesar de esta flexibilidad en la definición de las clases, muchas de las ideas desarrolladas originalmente para poblaciones estructuradas por edad continúan siendo aplicables en los modelos basados en etapas, particularmente aquellas relacionadas con la proyección poblacional y la estabilidad demográfica (Rees y Ellner, 2009).

En este contexto, la reproducción y los movimientos de los individuos supervivientes entre etapas ya no se describen mediante una matriz de Leslie, sino a través de una **matriz de proyección poblacional basada en etapas**, conocida como **matriz de Lefkovitch** (L) o matriz (M) (Rees y Ellner, 2009). La necesidad de este enfoque alternativo surge de los supuestos inherentes al modelo de Leslie, el cual asume que toda la variabilidad en fecundidad y supervivencia se debe exclusivamente a diferencias de edad, que los individuos son idénticos entre sí dentro de cada clase, que la edad es el factor determinante de la mortalidad y la fecundidad, que únicamente se consideran hembras y que no existen retrasos temporales, es decir, que los individuos avanzan obligatoriamente de un estadio a otro sin posibilidad de permanecer estacionarios.

Estas suposiciones resultan particularmente problemáticas en organismos de **larga vida**, para los cuales la aproximación por edad puede ser poco realista o incluso impracticable. Por ejemplo, un árbol de roble puede requerir al menos **300 años** para alcanzar la etapa adulta, durante los cuales se presenta una mortalidad elevada en las primeras edades, como la fase de semilla, seguida de patrones de supervivencia muy distintos en etapas posteriores. Para capturar adecuadamente esta biología mediante un modelo de Leslie, sería necesario definir categorías de edad de un año de duración, lo que implicaría construir una matriz poblacional de **300 × 300**, un arreglo excesivamente grande y carente de sentido práctico (Bosh,

1971; Vandermeer, 1975). Además, el uso de categorías amplias como semilla, plántula, arbusto y árbol en un modelo estrictamente por edad conduciría a una pérdida considerable de información demográfica relevante.

Cuando los individuos de una población **no pueden organizarse de manera natural por edades**, la aproximación de Leslie no debe ser utilizada. Para resolver este problema, **Lefkovitch (1965)** propuso un modelo alternativo, analíticamente similar al modelo de Leslie–Lewis, pero aplicable a un espectro mucho más amplio de situaciones biológicas. En lugar de categorizar a los individuos por edad, esta aproximación los clasifica de acuerdo con **características morfológicas o fisiológicas**, como el tamaño o el peso. Por ejemplo, puede definirse un estado 0 que incluya a todos los individuos entre 0 y 5 cm de longitud, un estado 1 que agrupe a larvas o semillas entre 5 y 20 cm, y así sucesivamente (Vandermeer, 1975).

La aproximación de Lefkovitch constituye, por tanto, una **matriz de proyección por estados**, utilizada particularmente en poblaciones con individuos muy longevos, como muchas especies de plantas perennes, en las cuales los organismos pueden permanecer largos periodos en una misma etapa antes de transitar a la siguiente; incluso es común que algunas semillas permanezcan en estado latente durante tiempos prolongados. Debido a estas características biológicas y a que la categorización de etapas suele ser en parte **arbitraria**, el modelo asume que toda la variabilidad en supervivencia y fecundidad se atribuye exclusivamente a la variable utilizada para definir las clases, lo que constituye un supuesto central del enfoque de Lefkovitch (Lefkovitch, 1965).

Complejidad adicional del modelo por etapas

Lefkovitch (1965) reconoció que, a diferencia del modelo por edad, donde todos los individuos de edad x avanzan necesariamente a la edad x+1, en los modelos basados en etapas algunos individuos **pueden permanecer en la misma etapa** durante más de una unidad de tiempo (Figura 3.61) (Krebs, 2014). Esta característica añade una nueva complejidad biológica al modelo.

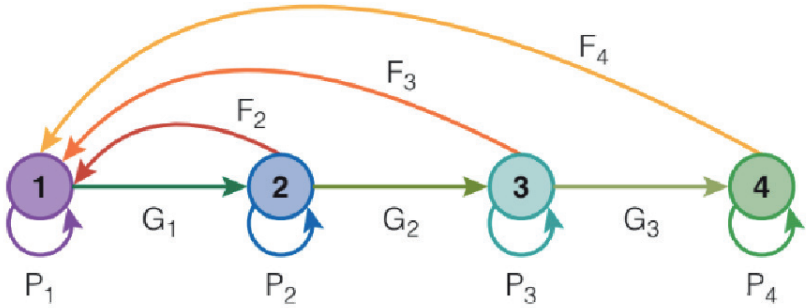


Figura 3.61. Matrices de proyección poblacional. La matriz de Lefkovitch o un ciclo de vida basado en el tamaño o la etapa, en el que la única complicación adicional es que un individuo tiene una probabilidad Px de permanecer en la misma etapa del ciclo de vida durante un período y una probabilidad Gx de sobrevivir y avanzar a la siguiente etapa del ciclo de vida. (Según Caswell, 2001 tomado de Krebs, 2014).

Por ello, en cada etapa se definen dos probabilidades fundamentales:

- P_x: probabilidad de que un individuo sobreviva y **permanezca** en la misma etapa o clase de tamaño x en la siguiente unidad de tiempo.
- G_x: probabilidad de que un individuo sobreviva y **transite** a la siguiente etapa o clase de tamaño x+1 en la siguiente unidad de tiempo.

Es importante destacar que, en las matrices basadas en etapas, la unidad de tiempo se define de tal manera que es imposible que un organismo salte dos o más etapas en un solo paso temporal (Krebs, 2014).

Estructura de la matriz de Lefkovitch

La construcción de la matriz es muy parecida a la de Leslie, se simboliza con la letra mayúscula *"L"* en letra italizada para diferenciarlo de la de Leslie o M, en la *primera fila o renglón* se colocarán las *fecundidades de cada estadio* y todas *las demás casillas se llenan con una probabilidad de ocurrencia*, es decir, son la probabilidad por unidad de tiempo a que se presente un evento o de pasar de un estado a otro (Lefkovitch, 1965):

$$L = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & f_n \\ P_{01} & P_{11} & P_{21} & P_{n1} \\ P_{02} & P_{12} & P_{22} & P_{n2} \\ P_{03} & P_{13} & P_{23} & P_{n3} \end{bmatrix}$$

Donde:

f_n = número de recién nacidos y producidos en promedio por un individuo de la categoría "x" por unidad de tiempo

P_n = probabilidad de pasar de un estado a otro durante un intervalo de tiempo

Existen casos en los que no se dispone de los valores de fecundidad, entonces toda la matriz se completa con los valores de las probabilidades.

Construcción del vector poblacional

En este caso se simboliza de la misma manera (n) y representa la *cantidad de individuos por cada categoría*:

$$n = \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ n_n \end{bmatrix}$$

La ecuación general de crecimiento poblacional de Lekkovitch es la siguiente:

$$Ln_t = n_{t+1}$$

Los cálculos para realizar la proyección matricial del crecimiento en estas poblaciones y la obtención de los parámetros poblacionales, se realiza de igual manera que la de Leslie, sólo que la diferencia radicará en que la multiplicación matricial tendrá más valores.

Por ejemplo, se realizó un estudio poblacional a un pino y se cuantificó un tamaño de 2,000 semillas, de las cuales 20 germinaron y el resto murió. De 100 retoños, 20 murieron, 5 fueron arbolillos y el resto permaneció como retoño de 50 arbolillos, 2 se hicieron árboles, 5 murieron y el resto permaneció como arbolillo. De 11 árboles, uno murió y el resto siguió como árbol y no se pudo calcular la fecundidad de cada árbol.

Ejemplos como este, se presentan muy frecuentemente en la naturaleza y para poder obtener el crecimiento por uno de los mejores modelos para evaluarlo como el de Leslie, no se puede realizar debido a que existen estadios que permanecen en ese mismo estadio, por lo cual se aplica el modelo de Lefkovitch, quedando la matriz de la siguiente manera:

$$\begin{array}{c} \\ S_0 \\ R_1 \\ Ar_2 \\ A_3 \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{cccc} S_0 & R_1 & Ar_2 & A_3 \end{array} \\ \begin{bmatrix} P_{SS} & P_{RS} & P_{ArS} & P_{AS} \\ P_{SR} & P_{RR} & P_{ArR} & P_{AR} \\ P_{SAr} & P_{RAr} & P_{ArAr} & P_{AAr} \\ P_{SA} & P_{RA} & P_{ArA} & P_{AA} \end{bmatrix} \end{array}$$

S= semilla R= retoño Ar= arbolillo A= árbol

Matemáticamente se expresa el modelo como:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.01 & 0.75 & 0 & 0 \\ 0 & 0.05 & 0.86 & 0 \\ 0 & 0 & 0.04 & 0.91 \end{bmatrix} x \begin{bmatrix} 2000 \\ 100 \\ 50 \\ 11 \end{bmatrix}$$

La diferencia entre este modelo y el de Leslie, evidentemente radica en que no sólo la subdiagonal por abajo de la diagonal de traza puede tener valores, sino que cualquier casillero podrá contener información, un ejemplo del crecimiento exponencial obtenido via la resolución del modelo de Lefkovitch se presenta en la (Figura 3.62).

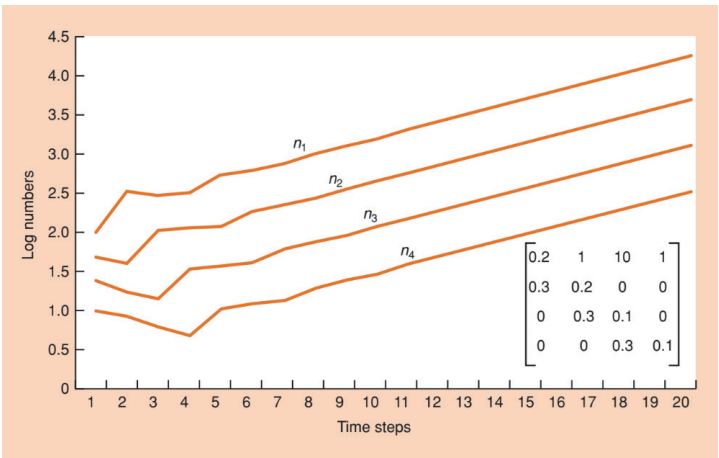


Figura 3.62. Una población crece según el gráfico del ciclo de vida mostrado en la Figura, con los valores de los parámetros que se muestran en el recuadro. En una escala logarítmica (vertical), el crecimiento exponencial se presenta como una línea recta Tomado de Begon et al., 2006.

4. COMPARACIÓN CONCEPTUAL ENTRE LOS MODELOS LESLIE Y LEFKOVITCH

En la Tabla 3. 7 se presenta una comparación entre los modelos Leslie y Lefkovitch.

Tabla 3. 7. Aspectos conceptuales entre los modelos de Leslie y Lefkovitch.

Aspecto	Leslie	Lefkovitch
Tipo de estructura	Edad	Etapa
Avance entre clases	Obligatorio	Opcional
Permanencia en clase	No	Sí
Aplicación típica	Vertebrados, humanos	Plantas, peces, invertebrados
Realismo biológico	Alto para edades fijas	Alto para desarrollo flexible

5. IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y APLICACIONES

Los modelos matriciales de Leslie y Lefkovitch son **modelos centrales en la demografía de poblaciones y la ecología teórica**, particularmente cuando se analizan poblaciones estructuradas. Permiten evaluar sensibilidades y elasticidades demográficas, identificar etapas críticas para la conservación o el manejo, y simular escenarios de perturbación ambiental.

En sistemas acuáticos y organismos con desarrollo flexible, el modelo de Lefkovitch suele ofrecer un mayor realismo biológico, aunque el modelo de Leslie sigue siendo fundamental como marco teórico y didáctico para comprender la dinámica de poblaciones estructuradas.

Extensiones de los modelos matriciales: heterogeneidad en las historias de vida

Los modelos matriciales clásicos de demografía estructurada, como los propuestos por **Leslie (1948)**, asumen que una población puede describirse mediante clases de edad estructuradas en las que los individuos se comportan de forma homogénea con respecto a sus tasas de nacimiento y mortalidad. Bajo este enfoque se supone que todos los individuos de una misma clase de edad siguen **una única ruta o historia de vida** desde el nacimiento hasta la muerte. Este supuesto de homogeneidad facilita la construcción de matrices de proyección poblacional y la interpretación de parámetros demográficos, pero es también una simplificación que puede no reflejar la verdadera variabilidad biológica observada en muchas poblaciones naturales (Leslie, 1948; modelos por edad y etapa ya discutidos anteriormente).

En la práctica, individuos de la misma edad pueden diferir sustancialmente en rasgos ecológicos relevantes como crecimiento, supervivencia y fecundidad, debido a **variación genética inherente, condiciones ambientales heterogéneas o la interacción entre ambos factores**. Estas diferencias producen **heterogeneidad en las historias de vida** de los individuos, de modo que no puede suponerse que existe una única trayectoria demográfica representativa dentro de cada clase de edad o etapa (por ejemplo, edad de madurez, probabilidad de reproducción, riesgo de muerte, etc). Esta heterogeneidad biológica tiene consecuencias importantes para las propiedades demográficas de las poblaciones, como la estimación de la tasa de crecimiento intrínseca y la respuesta a perturbaciones ambientales.

Para abordar esta limitación, **Hubbell y Werner (1979)** desarrollaron un enfoque explícito para poblaciones que no son homogéneas, sino que presentan **múltiples historias de vida posibles** y donde no se asume una estructura estable por edades ni por etapas clásicas. En este marco, una población se describe como compuesta por un **conjunto finito de rutas de vida diferenciadas**, en las cuales cada individuo puede seguir una trayectoria particular de sobrevivencia y reproducción a través del tiempo. Cada ruta de vida representa una secuencia alternativa de estados demográficos, y las diferencias entre rutas capturan directamente la heterogeneidad individual en los procesos vitales.

El método propuesto por Hubbell y Werner se basa en la identificación de todas las rutas reproductivas posibles en la población, el cálculo de la **contribución reproductiva neta** de cada una de estas historias de vida, la **ponderación de dichas contribuciones** de acuerdo con su frecuencia o importancia relativa, y finalmente la **suma de todas las contribuciones** para obtener los valores demográficos agregados, como la **tasa finita de crecimiento (λ)** y la **tasa intrínseca de crecimiento per cápita (r)**. Conceptualmente, este enfoque cuantifica cómo cada trayectoria individual de reproducción y supervivencia contribuye al crecimiento global de la población y permite integrar formalmente la heterogeneidad biológica en el análisis demográfico sin la necesidad de imponer una estructura matricial única homogénea.

Metodológicamente, la representación de historias de vida heterogéneas suele hacerse mediante **gráficos o diagramas de rutas demográficas**, donde flechas indican los movimientos de individuos entre estados, puntos representan grupos de individuos homogéneos dentro de cada ruta, e información adicional resume los parámetros demográficos específicos de cada trayectoria (Figura 3.63) (Hubbell y Werner, 1979). Este tipo de representación no solo facilita la visualización de las diferentes posibilidades de vida dentro de una población, sino que también hace explícita la variabilidad demográfica subyacente entre individuos, integrando así en un mismo esquema los efectos de la heterogeneidad ecológica y la estructura poblacional.

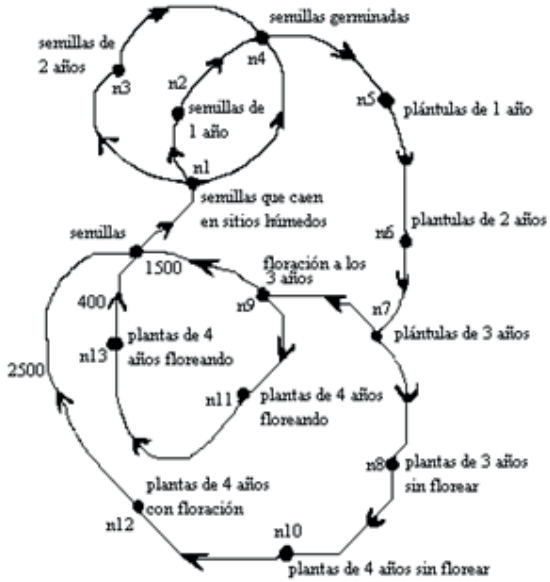


Figura 3.63. Historia de vida. Diagrama de las rutas reproductivas de una planta (Tomado de Hubbel y Werner, 1979).

Este diagrama representa sólo cuando las semillas caen a sitios húmedos para germinar, no se siguen las posibles rutas ni el tiempo que se lleva cuando éstas son dispersadas en zonas no óptimas para germinación o por lo menos que no son húmedos.

Las semillas a pesar de caer en sitios húmedos permanecen en latencia 1 y 2 años, después de los cuales, pasarán a la reproducción (floración) a los 3 y 4 años, produciendo diferente cantidad de semillas en cada ruta reproductiva. La anterior estrategia, hace suponer la hipótesis que los retrasos en el tiempo, es una estrategia que sigue la especie para asegurar la germinación por varias rutas diferentes, así como su floración y producción de semillas. Para detallar más sobre este tipo de historias de vida, su representación y el análisis matemático para evaluar los parámetros de crecimiento, se deberá consultar la fuente original.

Comparación conceptual: Leslie, Lefkovitch e historias de vida heterogéneas

En la Tabla 3. 8 se presenta una comparación estructural y biológica entre los modelos Leslie y Lefkovitch e historia de vida heterogéneas.

Tabla 3. 8. Comparación estructural y biológica entre los modelos de Leslie, Lefkovitch e historias de vida heterogéneas.

Aspecto	Leslie	Lefkovitch	Historias de vida heterogéneas
Tipo de estructura	Edad	Etapa / tamaño	Rutas de vida múltiples
Supuesto clave	Individuos homogéneos	Individuos homogéneos por etapa	Individuos heterogéneos
Trayectoria de vida	Única	Única	Múltiples
Permanencia en clases	No	Sí	Variable según la ruta
Estructura estable	Sí	Sí	No necesariamente
Representación	Matriz edad–edad	Matriz estado–estado	Diagrama de rutas
Parámetro central	(\lambda), distribución estable	(\lambda), elasticidades	(\lambda) y (r) por suma de rutas
Realismo biológico	Moderado	Alto	Muy alto

Mientras que los modelos de **Leslie** y **Lefkovitch** representan poblaciones estructuradas en las que se asume una **historia de vida promedio y homogénea**, el enfoque de **historias de vida heterogéneas** reconoce explícitamente que los individuos pueden seguir **trayectorias demográficas alternativas** dentro de una misma población. En el modelo de Leslie, la variabilidad se atribuye exclusivamente a la edad; en el de Lefkovitch, a la etapa o estado definido por una característica morfológica o fisiológica; sin embargo, en ambos casos se presupone que todos los individuos recorren esencialmente la misma ruta de vida. Por el contrario, el enfoque propuesto por Hubbell y Werner (1979) abandona este supuesto y considera que el crecimiento poblacional emerge de la **suma ponderada de múltiples historias de vida**, lo que resulta particularmente relevante en poblaciones con alta variabilidad individual, plasticidad fenotípica o respuestas divergentes a condiciones ambientales heterogéneas.

Historias de Vida

El análisis de las poblaciones biológicas ha permitido describir y modelar los cambios en su tamaño, estructura y crecimiento a partir de parámetros demográficos fundamentales como la sobrevivencia, la fecundidad y la tasa finita o intrínseca de crecimiento. Los modelos estructurados por edad y por etapas, como los de Leslie y Lefkovitch, han demostrado que la dinámica poblacional no depende únicamente del número de individuos, sino de la forma en que estos se distribuyen a lo largo del ciclo de vida y de cómo contribuyen diferencialmente a la reproducción y a la persistencia de la población.

Sin embargo, estos parámetros demográficos no son propiedades aisladas ni constantes, sino la expresión cuantitativa de decisiones biológicas que los organismos enfrentan a lo largo de su vida. Cada individuo debe asignar recursos limitados entre crecimiento, mantenimiento, reproducción y supervivencia, y dicha asignación se encuentra condicionada por restricciones fisiológicas, ambientales y evolutivas. El conjunto de estas decisiones, y sus consecuencias a lo largo del ciclo vital, constituye lo que en ecología se denomina **historia de vida**.

El estudio de las historias de vida proporciona el marco conceptual que permite interpretar los patrones demográficos observados en las poblaciones. Rasgos como la edad a la madurez, el número y tamaño de los descendientes, la duración de las etapas juveniles, la longevidad y la frecuencia reproductiva determinan las probabilidades de supervivencia y fecundidad que alimentan los modelos poblacionales. En este sentido, las historias de vida representan el vínculo directo entre los procesos que ocurren a nivel individual y las propiedades emergentes de las poblaciones.

Asimismo, las estrategias de historia de vida influyen de manera decisiva en la forma en que las poblaciones responden a su entorno biótico y abiótico. La competencia por recursos, la depredación, el parasitismo y las perturbaciones ambientales ejercen presiones selectivas que moldean las rutas de vida posibles y favorecen determinadas combinaciones de rasgos frente a otras. Por ello, comprender las historias de vida resulta esencial para interpretar la variabilidad demográfica entre poblaciones, especies y ambientes.

En este tema se abordan los fundamentos teóricos del concepto de historias de vida, su relación con los modelos poblacionales estructurados y su relevancia para la comprensión de los procesos ecológicos. Este enfoque permite avanzar desde una descripción matemática de la dinámica poblacional hacia una interpretación biológica integrada, que sienta las bases para el análisis de las interacciones poblacionales y de la estructura de las comunidades.

INTRODUCCIÓN

Las historias de vida representan el conjunto de eventos y decisiones que un organismo experimenta a lo largo de su existencia, desde su concepción hasta su muerte. Estos eventos incluyen el crecimiento, el desarrollo, la reproducción y la sobrevivencia, y su estudio es fundamental para comprender cómo las especies interactúan con su entorno y cómo evolucionan las poblaciones y comunidades (Brown y West, 2000; Smith et al., 2015). La asignación de tiempo y energía a estas actividades vitales es un aspecto central de la ecología de historias de vida (Freeman y Herron, 2002). Ridley (2004) enfatiza que la historia de vida de un ser vivo implica una serie de decisiones cruciales, como el momento óptimo para la reproducción, ya sea temprana o tardía.

Lincoln et al. (1998) la definen como los eventos significativos en el ciclo de vida de un organismo, especialmente aquellos relacionados con estrategias que influyen en su supervivencia y capacidad reproductiva. Begon et al. (2006) sugieren que las historias de vida individuales dentro de un grupo pueden verse como variaciones de un ciclo de vida básico, mientras que Smith y Smith (2012) ofrecen una definición más concisa: el patrón de crecimiento, desarrollo y reproducción a lo largo de la vida de un organismo.

Desde una perspectiva ecológico-evolutiva, Molles (2008) describe la historia de vida como el conjunto de adaptaciones que influyen en aspectos biológicos clave, como la cantidad de descendencia producida, la supervivencia y la edad y tamaño al alcanzar la madurez reproductiva (Figura 3.64).

La Historia de Vida como Resultado de la Evolución



Figura 3.64. Esquema de la dinámica poblacional mostrando los factores que influyen en el crecimiento y regulación de las poblaciones, incluyendo natalidad, mortalidad, inmigración y emigración. (Tomado de ABC Color, 2024).

Las historias de vida no son meras descripciones de los eventos que ocurren en la vida de un organismo; son el resultado de millones de años de evolución, donde la selección natural ha moldeado los rasgos que maximizan la aptitud (fitness) de los individuos en un ambiente dado (Stearns, 1992). La aptitud se define como la contribución genética de un individuo a la siguiente generación, y se mide por el número de descendientes viables que produce. Por lo tanto, cada aspecto de la historia de vida de una especie, desde el tamaño del huevo o la semilla hasta la edad de la primera reproducción y la longevidad, es una adaptación que ha sido seleccionada para optimizar la supervivencia y la reproducción en un contexto ecológico específico (Roff, 1992).

La diversidad de historias de vida observada en la naturaleza es asombrosa y refleja la multiplicidad de soluciones evolutivas a los desafíos ambientales. Por ejemplo, algunas especies invierten en una gran cantidad de descendientes pequeños y poco desarrollados, esperando que al menos algunos sobrevivan en un ambiente impredecible. Otras, en contraste, producen pocos descendientes grandes y bien desarrollados, invirtiendo considerablemente en su cuidado para asegurar su supervivencia en un ambiente más estable y competitivo. Estas estrategias contrastantes, a menudo categorizadas como r y K, ilustran el principio fundamental de los *trade-offs* en la evolución de las historias de vida (Pianka, 1970).

Los *trade-offs* surgen porque los organismos tienen recursos limitados (energía, tiempo, nutrientes) que deben asignar entre diferentes funciones vitales. Invertir más en una función (por ejemplo, crecimiento rápido) a menudo significa invertir menos en otra (por ejemplo, reproducción temprana o defensa contra depredadores). La selección natural favorece la combinación de rasgos de historia de vida que resulta en la mayor aptitud a lo largo de la vida del organismo. Por ejemplo, un organismo que se reproduce muy temprano puede tener una menor longevidad o producir descendientes de menor calidad, mientras que uno que retrasa la reproducción puede crecer más y producir descendientes más robustos, pero corre el riesgo de morir antes de reproducirse (Stearns, 1992).

Además de los factores genéticos, las historias de vida también pueden ser influenciadas por la plasticidad fenotípica, que es la capacidad de un organismo para cambiar su fenotipo (rasgos observables) en respuesta a las condiciones ambientales. Esto permite a los individuos ajustar sus estrategias de vida a las variaciones en el ambiente, como la disponibilidad de alimentos, la presencia de depredadores o la densidad poblacional. Por ejemplo, algunas especies de peces pueden madurar a un tamaño más pequeño si la densidad poblacional es alta, lo que les permite reproducirse antes de que la competencia por los recursos se vuelva demasiado intensa (Reznick et al., 1990).

El estudio de las historias de vida es, por lo tanto, un campo dinámico que integra la ecología, la evolución, la genética y la fisiología para comprender cómo los organismos viven, se reproducen y persisten en un mundo en constante cambio. Es una disciplina esencial para abordar los desafíos de la conservación de la biodiversidad y el manejo de los recursos naturales en el Antropoceno.

Estrategias de Historia de Vida: Modelos de Selección r y K

En ecología, la diversidad de estrategias de vida se ha conceptualizado a menudo a través de los modelos de selección r y K, propuestos por MacArthur y Wilson (1967). Estos modelos describen dos extremos de un continuo de estrategias reproductivas y de supervivencia que las especies adoptan en respuesta a las condiciones ambientales y la densidad poblacional. La teoría de la selección r/K postula que las fuerzas evolutivas operan en dos direcciones principales, favoreciendo la maximización de la tasa de crecimiento poblacional (selección r) o la eficiencia en el uso de recursos en ambientes estables (selección K) (Pianka, 1970).

Modelo de Selección r (r-estrategas)

Los r-estrategas son especies que maximizan su tasa de crecimiento intrínseca (r) y están adaptadas a ambientes inestables, impredecibles o perturbados. Sus características principales incluyen (Figura 3.65):

- Alta tasa de reproducción: Producen un gran número de descendientes en un corto período de tiempo. La energía se invierte en la cantidad de crías más que en su calidad individual (Pianka, 1970).
- Pequeño tamaño corporal: Generalmente son organismos pequeños con ciclos de vida cortos.
- Madurez temprana: Alcanzan la madurez sexual rápidamente, lo que les permite reproducirse antes de que las condiciones ambientales desfavorables o las perturbaciones ocurran.
- Baja inversión parental: La inversión en el cuidado de la descendencia es mínima o nula. Las crías son a menudo independientes al nacer o eclosionar.
- Alta dispersión: Sus descendientes tienen una alta capacidad de dispersión, lo que les permite colonizar rápidamente nuevos hábitats o áreas perturbadas.
- Poblaciones fluctuantes: Sus poblaciones tienden a fluctuar drásticamente en tamaño, con periodos de crecimiento exponencial seguidos de caídas abruptas debido a la limitación de recursos o perturbaciones.

- Ejemplos: Bacterias, insectos (como pulgones), malezas, roedores pequeños y muchos peces. Estos organismos son pioneros en la colonización de nuevos hábitats y son capaces de explotar rápidamente recursos transitorios (MacArthur y Wilson, 1967).



Figura 3.65. Las especies selección r se caracterizan por ambientes inestables, alta fecundidad y menor tamaño corporal. (Tomado de Khan Academy en Español, 2024).

La selección r es favorecida en ambientes donde la mortalidad es alta e impredecible, y donde la competencia intraespecífica es baja. En estas condiciones, la capacidad de reproducirse rápidamente y colonizar nuevos espacios es una ventaja evolutiva clave.

Modelo de Selección K (K-estrategas)

Los K-estrategas son especies que están adaptadas a vivir cerca de la capacidad de carga (K) de su ambiente, es decir, en ambientes estables y predecibles donde la competencia por los recursos es intensa. Sus características distintivas son:

- Baja tasa de reproducción: Producen un número reducido de descendientes, pero con una alta inversión en cada uno de ellos. La energía se enfoca en la calidad y supervivencia individual de la descendencia (Pianka, 1970).
- Gran tamaño corporal: Generalmente son organismos grandes con ciclos de vida largos.

- Madurez tardía: Alcanzan la madurez sexual a una edad más avanzada, lo que les permite invertir más tiempo en el crecimiento y desarrollo antes de la reproducción.
- Alta inversión parental: Existe un considerable cuidado parental, lo que aumenta las probabilidades de supervivencia de la descendencia. Esto puede incluir protección, alimentación y enseñanza de habilidades.
- Baja dispersión: La dispersión de sus descendientes es limitada, ya que están adaptados a un hábitat específico y estable.
- Poblaciones estables: Sus poblaciones tienden a mantenerse cerca de la capacidad de carga del ambiente, con fluctuaciones menos drásticas en tamaño (Figura 3.66).

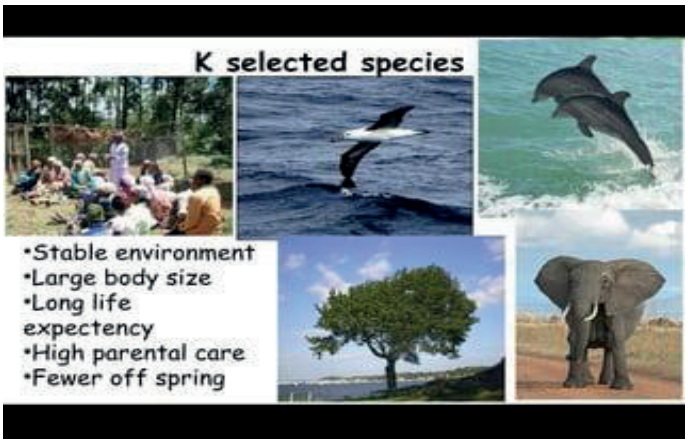


Figura 3.66. Las especies selección K, se adaptan a ambientes estables con baja fecundidad y mayor tamaño corporal (Tomado de Khan Academy en Español, 2024).

Ejemplos: Mamíferos grandes (como elefantes, ballenas, humanos), aves de gran tamaño, árboles de larga vida y algunos reptiles. Estos organismos son competidores fuertes y eficientes en el uso de recursos en ambientes saturados (MacArthur y Wilson, 1967).

La selección K es favorecida en ambientes estables donde la competencia intraespecífica es alta y la mortalidad es predecible y dependiente de la densidad. En estas condiciones, la eficiencia en el uso de recursos y la capacidad de competir son cruciales para la supervivencia y el éxito reproductivo.

Tabla 3. 9. tabla comparativa detallada entre las estrategias r y K, mostrando las diferencias en tamaño de población, duración de vida, tamaño corporal, crecimiento, maduración, número de crías, cuidado parental y número de camadas anuales. (Tomado de Apuntes de Ecología, 2024).

	"r"	"K"
Tamaño de población	**Fluctuante**	**Constante**
Vida	**Corta**	**Larga**
Cuerpo	**Pequeño**	**Grande**
Crecimiento	**Rápido**	**Lento**
Maduración	**Temprana**	**Tardía**
Número de Crías	**Elevado**	**Reducido**
Tamaño de crías	**Pequeñas**	**Grandes**
Cuidado de las Crías	**Corto**	**Extenso**
N° de Camadas al año	**Muchas**	**Pocas**

El Continuo r-K

Es importante destacar que los modelos r y K representan los extremos de un continuo. La mayoría de las especies exhiben una combinación de rasgos r y K, y su posición en este continuo puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y las presiones selectivas a las que se enfrentan. La teoría r/K ha sido una herramienta conceptual útil para entender la diversidad de estrategias de vida, aunque ha sido objeto de críticas y refinamientos a lo largo del tiempo (Stearns, 1992). No obstante, sigue siendo un marco valioso para analizar cómo los organismos asignan sus recursos a la reproducción y la supervivencia en diferentes contextos ecológicos (Figura 3.67).

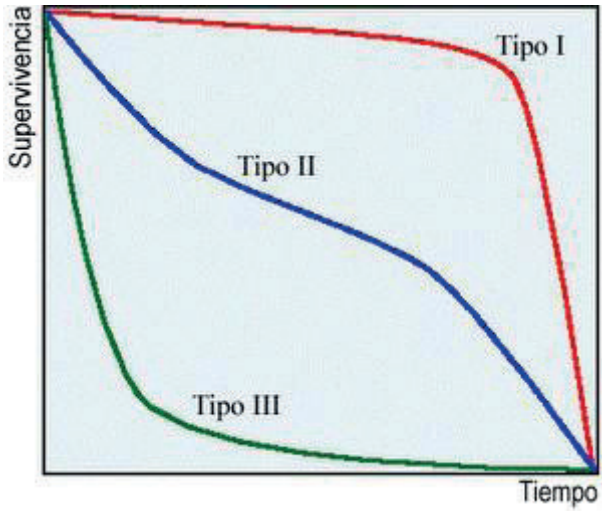


Figura 3.67. Curvas de crecimiento poblacional mostrando los patrones típicos de las estrategias r y K. Las especies r muestran crecimiento exponencial seguido de colapsos abruptos, mientras que las especies K muestran crecimiento logístico que se estabiliza cerca de la capacidad de carga (Tomado de: Apuntes de Ecología, 2024).

Metapoblaciones

Una metapoblación se define como un conjunto de poblaciones locales (o subpoblaciones) de una misma especie que están espacialmente separadas, pero que interactúan entre sí a través de la dispersión de individuos (Levins, 1969; Hanski y Gilpin, 1991). Este concepto es fundamental en ecología del paisaje y biología de la conservación, ya que reconoce que las poblaciones no existen como entidades aisladas, sino como parte de una red dinámica de parches de hábitat. La dinámica de una metapoblación se caracteriza por un equilibrio entre la extinción de poblaciones locales y la colonización de nuevos parches de hábitat por individuos dispersantes (Figura 3.68. y 3.69) (Hanski, 1999).

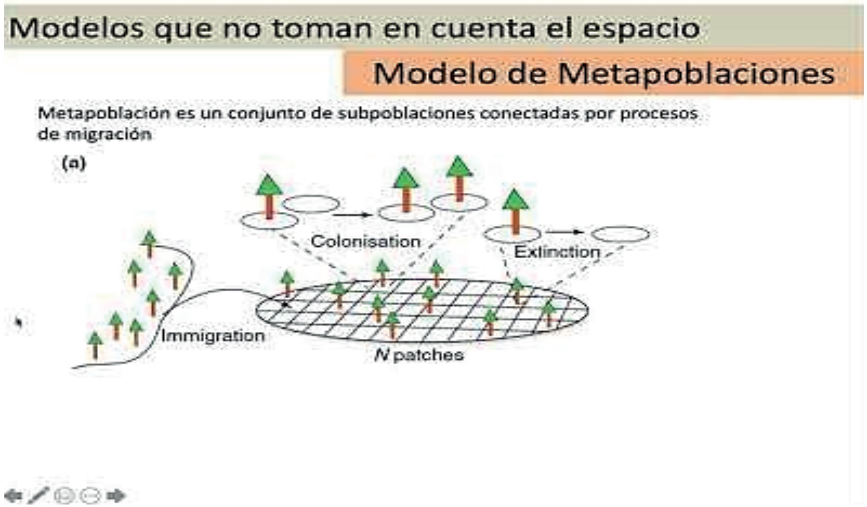


Figura 3.68. Modelo conceptual de metapoblaciones mostrando la estructura espacial de poblaciones locales conectadas por procesos de migración. El diagrama ilustra cómo las poblaciones se distribuyen en parches de hábitat separados pero conectados funcionalmente. (Tomado de Recursos Educativos de Biología, 2024).

Componentes de una Metapoblación

Una metapoblación típica consta de varios elementos clave:

- Parches de hábitat: Áreas discretas de hábitat adecuado donde las poblaciones pueden persistir. Estos parches pueden variar en tamaño, calidad y grado de aislamiento.
- Matriz: El hábitat no adecuado que rodea los parches. La matriz puede ser más o menos permeable al movimiento de los individuos, afectando la conectividad entre los parches.
- Poblaciones locales (subpoblaciones): Grupos de individuos que residen dentro de un parche de hábitat específico. Estas poblaciones pueden experimentar dinámicas de crecimiento y declive, e incluso extinción local.
- Dispersión (migración): El movimiento de individuos entre parches de hábitat. La dispersión es crucial para la persistencia de la metapoblación, ya que permite la recolonización de parches vacíos y el rescate de poblaciones en declive (Brown y Kodric-Brown, 1977).

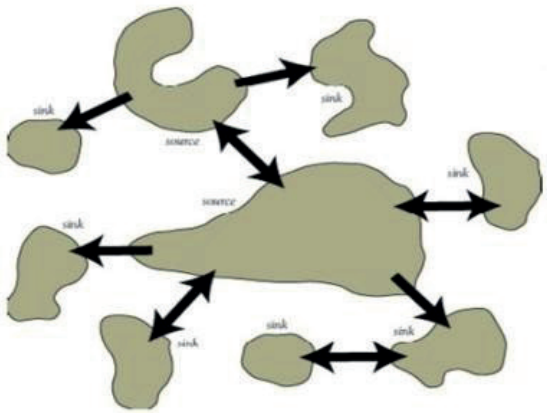


Figura 3.69. Representación teórica de las metapoblaciones en biología, mostrando la conectividad entre diferentes parches de hábitat y los procesos de extinción local y recolonización que caracterizan la dinámica metapoblacional. (Tomado de Biología en Teoría, 2024).

Tipos de Metapoblaciones

Existen diferentes modelos de metapoblaciones que describen variaciones en la conectividad y la dinámica entre las subpoblaciones (Hanski y Simberloff, 1997):

- Modelo clásico de Levins: Este es el modelo más simple, donde todos los parches de hábitat son idénticos y la probabilidad de extinción y colonización es la misma para todos. Se asume que las poblaciones locales se extinguen periódicamente y que los parches vacíos pueden ser recolonizados. La persistencia de la metapoblación depende de que la tasa de colonización supere la tasa de extinción (Levins, 1969).
- Modelo fuente-sumidero (Source-Sink): En este modelo, algunos parches de hábitat son de alta calidad (fuentes) y producen un excedente de individuos que emigran a otros parches. Otros parches son de baja calidad (sumideros) y no pueden mantener poblaciones por sí mismos sin la inmigración de individuos de las fuentes. Las poblaciones en los sumideros persisten gracias a la constante llegada de individuos de las fuentes (Pulliam, 1988).
- Modelo de metapoblación de parches (Patchy Metapopulation): En este caso, la dispersión entre parches es tan alta que las poblaciones locales no son realmente independientes, y la metapoblación se comporta más como una sola población grande. La extinción local es rara y la recolonización es casi instantánea.

Modelo de no equilibrio (Nonequilibrium Metapopulation): Aquí, la conectividad entre parches es muy baja o inexistente, y las extinciones locales no son compensadas por la colonización. Esto puede llevar a la extinción de toda la metapoblación si no hay nuevas colonizaciones (Figura 3.70).

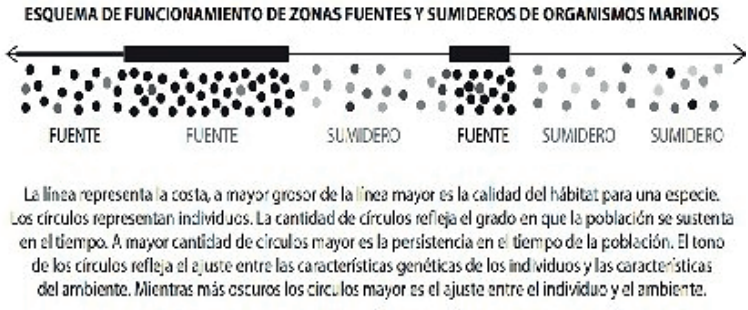


Figura 3.70. Esquema de funcionamiento de zonas fuente y sumidero en organismos marinos, mostrando cómo las poblaciones fuente (alta productividad) mantienen a las poblaciones sumidero (baja productividad) a través de la dispersión larval y migración de adultos. (Tomado de Explora CONICYT, 2024).

Importancia en Biología de la Conservación

El concepto de metapoblación es de vital importancia en la biología de la conservación por varias razones:

Fragmentación del hábitat: La pérdida y fragmentación del hábitat son las principales amenazas para la biodiversidad. La teoría de metapoblaciones ayuda a entender cómo la fragmentación afecta la persistencia de las especies al reducir el tamaño de los parches, aumentar el aislamiento y disminuir la conectividad (Fahrig, 2003).

Diseño de reservas: Permite diseñar redes de reservas naturales que maximicen la conectividad y la persistencia de las poblaciones. La creación de corredores biológicos o la restauración de hábitats degradados pueden mejorar la dispersión y reducir el riesgo de extinción local (Soule y Terborgh, 1999).

- Manejo de especies en peligro: Proporciona un marco para el manejo de especies en peligro de extinción, especialmente aquellas que existen en poblaciones pequeñas y aisladas. El manejo puede incluir la reintroducción de individuos, la mejora de la conectividad o la reducción de las tasas de extinción local (Frankham et al., 2002).

- Respuesta al cambio climático: Las metapoblaciones pueden ser más resilientes al cambio climático si los individuos pueden dispersarse a nuevos parches de hábitat adecuados a medida que las condiciones cambian (Opdam y Wascher, 2004).

En resumen, el estudio de las metapoblaciones nos permite comprender la dinámica espacial de las poblaciones y cómo la conectividad del paisaje influye en su persistencia a largo plazo. Es una herramienta esencial para la planificación de la conservación y el manejo de la biodiversidad en un mundo cada vez más fragmentado.

Modelos Matemáticos de Metapoblaciones

Los modelos matemáticos han sido herramientas esenciales para entender la dinámica de las metapoblaciones y predecir su persistencia. El modelo clásico de Levins (1969) es el punto de partida, pero se han desarrollado modelos más complejos para incorporar la heterogeneidad del paisaje y las características de la especie.

El Modelo de Levins (1969)

El modelo original de Levins es un modelo de ocupación de parches que describe la proporción de parches ocupados (P) a lo largo del tiempo. Asume que todos los parches son idénticos, que la extinción local ocurre a una tasa constante (e) y que la colonización de parches vacíos ocurre a una tasa constante (c) proporcional a la proporción de parches ocupados y vacíos. La ecuación diferencial que describe la dinámica de la metapoblación es:

$$dP/dt = cP(1 - P) - eP$$

$$P^* = 1 - e/c$$

Este modelo predice que la metapoblación persistirá si la tasa de colonización es mayor que la tasa de extinción.

Aunque simple, este modelo resalta la importancia del equilibrio entre extinción y colonización para la persistencia de la metapoblación (Levins, 1969).

Modelos Más Complejos

Los modelos más recientes han incorporado la heterogeneidad espacial, la variación en el tamaño de los parches, las distancias entre parches y las características específicas de las especies. Estos modelos espacialmente explícitos permiten predicciones más precisas sobre la persistencia de las metapoblaciones y son fundamentales para la planificación de la conservación.

Algunos ejemplos incluyen:

- Modelos de incidencia de ocupación (Incidence Function Models - IFM): Desarrollados por Hanski (1999), estos modelos predicen la probabilidad de ocupación de un parche en función de su tamaño, aislamiento y la conectividad con otros parches ocupados. Son útiles para evaluar la viabilidad de metapoblaciones en paisajes reales y para identificar parches críticos para la conservación.
- Modelos espacialmente explícitos: Estos modelos representan el paisaje como una cuadrícula de celdas, donde cada celda puede ser hábitat o matriz. Permiten simular el movimiento de individuos y la dinámica de poblaciones en un paisaje detallado, considerando la distancia y la permeabilidad de la matriz. Son computacionalmente intensivos, pero proporcionan una visión más precisa de la dinámica metapoblacional (Hanski, 1999).

Aplicaciones Prácticas de los Modelos de Metapoblaciones

Los modelos de metapoblaciones tienen numerosas aplicaciones prácticas en ecología aplicada y conservación:

- Evaluación de la viabilidad poblacional (PVA): Permiten estimar la probabilidad de persistencia de una especie en un paisaje fragmentado a lo largo del tiempo, considerando diferentes escenarios de manejo o cambio ambiental. Esto es crucial para la toma de decisiones en conservación (Frankham et al., 2002).
- Diseño de redes de conservación: Ayudan a diseñar redes de áreas protegidas que maximicen la conectividad y la persistencia de las especies. Esto puede implicar la identificación de parches clave, la creación de corredores biológicos o la restauración de hábitats degradados para mejorar la dispersión (Soule y Terborgh, 1999).
- Manejo de especies invasoras: Los modelos pueden usarse para predecir la propagación de especies invasoras y diseñar estrategias para limitar su colonización o erradicarlas de parches específicos (Hanski, 1999).

- Impacto del cambio climático: Permiten evaluar cómo el cambio climático puede afectar la distribución de las especies y la dinámica de las metapoblaciones, por ejemplo, al alterar la idoneidad de los parches de hábitat o la conectividad del paisaje (Opdam y Wascher, 2004).
- Manejo de enfermedades: En epidemiología, los modelos de metapoblaciones se utilizan para entender la propagación de enfermedades infecciosas en poblaciones fragmentadas y para diseñar estrategias de control (Anderson y May,).

La complejidad de los modelos ha evolucionado desde el simple modelo de Levins hasta simulaciones espacialmente explícitas que incorporan una gran cantidad de detalles ecológicos. Sin embargo, el principio subyacente sigue siendo el mismo: la persistencia de una especie en un paisaje fragmentado depende de un equilibrio dinámico entre la extinción local y la recolonización. La teoría de metapoblaciones sigue siendo un campo de investigación activo y una herramienta indispensable para la ecología y la conservación en el siglo XXI.

Factores Reguladores del Tamaño Poblacional

El tamaño de las poblaciones naturales no crece indefinidamente, sino que está regulado por una variedad de factores que actúan de manera dependiente o independiente de la densidad poblacional. Comprender estos mecanismos reguladores es fundamental para predecir la dinámica poblacional, evaluar el riesgo de extinción y desarrollar estrategias de manejo y conservación efectivas (Begon et al., 2006; Krebs, 2009).

Factores Dependientes de la Densidad

Los factores dependientes de la densidad son aquellos cuya intensidad de efecto varía con la densidad poblacional. Estos factores tienden a ser más intensos cuando la densidad es alta y menos intensos cuando la densidad es baja, proporcionando un mecanismo de retroalimentación negativa que regula el tamaño poblacional (Sinclair, 1989).

Competencia Intraespecífica.

La competencia intraespecífica ocurre cuando los individuos de la misma especie compiten por recursos limitados como alimento, espacio, refugio o parejas reproductivas. A medida que la densidad poblacional aumenta, la competencia se intensifica, lo que puede resultar en:

- Reducción en la tasa de crecimiento individual: Los individuos pueden crecer más lentamente debido a la menor disponibilidad de recursos per cápita.
- Disminución en la supervivencia: La competencia intensa puede llevar a una mayor mortalidad, especialmente entre los individuos más jóvenes o débiles.
- Reducción en la reproducción: La escasez de recursos puede resultar en una menor fecundidad, retraso en la madurez sexual o reducción en el éxito reproductivo.
- Estrés fisiológico: La competencia puede causar estrés crónico, que afecta negativamente la salud y la supervivencia de los individuos.

Un ejemplo clásico de competencia intraespecífica es el efecto de la densidad en el crecimiento de las plantas. En cultivos densos, las plantas compiten por luz, agua y nutrientes, resultando en individuos más pequeños y menor producción de semillas por planta (Harper, 1977).

Depredación

La depredación puede actuar como un factor dependiente de la densidad cuando los depredadores responden numéricamente o funcionalmente a los cambios en la densidad de sus presas. Esto puede ocurrir de varias maneras:

- Respuesta funcional: Los depredadores pueden aumentar su tasa de consumo cuando la densidad de presas es alta, debido a la mayor facilidad para encontrar y capturar presas.
- Respuesta numérica: Las poblaciones de depredadores pueden aumentar en respuesta a una mayor disponibilidad de presas, ya sea a través de la inmigración, el aumento en la supervivencia o el incremento en la reproducción.
- Cambio en el comportamiento de búsqueda: Los depredadores pueden concentrar sus esfuerzos de búsqueda en áreas con alta densidad de presas.

El efecto regulador de la depredación es más pronunciado cuando los depredadores son especialistas o cuando la presa constituye una parte importante de su dieta. Por ejemplo, los lemmings en el Ártico experimentan ciclos poblacionales regulares que están fuertemente influenciados por la depredación de zorros árticos, búhos y otros carnívoros (Krebs et al., 1995).

Enfermedades y Parasitismo

Las enfermedades y el parasitismo pueden tener efectos dependientes de la densidad porque la transmisión de patógenos y parásitos a menudo aumenta con la densidad del hospedador. En poblaciones densas:

- Mayor tasa de transmisión: El contacto más frecuente entre individuos facilita la propagación de enfermedades infecciosas.
- Estrés inmunológico: La competencia y el estrés asociados con altas densidades pueden debilitar el sistema inmunológico, haciendo a los individuos más susceptibles a infecciones.
- Condiciones ambientales deterioradas: Las altas densidades pueden llevar a la acumulación de desechos y la degradación de la calidad del hábitat, creando condiciones favorables para patógenos.

Un ejemplo notable es la regulación de las poblaciones de conejos en Australia por el virus de la mixomatosis, que se propaga más eficientemente en poblaciones densas (Fenner y Ratcliffe, 1965).

Territorialidad y Comportamiento Agresivo

Muchas especies exhiben comportamientos territoriales que pueden limitar la densidad poblacional al excluir individuos de áreas de alta calidad. La territorialidad puede resultar en:

- Limitación del acceso a recursos: Los individuos dominantes pueden monopolizar los mejores territorios, forzando a otros a ocupar hábitats de menor calidad.
- Estrés social: Los individuos subordinados pueden experimentar estrés crónico debido a la agresión y la exclusión social.
- Dispersión forzada: Los individuos que no pueden establecer territorios pueden ser forzados a dispersarse a hábitats subóptimos o a áreas con mayor riesgo de depredación.

Las aves territoriales, como los petirrojos, proporcionan ejemplos clásicos de cómo la territorialidad puede regular la densidad poblacional al limitar el número de parejas reproductivas que pueden establecerse en un área determinada (Krebs, 1971).

Factores Independientes de la Densidad

Los factores independientes de la densidad afectan a las poblaciones independientemente de su densidad. Estos factores pueden causar fluctuaciones poblacionales dramáticas y, en casos extremos, pueden llevar a la extinción local o global de las poblaciones (Andrewartha y Birch, 1954).

Factores Climáticos

El clima es uno de los factores independientes de la densidad más importantes que afectan las poblaciones naturales. Los eventos climáticos extremos pueden tener efectos devastadores:

- Sequías: Pueden reducir la disponibilidad de agua y alimento, afectando la supervivencia y la reproducción.
- Inundaciones: Pueden destruir hábitats y causar mortalidad directa, especialmente en especies terrestres.
- Temperaturas extremas: Las heladas tardías pueden matar las crías o destruir las fuentes de alimento, mientras que las olas de calor pueden causar estrés térmico y mortalidad.
- Tormentas: Los huracanes, tornados y otras tormentas severas pueden causar mortalidad directa y destruir hábitats.

El cambio climático está alterando los patrones climáticos globales, aumentando la frecuencia e intensidad de eventos extremos, lo que representa una amenaza creciente para muchas poblaciones (Parmesan y Yohe, 2003).

Catástrofes Naturales

Las catástrofes naturales, como erupciones volcánicas, terremotos, incendios forestales y deslizamientos de tierra, pueden causar mortalidad masiva y destrucción del hábitat independientemente de la densidad poblacional. Estos eventos pueden:

Causar mortalidad directa: La lava, los gases tóxicos, los incendios y otros peligros pueden matar directamente a los organismos.

Destruir hábitats: La destrucción física del hábitat puede eliminar las condiciones necesarias para la supervivencia de las especies.

Fragmentar poblaciones: Las catástrofes pueden dividir poblaciones continuas en fragmentos aislados, reduciendo la viabilidad a largo plazo.

La erupción del Monte Santa Helena en 1980 proporcionó un ejemplo dramático de cómo las catástrofes naturales pueden afectar las poblaciones de vida silvestre, causando la muerte de miles de animales y la destrucción de vastas áreas de hábitat (Dale et al., 2005).

Actividades Humanas

Las actividades humanas representan una fuente creciente de factores independientes de la densidad que afectan las poblaciones de vida silvestre:

- Destrucción del hábitat: La conversión de hábitats naturales para la agricultura, urbanización e infraestructura puede eliminar poblaciones enteras independientemente de su densidad.
- Contaminación: Los contaminantes químicos, la contaminación acústica y lumínica pueden afectar la supervivencia y reproducción de las especies.
- Introducción de especies invasoras: Las especies exóticas pueden alterar drásticamente los ecosistemas nativos, afectando las poblaciones locales a través de la competencia, depredación o transmisión de enfermedades.
- Sobreexplotación: La caza, pesca y recolección excesivas pueden reducir las poblaciones por debajo de niveles sostenibles.

Interacciones entre Factores Dependientes e Independientes de la Densidad

En la naturaleza, los factores dependientes e independientes de la densidad a menudo interactúan de maneras complejas. Por ejemplo, una población que ha sido reducida por un factor independiente de la densidad (como una sequía) puede ser más vulnerable a factores dependientes de la densidad (como la depredación) debido a su menor tamaño y posible debilitamiento. Alternativamente, una población que está cerca de su capacidad de carga puede ser más susceptible a los efectos de factores independientes de la densidad debido al estrés y la competencia intensos.

Implicaciones para la Conservación

Comprender los factores que regulan el tamaño poblacional es crucial para la conservación de especies. Las estrategias de manejo deben considerar tanto los factores dependientes como independientes de la densidad:

- Manejo de hábitats: Mantener la calidad y conectividad del hábitat puede reducir la intensidad de la competencia intraespecífica y proporcionar refugios durante eventos catastróficos.

- Control de especies invasoras: La eliminación o control de especies invasoras puede reducir la competencia y depredación no naturales.
- Mitigación del cambio climático: Las acciones para reducir las emisiones de gases de efecto invernadero pueden ayudar a minimizar los efectos de factores climáticos independientes de la densidad.
- Establecimiento de poblaciones múltiples: Mantener múltiples poblaciones en diferentes ubicaciones puede reducir el riesgo de extinción debido a catástrofes locales.

El manejo efectivo de las poblaciones requiere un enfoque adaptativo que considere la variabilidad natural en los factores reguladores y la capacidad de respuesta de las especies a los cambios ambientales.

El estudio de las historias de vida, las estrategias reproductivas, las metapoblaciones y los factores reguladores del tamaño poblacional proporciona un marco integral para comprender la dinámica de las poblaciones en la naturaleza. Estos conceptos están intrínsecamente interconectados y son fundamentales para abordar los desafíos contemporáneos en ecología y conservación.

Las estrategias de historia de vida, conceptualizadas a través de los modelos r y K, nos ayudan a entender cómo las especies han evolucionado diferentes enfoques para maximizar su aptitud en diversos ambientes. Los r-estrategas, con su énfasis en la reproducción rápida y la colonización de nuevos hábitats, están bien adaptados a ambientes inestables y perturbados. Por el contrario, los K-estrategas, con su inversión en pocos descendientes de alta calidad y su eficiencia competitiva, prosperan en ambientes estables y saturados. Esta dicotomía, aunque simplificada, proporciona una base valiosa para predecir cómo las especies pueden responder a los cambios ambientales y las perturbaciones antropogénicas.

El concepto de metapoblaciones ha revolucionado nuestra comprensión de la dinámica poblacional al reconocer que muchas especies existen como redes de poblaciones locales conectadas por la dispersión. Esta perspectiva espacial es particularmente relevante en el contexto actual de fragmentación del hábitat, donde la conectividad del paisaje se ha convertido en un factor crítico para la persistencia de las especies. Los modelos de metapoblaciones, desde el modelo clásico de Levins hasta los enfoques fuente-sumidero más complejos, proporcionan herramientas esenciales para el diseño de estrategias de conservación y el manejo de paisajes fragmentados.

Los factores reguladores del tamaño poblacional, tanto dependientes como independientes de la densidad, determinan la dinámica a corto y largo plazo de las poblaciones. La comprensión de estos mecanismos es crucial para predecir las

respuestas poblacionales a las perturbaciones y para desarrollar estrategias de manejo efectivas. En un mundo cada vez más dominado por las actividades humanas, los factores independientes de la densidad, como el cambio climático y la destrucción del hábitat, están adquiriendo una importancia creciente en la determinación del destino de muchas especies.

La integración de estos conceptos es esencial para abordar los desafíos de conservación del siglo XXI. El cambio climático, la pérdida de biodiversidad y la fragmentación del hábitat requieren enfoques de manejo que consideren las historias de vida de las especies, la conectividad del paisaje y los múltiples factores que regulan las poblaciones. Solo a través de una comprensión profunda de estos procesos ecológicos fundamentales podremos desarrollar estrategias efectivas para conservar la biodiversidad y mantener los servicios ecosistémicos de los que depende la humanidad.

El futuro de la ecología poblacional y la biología de la conservación dependerá de nuestra capacidad para integrar estos conceptos teóricos con las realidades prácticas del manejo de especies y ecosistemas en un mundo en rápido cambio. La investigación continua en estos campos, apoyada por avances en tecnología y métodos analíticos, será fundamental para enfrentar los desafíos ambientales emergentes y asegurar la persistencia de la vida en la Tierra.

REFERENCIAS

Andrewartha, H. G., y Birch, L. C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press.

Aparicio-Sanchis, R. (2014). *Nuevas funciones de GCN2p en respuesta a estrés ácido y genotóxico.* Polytechnic University of Valencia. https://www.researchgate.net/publication/261702225_Nuevas_funciones_de_Gcn2p_en_respuesta_a_estres_acido_y_genotoxico

Atilio-De la Orden, E. (2020). *Conceptos de ecología. P*oblación. Universidad Nacional de Catamarca. https://editorial.unca.edu.ar/Publicacione%20on%20line/Ecologia/imagenes/pdf/ecologia%202/Poblacion.pdf

Audesirk,T., Audesirk, G. y Byers, B. E. (2013). *Biología, la vida en la tierra con fisiología*. Pearson. https://biologiainsebas.wordpress.com/wp-content/uploads/2013/08/biologc3ada_la_vida_en_la_tierra_con_fisiologc3ada_9c2ba_edicic3b3n_.pdf

Begon, M. y M. Mortimer. (1981). *Population ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications.

Begon, M., Harper, J. L. y Towsend, C. R. (1990). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications.

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing.

Bell, G. (1982). *The masterpiece of nature: The evolution and genetics of sexuality*. University of California Press.

Bosch, A. C. (1971). A population model. *Science, 172*, 345-349.

Boughey, S. A. (1973). *Ecology of populations*. MacMillan Pub. Co. Inc.

Brower, J. E. y Zar, J. H. (1984). *Field and laboratory methods for general ecology.* Brown Company Publishers.

Brown, J. H. y West, G. B. (2000). *Scaling in biology*. Oxford University Press

Brown, J. H., y Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58(2), 445-449.

Brown, J. H., y West, G. B. (2000). *Scaling in biology*. Oxford University Press.

Carabias, J., Meave, J. A., Valverde, T., Cano-Santana, Z. (2009). *Ecología y medio ambiente en el siglo XXI*. Pearson Educación.

Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press.

Cox, G. W. (1976). *Laboratory manual of general ecology.* wm.c.Brown Company Publishers.

Csirke, J. (1980). *Introducción a la dinámica de poblaciones de peces*. *FAO, Doc. Tec. Pesca,* (192), 82 p.

Dale, V. H., Swanson, F. J., y Crisafulli, C. M. (2005). Disturbance, survival, and succession: Understanding ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens. En *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens* (pp. 3-11). Springer.

Duellman, W. E., y Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press.

Emlen, J. M. (1973). *Ecology: an evolutionary approach*. Addison-Wesley Publishing Company.

Emmel, T. C. (1975). *Ecología y biología de poblaciones*. Interamericana.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487-515.

Fenner, F., y Ratcliffe, F. N. (1965). *Myxomatosis*. Cambridge University Press.

Frankham, R., Ballou, J. D., y Briscoe, D. A. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press.

Freeman, S., y Herron, J. C. (2002). *Evolutionary analysis*. Prentice Hall.

Freeman, S., y Herron, J. C. (2007). *Evolutionary análisis*. Pearson Prentice Hall.

Gotelli, N. J. (2008). *A primer of ecology*. Sinauer Associates.

Groot, C., y Margolis, L. (1991). *Pacific salmon life histories.* UBC Press.

Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.

Hanski, I., y Gilpin, M. E. (1991). Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2), 3-16.

Hanski, I., y Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En *Metapopulation biology* (pp. 5-26). Academic Press.

Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press.

Hubbell, P. D. y Werner, P. A. (1979). On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *Am. Nat.*, *113*(2), 277-293.

Hutchinson, G. E. (1980). *An introduction to population ecology*. New Haven and London Yale University Press.

Jeffers, J. N. R. (1978). *An introduction to systems analysis: with ecological applications*. University Park Press.

Krebs, J. R. (1971). Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L.

Krebs, C. J. (1994). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins College Publishers.

Krebs, C. J. (2014). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.* Pearson Inc.

Krebs, C. J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A. R. E., Smith, J. N. M., Dale, M. R. T., Martin, K., y Turkington, R. (1995). Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 269(5227), 1112-1115.

Lefkovitch, L. P. (1965). An extension of the use of matrices in population mathematics. *Biometrics*, *22*, 1-18

Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, *33*, 183-212.

Leslie, P. H. (1948). Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, *35*, 213-245.

Levin, S. A. (Ed). (2009). *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press.

Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237-240.

Lewis, E. R. (1972). Delay-line models of population growth. *Ecology*, *53*, 797-807.

Lincoln, R., Boxshall, G., Clark, P. (1998). A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press.

Lincoln, R., Boxshall, G., y Clark, P. (1998). *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press.

MacArthur, R. H., y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

MacArthur, R. H., y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Miller, J. D. (1997). *Reproduction in sea turtles*. CRC Press.

Molles, M. C. (2008). *Ecology: Concepts and applications*. McGraw-Hill.

Odum, E. P. (1972). *Fundamentals of ecology*. W.B. Sounders Co.

Opdam, P., y Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: Linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 117(3), 285-297.

Parmesan, C., y Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature, 421*(6918), 37-42.

Parra E., Gordillo, W. y Pinzón, W. J. (2019) *Modelos de crecimiento poblacional: Enseñanza de las ecuaciones recursivas.* Universidad Distrital Francisco José de Caldas. https://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0718-50062019000100025

Pianka, E. R. (1970). On r- and K-selection. *The American Naturalist*, 104(940), 592-597.

Pianka, E. R. (1994). *Evolutionary ecology.* Harper-Collins College Publishers.

Pielou, E. C. (1969). *An introduction to mathematical ecology*. Wiley Interscience, New York.

Primack, R. B. (2010). *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates.

Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5), 652-661.

Rabinovich, J. E. (1978). *Ecología de las poblaciones animales*. Organización de Estados Americanos, Serie Biología, Monografía No. 21.

Rabinovich, J. E. (1980). *Introducción a la ecología de las poblaciones animales*. Compañía Editorial Continental.

Rees. M. y Ellner, S. P. (2009). Age-structured and stage-structured population dynamics. En Levin, S. A. (Ed). *The Princeton Guide to Ecology*. (pp. 155-165). Princeton University Press.

Reznick, D., Bryga, H., y Endler, J. A. (1990). Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, 346(6282), 357-359.

Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.,* (191), 382 p.

Ricklefs, R. E. y Miller, G. L. (2000). *Ecology*. W.H. Freeman and Company.

Ridley, M. (2004). *Evolution*. Blackwell Publishing.

Roff, D. A. (1992). *The evolution of life histories: Theory and analysis*. Chapman y Hall.

Rosenbaum, B., & Fronhofer, E. A. (2023). Confronting population models with experimental microcosm data: from trajectory matching to state-space models. Ecosphere, 14(3), e4503.

Sinclair, A. R. E. (1989). Population regulation in animals. En *Ecological concepts* (pp. 197-241). Blackwell Scientific Publications.

Smith, T. M., y Smith, R. L. (2007). *Ecología*. Pearson.

Smith, R. L., y Smith, T. M. (2012). *Elements of ecology*. Pearson.

Smith, R. L., Smith, T. M., y Waters, A. C. (2015). *Elements of ecology*. Pearson.

Southwood, T. R. E. (1991). *Ecological methods*. Chapman and Hall.

Stearns, S. C. (1992). The evolution of life histories. Oxford University Press.

Swokowski, E. W. s.a. *Matrices and determinants.* Prindle, Weber & Schmidt.

Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: A Theoretical/Empirical synthesis*. Princeton University Press.

Vandermeer, J. H. (1975). On the construction of the population projection matrix for a population grouped in unequal stages. *Biometrics*, *31*, 239-242.

Vandermeer, J. H. (1981). *Elementary mathematical ecology*. John Wiley & Sons.

Villers-Gomez,S.,Vásquez-Guerra,C.F.,Ramirez-Teodoro,L.A.(2020). Modelos de supervivencia. https://carlosfernandovg.github.io/supervivencia_y_series_FC2021-1/_main.pdf

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., y Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth 's ecosystems. *Science, 277*(5325), 494-499.

von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol., 10*, 181-213.

Wilbur, H. M. (1980). Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics, 11*, 67-93.

Williams, W. T. (1976). *Pattern analysis in agricultural science*. CSIRO - Elsevier.

Smith, T. M., Smith, R. L., y Waters, C. N. (2015). Elements of ecology. Pearson.

Soule, M. E., y Terborgh, J. (1999). Continental conservation: Scientific foundations of regional reserve networks. Island Press.

Stearns, S. C. (1992). The evolution of life histories. Oxford University Press.

CAPITULO 4

LAS RELACIONES ENTRE POBLACIONES

Rafael Chávez-López

INTRODUCCIÓN

En la sección previa se analizaron las propiedades ecológicas de las poblaciones reconociéndose y aplicándolas sobre una población, observándola como una entidad individual y hasta cierto punto aislada.

Para introducirnos al estudios de las interacciones entre las poblaciones, cuando se estudió el crecimiento poblacional y en los modelos que lo describen se agregó de manera general a los factores abióticos del ambiente (sobre todo el modelo logístico o sigmoidal de Lotka-Volterra), en otro caso, el modelo matricial de Leslie los involucran sutilmente, pero ninguno establece cuál o cuáles son los causantes de las modificaciones en las tasas de sobrevivencia y reproducción poblacional, en este momento se puede establecer una conclusión obvia: el balance de la dinámica de una población no está determinado únicamente por las características abióticas del hábitat poblacional, sino que es indispensable añadir el efecto biótico de las interacciones con otras poblaciones.

Las interacciones entre especies son procesos que ocurren en diferentes formas; por ejemplo las peleas entre animales por una presa, espacio, el efecto de sombreado entre plantas, la asociación temporal o permanente para la explotación de un recurso, etcétera; de tal forma que de esta variedad de asociaciones se reconocen tres efectos básicos: El **positivo** (+) que denota a una especie que puede ocasionar incrementos en la sobrevivencia, crecimiento y fecundidad de otra, el caso contrario ocurre con aquellas poblaciones que se ocasionan efectos **negativos** (-) considerando esos mismos parámetros poblacionales, o bien otras neutrales (0) que no ejercen ningún efecto en otras especies (Tabla 4. 1).

Tabla 4. 1. Efectos recíprocos de una población (1) en la supervivencia, crecimiento y fecundidad sobre otra Población (2).

		Efecto de la población 1 sobre la población 2		
		Beneficio	**Neutral**	**Daño**
Efecto de la población 2 en la población 1	**Beneficio**	**+ , +**		
	Neutral	**0 , +**	**0,0**	
	Daño	**- , +**	**0 , -**	- , -

Se debe hacer énfasis en dos hechos: primero, que estos efectos (negativos o positivos) se refieren a una población, de manera descuidada usamos como sinónimo población y especie, es pertinente recordar que una especie como entidad taxonómica puede referir a una o varias poblaciones distribuidas en el espacio de su distribución geográfica pasando por alto las diferencias ecológicas entre las poblaciones de una misma; segundo, que en términos ecológicos el efecto de una población sobre otra se mide mediante parámetros como las tasas de sobrevivencia, reproducción e incluso metabólicas.

De la variedad de relaciones positivas, negativas y neutras, surgen combinaciones que dan lugar a las diferentes interacciones entre especies, estas se presentan en la Tabla 4. 2:

Tabla 4. 2. Relaciones entre especies combinando diferentes tipos de efectos.

TIPO DE INTERACCION	POBLACIÓN 1	POBLACIÓN 2
NEUTRALISMO	**0**	**0**
• **COMPETENCIA** • **POR INHIBICIÓN** • **POR RECURSOS**	**-**	**-**
AMENSALISMO	**-**	**0**
• **DEPREDACIÓN** • **CARNIVORIA** • **PARASITISMO** • **HERBIVORÍA** • **PARASITOIDES**	**+**	**-**
COMENSALISMO	**+**	**0**
• **MUTUALISMO** • **FACULTATIVO** • **OBLIGADO**	**+**	**+**

Al observar la Tabla 4. 2 se reconocen tres categorías de relaciones, en el primer grupo una de las dos poblaciones se ve afectada (-), este tipo de interacción típicamente corresponde a las relaciones depredador-presa, en estas una de las poblaciones es un recurso para otra, esta última funge como depredador (+) y la consume en diferentes grados, desde los carnívoros que actúan directamente sobre su presa aniquilándola y consumiéndola, a otro nivel los parasitoides ocupan a una presa como una cámara de incubación y alimentación durante etapas larvales y juveniles, para después emerger sincronizando su salida con la muerte del hospedero; en contraste, los parásitos disminuyen la vitalidad y la fecundidad de su hospedero, consumiendo los recursos alimenticios que produce este último, como norma general, no le causa la muerte; de forma análoga, los herbívoros depredan a la vegetación pero también es raro que destruyan a la planta completa.

En el intermedio se reconocen a las asociaciones con signo neutro (0,0) ejemplificada como neutralismo, (0,+) comensalismo y (0,-) amensalismo, si hablamos de neutralismo las poblaciones no tienen ningún tipo de relación; por otro lado, en el comensalismo (0,+) una de las especies es mantenida y abastecida por otra, sin que esta obtenga algún tipo de beneficio; el saprofitismo de hongos y plantas vasculares entran en esta categoría, para algunos este puede ser un tipo de parasitismo, pero tal como ocurre en esa interacción, el efecto adverso en la presa-hospedero es difícil de cuantificar.

El amensalismo (0,-) se considera como la relación inversa al comensalismo, por ejemplo, en la alelopatía entre plantas, donde la producción de metabolitos tóxicos por una especie causa la reducción del crecimiento o limita la oportunidad de colonización para otras especies, esta interacción ha sido difícil de establecer por medio de experimentos controlados y en el campo se desconoce con profundidad su papel ecológico.

Llama la atención que en varias de las relaciones descritas en el CAPITULO de Poblaciones, existen obstáculos para medir la influencia negativa en las poblaciones afectadas; con esto se enfatiza que en términos de la ecología de poblaciones todavía no es posible cuantificar con certeza el efecto negativo de una población sobre otra, es decir, se infieren los daños en la población, pero en general no han sido claramente demostrados en las tasas metabólicas, de sobrevivencia y reproductivas de las poblaciones involucradas, el mutualismo tal vez es una excepción de lo anterior.

La tercera categoría corresponde a asociaciones de tipo positivo, el Mutualismo es la relación típica, aquí los participantes alcanzan el beneficio mutuo (+,+) de la sociedad y son capaces de aumentar su aptitud ecológica en el nicho que ocupan, la relación puede ser **facultativa** (también denominada **Protocooperación**) ya que no es obligada para los participantes; la principal diferencia con el Mutualismo

obligado es que en esta la sobrevivencia de los mutuales depende en buena medida de la eficiencia fisiológica de su relación y en algunos casos la separación implica la muerte de los socios.

Se puede apreciar que el análisis de estas interacciones es un tópico que difícilmente se puede observar en el corto plazo, más bien en la actualidad encontramos el producto de las relaciones entre poblaciones en el tiempo evolutivo y los profesionales de la biología intentamos describirlas de acuerdo a parámetros poblacionales actuales con la intención de caracterizar las tendencias que presentarán en el futuro; como comprobaremos en las siguientes secciones, las interacciones entre poblaciones se pueden inscribir en los siguientes principios propuestos por Odum (1972):

1). "En la Evolución y desarrollo de los ecosistemas, las interacciones negativas tienden a reducirse a grado mínimo en favor de las simbiosis positivas, lo que refuerza la supervivencia de las especies que están relacionadas",

2). "Las asociaciones recientes o nuevas tienen más probabilidad de desarrollar coacciones negativas graves que las asociaciones más antiguas."

Competencia entre poblaciones

En esta relación ocurre un efecto negativo entre dos poblaciones (-,-), este simbolismo señala el aspecto esencial de la relación, ya que ambas especies se causan una reducción demostrable en la sobrevivencia, crecimiento y fecundidad, este planteamiento sugiere reciprocidad en el daño que sufren ambas poblaciones; aunque de entrada se asume que los perjuicios afectan por igual a ambas poblaciones, en los hecho una de las poblaciones en lucha resultará más afectada que su contendiente; entonces es posible que el efecto negativo no sea tan fácil de medir sobre la población competidora más fuerte, aparentando más un caso de amensalismo (en esta interacción una población recibe daños (-) mientras que la otra no tiene alguna repercusión) que de competencia.

La competencia entre poblaciones ocurre por la escasez de un recurso, existen diferencias importantes en la forma que sucede en plantas y animales, los recursos que necesitan las plantas para crecer son parte del ambiente abiótico del hábitat, la carencia de desplazamiento provoca interferencias inmediatas en sus vecinos, ya sea por la posición de sus raíces, tallos y follaje; pues la cercanía de las plantas propicia la posibilidad inmediata de competencia por un recurso limitado como la luz, algún nutriente, espacio; por otro lado, en los animales no es común una lucha intensa entre los individuos, ya que debido a diferencias naturales en las estrategias de alimentación y hábitos pueden evitar un contacto tan estrecho en escalas espaciales y temporales variadas.

Características generales de la competencia interespecífica

Se puede hacer una distinción básica entre dos tipos de competencia: por interferencia y la competencia por explotación, en esta última los individuos interactúan indirectamente, respondiendo a un nivel de recurso que se está agotando por la actividad de los competidores.

Cuando la competencia envuelve la explotación de recursos una de las poblaciones consume y disminuye el recurso a un nivel tal que ocasiona un efecto dañino en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de la otra población involucrada.

Otro punto importante es que la competencia entre poblaciones es con frecuencia asimétrica, es decir, a pesar de que las consecuencias de la relación afectan a ambas especies competidoras, las competidores fuertes desplazarán a las débiles, gracias a una mayor reproducción diferencial serán capaces de generar más progenie y de sobrevivir a tasas mayores que la otra población competidora; Grace y Wetzel (1981) reportan una situación que ocurre con juncos en Michigan; en estanques plantas acuáticas se estudió a las plantas acuáticas *Typha latifolia* que se ubica en aguas más someras que *Typha angustifolia*; experimentalmente encontraron que *T. latifolia* desplaza a *T. angustifolia* en las aguas someras, en zonas más profundas la distribución de *T. latifolia* no es afectada por la competencia de *T. angustifolia* (Figura 4.1).

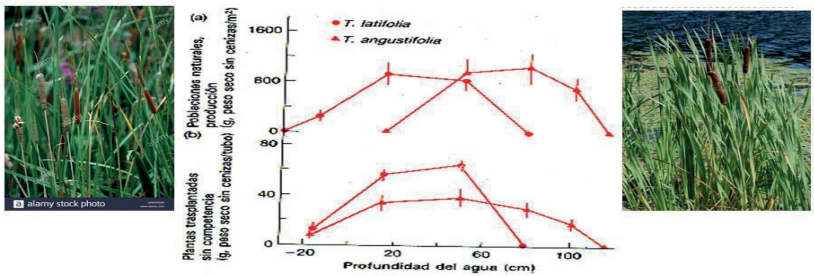


Figura 4.1. Competencia Asimétrica entre especies de especies de juncos. a). Las distribuciones naturales de poblaciones en coexistencia de *Typha latifolia* (en agua somera) y de T. angustifolia (en agua profunda). b). Cuando se trasplantan y se dejan crecer solas T. angustifolia crece en un rango de profundidades mayor (lo que sugiere que normalmente es desplazada de aguas someras), pero *T. latifoli*a crece en el mismo rango de profundidades que cuando está en competencia. (De Grace y Wetzel, 1981).

Siguiendo con el tema, se realizaron estudios de campo sobre competencia en insectos, se encontró que los casos altamente asimétricos superaron a los de tipo simétrico en una proporción de dos a uno. El término amensalismo se usa generalmente para describir a las interacciones en las cuales una especie afecta adversamente a otra, sin sufrir algún tipo de efecto, los casos de asimetría competitiva excesivamente marcada pueden caer fácilmente en esta descripción.

Para describir los efectos de la competencia en condiciones naturales se pueden describir mediante casos interesantes de explotación de semillas por hormigas y ratones en hábitats xéricos, la escasez de agua ocasiona una presión ambiental fuerte que influye en las estrategias de utilización de recursos; Davidson (1977 a, b, 1978) y Brown y Davidson (1977) aportaron un ejemplo en el Desierto del Sureste de los Estados Unidos.

En este escenario ecológico, las semillas juegan un papel importante en la ecología trófica del desierto, pues constituyen estadios de resistencia en dormancia que le permiten a las plantas sobrevivir durante intervalos variados de tiempo en condiciones desfavorables, la disponibilidad y tamaño de las semillas como recurso depende de la cantidad de precipitación media anual y son usadas por varias especies de granívoros especializados que pueden pertenecer a taxones alejados (en este caso hormigas y ratones), sin embargo la similitud en la función alimenticia de estas especies permite ubicarlas en un "gremio alimenticio" (este término se refiere a un grupo de especies que explotan un recurso de modo similar).

Al caracterizar las dietas de hormigas y ratones, los autores citados encontraron un solapamiento en el uso de semillas por los dos grupos (Figura 4.2) y solo algunos tamaños de semillas son los recursos que provocan la competencia; al hacer experimentos de exclusión de competidores en parcelas controladas, registraron los siguientes resultados (Tabla 4. 3):

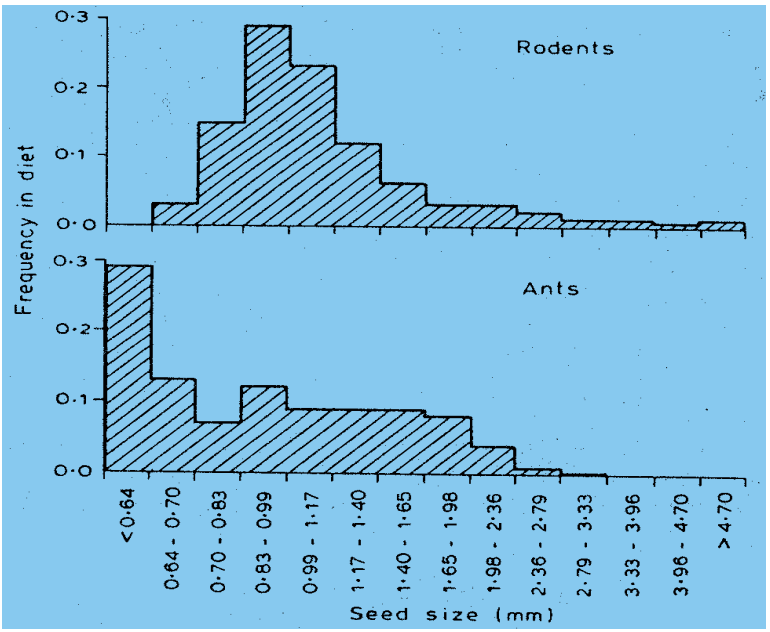
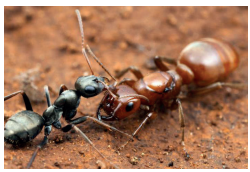


Figura 4.2. Los alimentos de las hormigas y los roedores se solapan: Los tamaños de las semillas nativas son cosechadas por coexistencia entre los dos grupos. (De Davidson y Brown ,1977).

Tabla 4. 3. La competencia afecta a los competidores y al recurso competido. Se muestran las respuestas de hormigas, roedores y densidad de semillas con la remoción de los consumidores (Tomado de Brown y Davidson, 1977).

	**Roedores removidos**	**Hormigas removidas**	**Roedores y hormigas removidos**	**Control**
Colonias de hormigas	**543**	**----**	**----**	**318**
Número de roedores	**----**	**144**	**----**	**122**
Densidad de semillas relacionada al control	**1.0**	**1.0**	**5.5**	**1.0**

Estos resultados son una evidencia clara de que los dos gremios compiten, porque cuando un gremio es removido las abundancias de las poblaciones del otro gremio aumentan significativamente; las tasas de consumo de semillas se mantienen en

presencia de cualquier gremio, sin embargo, en ausencia de ambos se incrementa la cantidad de este recurso; bajo circunstancias de competencia ambos gremios comen menos y alcanzan sus niveles mínimos de abundancia, de este ejemplo se puede concluir que ambos gremios coexisten en el mismo hábitat pero compiten por un recurso que los limita: las semillas.

Davidson (1977 a y b) también examinó la alimentación del gremio de hormigas: encontró que existe correlación entre la longitud corporal de las hormigas obreras y el tamaño de semilla que almacenan mediante un experimento con ocho especies de hormigas y un número similar de tamaños de semillas, los tamaños medios de semillas se correlacionaron con la talla de las especies, además cada especie tiende a especializarse a un tamaño específico de semilla dependiendo de su propia talla (Figura 4.3).

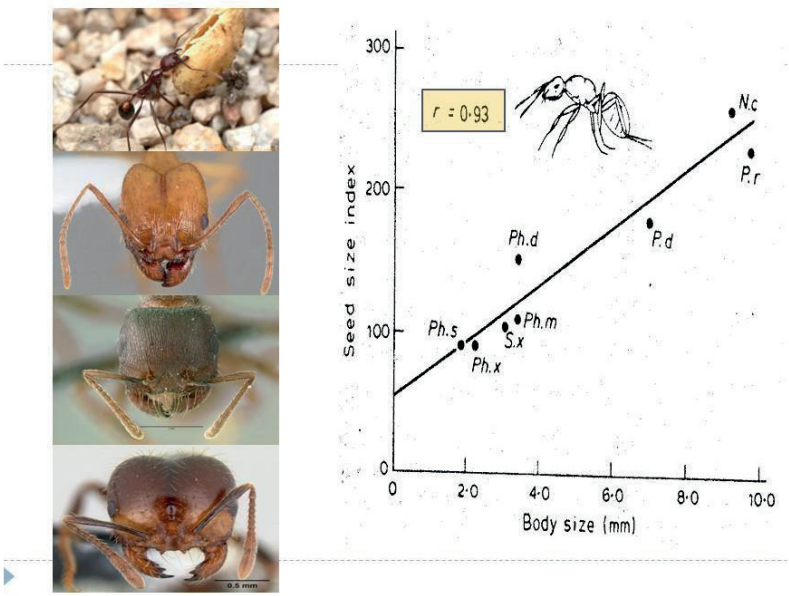


Figura 4.3. La correlación entre la longitud corporal de las hormigas trabajadoras y el índice del tamaño de semilla en experimentos con ocho especies de hormigas granívoras. Las abreviaturas de las especies son: N. c.= *Novomesor cockerelli,* Ph. d.=*Pheidole desertorum*, Ph. m.= *Pheidole militicida*, Ph. s.= *Pheidole sitarches*, Ph. x.= *Pheidole xerophila*, P. d.= *Pogonomyrmex rugosus*, S. x.= *Solenopsis xyloni*, todas las especies a excepción de *Pheidole militicida* coexisten en el lugar de estudio.

Otro ejemplo tradicional se extrae de los trabajos de Connell (1961) con dos especies de bálanos de Escocia, *Chtamallus stellatus* y *Balanus balanoides* (Figura 4.4.); los adultos de *Chtamallus* se acomodan en la zona intermareal superior, con respecto a las zonas inferiores que son ocupadas por *Balanus*, los jóvenes de *Chtamallus* con los que comparten esta área ocurren en abundancias considerables; Connell monitoreo la supervivencia de este grupo de edad mapeando a los individuos y manteniéndolos en contacto con los bálanos de la otra especie.

Los jóvenes sobrevivieron pero la presencia de *Balanus* incrementó la mortalidad en el grupo, más que el efecto de la permanencia prolongada en inmersión propio de la zona baja; las observaciones registraron a los adultos de *Balanus* encima de jóvenes de *C. stellatus*, cuya mortalidad se correlacionó con el aumento y crecimiento rápido de los individuos de *Balanus* en algunas temporadas del año; los sobrevivientes de *C. stellatus* crecen en parches hacinados y en tallas menores respecto a las de otros individuos que crecen aislados, con disminuciones en las tasas de fecundidad y producción de progenie.

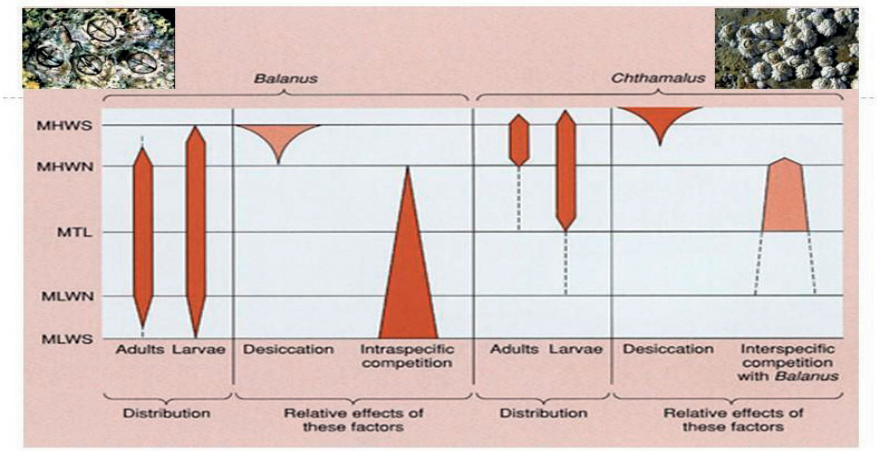


Figura 4.4. Distribución intermareal de adultos y de larvas de reciente asentamiento de Balanus balanoides y de Chtamalus stellatus, con una representación diagramática de los efectos relativos de la desecación y la competencia, la nomenclatura representada a la izquierda va desde M. H. W. S. (marea alta promedio, primavera) hasta M. L. W. S. (marea baja promedio, primavera). (Tomado de Connell, 1961).

Entonces se demuestra que *Balanus balanoides* y *Chtamallus stellatus* compiten, pero coexisten debido a que su distribución en la zona intermareal se solapa muy poco y a la existencia de barreras ambientales que impiden su dispersión y a que las habilidades competitivas de cada especie se manifiestan de acuerdo al lugar que ocupan en la zona intermareal, por ejemplo *C. stellatus* es mejor competidor en la zona intermareal superior debido a su mejor tolerancia a la desecación.

La competencia entre plantas

El carácter sésil de las plantas las hace un objeto de estudio adecuado para detectar cambios poblacionales ocasionados por la competencia mediante el manejo de densidades y mezclas proporcionales de especies que implican una competencia subterránea por espacio y una cantidad limitada de recursos, por ejemplo. Las concentraciones de nutrientes se pueden controlar como una variable de experimentación en el suelo, y en la parte exterior la necesidad de luz propicia un efecto de sombreado en las plantas de menor estatura, por su lado, las hojas del dosel luchan por la radiación solar.

En experimentos de tipo aditivo, las parcelas experimentales contienen mezclas de especies en distintas proporciones; cuando se mantienen las densidades de plantas constantes pero se varían las mezclas se denominan experimentos de sustitución; los trabajos de De Wit y sus colaboradores en los 1960, se realizaban estas series procurando sombreado y germinación constante y variando las combinaciones entre 0 y 100%; con el manejo de estas variables se han obtenido datos importantes sobre la competencia en plantas.

Los experimentos aditivos han utilizado semillas de cultivos comerciales por su facilidad de control y manejo, además de extraer datos valiosos para fines agrícolas; Trenbath y Harper (1973) investigaron la debilidad competitiva de varias especies de *Avena*, en los que diferentes densidades de *Avena fatua* y *A. ludoviciana* se comparan con el crecimiento de plantas de *A. sativa*.

Los resultados mostraron que *A. sativa* deprime su germinación cuando ocurren adiciones de individuos de cualquiera de las otras dos especies de *Avena* y esta depresión resulta como una medida de la competencia intra e interespecífica; los datos de la Tabla 4. 4 muestran que *Avena fatua* es un competidor más fuerte ya que provoca la reducción del peso en retoños, pajas y panículas de *A. sativa, a A. ludoviciana* le ocasiona los mismos daños, pero con una disminución menor.

Tabla 4. 4. Componentes del rendimiento de semillas de *A. sativa* en monocultivo y en mezcla con otras especies de *Avena* en competencia. (Tomado de Trenbath y Harper 1973).



	No. panículas / planta	No. semillas/ panícula	No. semillas / planta	Peso por semilla (mg)
Monocultivo	3.3	33.9	111.9	35.3
Mezcla + A. avena	1.5	44.8	67.2	34.4
Mezcla + A. fatua	1.0	43.8	43.8	17.4
Mezcla + A. ludoviciana	1.5	36.1	54.2	28.9



La disminución en el peso de las estructuras puede ser un indicativo de la competencia entre las especies, pero no demuestra que exista una reducción en la salida reproductora de los adultos, ya que el número de semillas por panícula permanece constante; otras evidencias relacionadas con la disminución del peso de la semilla si permite inferir el efecto en los procesos reproductivos de los competidores débiles como *A. sativa* y *A. ludoviciana*.

Es pertinente considerar que una interacción de competencia, aún en condiciones extremas, se dirige hacia la coexistencia de las especies, este hecho se puede resumir en los siguientes puntos:

a) Las especies de taxones diferentes y distantes pueden competir por un recursos en condición limitada,

b) La coexistencia puede ocurrir entre los competidores,

c) La coexistencia implica diferencias en la utilización del mismo recurso por parte de los competidores, si las especies implicadas utilizan el recurso de la misma manera tienden a excluirse del sitio,

d) La naturaleza particular de una población y las formas en las que utiliza un recurso, puede responder por sí mismo al entorno competitivo de la población.

Los incisos c) y d) nos dan la pauta para explorar las tendencias evolutivas de esta interacción, pues si bien los experimentos y experiencias de campo descritas dan luz acerca de las cuestiones principales de la competencia entre poblaciones:

¿Cuáles son las condiciones que permiten la coexistencia de los competidores y cuales la derivan hacia la exclusión competitiva? Los modelos matemáticos proveen detalles importantes en esta cuestión y se describirán en otra sección, pero las evidencias de campo y laboratorio aportan evidencias que comprueban la coexistencia y la exclusión competitiva.

El principio de Exclusión Competitiva.

Por lo planteado en los ejemplos previos, la competencia interpoblacional presenta resultados en los que sucede la exclusión de una poblacional por otra, lo que señala una asimetría excesiva, la población competidora fuerte no resiente la presencia de otra población, está como competidora débil sobrevive en densidades bajas y en otra situación ocurre una simetría en la interacción y ambas poblaciones competidoras se mantienen coexistiendo; antes de continuar en el discernimiento de estos resultados es necesario enfatizar en un concepto nuclear de la ecología y que rige en las explicaciones de las asociaciones interpoblacionales, principalmente en la competencia: **El Nicho Ecológico**.

El Nicho Ecológico

Este término es de uso añejo en el vocabulario ecológico ya que se ha usado por más de 50 años, y a pesar de que existen diferentes conceptualizaciones, aquí enfatizamos la propuesta por Hutchinson (1957).

Si se considera un solo parámetro ecológico (por ejemplo la temperatura), entonces una población dada será capaz de sobrevivir y reproducirse dentro de cierto intervalo térmico; este rango se considera como el nicho ecológico de la especie en una dimensión (Figura 4.5a), si se aumentan otros factores del ambiente y se añade otro, digamos la humedad entonces el nicho se vuelve bi-dimensional y se visualiza como un área (Figura 4.5b), y al incluir otra dimensión el nicho se convierte en un volumen (sume cualquier otro factor del ambiente en la Figura 4.5c).

Recordando que el ambiente es multifactorial y está compuesto por innumerables factores bióticos y abióticos, entonces el número de dimensiones del nicho será mucho mayor a las tres consideradas inicialmente, difícilmente se puede visualizar una figura con más de tres dimensiones, pero en analogía podemos considerar al nicho ecológico como un hipervolumen n-dimensional, que contiene una contribución positiva de información genética que será transmitida a las siguientes generaciones.

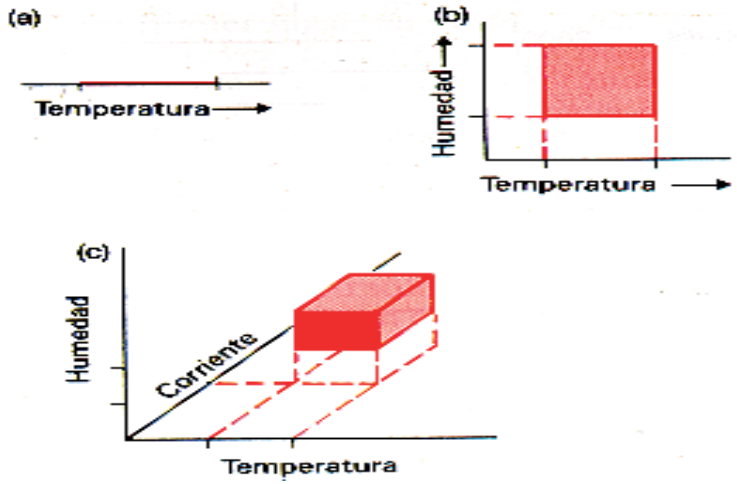


Figura 4.5. La Construcción de un hipervolumen n-dimensional. (a) en una dimensión (temperatura); (b) en dos dimensiones (temperatura y humedad); (c) en tres dimensiones (temperatura, humedad y tamaño de partícula de alimento).

Se pueden considerar otros puntos de vista importantes acerca de este concepto:

1). El nicho ecológico se ha definido considerando a la población como objeto de aplicación, esto permite contrastar este concepto con el de hábitat, el cual es una descripción objetiva de las n-dimensiones que componen y caracterizan la porción del ambiente en la que sobrevive la población.

2) Hutchinson le da una consideración especial a un factor ambiental especial: los competidores interpoblacionales, pues determina subdivisiones del nicho en función de la presencia de estos, llamándolo **fundamental** cuando no existe competencia y será el nicho que la población **potencialmente** puede ocupar, en la presencia de competidores de otras especies el nicho se reduce al **realizado**, determinado por la influencia de los organismos antagonistas.

De esta manera se enfatiza que la competencia reducirá el beneficio reproductivo de las contribuciones reproductivas de la población a las siguientes generaciones, por la disminución de algunas dimensiones ambientales del nicho fundamental.

3) Una población puede también ser restringida por las características del hábitat, ya que, si este no posee dimensiones favorables del nicho para la población en tiempo y espacio, el hábitat se vuelve irrelevante temporalmente.

4) Finalmente, debe quedar claro que el concepto de Hutchinson sobre nicho no es una descripción literal de las relaciones de una población en un lugar y un tiempo determinados con su hábitat, ya que como otros modelos conceptuales está conformado por interacciones inmensamente complejas y sus implicaciones van más allá que el gráfico mostrado para explicar este concepto.

Retomando la idea de explicar los resultados de la competencia interespecífica y teniendo en mente el concepto de Nicho Ecológico, es factible explicar lo que ocurre cuando en la competencia participa una especie fuerte que tiende a "someter" a otra competidora menos hábil, las evidencias experimentales provienen de los trabajos de Park (1954) con escarabajos de la harina *Tribolium confusum* y *Tribolium castaneum* ambas especies fueron mantenidas en cultivos estériles, bajo condiciones similares, variando únicamente un factor: el clima.

En todas las condiciones experimentadas las dos especies fueron capaces de sobrevivir en monocultivo; en otras palabras, los nichos ecológicos de ambas especies abarcaron el rango climático completo. En cultivos que incluyen a las dos especies los resultados fueron los siguientes (Tabla 4. 5):

Tabla 4. 5. Porcentaje de Ganados y Perdidos de Tribolium confusum y T. castaneum bajo un intervalo de condiciones climáticas (Tomado de Park, 1954).

En cultivos que incluyeron a las dos especies los resultados fueron los siguientes (Tabla 5):

CLIMA	% DE GANADOS	
	T. confusum	*T. castaneum*
Cálido-Húmedo	0	100
Templado – Húmedo	14	86
Frío - Húmedo	71	29
Cálido – Seco	90	10
Templado - Seco	87	13
Frío - Seco	100	0

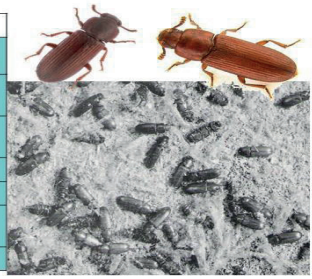


Tabla 5. Porcentaje de Ganados y Perdidos de *Tribolium confusum* y *T. castaneum* bajo un intervalo de condiciones climáticas (Según Park, 1954).

Para estas especies, las condiciones de climas extremos marcan los nichos realizados de cada especie y en los cuales solo una de las especies sobrevive, en condiciones intermedias medias una de las especies elimina a la otra, aunque este hallazgo no es definitivo, pues se debe considerar que en el experimento solo se maneja una dimensión del nicho de ambas especies.

Otro experimento desarrollado por Crombie (1947) que también ocupa a dos especies de escarabajos de la harina: *Tribolium confusum* y *Oryzaephilus surinamensis*, sucede algo similar al caso anterior, pues en condiciones de monocultivo ambas poblaciones sobreviven, mientras que en conjunto *T. confusum* elimina a *O. surinamensis*, debido a que alcanza tasas más altas de reproducción y sobrevivencia además es más efectivo para destruir a los individuos preadultos de *O. surinamensis* (ambas especies exhiben depredación recíproca), pero cuando se añade una variable

de espacio, que consiste en disponer tubos de dimensiones tales que solo permiten el paso de *O. surinamensis*, esta población gana protección contra la depredación y permite la coexistencia estable y ambas especies alcanzan sus nichos realizados.

La interpretación de estos experimentos conlleva al planteamiento del principio de **Exclusión Competitiva** propuesto por Gausse*:*

"Dos especies con ecologías idénticas no pueden vivir juntas en el mismo lugar y en el mismo tiempo; aunque no puede haber una sobreposición ecológica completa, si dos especies coexisten es porque hay diferencias ecológicas entre ellas", esto quiere decir que si no hay diferencias entre los nichos realizados de las especies competidoras, o si dicha diferenciación está determinada por las limitaciones del hábitat, entonces una de las especies eliminará a la otra, al contrario, cuando sucede la diferenciación de los nichos realizados de las poblaciones por las características del hábitat, ocurre la coexistencia de los competidores.

Algunos casos de Exclusión Competitiva en el campo

Recordando que en el trabajo de Connell (1961) con *Balanus balanoides* y *Chtamallus stellatus* se observó que las características del hábitat permitieron el éxito competitivo de *B. balanoides* en la zona intermareal baja, en la que desplazó completamente a *C. stellatus,* mientras que en otras áreas de la zona intermareal coexistieron.

En el siguiente ejemplo de exclusión competitiva Inouye (1978) investigó la exclusión competitiva con dos especies de abejorros: *Bombus appositus* y *B. flavifrons* de las Montañas Rocallosas de Colorado, *B. appositus* se alimenta principalmente de la espuela *Delphinium barbeyi* y *B. flavifrons* de *Aconitum colombianum*.

Cuando se removió temporalmente a una de las especies de abejorro, los individuos de la población presente aumentaron su consumo sobre la flores menos preferidas, visitándolas constantemente y con mayor tiempo, a diferencia de lo que ocurre en presencia del otro competidor; así, el nicho fundamental de las dos poblaciones de abejorros en ausencia de competencia incluyó el uso de los dos tipos de flores, desde que la presencia de una población competidora restringe el consumo de una especie de flor a la otra especie, se observa con claridad la exclusión competitiva recíproca.

En este caso, el autor propone un mecanismo morfológico para explicar este proceso: *Bombus appositus* presenta una proboscis alargada mejor adaptada para alimentarse de flores de corola larga como ocurre con *Delphinium barbeyi*, cuando ambos abejorros están presentes en parcelas con esta flor, *B. appositus* agota el néctar a tal punto que hace poco atractivo el recurso para *B. flavifrons*, si ambas poblaciones están separadas, de manera indistinta aprovechan a las dos flores como fuentes de néctar.

Por su parte, cuando *B. flavifrons* concentra su actividad alimenticia sobre *Aconitum colombianum* también disminuye la cantidad de néctar disponible para *B. appositus,* que en esta situación alcanza una relación beneficio-costo adversa en términos energéticos, haciendo que este recurso le sea poco atractivo; ambas especies de abejorros demuestran afinidad por un tipo particular de flor en presencia de la población competidor al que le restringen su uso, lo que resulta en una exclusión competitiva recíproca.

Liberación Competitiva

Una evidencia que surgió de los ejemplos anteriores es la llamada **liberación competitiva**, este concepto se relaciona a la extensión del nicho de uno de los competidores cuando el otro abandona el su hábitat o es removido.

El siguiente ejemplo sucede en el archipiélago de Nueva Guinea que está formado por islas de diferentes extensiones, la distribución de las especies en estas ha sido un tema de investigación ampliamente abordado, el hecho es que las islas pequeñas carecen de especies que sí están presentes en las islas de mayor tamaño y el continente.

Las palomas son un caso interesante para demostrar la liberación competitiva, en el archipiélago hay tres especies de palomas terrestres y se distribuyen progresivamente desde las tierras interiores hacia la costa en esta secuencia general: *Chalchocaps indica* coloniza en el matorral costero, *C. stephani* ocupa bosques de dosel bajo y *Gallicolumba rufigula* tiene mayor afinidad por el bosque lluvioso (Figura 4.6).

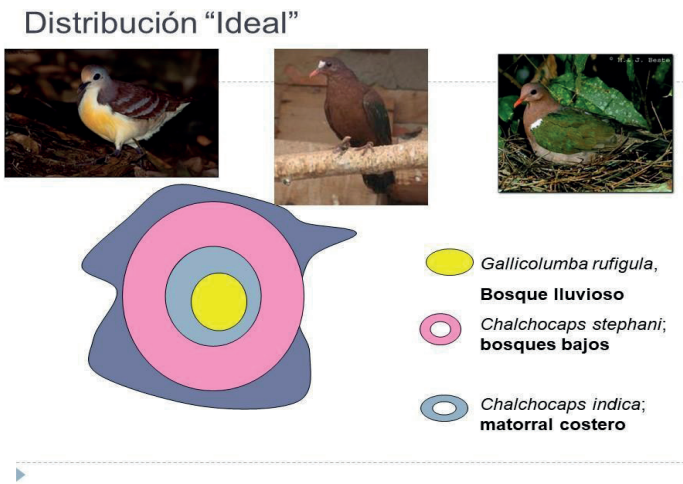


Figura 4.6. Distribución observada en palomas terrestres que compiten por espacio en islas de Nueva Guinea .

Geográficamente, en la isla Bagabag G. *rufigula* está ausente, así *C. stephani* se expande hasta el bosque lluvioso, en otras islas como Karkar, Tolokiwa y Nueva Bretaña donde *C. indica* está ausente, *C. stephani* se extiende hacia la costa hasta ocupar el gradiente completo de hábitats vegetales; en Espíritu Santo, *C. indica* es la única especie presente en la isla y ocupa los tres hábitats (Figura 4.7).

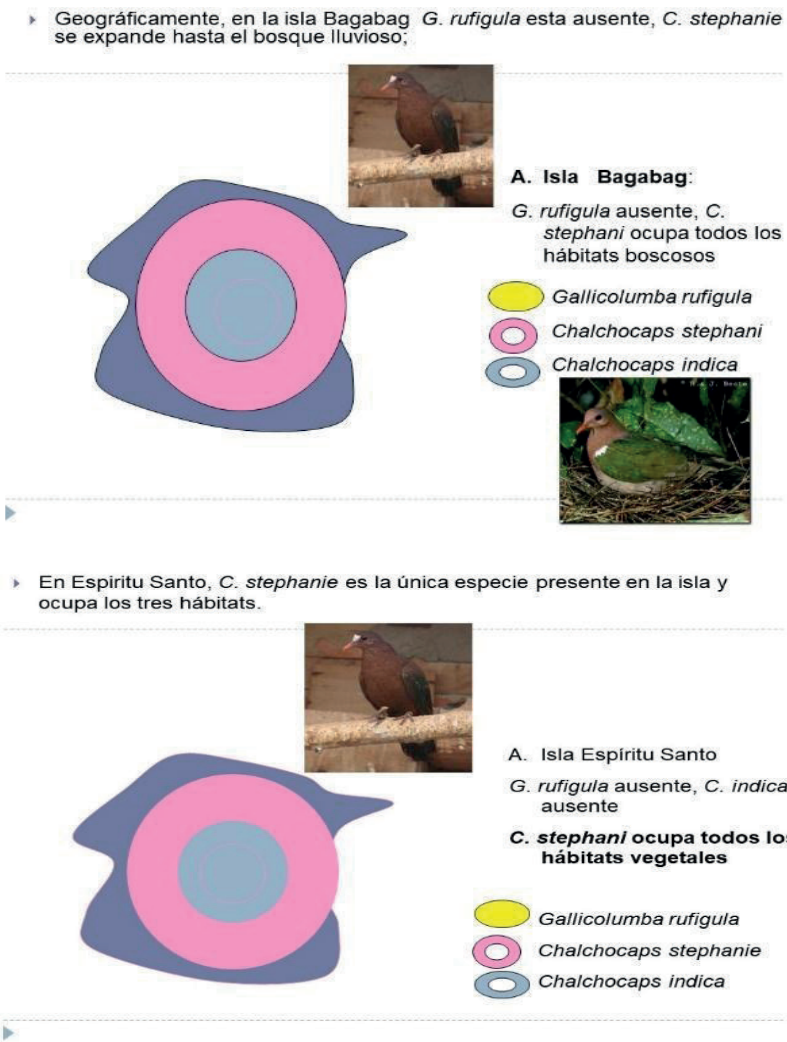


Figura 4.7. Distribución observada en palomas terrestres en islas de Nueva Guinea, en ausencia de una o más especies competidoras. a) G. rufigula ausente; b) G. rufigula y C. indica ausentes.

Con estos hallazgos, Diamond (1975), remarcó que, aunque no se ha establecido un proceso de competencia entre las poblaciones de estas palomas debido a que ocurre una separación de hábitats porque la colonización se extiende a otras áreas del archipiélago cuando hay ausencia de por lo menos una de las especies de palomas. Por lo que se puede asumir que ocurre una exclusión que se amortigua por la liberación del espacio que es el recurso en competencia.

La Coexistencia: ¿Es una repartición de recursos?

De las evidencias directas provistas de los casos en el campo y las circunstancias derivadas de los experimentos, se desprende que la exclusión competitiva puede influir en la distribución de las especies, por lo que en este momento se puede plantear: ¿bajo cuáles circunstancias las poblaciones que compiten pueden coexistir?

Vance (1972) estudió la competencia y los mecanismos de coexistencia en tres especies simpátricas de cangrejos ermitaños intermareales en las Islas San Juan del estado de Washington: *Pagurus hirsutiusculus, P. granosimanus* y *P. beringanus*; todas las especies son omnívoras y la competencia ocurre por las conchas vacías de otros gasterópodos que estos cangrejos utilizan durante su crecimiento; la selección del tamaño de concha y la afinidad de cada especie de cangrejo solo por determinadas tallas de conchas confirmó esta hipótesis, la repartición del recurso como mecanismo de coexistencia mostró que *P. hirsutiusculus* prefirió conchas ligeras y de espiral corta, mientras que *P. beringanus* y *P. granosimanus* utilizaron conchas más largas y pesadas; el hábitat también se reparte pues *P. hirsutiusculus* predominó en las zonas intermareales superiores y entre tapetes de *Hedophyllum sessile*, una alga café que vive en las caras horizontales de las rocas en las zonas mareales bajas, *P. beringanus* ocupó en las pozas mareales de las zonas mareales bajas y *P. granosimanus* predominó bajo las grandes rocas y en las pozas mareales de la zona intermareal media, por lo que hay diferenciación entre los nichos realizados de las tres especies, permitiéndoles competir y coexistir al mismo tiempo.

El modo de competencia entre las especies es la interferencia, ya que la ocupación de las conchas está determinada por la competencia intra e interespecífica, los cangrejos que pudieron alcanzar conchas menos apropiadas trataron de desplazar a los que poseían conchas más adecuadas (recordando la afinidad por el tamaño y la ligereza) y estas cualidades determinan el desarrollo de la competencia por el recurso, la afinidad por el hábitat aportó la evidencia de la especialización en la explotación del recurso y en cada zona la especie de cangrejo predominante fungió como competidor fuerte; entonces la repartición del hábitat puede considerarse como una repartición de recursos que permite a los cangrejos coexistir (Tabla 4. 6).

Tabla 4. 6. Cangrejos ermitaños que compiten por la ocupación de conchas de Littorina sitkana (en la preferencia de Pagurus hirsutiusculus y Searlesia dira (en la preferencia de P. beringanus y P. granosimanus) colectadas de varios hábitats físicos de una misma localidad.

La Coexistencia: ¿Es una repartición de Recursos?






Hábitat	*P. hirsutiusculus*	*P. beringanus*	*P. granosimanus*
	Especie de concha *Littorina sitkana*		
Lechos de *Hedophyllum*	20	0	0
Pozas mareales profundas, intermareales bajas	10	16	2
Lechos pedrosos	6	0	32
	Especie de concha *Searlesia dira*		
Pozas mareales profundas, intermareales bajas	0	18	1
Pozas someras, intermareales medias	0	0	26




Si bien los ejemplos descritos sirven para ilustrar ambos procesos, es claro que la repartición de recursos y la exclusión competitiva son alternativas para evitar la competencia extrema; la exclusión competitiva entre especies ocurre sobre porciones de su nicho fundamental, este hecho guía a la diferenciación de sus nichos realizados.

Entonces se pueden considerar dos patrones que surgen de los ejemplos que se han considerado en los párrafos anteriores: los pares de especies competidoras, ya sean balanos o abejorros, parten su recurso en una dimensión simple como la longitud de la corola, la ubicación en la zona intermareal, y por el otro lado, los cangrejos ermitaños requirieron por lo menos de dos dimensiones: la forma y el peso de la concha además de la localización de estas; mientras el gremio de hormigas granívoras repartieron su recurso sobre la base del tamaño de semilla.

Desplazamiento de Caracteres

El nicho realizado de las poblaciones competidoras también se puede manifestar en la diferenciación de las características morfológicas al paso del tiempo, estas evidencias se han referido como casos de **Desplazamiento de Caracteres**, que sucede también como una respuesta a la competencia intensa, entre especies taxonómicamente relacionadas y en escalas de tiempos amplias.

Un caso se ilustra en la Figura 4.8, con datos del trabajo de Davidson (1978) con la hormiga granívora *Veromesor pergandei* colectada de varios sitios del desierto del Suroeste de los Estados Unidos, las semillas que le sirven de alimento pueden ser un factor limitante para esta especie y como se mencionó, el gremio de hormigas granívoras se especializa en la recolección de semillas de tamaños que están en correlación con la talla de cada especie; para *Veromesor pergandei* se observó que la longitud de la mandíbula y la variabilidad del forrajeo disminuyó significativamente con el incremento en la diversidad de poblaciones competidoras; por esto se consideró a esta especie como una especialista en el tamaño de semilla en los sitios donde la competencia interespecífica ocurre además el tamaño de las obreras varió en los sitios que *V. pergandei* coexiste con poblaciones de otras especies. Esta modificación morfológica en presencia de otros competidores es lo que se conoce como desplazamiento de caracteres.

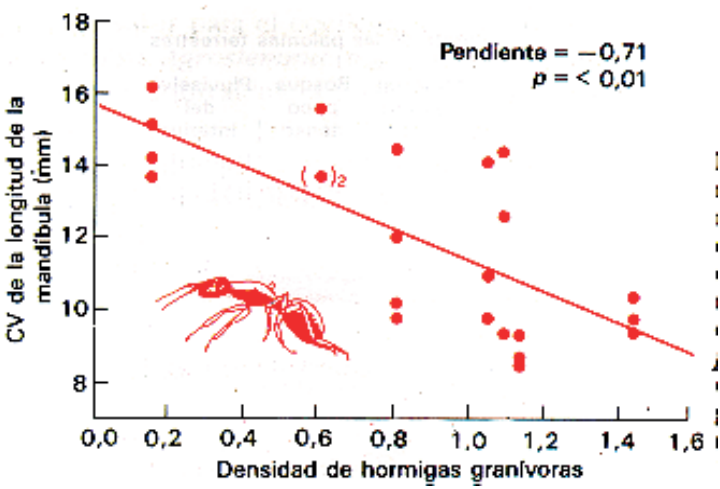


Figura 4.8. Desplazamiento de Caracteres: La relación entre el Coeficiente de Variación dentro de la colonia (CV) en la longitud de las mandíbulas de *Veromesor pergandei* y la diversidad de especies de hormigas granívoras en la Comunidad (Tomado de Davidson, 1978).

Por lo anterior, se infiere que la talla de las obreras se ha seleccionado y es significativamente diferente respecto a las tallas de hormigas obreras de las otras especies con las que coexiste, permitiendo la repartición de recursos, así cada especie de hormiga consume un tamaño de semilla específico y también permite la coexistencia con otros competidores potenciales.

Otro ejemplo lo aportó el trabajo de Fenchel (1975) con los caracoles *Hydrobia ulvae* e *Hydrobia ventrosa* en Limjford, Dinamarca; cuando las dos especies viven separadas sus tamaños son más o menos similares, pero cuando coexisten siempre hay una diferencia marcada en sus tallas, además cuando están separadas las especies presentaron una dieta amplia de los tamaños de partículas que consumen, si conviven *H. ulvae* que es la especie de mayor talla, consume partículas más grandes que *H. ventosa* (Figura 4.9), estos datos sugieren fuertemente que ocurre una modificación morfológica y el desplazamiento de caracteres que permite la repartición de recursos y la coexistencia.

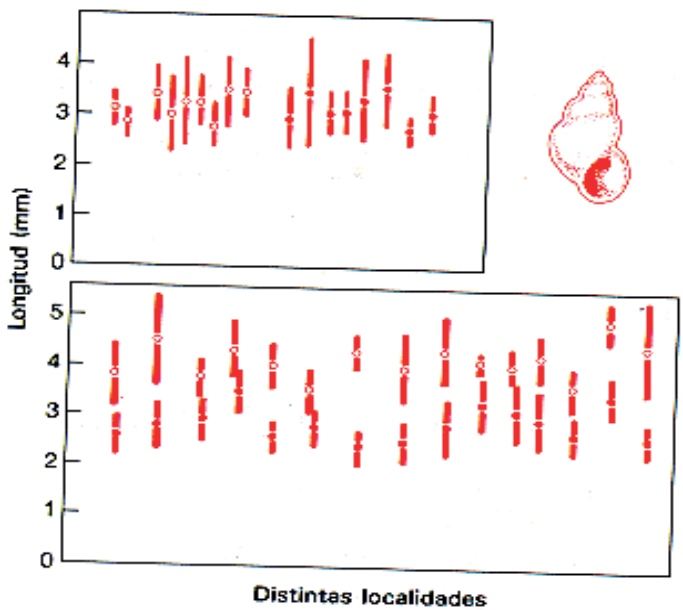


Figura 4.9. Desplazamiento de caracteres: longitudes promedio (más desviación estándar) de *Hidrobia ulvae* (círculos abiertos), *Hidrobia ventrosa* (círculos oscuros). Cuando las especies viven separadas los individuos presentan tallas similares, pero en coexistencia, (gráfica inferior) sus tamaños difieren. (Tomado de Fenchel, 1975).

El desplazamiento de caracteres propone que las diferentes especies exploten diferentes recursos; la intensidad de la competencia se relajará y las especies pueden coexistir, pero para probar el desplazamiento de caracteres son necesarios datos sobre la dinámica poblacional de las especies en la situación de competencia, de otra manera esta tendencia no pasa ser de una simple y atractiva sugerencia, que implica una salida a la competencia extrema mediante la aparición de rasgos en las especies genéticamente fijados en el fenotipo de los participantes, sin embargo esta explicación se ejemplifica típicamente con la separación de caracteres morfológicos encontrados en los pinzones de las Islas Galápagos (Figura 4.10).

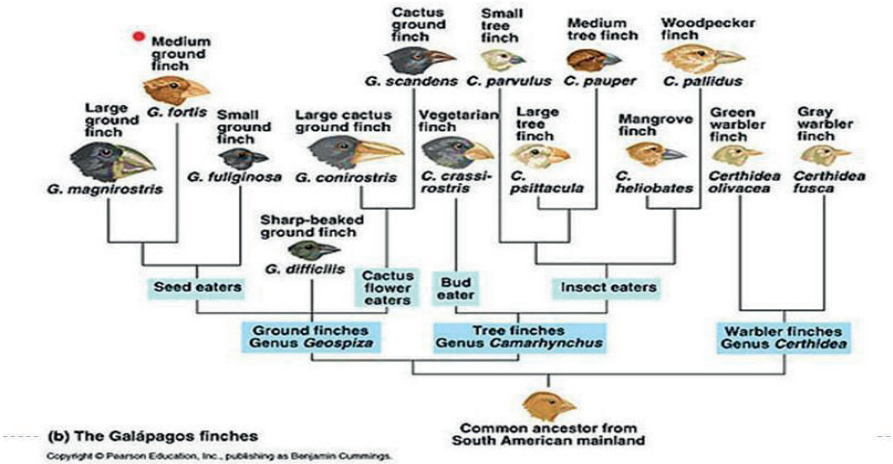


Figura 4.10. Desplazamiento de caracteres en los pinzones de Darwin.

Un Modelo Matemático para explicar la Competencia Interespecífica.

El modelo de Lotka-Volterra para la competencia interespecífica es una extensión de la ecuación logística que describe el crecimiento sigmoidal de una población, aprovechando los términos matemáticos que describe, incorpora un elemento que determina la competencia intraespecífica (observe dentro de los paréntesis):

$$\frac{d_n}{d_t} = \frac{r(K - N)}{K}$$

La base de utilizar el modelo de Lotka y Volterra para la competencia es incorporar un término que reemplace a la competencia intraespecífica pero que a la vez incorpore otro que incluya la competencia interespecífica.

El tamaño poblacional de una especie puede denotarse como $\mathbf{N_1}$ y el de una segunda especie como $\mathbf{N_2}$ y sus capacidades de carga y tasas intrínsecas de crecimiento poblacional como respectivamente.

Ahora suponga que diez individuos de la especie 2 tienen en conjunto, el mismo efecto inhibitorio que tendría un solo individuo de la especie 1, el efecto competitivo total sobre la especie 1 (es decir, considerando la competencia intra e interespecífica) sería el equivalente al efecto de ($\mathbf{N_1 + N_2 / 10}$) individuos de la especie 1; por ello la constante 1/10 que surge del ejemplo es llamada **coeficiente de competencia**,

y se puede denotar por la letra **α** que mide el efecto competitivo per cápita de la especie 2 sobre la especie 1, así multiplicando $\mathbf{N_2}$ por A el producto se convierte en un número de organismos equivalentes a $\mathbf{N_1}$, (note que $\boldsymbol{\alpha}$ <1 significa que la especie 2 tiene menos efecto inhibitorio sobre la especie 1, que el efecto intraespecífico de la misma especie 1 en sí misma, mientras que $\boldsymbol{\alpha}$ >1 significa que la especie 2 tiene un gran efecto inhibitorio por competencia que el efecto competitivo intraespecífico de la especie 1.

El elemento crucial en el modelo es el reemplazo de $\mathbf{N_1}$ en el paréntesis de la ecuación logística con un término que signifique "$\mathbf{N_1}$ más $\mathbf{N_1}$-equivalentes de la otra especie en competencia":

$$\mathbf{d\,N_1 = r_1\,N_1\,(\,K_1 - N_1 + \alpha\,N_2\,)\,dt\,K_1}$$

para la especie 1, y

$$\mathbf{d\,N_2 = r_2\,N_2\,(\,K_2 - N_2 + \beta\,N_1\,)\,dt\,K_2}$$

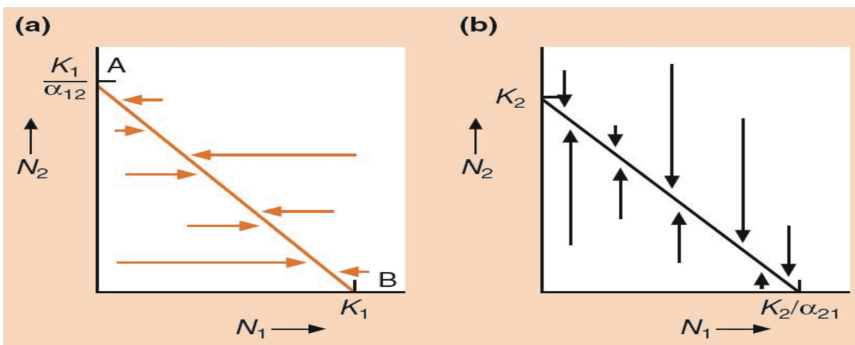


Figura 4.11. Las isoclinas cero generadas por la Ecuación de Competencia de Lotka-Volterra. (a) La isoclina cero para la especie N1 se incrementa por abajo y a la izquierda de ella, y disminuye de por encima y a su derecha. (b) Es el equivalente de la isoclina cero pero para N2.

Para la especie 2, debe notarse que en esta segunda ecuación se añadió el coeficiente de competencia **β** que tiene el mismo significado que **β** a diferencia que implica el efecto competitivo inhibitorio de la especie 1 sobre la especie 2.

Para entender las bondades del modelo es indispensable tratar de responder bajo que circunstancias las abundancias de las especies competidoras disminuyen,

mediante el uso de diagramas esta explicación puede ser más evidente al combinar las abundancias de ambas especies (se deben considerar todas las posibles combinaciones entre $\mathbf{N_1}$ y $\mathbf{N_2}$), los diagramas (Figura 4.11) tienen en los ejes a $\mathbf{N_1}$ en el eje vertical y a $\mathbf{N_2}$ en el eje horizontal, las abundancias bajas de las especies tienden a ubicarse en la intersección de los ejes y los números se incrementan hacia arriba en el eje vertical y hacia la derecha en el eje horizontal.

Ciertas combinaciones darán lugar a incrementos de la especie 1 de la especie 2, mientras que otros propiciarán disminuciones en las abundancias de dichas poblaciones, también dependiendo de los valores que tomen habrá **isoclinas cero**, estas son líneas que determinan un punto en el que no hay incrementos y decrementos, dividiendo las combinaciones que producen incrementos poblacionales de las que ocasionan decrementos de cualquier población. Mas aún, si una isoclina cero se grafica primero, ocurrirán combinaciones en las que en uno de los extremos aumenta el tamaño de una población con decrementos de la otra población por el otro extremo, para dibujar una isoclina cero para la especie 1, se puede partir del hecho que $d\,\boldsymbol{N_1}/dt = 0$ (por definición), así que esta ecuación quedaría:

$$\mathbf{r_1\, N_1\, (K_1 - N_1 - \alpha\, N_2) = 0} \qquad \text{Ecuación 1}$$

Esto es verdadero cuando la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ($\mathbf{r_1}$) es igual a cero y cuando el tamaño de la población ($\mathbf{N_1}$) es cero, pero también es verdad cuando:

$$\mathbf{K_1 - N_1 - \alpha\, N_2 = 0}$$

esta ecuación se puede arreglar como:

$$\mathbf{N_1 = K_1 - \alpha\, N_2} \qquad \text{Ecuación .2}$$

En otras palabras, en cualquier punto a lo largo de la línea recta que representa esta ecuación $d\boldsymbol{N_1}/dt = 0$, esta línea es la isoclina cero para la especie 1, y desde que es una línea recta se puede trazar encontrando dos puntos y uniéndolos. Así en la ecuación .2.

Cuando $\mathbf{N_1 = 0}$, $\mathbf{N_2 = K_1 / \alpha}$ (punto A, figura 4.11a)

Cuando $\mathbf{N_2 = 0}$, $\mathbf{N_1 = K}$ (punto B, Figura 4.11 a)

y uniéndose nos da la isoclina cero para la especie 1, por abajo y a la izquierda de esta, los números de ambas especies son relativamente bajos, sujetos solamente a una competencia débil, los incrementos en abundancia (las flechas de izquierda a derecha, $\mathbf{N_1}$ sobre el eje horizontal), por encima y a la derecha de la línea, los números son altos y la especie 1 disminuye en abundancia (flechas de derecha a izquierda). Basados en una derivación equivalente, la Figura 11b presenta combinaciones que

guían al incremento y decremento de la especie 2, separada por una isoclina cero 2, con flechas, como el eje $\mathbf{N_2}$, corriendo verticalmente.

Finalmente, para saber el resultado de la competencia en este modelo, es necesario fusionar las dos figuras, lo que permite que la predicción de la conducta de una población reunida y haciendo esto se puede notar que las flechas en la figura 4.11 son vectores con una dirección y magnitud, que determinan la conducta de las poblaciones $\mathbf{N_1}$ y $\mathbf{N_2}$, entonces las reglas normales de la adición de vectores pueden ser aplicadas.

La figura 4.12, muestra que de hecho hay cuatro formas diferentes en las cuales las dos isoclinas cero se pueden arreglar una en relación de otra, y el resultado de la competencia será diferente en cada caso. Los diferentes casos pueden ser definidos y distinguidos por las intersecciones de las isoclinas cero de las dos especies. En la figura 4.12 por instancia:

$$\mathbf{K_1/\alpha > K_2 \text{ y } K_1 > K_2/\beta}$$

p. ej. $\mathbf{K_1 > K_2\,\alpha \text{ y } K_1\,\beta > K_2}$

La primera desigualdad indica que el efecto inhibitorio intraespecífico que la especie 1 puede ejercer sobre sí misma es más grande que el efecto interespecífico que la especie 2 ejerce sobre la especie 1, La segunda desigualdad indica que la especie 1 puede ejercer mayor efecto sobre la especie 2 que la especie 2 en sí misma.

Entonces la especie 1 se muestra como un competidor fuerte, mientras que la especie dos es un competidor interespecífico débil, y como se muestra en los vectores de la figura 4.12, la especie 1 alcanza su capacidad de carga y conduce a la extinción a la especie 2, la situación es inversa en la figura 4.12b, por tanto, en las figuras 4.12 a y b se describen los casos en los que una de las especies desplaza a otra y triunfa en la competencia.

En la figura 12c:

$$\mathbf{K_2 > K_1/\alpha \text{ y } K_1 > K_2/\beta}$$

p. ej. $\mathbf{K_2 > K_1\,\beta \text{ y } K_1 > K_2\,\alpha}$

En este caso ambas especies son competidoras fuertes y ejercen mayor efecto sobre la otra especie que sobre sí mismas. Esto ocurriría cuando cada especie produce una sustancia que es tóxica para la otra especie, pero no es dañina para sí misma, o

cuando cada especie es agresiva hacia individuos de la otra especie, más que para individuos de su propia especie. La consecuencia como lo muestra la Figura 4.12 es un equilibrio inestable de $\mathbf{N_1}$ y $\mathbf{N_2}$ (marcado en el cruce de las isolíneas) y dos puntos estables.

En el primero de los puntos estables, la especie 1 alcanza su capacidad de carga y la especie 2 se extingue, mientras que en el segundo la especie dos alcanza también su capacidad de carga y la especie 1 se extingue, cualquiera de los posibles resultados de esta competencia está en función de las densidades poblacionales iniciales, entonces la especie que tuvo la ventaja inicial conducirá a la otra población a la extinción.

Finalmente, en la figura 4.12d:

$$\mathbf{K_2 > K_1/\alpha \text{ y } K_1 > K_2/\beta}$$

p. ej. $\mathbf{K_1 > K_2\,\alpha \text{ y } K_2 > K_1\,\beta}$

En este caso ambas especies carecen de un efecto competitivo fuerte sobre la otra especie y presentan un efecto autoinhibitorio fuerte, esto también se puede anotar como sigue:

$$\mathbf{\alpha \cdot \beta < 1}$$

Esta expresión corresponde ampliamente a situaciones donde la competencia entre las especies es menos significativa que la competencia dentro de las especies, el resultado de acuerdo con la gráfica se alcanza un equilibrio estable entre las dos especies competidoras.

El modelo de Lotka-Volterra para describir la competencia interespecífica es capaz de generar un rango de posibles resultados: La exclusión predecible de una especie (**Exclusión Competitiva**), la exclusión dependiendo de las densidades iniciales de las especies competidoras y la coexistencia estable (**Repartición de Recursos, Desplazamiento de Caracteres, Liberación Competitiva**), que corresponden a circunstancias biológicas y ecológicas razonables que suceden en el laboratorio y el campo (Figura 4.12).

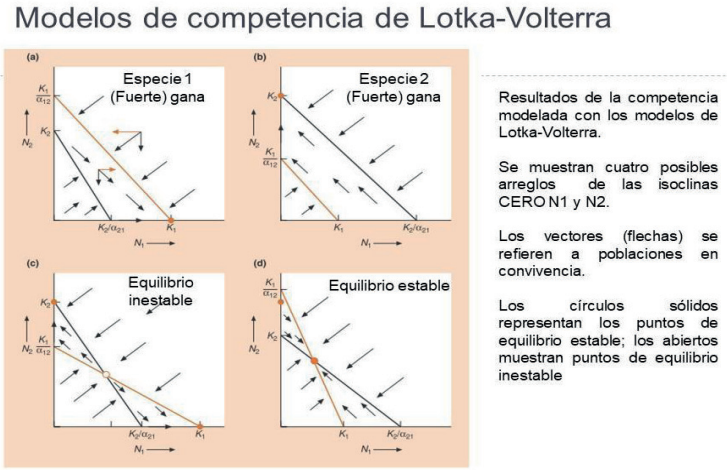


Figura 4.12. Los resultados de la competencia generados por las ecuaciones de competencia para los cuatro posibles arreglos de las isoclinas cero de N_1 y N_2. Los vectores generalmente se refieren a las poblaciones juntas, y están derivadas como se indica en (a). Los círculos sólidos muestran los puntos de equilibrio estable. Los círculos claros en (c) presentan un punto de equilibrio inestable.

DEPREDACIÓN

Esta relación ecológica es uno de los procesos más importantes porque afectan la abundancia y distribución de los organismos que participan; la depredación se puede anotar simplemente como el consumo de un organismo (llamado **presa**) por otro (denominado **depredador**), se puede añadir que debido a las variantes de esta interacción puede ser complicado establecer una definición clara de "**depredación**".

Sin embargo es posible distinguir cuatro tipos principales de depredación: la depredación verdadera (ejemplificada por los carnívoros), herbívoros, parasitoides y parásitos; los depredadores "verdaderos" asesinan a su presa para obtener energía, a lo largo de su vida pueden hacerlo con diferentes poblaciones de presas; pueden consumirlas por entero o solo algunas partes, a este grupo pertenecen los carnívoros más conocidos como los felinos, las aves rapaces e inclusive las plantas llamadas "carnívoras".

Entonces la depredación se puede definir simplemente como el consumo de un organismo (llamado presa -) por otro (denominado depredador +), por las variantes que presenta esta relación se complica establecer una definición clara de "depredación"; pero en general los depredadores:

- Asesinan a su presa casi inmediatamente después de que la atacan
- Pueden consumir diferentes presas;
- La presa se consume por entero o solo algunas partes.

Con base en su nivel de letalidad y su dependencia fisiológica aquí se distinguen cuatro tipos de depredadores: **carnívoros**, **herbívoros, parasitoides y parásitos** (Figura 4.13):

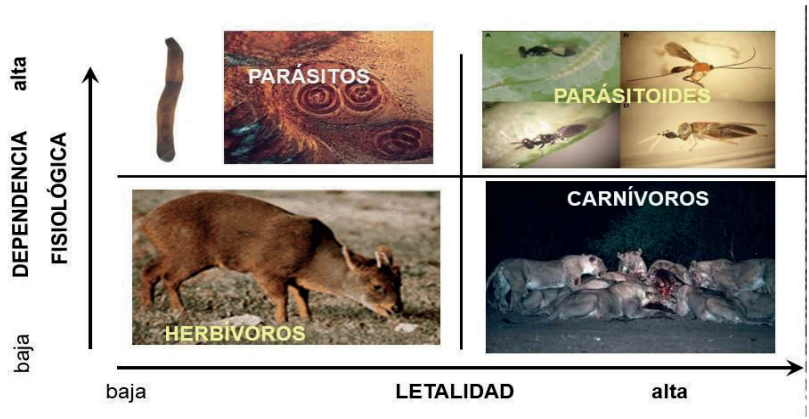


Figura 4.13. Distinción de los tipos de depredación con base en el nivel de dependencia fisiológica (eje vertical) y de letalidad (eje horizontal).

En la figura se establecen las categorías de depredación considerando el nivel de dependencia fisiológica de los depredadores a sus presas, en estos casos los parásitos presentan modos de vida en los que prácticamente dependen de la existencia y "estado de salud" de su población presa hospedera de ellos extraen la energía para satisfacer sus procesos metabólicos, como veremos la especificidad parasitaria puede ser un factor que limite la sobrevivencia de una población de parásitos en ausencia de la población presa, esto es menos necesario en poblaciones de parásitos externos o ectoparásitos.

En el caso de los parasitoides, estos aniquilan a sus presas una vez que concluyó "su uso", de manera común las hembras parasitoides son las que utilizan a sus presas como incubadoras de sus huevos, una vez que concluye el desarrollo de esta fase las larvas emergen del cuerpo del hospedero y continúan con fases de vida libre.

En el eje horizontal, los herbívoros en general realizan la llamada "depredación suave" porque solo consumen una parte de su población presa, con facilidad reconocemos la especialización herbívora sobre polen, frutos, hojas, tallos y raíces, incluso en el caso de los polinívoros se alcanzan niveles de especificidad tales que la existencia del depredador y la presa no es posible y depende de la presencia de ambos participantes de la interacción en un hábitat.

PARASITOIDES

Los parasitoides son interesantes por su estrategia de vida, son un grupo de insectos que presentan como característica principal una conducta de **oviposición por las hembras adultas en el interior de las presas**, donde sus larvas se desarrollarán subsecuentemente, las especies con este modo de vida pertenecen al orden **Hymenoptera,** en particular numerosas avispas**,** pero también se incluyen varias especies de **dípteros.**

Los machos adultos parasitoides son de vida libre, las hembras depositan sus huevos sobre otros insectos, como en arañas y garrapatas (Figura 4.14); el parasitoide en estadio larval se desarrolla dentro de la presa individual (a la que también podemos llamar hospedero), **en apariencia al inicio del desarrollo de la larva hay poco daño hacia el hospedero**, pero conforme crece, consume al hospedero hasta que muere, en este momento el depredador **emerge ya sea antes o durante el estado pupal**; si bien lo común es encontrar a un solo individuo por hospedero, también se dan casos en los que varios parasitoides se desarrollan a partir de una presa.



Figura 4.14. Ejemplos de parasitoides himenópteros, a la izquierda: emersión de una avispa desde un áfido momificado; derecha: larva de polilla (*Manduca* sp.) transportando huevos de avispa de la familia Braconidae.

En resumen, los parasitoides están **íntimamente asociados con un hospedero individual (como los parásitos),** no causan una muerte inmediata a su presa (igual que los herbívoros y los parásitos), pero en este caso el **efecto letal es inevitable** (como en los depredadores carnívoros); a pesar de que es una forma de vida poco común, Godfray (1994) considera que cuentan para el 10% de las especies del mundo, pues cada especie de insecto de vida libre sostiene a un parasitoide y estos a su vez también pueden mantener a otro, en este caso un **hiper**parasitoide.

En similitud con los insectos herbívoros que se alimentan de plantas, la tasa de depredación está determinada por la tasa a la que la hembra adulta es capaz de atrapar y ovoponer en los hospederos-presa, cada huevo descargado por la hembra es un ataque para su presa-hospedador, considerando el consumo de la presa por la larva, en otros casos la tasa de depredación dependerá de la tasa de encuentro físico entre el depredador y su presa (Figura 4.15).

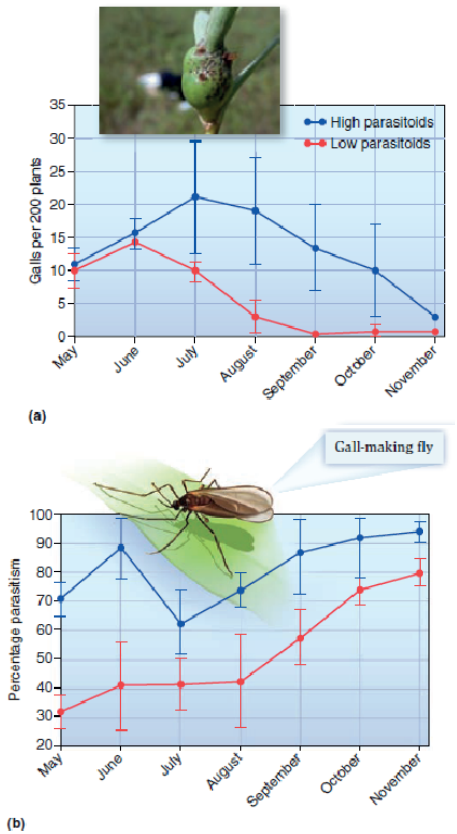


Figura 4.15. La reducción del número de parasitoides incrementa la abundancia de las agallas de *Asphondylia borrichiae*. A) número de agallas nuevas en islas con niveles altos y bajos de parasitoides. B) niveles de parasitismo correspondientes a las mismas islas. (De Stilling y Rossi, 1997).

PARASITISMO

En la Naturaleza, la depredación es la forma más común para adquirir energía por las diferentes poblaciones de animales y algunas plantas para mantener su subsistencia, es preciso reiterar que de las formas de depredación, esta interacción y la herbivoría no implican la muerte de la presa, como ocurre en la carnivoría y con los insectos parasitoides; ya que en la herbivoría el daño depende de la intensidad del ataque de las poblaciones de herbívoros y las estructuras de la planta que son consumidas, además ocurren situaciones en las que este tipo de depredadores promueven la germinación, la polinización, el transporte de semillas e incluso la regulación de la competencia entre las poblaciones de plantas.

El parasitismo al igual que la herbivoría, se categorizan como depredaciones de tipo suave, donde el depredador, en este caso el parásito, raramente mata a su presa también llamada hospedero, sin embargo, ocasionalmente las poblaciones de parásitos alcanzan tamaños a los que el hospedero muere, este concepto se ha definido como Densidad Letal.

En esta relación destaca el hecho que el parásito obtiene sus recursos de uno o varios hospederos individuales durante su ciclo de vida, es decir, las poblaciones de hospederos aportan el nicho ecológico que ocupa el parásito; se pueden enfatizar otros aspectos de la asociación, como la relación dependiente a nivel fisiológico del depredador parásito hacia el hospedero, por lo que a diferentes niveles se ocasiona algún tipo de daño.

Este término (daño) implica un efecto nocivo en la reducción de la sobrevivencia y la reproducción, que puede ser medido por las tasas de crecimiento poblacional del hospedero.

Las características típicas de los parásitos involucran adaptaciones a esta forma de vida como la reducción de aparatos y órganos como el excretor y digestivo, la modificación de apéndices locomotores en estructuras de fijación y en el caso de parásitos internos la presencia de tegumentos externos resistentes a sustancias y enzimas digestivas; sobresaliendo el desarrollo notable del aparato reproductor que les permite una gran capacidad reproductiva iterópara y explosiva, que como veremos es una garantía para la viabilidad de que algunos individuos alcancen los estadios adultos y la madurez reproductiva (Figura 4.16).

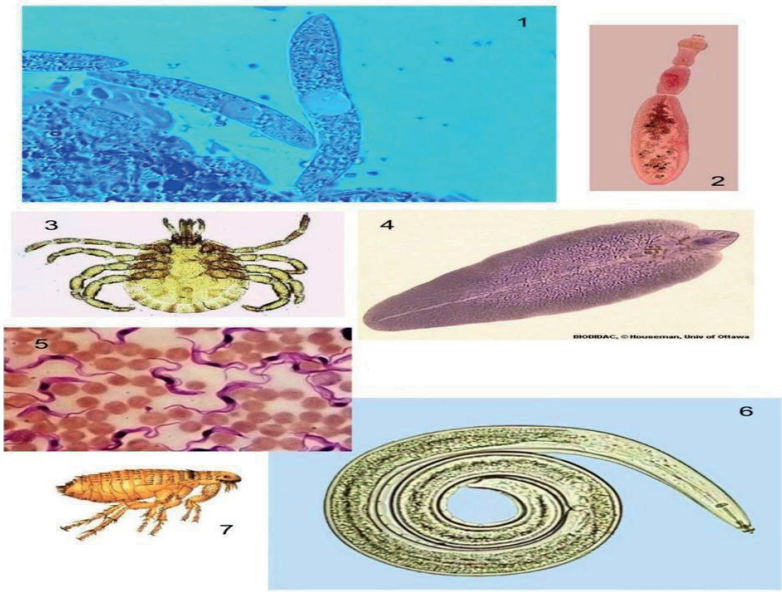


Figura 4.16. *Diferentes morfologías de parásitos. 1. Monogeneo. 2 Céstodo.3. Ácaro. 4. Fasciola hepática. 5. Trypanosoma cruzi, microparásito celular. 6. Nemátodo. 7. Pulga común.*

El parasitismo es una forma de vida común entre las poblaciones que ocupan los hábitats naturales, las interacciones más estudiadas son las que son importantes en la salud humana y para las especies de plantas y animales que usamos como recursos, en la naturaleza es raro encontrar poblaciones que no alberguen a una especie de parásito, además es preciso enfatizar que estas asociaciones son altamente específicas con rangos limitados de hospederos, por esto May (1988) sugiere que si cada especie de vida libre sostiene por lo menos una relación con una especie de parásito, el número de especies conocidas en la Tierra se duplicaría, sobra añadir que muchas especies de parásitos todavía permanecen desconocidas.

De acuerdo con Begon et al. (1986), los parásitos se clasifican como microparásitos, los cuales se reproducen en el interior de su hospedero, mientras que los macroparásitos más bien crecen dentro o fuera de los hospederos, reproduciéndose mediante estadios infectivos que se liberan del hospedero para continuar infectando a otros, para alojarse en células, cavidades o estructuras externas.

Con esta perspectiva, se presentan los elementos básicos para entender la ecología de los procesos parasitarios, enfocada principalmente a grupos de macroparásitos, considerando que los microparásitos agrupan principalmente a organismos patógenos (hongos, bacterias, protozoarios) que poblacionalmente se analizan mejor mediante modelos epidemiológicos.

Tabla 4. 7. *Clasificación ecológica de los parásitos, con base en su tamaño y patogenicidad.*

Microparásitos	**Macroparásitos**
De tamaño pequeño	De tamaño más grande
Principalmente unicelulares	Metazoarios, muchos de ellos con reproducción interna y sexual
Se incluyen hongos bacterias, protozoarios, (virus)	Helmintos, invertebrados y algunos vertebrados como peces y ¿aves?
De **alta patogenicidad**	De baja patogenicidad
Su dispersión se basa en la muerte del hospedero	Su dispersión ocurre por procesos pasivos y activos

Entre los grupos principales de macroparásitos animales se encuentran los helmintos, grupo que incluye a los platelmintos como céstodos, tremátodos y monogéneos y a grupos como los acantocéfalos, nemátodos, también se cuentan a los artrópodos como crustáceos (copépodos, balanos, isópodos), insectos y garrapatas, este modo de vida también se ha encontrado en vertebrados como peces.

Para esta explicación se parte de señalar la diferencia principal entre la forma de vida parasitaria y los organismos de vida libre, esta radica en los hábitats que ocupan, para los parásitos estos hábitats son otros organismos y este hábitat puede considerarse repetitivo en el espacio y el tiempo, pues los organismos de una especie determinada de hospedero ofrecen potencialmente las mismas características (p. ej. morfológicas y fisiológicas) que conforman el nicho del parásito depredador y la única variación evidente se relaciona a las diferentes etapas del ciclo de vida del hospedero.

Cada hospedero es un ambiente heterogéneo para los parásitos o sea es una matriz de hábitats potenciales, aún una célula bacteriana es un ambiente variado para una partícula viral infecta; el intestino, los ojos, la sangre, hígado, y páncreas son hábitats diferentes para distintos parásitos de vertebrados y se debe considerar que las diferentes especies de hospederos, aun cuando se relacionan filogenéticamente, difieren en sus propiedades (p. ej. morfología, dieta, hábitos, entre otros) y estas pueden ser obstáculos que facilita o evitan la invasión de poblaciones de parásitos.

Los parásitos, tal como ocurre con los mutualistas, varían los grados de intimidad con los que interactúan con sus hospederos, en un extremo están los ectoparásitos que se alimentan de los recursos del hospedero desde el exterior del organismo infectado (como las pulgas, garrapatas, piojos, copépodos, etc.) este grupo comparte las condiciones ambientales externas con su hospedero, quien los aísla relativamente de las adversidades; un grupo intermedio de parásitos se desarrolla en las cavidades de los hospederos, por ejemplo eltracto digestivo, los pulmones, tubos de Eustaquio, etcétera, si bien no penetran tejidos o células del hospedero, están dentro de su ambiente; en el extremo final de este espectro están los endoparásitos que ocupan directamente los tejidos y células del hospedero del cual dependen estrechamente, los microparásitos y los helmintos son el ejemplo típico de este grupo.

Por su parte, los hábitats que ofrecen los hospederos son ampliamente dinámicos, en estos se sobrevive sí se tiene la capacidad de crecer poblacionalmente, si se es potencialmente reactivo, o sea que se pueda responder activamente a las modificaciones en el hospedero provocadas por la presencia del mismo parásito resistiendo reacciones de tipo inmune, inclusive los hábitos del hospedero imponen condiciones que afectarán los patrones de transmisión del parásito en el dentro del propio hospedero; al paso del tiempo evolutivo el desarrollo de estas interacciones han derivado en coevolutivos que permiten explicar la alta especificidad de esta asociación, las posibles relaciones de evolución filogenética entre taxones de hospederos y parásitos (Paterson et al., 1993), y de cómo la presencia de estos últimos puede reflejarse en rasgos morfológicos y etológicos de peso en la selección sexual de una población hospedera (Rennie, 1992) que señalaría la ocurrencia de asociaciones filogenéticas entre grupos parásitos con grupos particulares de organismos de vida libre que han sucedido y coexistido en a lo largo del tiempo.

Las poblaciones de parásitos

Un carácter llamativo de las poblaciones de parásitos es la distribución que presentan en las poblaciones de hospederos, en contraste con los organismos de vida libre que presentan tres patrones comunes que son el agregado, uniforme y raramente al azar, en este grupo se observa un patrón de sobreagregación o hacinamiento, es decir muchos hospederos presa son ocupados por pocos o ningún parásito y pocos hospederos presa presentan una gran cantidad de parásitos.

En este tipo de poblaciones con agregación sobredispersa, la densidad media de parásitos no es una medida muy útil para detectar este patrón, para estos casos el parámetro poblacional más usado es la **Prevalencia de la infección**, esta es la proporción o porcentaje de una población de hospederos infectados por un parásito, por otro lado, la severidad de la infección también se relaciona con el número de parásitos albergados, en el caso de macroparásitos; esta medida se denomina intensidad de infección e incluye también a los hospederos no infectados.

Para estudiar a los parásitos se han considerado niveles de organización jerárquica desde los individuos hasta las comunidades pasando por las poblaciones, Esch et al. (1975) reconocieron esta categorización, partiendo de distinguir que una población de hospederos representa un hábitat para los parásitos que la ocupan, este se replica espacial y temporalmente en todos y cada uno de sus congéneres, por lo que las características estructurales y fisiológicas son equivalentes entre los organismos de la misma especie como un sitio de colonización para los parásitos, de tal forma que estos hábitats replicados serán distintos entre especies del mismo taxón genérico por sus evidentes diferencias morfo-fisiológicas, genéticas y etológicas.

Desde este punto de vista, es posible hacer una caracterización parasitaria a nivel poblacional para estimar parámetros y tendencias demográficas definiendo dos categorías:

La Infrapoblación entendida como la población de un parásito encontrada en un hospedero individual, el siguiente nivel corresponde a una Suprapoblación que comprende a todos los individuos de una especie de parásito en un ecosistema, incluyendo a los miembros que se alojan en los hospederos definitivos, intermediarios y las fases de vida libre, este enfoque se ha enfrentado a problemas de tipo metodológico, pues los métodos y técnicas conocidos no han permitido recolectar y describir los estadios de vida parasitario en especies con ciclos de vida indirecto, ya que incluso muchos hospederos intermediarios se desconocen, por lo que la demografía de muchas especies parásitas siguen inconclusas.

También desde hace algunas décadas se han estudiado a las comunidades de parásitos (Bush y Aho 1986; Price 1990), en este enfoque se toma en cuenta la fuerte relación entre el parásito y su fuente de recursos que es la población de hospederos, los niveles jerárquicos para el abordaje del estudio de las comunidades de parásitos son:

Infracomunidad: Es un concepto análogo al referido para infrapoblación, contempla a todas las poblaciones de parásitos dentro de un hospedero individual.

Componente de Comunidad: Se entiende como un ensamblaje de especies asociadas con un microambiente, en el caso de parásitos todas las infracomunidades en una población de hospederos forman un componente de comunidad, este nivel está determinado por la significancia de cualquier interacción entre parásitos dependiendo de la frecuencia en que ocurran, se estudia esta categoría debido a que es simple y moderadamente discreta.

En un componente de comunidad parasitaria se distinguen a las especies "núcleo" es decir, que son de ocurrencia frecuente y abundantes y especies satélite que presentan ocurrencia baja y son abundancia baja (Hanski 1982).

Comunidad Compuesta: también es análoga a la noción de suprapoblación se define como una mezcla compleja de componentes de comunidad que interactúan a varios grados, como en una pradera, un bosque, un lago o una escorrentía, a este nivel se pueden investigar los intercambios de parásitos entre especies de hospederos.

El paradigma que rige el estudio de las comunidades de parásitos radica en la explicación de la colonización de los hábitats por parte de los parásitos, recordando que en las interacciones parásito-hospedero este último provee los recursos necesarios para la sobrevivencia del parásito.

Con esta idea en mente, Holmes (1973) concluye que la competencia entre especies dentro de un hospedero resulta la ocupación de microhábitats discretos mediante el proceso denominado segregación interactiva de sitio, la exclusión competitiva o en otros casos por segregación interactiva de sitio, estas ideas se conjuntan en la Hipótesis de Competencia donde esta relación es el mecanismo ecológico que influye en la organización de las comunidades de parásitos a través del tiempo evolutivo y que aún actúa en el tiempo ecológico actual, en este planteamiento, depende de la habilidad competitiva de los parásitos el destino de la competencia, dando lugar a las Comunidades Interactivas.

En la hipótesis de Concentración de Población, el mecanismo principal de la estructura comunitaria es la biología reproductiva de las especies, de tal forma que las diferencias de nicho entre las poblaciones de parásitos que interaccionan se deben a procesos de reproducción diferenciados en situaciones de competencia, Rohde (1979) argumenta que la ocupación de nichos estrechos es esencial para propósitos reproductivos, a su vez esto permite explicar la alta especificidad por hábitats particulares y por hospedero en varios grupos de parásitos.

Price (1980), apuntó que la vida parasitaria es mucho más especializada comparada a la vida libre, los parásitos, principalmente por su tamaño y poca movilidad tienden a explotar hábitats poca extensos, que los orientan hacia la especialización, entonces la colonización del hábitat está en función de procesos coevolutivos que provocan respuestas individuales a las condiciones del nicho e independientes de las otras especies.

La función ecológica de los parásitos

Esta función depende en buena medida del efecto que produce en sus hospederos, como ya se dijo, el más obvio pero menos común es la muerte del hospedero, que en contraste, si ocurre con los insectos parasitoides; los ejemplos que se citan a continuación ejemplifican varios de estos efectos dañinos en los hospederos, las muertes de delfines *Stenella atenuatta* son ocasionadas por la presencia del nemátodo *Crassicauda* sp., o del hemíptero acuático *Hydromettra myrae* por la garrapata ectoparásita *Hydriphantes tenuabilis*, ambos son ejemplos claros de un efecto parasitario letal.

También suceden efectos subletales que implican una disminución de la aptitud ecológica, una muestra de esto es la disminución de la producción en cultivos domésticos (ya sea de plantas o animales) por la presencia de parásitos; otros efectos se observan en la disminución de la ingesta de alimento, la eficiencia digestiva y la capacidad de absorción, como ocurre con las larvas del nemátodo *Contracaecum aduncum* en el hígado del bacalao *Gadus morhua,* esta pérdida de energía y de condición disminuida tiene efectos poblacionales que provocan una disminución en la habilidad competitiva del pez, que aumenta la depredación y sobrevivencia de los individuos jóvenes; también ocurren efectos más agresivos sobre los aparatos reproductores de los hospederos, ya que los parásitos los castran o atacan directamente los órganos de reproducción, por ejemplo, el nemátodo *Mammanidula asperocutis* destruyen las glándulas mamarias de las musarañas *Sorex* sp.

Las poblaciones de parásitos que ocupan hospederos intermediarios como parte de su ciclo de vida suelen modificar la conducta de estos, la modificación de sus hábitos incluye cambios que los hacen más susceptibles a la depredación por los posibles hospederos en los que continuarán el ciclo de vida.

Los parásitos también pueden ser reguladores de procesos de competencia, fungiendo como "armas de competencia", en el experimento clásico de Park (1954) donde competían especies de *Tribolium*, el esporozoario *Adelina* sp. produjo efectos inhibitorios en la reproducción y sobrevivencia del competidor dominante, reduciendo las poblaciones de los competidores potenciales a niveles que permitieron su coexistencia.

Otros casos sugieren que la presencia de un parásito representa una ventaja más que un daño, un buen ejemplo es el conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* que mantiene en el estómago al nemátodo *Graphidium strigosum*, este es altamente patógeno a la liebre *Lepus europeus*, con la ayuda del verme los conejos desplazan a las liebres en las áreas boscosas donde las larvas del nemátodo sobreviven más en las fases de vida libre.

A diferencia de lo descrito en los casos anteriores, los parásitos pueden actuar como un factor de selección importante para el desarrollo de las asociaciones mutuales, la larva de la mariposa *Glaucopsyche lygadamus* proporciona nectarios a la hormiga *Formica fusca*, está como "pago" protege a la larva contra parasitoides y depredadores, cuando se excluyen las hormigas, las tasas de ataque y mortalidad a las larvas se duplican por parte de parasitoides bracónidos y tachinidos.

Otro caso se ha descrito para el oligoqueto comensal *Chaetoceros limnaei*, que reduce significativamente la invasión de caracoles competidores al infectarlos con miracidios y cercarias de trematodos, dependiendo de su densidad estos afectan a los caracoles castrandolos y matándolos, el efecto benéfico se refleja por la mediación que realiza el oligoqueto en la competencia entre los caracoles.

Aspectos de regulación poblacional de parásitos

Los mecanismos de regulación poblacional de las poblaciones de parásitos dependen de la eficiencia de los mecanismos de transmisión durante las diferentes etapas del ciclo de vida e implican el éxito de alcanzar a los hospederos indicados para que los diferentes tipos larvarios infectivos continúen su crecimiento hasta alcanzar la madurez sexual en el hospedero definitivo, en este camino se deben superar las llamadas "barreras de invasión" que pueden ser de tipo ecológico (p. ej. las características fisicoquímicas externas e internas), los límites físicos impuestos por las superficies del hospedero, los mecanismos de intromisión hacia el aparato digestivo o hipodérmicamente (lo puede hacer un vector hematófago, por ejemplo), otras consisten de factores fisicoquímicos y bióticos (p. ej. la morfología de los órganos "blanco", sales biliares, concentraciones de bióxido de Carbono, enzimas e incluso mecanismos de defensa inmunológica) que el parásito debe ser capaz de tolerar y sobreponerse hasta alcanzar los sitios adecuados en el cuerpo del hospedero (Figura 4.17).

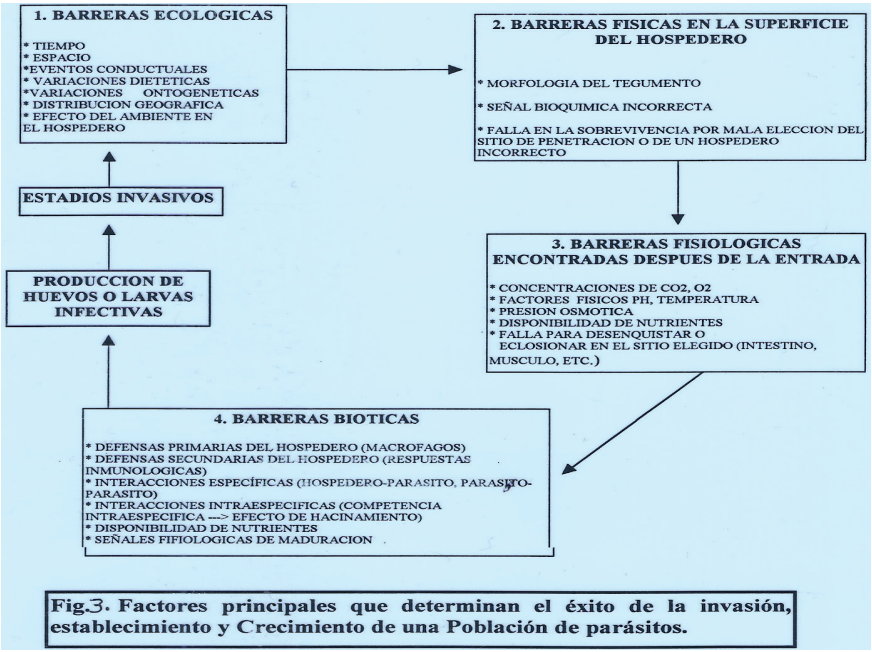


Figura 4.17. *Barreras naturales que enfrentan las poblaciones de parásitos para infectar a un posible hospedero.*

Los parásitos invasores, normalmente no se establecen en el sitio de entrada a su hospedero, más bien migran a sitios que son un hábitat favorable para continuar su crecimiento o desarrollo adulto (estos son los llamados órganos "blanco"), ya sea en el interior o exterior del hospedero, estas trayectorias de desplazamiento se denominan "migraciones larvarias (o "*larva migrans*"), especies como *Polystoma integerrimum* que parasita anfibios y utiliza diversos sitios durante su vida, como la vejiga, intestino y la cloaca, se reconocen tres patrones de movimientos una vez que el parásito ha infectado el cuerpo del hospedero (Figura 4.18).

La primera actividad migratoria sirve para que el parásito se remueva del sitio de entrada hacia el órgano blanco elegido, donde residirá como una larva o como adulto, durante estas migraciones frecuentemente ocurre el crecimiento y desarrollo del parásito, como sucede con los helmintos, la migración concluye con la maduración sexual del verme, se considera que la elección de las rutas y los órganos está influida por procesos fisiológicos inherentes al hospedero que disparan el movimiento, cuando no es exitosa la colonización o el hospedero no es adecuado las larvas no alcanzan la siguiente etapa del ciclo de vida, ocupando otros sitios como las vísceras o la piel, vagando por estos tejidos o encapsulando a la espera de un posible hospedero con los recursos necesarias.

Así, una de las explicaciones de estas migraciones larvarias parasitarias hacia diversos órganos del hospedero, es que son estrategias mediadas por factores bioquímicos que les hacen evitar sitios de rechazo químico o físico a otros más receptivos donde se favorezca la sobrevivencia incluso en etapas de espera como el enquistamiento.

Esta trayectoria de interacciones configura los ciclos de vida parasitarios indirectos, en los que un parásito requiere de más de un hospedero para poder culminar su ciclo de vida, aunque ya se mencionó que estas interacciones son altamente especie-específicas, también suceden casos en los que un parásito infecta a hospederos en los que no puede continuar su ciclo de vida (a estos se les denomina hospederos paraténicos, en estos se manifiestan con mayor énfasis las migraciones parasitarias por la búsqueda de un hábitat inexistente en este hospedero incidental. Un modelo de ciclo de vida parasitario indirecto se presenta en la Figura 4.18.

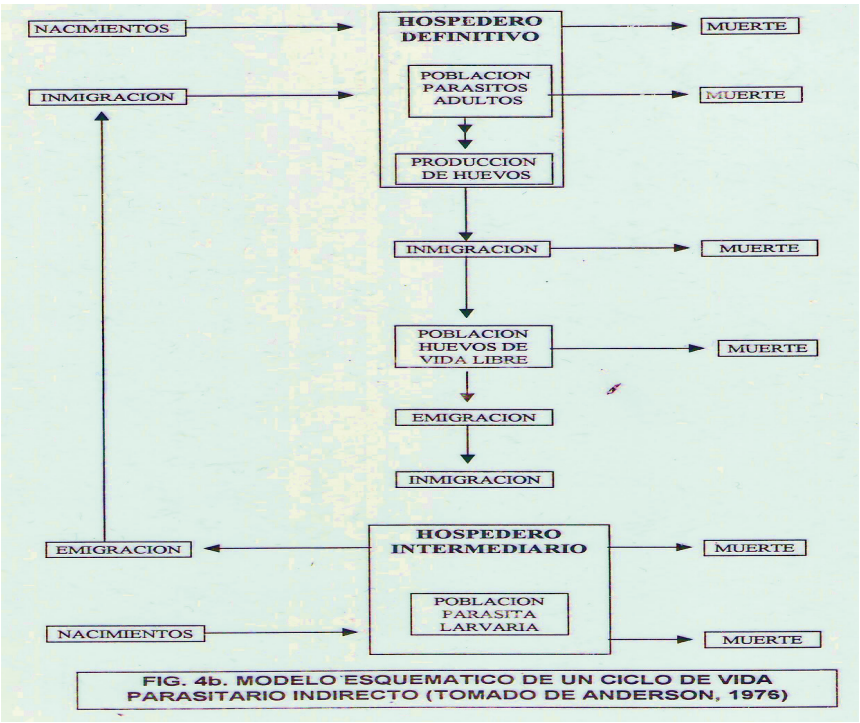


Figura 4.18. *Modelo de ciclo de vida parasitario de tipo indirecto.*

Contrasta este ciclo de vida con el que llevan a cabo los microparásitos, ya que por su especialización estos solamente usan a un hospedero para desarrollar todo su ciclo de vida (Figura 4.19), los ciclos se relacionan con las estrategias de dispersión que siguen, pues mientras que el paso de un hospedero a otro significa una disminución de la sobrevivencia de estadios larvales y juveniles, la dispersión rápida de los microparásitos depende de la disminución fisiológica extrema del hospedero, ocasionándole daños severos o la muerte, mientras que los macroparásitos con esta estrategia "cuidan'' de la salud de los hospederos y en cierta medida garantizan un éxito relativo en la dispersión y reclutamiento posterior de los estadios larvales infectivos.

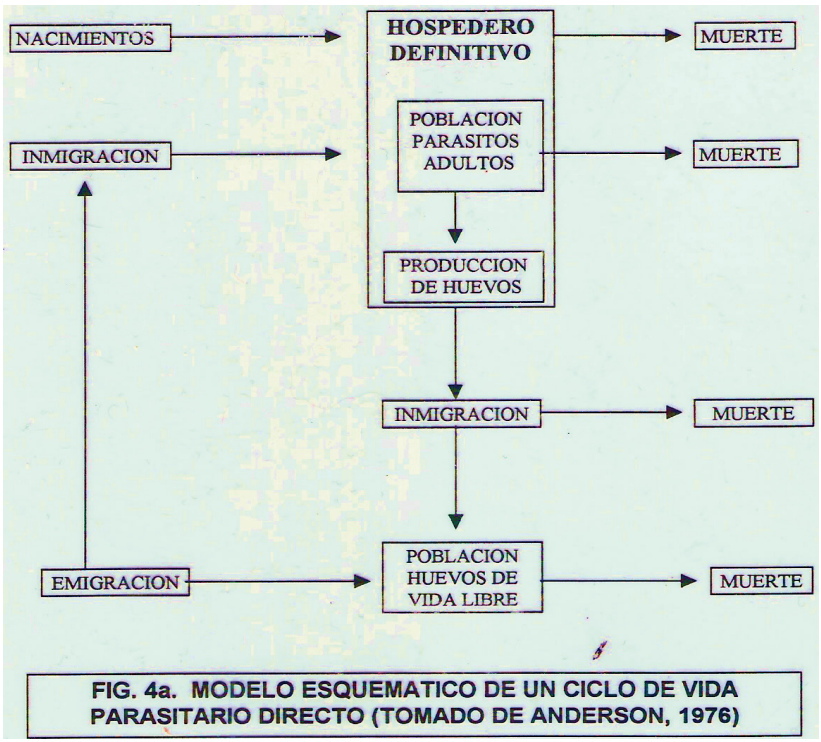


Figura 4.19. *Modelo de ciclo de vida parasitario de tipo directo.*

No se debe creer que el hospedero es una víctima de los parásitos, los hospederos también han evolucionado sistemas de defensa para responder a una invasión parasitaria, por ejemplo, se desencadenan reacciones locales y sistémicas mediadas por factores humorales en las que participan células especializadas llamadas fagocitos; la primera evidencia de respuestas se observa por la inflamación del sitio de penetración del parásito y por mecanismos de defensa mediados por macrófagos y linfocitos T.

En el sitio de infección ocurren reacciones locales que cumplen tres funciones: primero, limitan la migración de parásitos hacia otros tejidos, luego facilitan la acción de las células inflamatorias a los tejidos afectados, que finalmente desatan reacciones sistémicas que aceleran el metabolismo del hospedero.

El parásito evade estas respuestas dependiendo de su etapa de desarrollo, lo que representa una adaptación para sobrevivir en un medio inmunológicamente hostil dentro del hospedero, la duración en tiempo de una asociación hospedero-parásito puede ser un reflejo de las adaptaciones continuas en los sistemas de respuestas entre el parásito y el hospedero; como veremos después esta serie de causas y efectos producen los rasgos coevolutivos de la relación; la variedad de hábitats que ofrece el interior del hospedero es un número similar de escenarios antigénicos; se conocen reacciones ante parásitos unicelulares como *Toxoplasma gondi* que induce respuestas de células CD4+THI y CDS, los helmintos pluricelulares del tracto digestivo provocan respuestas de células CD4+TH; en contraparte, algunos parásitos evaden estas respuestas e incluso utilizan factores derivados de estos para facilitar su entrada en las células del hospedero, se reconoce que varios factores de estos hacen factible la sobrevivencia del parásito una vez que ha invadido el citoplasma de la célula hospedera.

Se distinguen tres categorías de mecanismos evasivos a nivel molecular de los parásitos, estos son:

A). Enmascaramiento antigénico: consiste en la adquisición y presentación de antígenos del hospedero por parte del parásito, *Schisostoma mansoni* llega analogar moléculas de superficie del Complejo Principal de Histocompatibilídad (WIC) del hospedero, una variación del enmascaramiento es el mimetismo molecular debido a la presión selectiva del sistema inmune del hospedero, se puede asumir que algunos antígenos superficiales mutantes del parásito se hayan seleccionado debido a su parecido con los componentes del hospedero.

B). Variación Antigénica: este es el mecanismo evasivo mejor estudiado, son notables las diferencias estructurales en los principales epítopos superficiales; primero, entre distintas cepas de parásitos, la existencia de estas variedades promueve la supervivencia de otras especies de parásitos al permitir infecciones múltiples o prevenir el desarrollo de una inmunidad específica como ocurre con *Taenia crassiceps* que presenta variaciones epitópicas de acuerdo a su estadio de desarrollo, a diferencia de *Plasmodium vivax* y *Trypanosoma cruzi* que los desarrollan una vez que ha concluido su desarrollo.

C). Recambio Antigénico: se refiere a la capacidad que tienen algunos parásitos para renovar constantemente sus antígenos superficiales, evitando ser un blanco detectable como invasor dentro por el hospedero; este mecanismo se ha favorecido en parásitos extracelulares que se enfrentan constantemente con las células del hospedero, los cisticercos de *Taenia solium* y *T. crassiceps* son un ejemplo de esto.

¿Tiene algún destino el parasitismo?

Aparentemente la respuesta radica en la palabra coexistencia, alrededor de este concepto existen evidencias a favor y en contra respecto a una asociación neutral o benéfica; en primer término, es evidente que los parásitos ocasionan daños en los tejidos que ocupan o bien ocasionan efectos sinérgicos que propician infecciones por otros microorganismos en las zonas lesionadas; por otro lado, la regulación de la competencia por la utilización de los recursos buscados, consumidos y digeridos por el hospedero y que son factores claves en el desarrollo de las poblaciones de los parásitos.

Si los parásitos explotan severamente a sus hospederos, se pueden autodestruir a través del efecto negativo sobre sus presas, por esto es común la creencia que los parásitos no dañan "tanto como pudieran" a sus hospederos.

Desde Ishikawa (1988) se propuso que existe un proceso natural en el que la relación entre especies evolucionan del parasitismo a el mutualismo a través del comensalismo, resumiendo el proceso con la siguiente frase "un enemigo de hoy es un amigo de mañana". También se ha señalado que el parasitismo podría eventualmente evolucionar hacia el comensalismo y las relaciones comensales están vistas como material de primera línea para una evolución hacia el mutualismo.

Al respecto, la primera pregunta a resolver es bajo cuáles condiciones el parasitismo evoluciona hacia el mutualismo; se han propuesto modelos para resolver este problema que parten de la suposición de una negociación entre la dureza de la explotación y la sobrevivencia del hospedero, el resultado principal es que el grado de mutualismo y el parasitismo no se pueden separar en una dicotomía. En muchas relaciones simbióticas entre macroorganismos se podría aplicar en el caso que fueran mutualistas en algunas asociaciones y antagonistas en otras simultáneamente.

Posiblemente lo que ocurrió en la historia evolutiva fue un conflicto alrededor de la tasa de transmisión vertical entre hospederos y parásitos; en el sentido evolutivo, un hospedero "no quiere" que los parásitos que alberga infecten a su progenie, mientras que el parásito requiere del éxito de infectar a la progenie del hospedero.

Si el hospedero prosigue este conflicto para dominar esta carrera evolutiva, las relaciones antagonistas entre el hospedero y el parásito continuarán, por otro lado, si el parásito gana la carrera hasta alcanzar una tasa alta de transmisión en las siguientes generaciones de poblaciones hospederas, no podría seguir explotando el hospedero tan severamente porque entonces su progenie vería limitadas sus expectativas de vida, ya que la progenie del hospedero disminuiría en abundancia y capacidad de sobrevivencia en el tiempo.

Considerando aspectos coevolutivos, quienes investigan tienden a observar las asociaciones depredador-presa como una "carrera armamentista evolutiva", donde los parásitos luchan por sobrevivir y generan nueva progenie bajo la "vigilancia" adaptativa del hospedero con el fin de detenerlo; en esta carrera parecería que el parásito lleva todas las de ganar, ya que tiene tiempos generacionales más cortos, que implican adaptaciones rápidas ante un ambiente cambiante; pero como se ha descrito los hospederos de ciclo de vida largo también tienen defensas inmunológicas que se modifican acordes a las nuevas variantes de los invasores.

A su vez, los parásitos pueden contraatacar enfermando a los hospederos e inclusive "apropiándose" de sus mecanismos de reproducción como ocurre con hongos ustilaginales y plantas y crustáceos saculinidos y jaibas esta manipulación incluye la modificación de los hábitos del hospedero estas conductas llamadas ''erráticas" influyen en el éxito del parásito para alcanzar al siguiente hospedero de su ciclo de vida, como ocurre con la duela *Dicrocoelium dendriticum*, que provoca que su hormiga hospedera parezca una hoja de pasto que es consumida por la oveja en la que prosigue su desarrollo, ya se ha demostrado que los anfípodos infestados con larvas de acantocéfalos modificaron sus hábitos haciéndolos presa fácil para peces y aves donde los vermes alcanzan la madurez sexual.

Por su parte, los hospederos compiten en esta carrera armamentista coevolutiva desarrollando otras "armas secretas", biólogos evolucionistas sospechan que una de estas armas es un proceso natural que se ha polemizado ampliamente: el sexo.

Mucho se ha discutido acerca de las ventajas y desventajas del sexo, ya sea porque es proceso de un alto costo energético y de baja eficiencia a corto plazo ante variaciones ambientales extremas; a su favor tiene que la recombinación genómica parental produce variantes con una mayor posibilidad de adaptación ante dichas variaciones ambientales, pero a largo plazo.

Hamilton et al. (1990) argumentaron que el sexo como mecanismo de reproducción sobrevive porque ofrece ventajas únicas a los hospederos en su lucha contra los parásitos, de acuerdo con esto la recombinación de grandes bloques de información genética ayuda a diversificar las características de la progenie hospedera más rápida y eficientemente que la mutación. Dicha progenie puede ser resistente a los parásitos que alojan sus padres, mientras que la progenie genéticamente idéntica a sus padres asexuales no puede tener la misma seguridad.

Estos autores también creen que el sexo ayuda a la población a de hospederos a retener la resistencia que temporalmente ha perdido su efectividad y que posteriormente puede ser útil nuevamente (Lythgoe, 2000). En esta perspectiva, una población de parásitos generalmente se adaptará al tipo más común de hospederos presentes en la población, así los tipos de mayor y menor resistencia aumentarán

y disminuirán hasta un punto de equilibrio con el tipo común, entonces la relación parásito-hospedero es ligeramente diferente a los mecanismos causa-efecto típicos de la "carrera armamentista" ecológica debido a que la resistencia del hospedero no necesita aumentar continuamente.

En experimentos con peces de la misma especie pero con reproducción sexual y asexual (partenogenética), se han demostrado las ventajas antiparasitarias del sexo; los clones de los peces asexuales fueron parasitados con mayor frecuencia e intensidad por trematodos, en los peces de reproducción sexual también ocurrió cuando la diversidad genética de este grupo disminuyó por causa del entrecruzamiento, pero cuando entraron otros peces al grupo de reproductores el nivel de parasitismo declinó rápidamente.

Otra aportación se ha realizado en gallináceas silvestres de Asia, las hembras eligen a los machos de mayor colorido y brillantez de plumaje, estos individuos no presentaron enfermedades ni infecciones parasitarias, por lo que se concluye que "si tú aparentas estar enfermo, tendrás problemas para conseguir pareja" (Figura 4.20).



Figura 4.20. En *Fregata minor*, las hembras seleccionan a los machos con base en la apariencia de sus caracteres sexuales secundarios, se ha encontrado que los machos enfermos y parasitados muestran debilidad en estos caracteres y tienen tasas de apareamiento que los machos con apariencia más sana.

El enanismo de los machos de crustáceos parásitos puede ser una adaptación al modo de vida parasitario y se han detallado casos en los que copépodos parásitos denotan una fuerte adaptación a esta forma de vida por su tamaño pequeño los machos no ejercen ninguna acción nefasta sobre el animal que los alberga y algunos de ellos quedan reducidos a una simple función de fecundación de las hembras; esta característica también se ha observado en isópodos parásitos y nemátodos, en vertebrados lo ejemplifican los peces ceratiforrnes *Caulphryne* y *Edriolychnus*.

Podemos concluir que el parasitismo es una relación donde el antagonismo entre las poblaciones de parásitos y las poblaciones de hospederos presa se observa en los diferentes niveles de daño inferidos a los hospederos, que existen diversos mecanismos de neutralización que implican diferentes tipos de respuestas entre los participantes, que en muchas ocasiones enmascaran y dificultan la evidencia del daño, y finalmente, de la coevolución entre ambas poblaciones depende la persistencia de los efectos negativos del parásito o bien un transcurso orientado hacia una relación de tipo comensal o de mutualismo facultativo, sin embargo, como en otros campos de la Biología continúan muchas preguntas sin resolver.

LA HERBIVORÍA

Los herbívoros (a veces suelen ser llamados forrajeros) atacan a un número cuantioso de presas durante su ciclo de vida, pero solo remueven una parte de su presa, afectándola de manera variable pero dañinamente, raramente sus ataques son letales a corto plazo, este hecho permite distinguirlos de los depredadores verdaderos, los ejemplos más obvios se cuentan en herbívoros como las ovejas y el ganado vacuno, pero en un sentido amplio, los forrajeros como las pulgas que habitan vertebrados y las sanguijuelas hematófagas caen en esta definición sin dificultad.

En el campo de la ecología de poblaciones es llamativo el efecto de los herbívoros sobre sus presas ya que estos pueden actuar como verdaderos depredadores, como parásitos o como forrajeros dependiendo del daño que ocasionen a las plantas que consumen, ya sea por la utilización total de la planta, ó de alguna de sus partes, además que estas variaciones subletales permiten distinguir una variedad amplia de efectos de los depredadores sobre sus presas.

El efecto de los herbívoros sobre las plantas individuales

El efecto dependerá de la parte consumida y el tiempo en el que se efectúa el ataque en relación con el estadio de desarrollo de la planta, la mordida de hojas, la succión de savia, el consumo de meristemos, flores, frutos y la poda de las raíces difieren en el efecto que tienen sobre la planta completa.

Compensación de la planta

Las plantas individuales suelen compensar el ataque de los herbívoros de diferentes formas, la remoción de hojas puede disminuir el sombreado sobre otras hojas incrementando sus tasas de fotosíntesis, alternativamente si son removidas las hojas sombreadas (con tasas de respiración normales y tasas bajas de fotosíntesis) esto puede favorecer el balance entre la fotosíntesis y la respiración de la planta completa.

En la secuela inmediata de un ataque de herbívoros, ocurre una compensación por parte de las plantas utilizando los carbohidratos almacenados en diferentes tejidos y órganos; en ballicos italianos *Lolium multiflorum* completamente defoliados, una variedad denominada "liscada" ocupa niveles altos de carbohidratos que estaban ubicados en las raíces y destinados para el crecimiento foliar.

La herbivoría altera la distribución de fotosintetatos en la planta, una regla que señala el mantenimiento del balance entre raíces y retoños; propone que cuando los retoños son defoliados una fracción neta de la producción de la planta es canalizada a los propios retoños; cuando las raíces son destruidas, los productos se dirigen a estas.

Otro método de compensación por la planta después del ataque de un herbívoro es un incremento en la tasa de fotosíntesis por unidad de área en las hojas sobrevivientes (la "tasa de unidad foliar" o TUF), para describir estas respuestas se debe notar que las plantas están compuestas por partes que son "fuentes" o sea exportadores netos de fotosintetatos, como las hojas y otras partes son "depósitos" como tallos, raíces.

Cuando las fuentes son removidas, las TUF's de las fuentes sobrevivientes también incrementan su producción nivelando la paridad entre esta y los requerimientos, *Agropyron smithii* se defolió experimentalmente y ocurrió un incremento del 10% en la tasa de unidad foliar en los 10 días siguientes cuando las plantas control mostraron una disminución del 10%.

También hay un crecimiento compensatorio de las plantas defoliadas cuando las yemas son estimuladas a desarrollarse por efecto del ataque herbívoro, estas yemas de otra manera permanecerán en dormancia; además, ocurre una disminución en la tasa de mortalidad de las partes de las plantas sobrevivientes. Esto es especialmente prevalente en especies de plantas que exhiben una alta tasa de aborto de floraciones antes de la producción de la flor el fruto, la pastinaca silvestre *Pastinaca sativa* produce un número moderado de semillas en sus umbelas primarias, un número grande en sus umbelas secundarias, pero solo producen pocas semillas en las umbelas terciarias, por el efecto abortivo de la floración (Figura 4.21); pero cuando es atacada por larvas

de la polilla *Depressaria pastinacella* aunque muchas flores y frutos son destruidos en las umbelas primarias, hay poco efecto en las secundarias, y se reduce la tasa de aborto de las umbelas terciarias y globalmente la cantidad de semillas producidas no se altera significativamente.

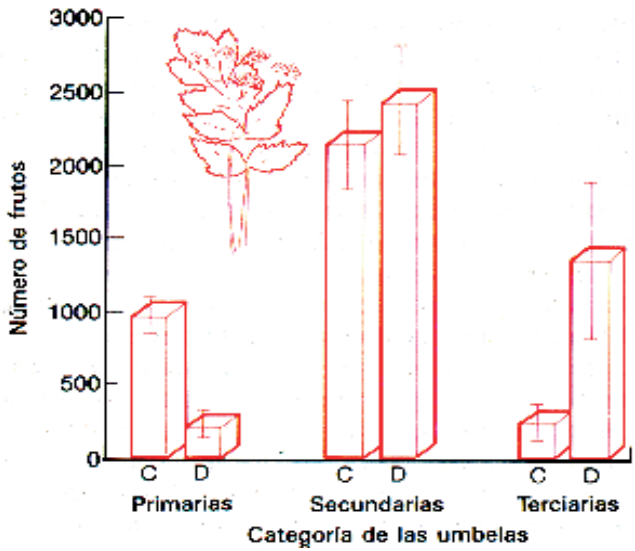


Figura 4.21. Compensación mediante la reducción de la tasa de mortalidad de las flores: Aunque muchos de las flores y frutos de las umbelas primarias de Pastinaca sativa son destruidas por un gusano parásito, las plantas dañadas (D) producen números similares de frutos que, en las umbelas secundarias, pero producen muchos más frutos en las umbelas terciarias que en las plantas control (C), (promedio+/- d.e.) (Tomado de Crawley, 1983).

Efectos desproporcionados en Plantas

Uno de los casos extremos donde la remoción de una pequeña parte de la planta tiene efectos profundos y desproporcionados es el **anillado en la corteza de los árboles** que hacen chivos, ardillas, conejos, topos y ovejas. Los tejidos cambiales y el floema se vuelven hacia el xilema y el **enlace del abastecimiento de carbohidratos entre las hojas y el tallo se rompe**, estas plagas forestales también destruyen árboles jóvenes mientras se remueve poco tejido.

Los herbívoros también pueden ser **vectores de patógenos perniciosos para las plantas**, en este caso lo que tomen de la planta puede tener menos importancia de lo que le dan, por ejemplo los escarabajos escotilidos se alimentan de ramas en desarrollo de los olmos y les transmiten el hongo de la enfermedad Escocesa del olmo; de igual manera los escarabajos del género *Cactoblastis* controlaron a *Opuntia* en Australia, al crear cicatrices de alimentación por las que bacterias invasoras destruyen los tejidos de los nopales.

Probablemente el efecto más drástico de la herbivoría ocurre por la **interacción de la herbívoros que consumen plantas competidoras,** ya que niveles moderados de forrajeo se pueden combinar con niveles de competencia ocasionando efectos severos y letales para una planta blanco, la Figura 4.22 muestra los resultados de un experimento con avena y cebada crecidas en dos series de reemplazo; en una de las series el suelo fue infectado con el nemátodo *Heterodera avenae* que se alimenta de las raíces de la avena mientras que la cebada es resistente, en la otra serie no se provocó infección; en ausencia de la cebada, la avena no fue afectada por el nemátodo y en ausencia de éste las avenas compitieron fuertemente con la cebada; pero la combinación nemátodos-cebada tuvo un efecto profundo en la avena

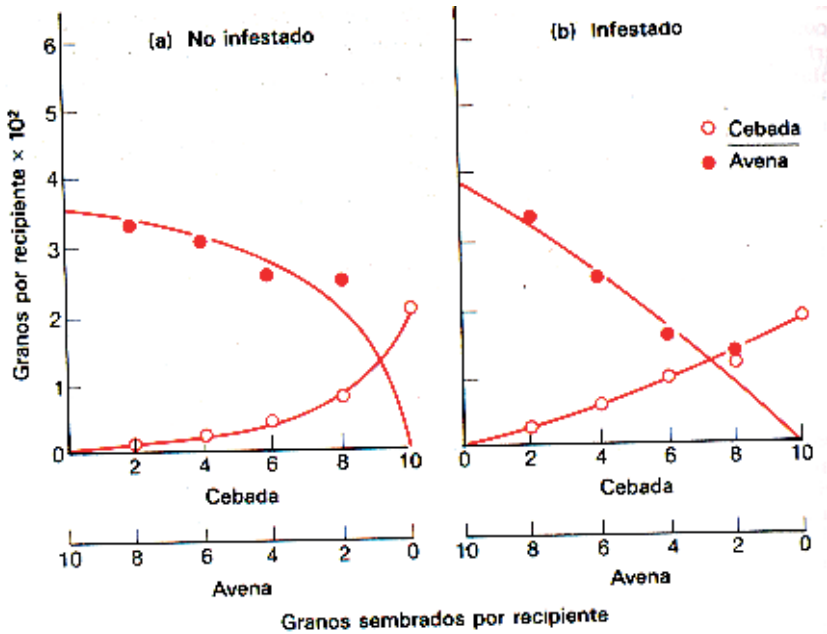


Figura 4.22. Los resultados de experimentos de series de reemplazo entre avena y cebada son alterados cuando el suelo está infestado con un nemátodo rizófago *Heterodera avenae,* las distintas especies de avena son susceptibles al ataque de este gusano.

Respuestas defensivas de las Plantas

Las plantas pueden responder al ataque de los herbívoros generando o incrementando la **producción de estructuras y de sustancias químicas defensivas**, esta producción debe tener un costo para la planta, pero los beneficios ocurren cuando se evitan ataques futuros de herbívoros.

Por ejemplo, los pinos atacados por avispas muestran un **metabolismo de fenol alterado** y la aparición de otras sustancias químicas defensivas novedosas; las plantas de **papa y tomate** crecidas artificialmente desarrollan **niveles altos de proteasas**, y las púas de zarzamoras en plantas forrajeadas por ganado son más grandes y ásperas que las no atacadas; cuando árboles de alerce fueron defoliados por la polilla gema *Zeiraphera diniana*, el ataque tuvo efecto a mediano plazo pues la sobrevivencia y fecundidad de los adultos se redujo durante los siguientes cinco años.

Herbivoría y crecimiento de la Planta

La herbivoría puede detener el crecimiento de la planta; y puede tener un efecto mínimo sobre la tasa de crecimiento, cuando las hojas son producidas sincronizadamente, los efectos de la defoliación dependen principalmente del tiempo, la remoción del 75% del follaje de robles maduros a principios de la estación produce una disminución del 50% en la producción de madera, pero una remoción similar no tiene efecto notable en el crecimiento. En contraste, en plantas donde la producción de hojas es continua, la pérdida de hojas jóvenes puede ser compensada con la producción de hojas nuevas.

Herbivoría y la Fecundidad de las Plantas

Los efectos de la herbivoría sobre la fecundidad de las plantas se reflejan en el crecimiento de las plantas: las plantas más pequeñas presentan un número menor de semillas, pero los herbívoros también influyen en la fecundidad de otras diferentes formas.

Una de las respuestas comunes está el **retraso de la floración**, durante una estación climática esto puede ser perjudicial si este hecho reduce la tasa de encuentros con los polinizadores o suceden más tarde durante la temporada reproductiva, aumentando la posibilidad de exposición al congelamiento; en las especies semélparas de ciclo de vida larga, la herbivoría con frecuencia **retrasa la floración por un año** o más, paradójicamente, este hecho favorece la longevidad de dichas plantas porque este tipo de plantas **mueren inmediatamente después del proceso de reproducción**.

Generalmente el tiempo de defoliación es crítico para determinar el efecto de la fecundidad de la planta, si las hojas son removidas antes de que se formen las inflorescencias, la magnitud del efecto en la fecundidad dependerá de la capacidad de la planta para compensar el daño.

La defoliación temprana de una planta seguida de una producción de hojas puede tener un efecto mínimo en la fecundidad de la planta; pero si la defoliación es posterior o cuando la producción de hojas esta sincronizada, la floración puede

reducirse o ser inhibida completamente; por otro lado, si la remoción de las hojas ocurre después de la formación de las inflorescencias el efecto se observa en el aumento del aborto de semillas o en la reducción del tamaño de las semillas individuales.

La destrucción de las flores, frutos o semillas de la planta tiene un efecto directo mucho mayor sobre la fecundidad que la propia defoliación, en *Ranunculus* sp. forrajeado por ganado vacuno solo el 15% que floreció produjo algún tipo de semilla, mientras que el 48% de plantas forrajeadas ligeramente si lo hicieron, otro ejemplo procede del control de *Cardus nutans* por el gorgojo *Rhinocillus conicus* que se alimenta de sus flores, el gorgojo demuestra tener un control alto de la población de *C. nutans* pues lo mantiene a densidades menores al 5%.

Es importante destacar que se asume que casos de herbivoría se han convertido en asociaciones mutualistas al paso del tiempo, los animales que consumen el polen y el néctar transfieren polen de planta a planta de manera incidental, los gremios frugívoros también aportan un beneficio neto a las plantas parentales que consumen y a las semillas individuales del fruto; por ejemplo, la dificultad de digerir las testas de la semilla permite que los animales frugívoros las descarguen en otros hábitats con las heces, favoreciendo su dispersión sin dañarla y en algunos casos la acción de los jugos gástricos y enzimas digestivas estimula su capacidad de germinación.

Esta relación también puede tener efectos sobre el herbívoro, el árbol *Calvaria major* de la isla Mauricio no había tenido reclutamiento poblacional en los últimos 300 años porque sus semillas necesitaban del procesamiento digestivo del ahora extinto pájaro dodo; para probarlo alimentó a 17 guajolotes con semillas de *C. major* y aunque siete de ellas fueron destrozadas en las mollejas de las aves, tres de las restantes si germinaron en condiciones de vivero, convirtiendo a estas plantas como las primeras de su especie en germinar en más de tres siglos (Figura 4.23).



Figura 4.23. Pájaro Dodo *(Raphus cucullatus) (i*zquierda), especie extinta de la Isla Mauricio que se considera como el único herbívoro dispersador natural de las semillas de *Calvaria major* (a la derecha).

Pero los insectos que atacan la fruta es improbable que confieran un beneficio a la planta que consumen, no estimulan su dispersión y hacen los frutos menos apetecibles para otros animales, otros animales que consumen a las semillas pueden tener un efecto benéfico parcial, porque algunas especies son "esparcidoras-acaparadoras" como las ardillas que toman las nueces y las transportan a otros lugares; otras son especies "atrapadoras de semillas" como muchos ratones y topos que colectan las semillas esparcidas y las almacenan en escondrijos.

En ambos casos, aunque muchas semillas puedan ser consumidas, otras serán dispersadas y escondidas de otros depredadores y otra cantidad nunca será localizada por el acaparador o el esparcidor.

Los depredadores y su conducta

Los consumidores pueden clasificarse con base en la amplitud y composición de su dieta como **monófagos** (que se alimentan de una presa en particular), **oligófagos** (se alimentan de pocos tipos de presas) y **polífagos** (que consumen muchos tipos de presas), además se pueden distinguir entre **especialistas** (este grupo se compone principalmente de monófagos y oligófagos) y **generalistas**, esta categoría se compone por poblaciones de especies que consumen varios tipos de presas y de recursos alimenticios, los herbívoros, parasitoides y los carnívoros presentan ejemplos de estas dos categorías de consumidores, aún los carnívoros más estrictos tienen dietas especializadas, las águilas de los Everglades *Rostrahamus sociabilis* se alimentan principalmente de caracoles del género *Pomacea*; por otro lado, muchos carnívoros estrictos tienden a ser polífagos, los parasitoides son típicamente monófagos especializados, en tanto que los herbívoros depredadores presentan dietas amplias y los parásitos son altamente especializados.

Preferencias de Alimento

A pesar de todo, las especies de polífagos y oligófagos no mantienen elecciones indiscriminadas de los alimentos que utilizan; aunque pueden consumir un número variado de alimentos-presa, normalmente presentan un grado de preferencia por algunos alimentos.

En términos conceptuales, se dice que un animal exhibe preferencia sobre un tipo alimenticio particular cuando la proporción de ese tipo alimenticio en la dieta del animal es más grande que su proporción en el ambiente del animal. En la Tabla 4. 8 se muestra la preferencia que demostraron ciervos en parcelas experimentales con densidades similares de coníferas, aún con esta disponibilidad los ciervos consumieron a algunas especies con mayor frecuencia.

Tabla 4. 8. Una evidencia de preferencia alimenticia: Porcentajes de consumo sobre varias especies de coníferas y que son ramoneados por ciervos.

	Pino blanco	Pino rojo	Pino Jack	Abeto blanco
Invierno 56 - 57	**31**	**19**	**84**	**0**
Invierno 58 – 59	**19**	**1**	**48**	**0**
Invierno 60 - 61	**17**	**0**	**70**	**0**

Preferencias por Intervalos y Balanceadas

La preferencia por un alimento puede ser expresada en dos contextos diferentes, la demostración de la preferencia por los alimentos que son los más valiosos entre todos los disponibles, el valor del alimento radica en que proporciona una parte integral de una dieta balanceada para el depredador, esto se conoce como preferencias balanceada.

Las preferencias por intervalos son comunes entre los carnívoros, en la Figura 4.24 se muestran dos ejemplos, en estos los carnívoros seleccionan activamente los tipos de presas que les son más benéficos en términos de ingesta de energía por unidad de tiempo gastada en el manejo de la presa (por manejo se entiende el tiempo de búsqueda, el esfuerzo de atrapar e ingerir a una presa). Los resultados reflejan el hecho que la alimentación de los carnívoros varía poco en composición, pero sí varía en tamaño y facilidad de acceso al recurso alimenticio.

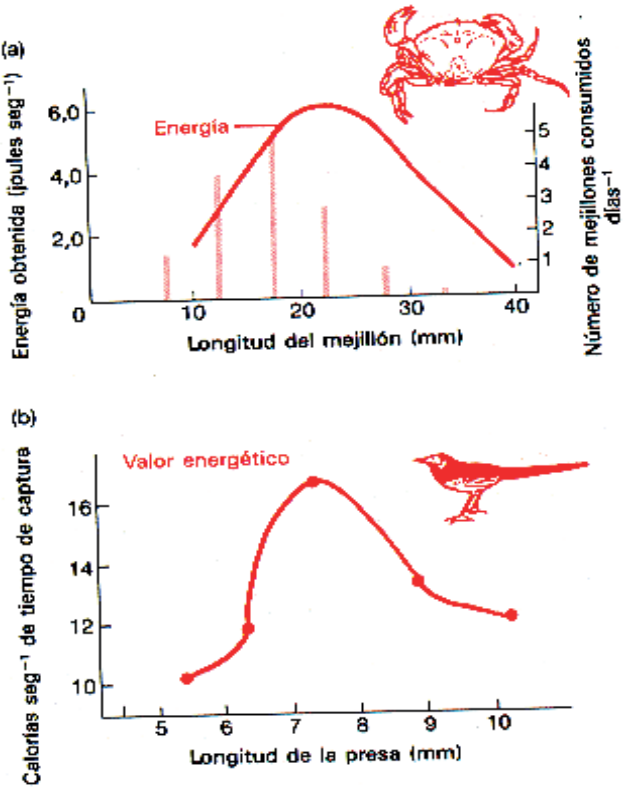


Figura 4.24. Preferencia balanceada en (a), los cangrejos eligen las tallas de mejillones aproximadas a 15 mm; Preferencia por intervalos (b), muestra la relación entre la longitud de la presa seleccionada y su facilidad de manejo.

Para muchos consumidores, especialmente los herbívoros y los omnívoros, ningún intervalo simple es apropiado porque ninguno de los alimentos disponibles complementa los requerimientos nutricionales del consumidor. Estos requerimientos se pueden satisfacer ya sea consumiendo grandes cantidades de comida o bien eliminando a muchos de estos prefiriendo obtener mayores cantidades de nutrientes mediante un abastecimiento más limitado, o consumiendo una combinación de alimentos que efectivamente complementen los requerimientos del consumidor, de hecho, muchos animales exhiben ambos tipos de respuestas, seleccionando alimentos que son de gran calidad (minimizando la proporción eliminada) y seleccionando tipos alimenticios que poseen requerimientos específicos. En condiciones experimentales las ovejas y las vacas muestran preferencia por alimento de alta calidad, seleccionando hojas por tallos y materiales verdes en lugar de alimento seco y viejo que carece de nitrógeno, fósforo, azúcares y bajos en fibras.

Hay otras dos razones por las que una dieta combinada puede ser favorecida, en primer lugar, los consumidores pueden aceptar alimentos de baja calidad simplemente porque fácilmente los encuentran y ganan más comiéndolos en el momento que ignorándolos por mantener la búsqueda de alimentos más ricos. En segundo lugar, los consumidores se pueden beneficiar de una dieta mezclada si es el caso que cada tipo alimenticio contiene un tóxico químico indeseable, la dieta combinada puede mantener las concentraciones de estos tóxicos en límites tolerables aceptables; este hecho se registró en la alimentación invernal de animales árticos que combinaron siete especies de urogallos, dos categorías de liebres y alces.

Cambios en la Dieta

Aunque las preferencias de muchos consumidores pueden ser fijas, muchos otros depredadores suelen cambiarlas, alimentándose desproporcionadamente de algunos alimentos cuando son abundantes e ignorándolos cuando están en disponibilidad baja.

Los dos tipos de preferencias se muestran en las figuras 4.25a y b; la primera muestra que la preferencia fija mostrada por caracoles depredadores cuando estuvieron alimentados por dos especies de mejillones en cierto intervalo de proporciones (Murdoch, 1969). La línea en la figura a. ha sido dibujada en la suposición que ellos se alimentaban igual en todas las proporciones, esta suposición se justifica claramente, sin considerar la disponibilidad, los caracoles depredadores mostraron una preferencia marcada por caracoles de la concha delgada de menor protección de *Mytilus edulis*, por lo que lo explotan más efectivamente.

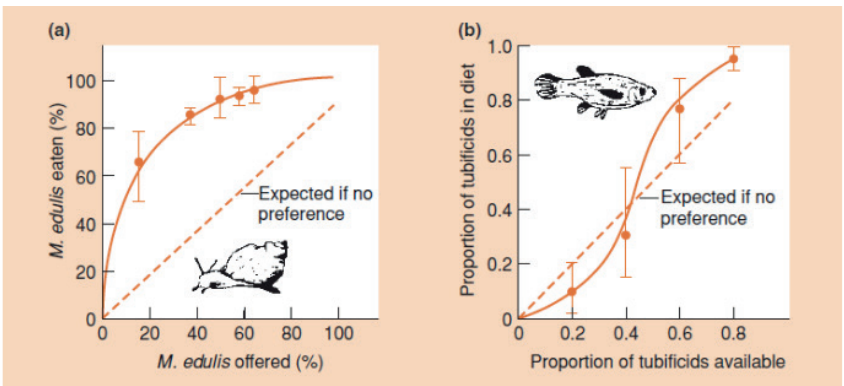


Figura 4.25. Cambio dietético, (a) sin cambio en la dieta, los caracoles mantienen una preferencia consistente entre mejillones *Mytilus edulis* y *M. californiensis, i*ndependientemente de su abundancia relativa; (b) cambio en la dieta de guppies alimentados con tubificidos y mosquitas de la fruta; los peces consumen el alimento que se encuentre en mayor disposición.

En contraste, la Figura 4.25b muestra que sucede con guppies a los cuales se les ofrece una elección entre mosquitas de la fruta y gusanos tubifícidos, estos peces muestran su preferencia consumiendo en mayor proporción a la presa con mayor disponibilidad y abundancia.

Numerosas situaciones conducen a cambios en las dietas, el más común sucede cuando los diferentes tipos de presas se encuentran en diferentes microhábitats y los consumidores se concentran en el microhábitat más beneficioso, este es el caso para el ejemplo de los guppies de la Figura 4.25b, ya que las mosquitas de la fruta flotaban en la superficie y los tubifícidos se concentraban en el fondo.

El cambio también puede ocurrir cuando el depredador se hace más eficiente y exitoso para manejar a la presa más abundante, un ejemplo de esto ocurre con la chinche de agua *Notonecta glauca* (Figura 4.26) porque se vuelve más eficaz para atacar a los isópodos de agua dulce comparado con la otra presa que son efemerópteros.

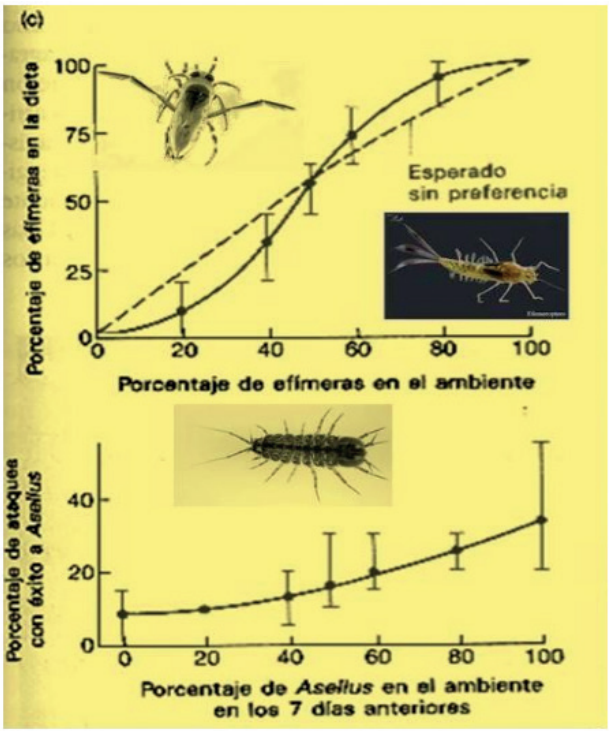


Figura 4.26. *Eficiencia depredatoria exhibida por Notonecta glauca* que consume preferentemente a los isópodos de *Asellus* sp. por su facilidad para manejarlos comparado a efemerópteros.

Los cambios también pueden ser producto del desarrollo de "**imágenes de búsqueda específica**" que memorizan los depredadores sobre las presas que son sus alimentos más abundantes o preferidos (Tinbergen, 1960), dichas imágenes de búsqueda son captadas por los consumidores (particularmente vertebrados) sobre la "imagen" de su presa, parecen capaces de discriminar a las imágenes de otros organismos que no son sus presas y como estas imágenes son el resultado de una experiencia previa, estas se afianzan con los tipos de presa más abundantes que para aquellas que no son comunes.

Amplitud de Dieta y Evolución

Un primer paso para entendimiento de las variaciones en la dieta se basa en la consideración de los procesos de evolución de la interacción entre los depredadores y sus presas, la influencia que ejercen mutuamente puede verse en los atributos de la presa como las hojas de sabor desagradable o ponzoñosas de muchas plantas, en las espinas de los erizos y en el camuflaje de la coloración de muchos insectos; también pueden observarse en caracteres morfológicos del depredador como los tubos ovipositores de las avispas, los estómagos multi-cámaras de los rumiantes y los atributos sensoriales excepcionales de las lechuzas.

Estas especializaciones dejan en claro que ningún depredador es capaz de consumir todos los tipos de presa. La morfología de los organismos y su fisiología de la alimentación son límites para que los depredadores consumen todos los posibles alimentos a su alcance, usando analogías extremas, por esto una musaraña difícilmente se comería a una lechuza, aunque las musarañas son carnívoras, por lo mismo los colibríes no son capaces de consumir semillas, la evolución de los patrones morfológicos y fisiológicos del consumo y la digestión de los alimentos también se manifiesta en la evolución de la composición de la dieta de los depredadores.

De hecho, en tanto una especie de planta o presa permanezca abundante y accesible, la selección favorecerá especializaciones dirigidas hacia la monofagia, estimulando la eficiencia de las especies especialistas y las libera de la competencia intraespecífica.

Por otro lado la polifagia tiene ventajas bien definidas, un depredador puede construir una dieta balanceada por la selección de diferentes alimentos y puede mantener este balance variando sus preferencias de acuerdo a las disponibilidad de los recursos presa, pudiendo evitar el consumo de grandes cantidades de toxinas contenidos en uno o algunos de los tipos alimenticios consumidos, más aún, para un polífago es fácil hallar comida y los costos energéticos de la búsqueda son bajos, disminuyendo a la vez la probabilidad de que un individuo muera de hambre por la variación de la abundancia de un tipo de alimento.

Por la selección natural se pueden ampliar o restringir dietas, donde las presas ejercen presiones evolutivas que demandan respuestas morfofisiológicas especializadas del depredador, así la restricción alimenticia es llevada a los extremos, pero en los casos donde el consumidor se alimenta sobre presas que son individualmente inaccesibles o que carecen de ciertos nutrientes, la dieta permanece amplia.

Una idea muy discutida es que los pares particulares de especies de depredador-presa no solo han evolucionado sino *coevolucionado*, participando en una carrera tipo "armamentista", donde cada modificación benéfica de un depredador es seguida de una respuesta para contrarrestarlo por parte de la presa, este hecho puede ser un elemento adicional a favor de la restricción dietética.

Modelos matemáticos sobre la depredación

Un Modelo para Generaciones Discretas

Un modelo de estas características, se pueden aplicar a sistemas depredador presa de insectos parásitos y sus hospederos que presentan generaciones anuales; de acuerdo con esto partimos de suponer que la población de presas tiene un crecimiento que puede ser descrito por la curva de tipo logístico:

$$N_{t+1} = (1.0 - B \ Z_t)$$

Donde:

N= Tamaño de la Población

t = No. de Generaciones

B = Pendiente de la curva de Reproducción

$Z_t = (N_t - N_{eq})$ = Desviación del Tamaño Poblacional actual respecto al tamaño de Equilibrio

En esta ecuación es necesario incluir un término que indique el consumo de individuos por parte del depredador, ya sea por el número de presas matadas después de un número dado, o un número constante de presas por parte de un depredador individual. Si existe dependencia de la abundancia de la población de presas, entonces los depredadores consumirán más o menos presas dependiendo del tamaño poblacional de las presas, quedando la ecuación:

$$N_{t+1} = (1.0 - B Z_t) N_t C N_t P_t$$

Donde:

P_t = Tamaño de la Población de Depredadores en la generación t

C= Constante que mide la eficacia del depredador

Si suponemos que el índice reproductivo de los depredadores depende de la abundancia de las presas disponibles, se puede añadir un término que describa este proceso, en la ecuación de la población de depredadores:

$$P_t + 1 = Q\,N_t\,P_t$$

Donde:

P = Tamaño de la Población del depredador

N = Tamaño de la población de la presa

t = Número de la generación

Q = Constante que mide la eficiencia de utilización de la presa para la reproducción, por parte de los depredadores.

Para este modelo matemático si el tamaño poblacional de la presa fuese constante induciría el crecimiento geométrico de la población del depredador.

Para la conjunción de estas dos ecuaciones y su interpretación también es necesario calcular los índices reproductivos máximos del depredador y la presa, si para los primeros es escaso y el número de presas es reducido, el índice reproductivo de la presa será:

$$N_{t+1} = \left(1.0 - B\,N_{eq}\right) N_t$$

o

$$R = \frac{N_{t+1}}{N_t} = 1.0 - BN_{eq}$$

Donde R es el índice reproductivo máximo de la presa, en lo que se refiere al depredador, cuando la población de la presa se encuentra en equilibrio, un número reducido de depredadores se incrementarán de acuerdo con lo siguiente:

$$P_{t+1} = Q\,N_{eq}\,P_t$$

o

$$S = \frac{P_{t+1}}{P_t} = QN_{eq}$$ donde S es el índice reproductivo máximo del depredador.

Respecto a los posibles resultados de este modelo se pueden encontrar cuatro posibles: a) Equilibrio estable sin oscilación; b) oscilación estable; c) oscilación convergente, y d) oscilación divergente que origina la extinción del depredador o de la presa.

Modelo depredador-presa para generaciones continuas

En la naturaleza muchas poblaciones de plantas y animales ocurren en estructuras poblacionales con generaciones traslapadas, de modo que hay nacimientos y muertes que ocurren de manera continua, a partir de los modelos de Lotka y Volterra se han generado modelos matemáticos que permiten describir la interacción entre las poblaciones de depredadores y presas, partiendo de la suposición que la presa crece geométricamente en ausencia del depredador:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N$$

Donde:

N = Tamaño poblacional de la presa

t = tiempo

r_1 = capacidad innata de crecimiento de la presa (r_m de la presa)

Respecto al depredador, suponemos un decremento geométrico en ausencia de presas:

$$\frac{dP}{dt} = -r_2 P$$

Donde:

P = Tamaño Poblacional de los depredadores

$\mathbf{r_2}$ = índice de muerte instantánea de los depredadores en ausencia de las presas.

Si colocamos a los depredadores y las presas juntos en un espacio limitado, el índice de incremento de la presa disminuirá por un factor que depende de la cantidad de individuos de la población de depredadores.

Ecuación para la Población de la Presa:

$$\frac{dN}{dt} = (r\,1 - \epsilon P)\,N$$

En forma semejante, la población del depredador aumentará conforme a un índice que depende del Tamaño de la población de la presa:

Ecuación de la Población del Depredador:

$$\frac{dP}{dt} = (-r_2 \theta N)\,P$$

Donde:

Θ es una medida de la capacidad del depredador para atrapar a su presa.

Estas ecuaciones permiten reconocer oscilaciones sistemáticas en el tamaño de las poblaciones; la amplitud de las oscilaciones depende de las oscilaciones iniciales del depredador y la presa; estos modelos si bien son sencillos, tienen un punto de interés que radica en el resultado de la interacción directa entre una especie de depredador y una de presa.

El beneficio para los socios: Mutualismo

Esta interacción involucra por lo menos a un par de poblaciones de especies que obtienen un beneficio mutuo de su asociación (+,+), esta es la única relación verdaderamente benéfica para ambos participantes, ya que los individuos de las poblaciones de mutualistas crecen, sobreviven y se reproducen a tasas más altas que si estos vivieran aislados de sus socios.

En muchas de estas relaciones la razón principal de la reunión es la explotación de recursos, la protección contra depredadores o la facilidad de alcanzar un hábitat favorable para el crecimiento y la reproducción; en otros casos la "prestación de servicios" por parte de uno de los socios enlaza conductualmente a las poblaciones de mutuales (por ejemplo, las especies "limpiadoras") o cuando actúan como vehículos de fecundación como en el caso de los polinizadores.

El mutualismo es una interacción ecológica ampliamente extendida en la Naturaleza, pues la mayor parte de las especies que concentran la biomasa de la Biósfera dependen de mutualistas, por ejemplo, las especies dominantes de pastizales y bosques se asocian con micorrizas, los corales por su relación con las zooxantelas y zooclorelas, las plantas fanerógamas que dependen de insectos polinizadores y entre los animales herbívoros, los que presentan en sus tractos comunidades enteras de mutualistas de microorganismos degradadores principalmente de celulosa.

La relación mutualista puede ser facultativa (algunos autores la denominan Protocooperación), en la cual cada socio tiene un beneficio de la asociación, pero no son dependientes de esta, en el extremo encontramos a los mutualistas obligados los cuales no pueden vivir separados ya que su existencia depende de la presencia del socio.

De acuerdo con Begon et al. (1986) es difícil establecer una clasificación de las relaciones mutuales, pero de acuerdo con sus características se pueden reconocer varias categorías como las siguientes:

1) Mutualismos que envuelven enlaces recíprocos de conducta

Aunque no es muy fácil establecer la forma en que los socios obtienen su beneficio, los ejemplos proporcionados a continuación dan una idea de las maneras en las que son adquiridos, empezando por describir la asociación entre el guía de la miel y el tejón mielero (Figura 4.27), en este caso el pájaro guía de la miel localiza un panal de abejas y guía al tejón hacia él, el mamífero derriba el panal y lo rompe, alimentándose de miel y larvas de abeja, después el guía se alimenta de cera y larvas, como se observa la reunión de los socios con habilidades contrastantes les permite utilizar un recurso que por separado no pueden explotar.



Figura 4.27. Interacción mutualista facultativa entre el tejón mielero *(Mellivora capensis)* y el pájaro guía de la miel *(Indicator sp).*

Otro caso ocurre con los camarones cavadores del género *Alpheus* y especies de los peces gobio *Cryptocentrus*, este utiliza las madrigueras que cavan el camarón ya que estas son un sitio seguro, por otro lado el camarón es completamente ciego y cuando deja la madriguera, mantiene el contacto con el pez por medio de sus antenas, estableciendo una comunicación para detectar cualquier disturbio o emergencia; por su participación como "lazarillo", el gobio gana un lugar para vivir en un ambiente de sedimento rico en alimento, por su parte el camarón adquiere un sistema de detección óptica que le permite abandonar la excavación para alimentarse seguramente (Figura 4.28 a y b) (Fricke, 1975).



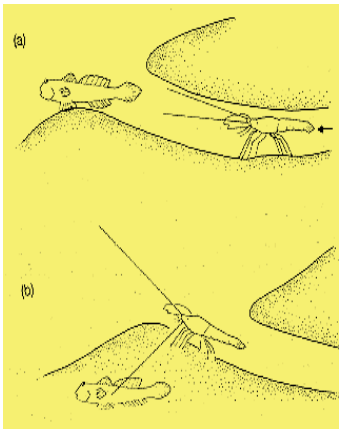


Figura 4.28. La secuencia durante la emergencia de la madriguera en el mutualismo del camarón *Alpheus djiboutensis* y el pez *Cryptocentrus cryptocentrus.* (a) El camarón mueve la cabeza hacia la entrada de la madriguera; las antenas son colocadas de una forma oblicua con una separación de 2 a 3 cm. (b) Fuera de la madriguera el camarón mantiene una antena en contacto con el pez. (Tomado de Karplus et al., 1972).

Una situación que también ha sido detallada son los patrones de conducta mutual entre los habitantes de los arrecifes coralinos tropicales; el pez payaso *Amphiprion* vive cercano a una anémona (p. ej. *Physiobrachia, Radiantulus)* y se refugia entre los tentáculos de la anémona sin ningún tipo de amenaza; el pez gana un mucus protector que le protege de los nematocistos de la anémona, está por su parte se beneficia de la agresividad del pez que no permite que otros individuos se le acerquen incluyendo a depredadores normales (Figura 4.29).



Figura 4.29. Pez payaso *Amphiprion* sp. ocupando espacio entre los pólipos de anémonas, el pez evita que se acerquen otros depredadores de las anémonas, mientras que estas también le ofrecen protección contra otros depredadores que no toleran las pinchaduras de sus nematocistos.

Otra relación mutualista existe entre los peces "limpiadores" y sus "clientes", los limpiadores se alimentan de los tejidos necrosados, bacterias, ectoparásitos que encuentran en la piel y en las branquias del cliente; se han reconocido 45 especies de limpiadores de peces y crustáceos que mantienen territorios definidos (Figura 4.30), mientras que sus clientes son los que se desplazan a las estaciones de limpieza cuando transportan muchos parásitos, en esta relación se deben dar patrones coevolutivos de reconocimiento entre las especies; los limpiadores ganan una fuente de alimento y los clientes permanecen limpios de parásitos, los experimentos de remoción de limpiadores demostraron que en dos semanas los clientes desarrollaron infecciones de la piel que provocaron una disminución en sus poblaciones.

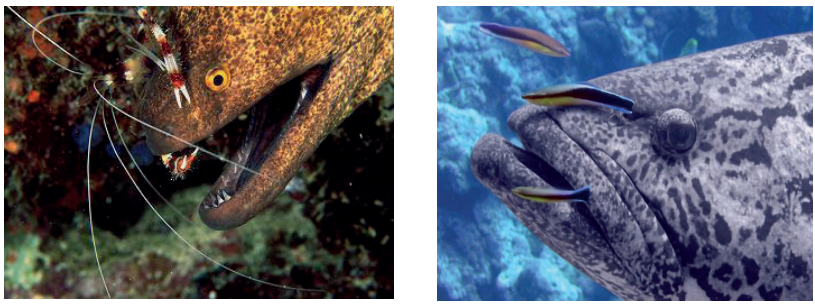


Figura 4.30. Actividad de mutualistas limpiadores. A) Camarón alfeido limpiando a la morena *Muraena* sp.; b) Peces de la familia Labridae limpiando a un mero de la familia Serranidae.

2) Hormigas y Acacias

La relación entre la acacia toro *Acacia cornigera* y la hormiga *Pseudomirmex ferruginea* también se describe como una modalidad "limpiador-cliente", pero en esta asociación, la defensa del espacio por los recursos que ofrece la planta a las hormigas es el elemento que media la relación.

Las acacias presentan ganchos que son usados por las hormigas como sitio de anidación, estas estructuras presentan hojas finamente pinadas con cuerpos ricos en proteínas en las puntas llamados "beltianos", que las hormigas visitan para alimentarse, las flores también presentan "nectarios" que secretan azúcares que sirven para atraer a las hormigas (Figura 4.31); estas por su parte, protegen a estos pequeños árboles de otros competidores recortando a los retoños que entran a la cúpula de la acacia, además de ahuyentar a depredadores herbívoros; un hecho que llama la atención es que los nectarios son estructuras que presentan plantas con flores de 39 familias para atraer a los polinizadores.

Los nectarios forman parte de una estructura vegetativa, que tienen dos posibles papeles en la asociación, uno para atraer hormigas y mantenerlas y que las hormigas "pagan" la estancia defendiendo a la planta de herbívoros y otros competidores (Ward y Branstetter, 2017).



Figura 4.31. Mutualismo de protección entre hormigas y *Acacia cornigera*. Se aprecian los puntos beltianos en la base de las ramitas adheridas al gancho que ocupan las hormigas.

Inouye y Taylor (1979) demostraron este papel "proteccionista" por parte de las hormigas en el girasol *Helianthella quinquenervis,* la planta sufrió ataques severos de moscas terphritidas, pues sus larvas destruyeron más del 85% de las semillas en desarrollo, por otro lado, las plantas con hormigas escaparon mucho mejor al ataque de los depredadores (Figura 4.32).





Figura 4.32. El girasol *Helianthella quinquenervis* (izq.) está protegido por hormigas de la depredación herbívora por moscas terphrytidas (der).

Otra categoría controversial de relaciones mutuales agrupa a las relaciones de cultivos y cosechas o de "producción viva", el actor principal de estas relaciones es la propia Humanidad, ya que los cultivos de diferentes cereales y animales a nivel mundial ocupan extensiones vastas del suelo agrícola del mundo; la principal causa del incremento de estas poblaciones utilizadas es el crecimiento de la propia población humana; tal como lo señalan Begon et al. (1986), si la Humanidad desapareciera es lógico pensar que ocurriría lo mismo con estas poblaciones y con las especies de diferentes aves y mamíferos utilizados en la ganadería y que forman parte de la dieta humana.

Una relación similar ocurre con los escarabajos cultivados por hormigas, ya que esta "cosecha viva" es parte esencial de los recursos que explotan algunas especies; la gran mariposa azul *Lycaena avion* en su ciclo de vida presenta una asociación estrecha con hormigas, las mariposas adultas depositan sus huevos en sobre yemas del tomillo silvestre, las larvas se parecen a las flores de las que se alimentan, después de unos 20 días ocurre una tercera muda, después de esta las larvas dejan las plantas sin consumir alimentos vegetales.

Las larvas presentan una glándula de la miel que es golpeada cuando las hormigas la encuentran, la glándula libera secreciones que son bebidas por la hormiga, después de una secuencia compleja de señales, las hormigas transportan a la larva hasta una colonia subterránea donde permanece por 11 meses, para ese tiempo la larva ha hibernado o se presenta como pupa, mientras es activa se alimenta de larvas jóvenes de hormigas, el ciclo finaliza cuando la mariposa emerge en junio (Pierce et al. 2002).

El beneficio para las larvas de la mariposa, aun cuando son "pastoreadas" y "ordeñadas" es una defensa activa por parte de las hormigas contra sus depredadores y parasitoides, también otros insectos áfidos del orden Homoptera siguen esta misma relación con otras especies de hormigas, obteniendo la misma clase de beneficios para los socios (Stadler y Dixon, 2005).

Las conductas "granjeras" de los insectos incluyen el cultivo de diferentes especies de hongos que son capaces de descomponer tejidos vegetales ricos en celulosa que pocos organismos son capaces de degradar con eficiencia, por lo que los organismos que consumen estos hongos tienen acceso a una fuente de alimento rica, se ha observado que escarabajos de la familia Scolytidae se alimentan de la madera de árboles muertos, pero a la vez consumen especies de hongos que les permiten consumir la celulosa de la madera muerta, la especificidad de esta relación se ve influida en los mecanismos de dispersión del hongo ya que sus esporas son transportadas e inoculadas por estructuras particulares de los escarabajos como las antenas, cuando cavan galerías en el tronco del árbol muerto.

Respecto a los mismos hongos, las hormigas han desarrollado un sistema de cultivo de estos organismos; las hormigas del género *Atta* excavan cavidades en el suelo con un volumen de dos a tres litros de sustrato; el hongo es cultivado en estas cavidades sobre hojas que son cortadas de la vegetación vecina, la dependencia llega a tal grado que la colonia completa puede depender de esta producción para su subsistencia, en los dos casos anteriores la ganancia de los hongos radica en que son alimentados y dispersados, tan es así que cuando las hormigas dejan la colonia, las hembras reproductoras llenan su garganta con un inóculo que transportan hasta encontrar un nuevo sitio de colonización (Figura 4.33) (Dejean et al., 2023).



Figura 4.33. Hormigas que cultivan a otras poblaciones, hormigas granjeras de hongos (izquierda). Hormigas pastoras de áfidos (derecha).

3) La Polinización

Las plantas que son polinizadas por animales les ofrecen como recompensa diferentes cantidades de polen, néctar o ambas; de tal suerte que el néctar de la flores parece tener una función de atracción de los animales polinizadores, implicando un gasto energético para la planta por la producción de carbohidratos, que bajo otras circunstancias se pueden usar para otras funciones o actividades; también la planta paga este costo al producir frutos que al ser ingeridos por los animales estimulan la dispersión de las semillas (Figura 4.34).

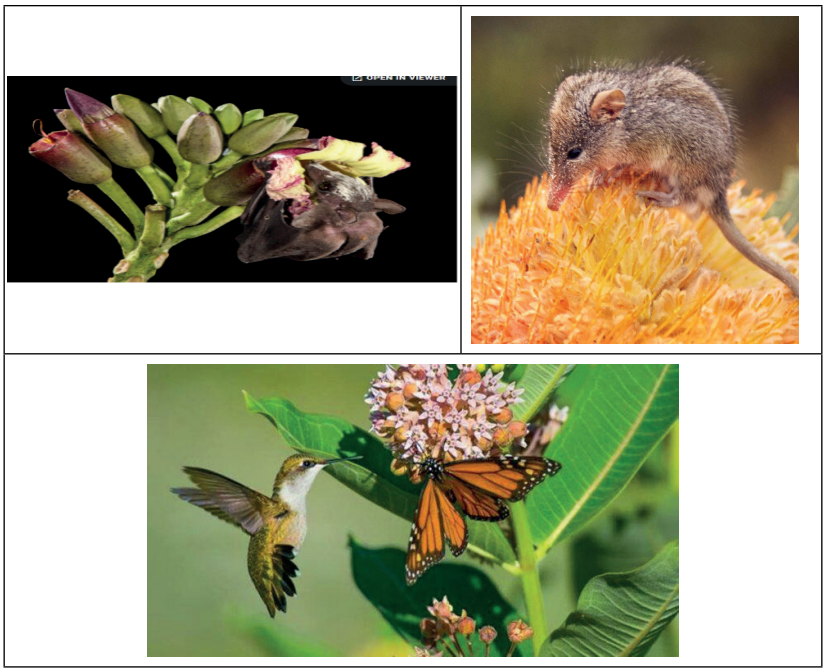


Figura 4.34. *D*iferentes tipos de polinizadores. a) Murciélago *Eonicterys spelaea* visitando a *Oroxilum indicatum;* b) Roedor marsupial *Tarsipes rostratus* libando en una flor compuesta. c) Colibrí (Trochilidae) coincidiendo con un lepidóptero.

Los polinizadores son un grupo compuesto por diferentes grupos de animales, que incluye aves, murciélagos, roedores pequeños y marsupiales, siendo los insectos el grupo de polinizadores por excelencia (Ollerton, 2017).

La polinización involucra la transferencia de polen de la antera de una planta al estigma de otra planta, esto ocurre a excepción de la plantas anuales que son capaces de autofertilizarse y autopolinizarse, de tal forma que la mayoría de las plantas requieren de una polinización mediada por un vector polinizador que propicia fertilización cruzada en las poblaciones de plantas, por esto la polinización

es producto de mecanismos de atracción especializada de una especie de planta hacia determinados animales, estimulando la reproducción entre individuos de la misma población y especializando los procesos de reproducción específica para evitar la cruza con otras especies.

Respecto a los sistemas de polinización, se pueden reconocer aquellos donde el polen y el néctar se ofrecen en abundancia y se expenden libremente a todos los visitantes, como ocurre con la *zarza Rubus fruticosus* que produce hartazgos locales para un rango amplio de nectarívoros; en otras plantas el néctar es protegido por estructuras especializadas a los que solo los insectos con determinada morfología bucal pueden alcanzar.

En la familia Ranunculaceae las plantas exhiben diferentes grados de especialización de los nectarios, ya sean abiertos y desprotegidos como en *Ranunculus ficaria,* pasando por pétalos que protegen a manera de cortinas la región de secreción del néctar, hasta las espuelas de una estructura compleja como en *Aquilegia.*

La especialización floral restringe a las especies que pueden almacenar néctar útil para los polinizadores, esta restricción tiene tres consecuencias principales:

l). La tendencia del insecto asociado para moverse de individuo a individuo de la misma población de planta,

2). Menos polen se desperdicia sobre los estigmas de las especies de plantas no relacionadas,

3). El insecto puede desarrollar, ya sea por aprendizaje o evolución, habilidades especiales de manejo que lo hacen un colector más eficiente, transformándolo en un especialista floral que en un generalista disipado.

En el grupo de las orquídeas se encuentran relaciones mutuales más estrechas y especializadas, al grado que ocurren mutualismos obligados de los que depende la existencia de los socios; en otros casos no se observa una coevolución tan marcada, por ejemplo *Asclepias es* polinizada por diferentes especies de polinizadores, pero estos transportan el polen en diferentes estructuras del cuerpo dependiendo de la especie, hasta la cámara estigmática de la flor, de tal forma que las especies de este género mantienen una fecundación especializada mientras que sus polinizadores no lo son tanto.

La floración es un evento estacional en muchas plantas, lo que limita el grado en el que un polinizador se puede volver un especialista obligado; el ciclo de vida del polinizador sería muy dependiente de una especie de flor solamente si se ajusta a la temporada de floración de la planta, esto es factible para los insectos que utilizan a la flor como un recurso alimenticio durante un período de tiempo, como sucede con los estadios adultos de las mariposas y polillas.

En contraste, los polinizadores con ciclo de vida largo como los murciélagos, roedores o las abejas que viven en colonias, son más bien generalistas, cambiando su dieta a las plantas con floración a través de las estaciones del año, o realizan cambios alimenticios cuando el néctar no está disponible. (Figura 4.35).

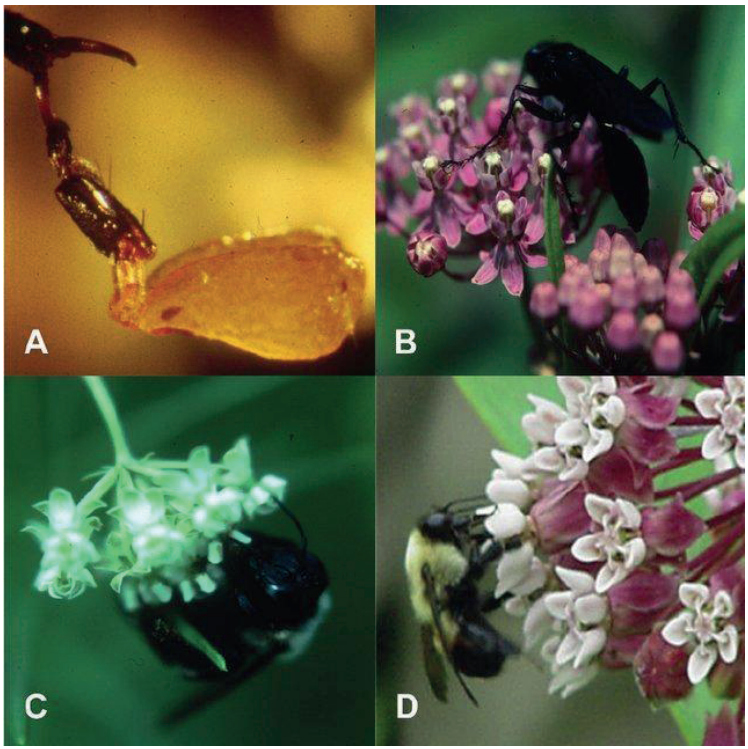


Figura 4.35. Estructura del pollinarium y visitantes principales de las tres especies *Asclepias.* a). pollinarium de *A. syriaca* unido al corpúsculo de *A. verticillata* y la "uña" del insecto. b). *Sphex pennsylvanicus* visitando *A. incarnata. c) Xylocopa virginica* visitando *A. verticillata.* d) *Bombus griseocollis vi*sitando *A. syriaca* (Theiss et al. 2007).

4) Las Relaciones Mutualistas de Habitantes de Tractos Digestivos

Esta asociación se caracteriza por el acoplamiento de socios procariontes o eucariontes al ciclo de vida de otro socio multicelular, fundiéndose en un proceso permanente de éste.

El tracto digestivo de los animales es un microcosmos de vida microbiana, para los herbívoros estos organismos participan en la digestión de la celulosa, recibiendo un flujo constante de alimento ingerido, masticado y parcialmente homogeneizado por el animal, quien regula la aireación, el pH y la mezcla del alimento.

El estómago de los rumiantes presenta una especialización mayor que se relaciona a su modo de alimentación, ya que presenta cuatro cámaras; después que engulle el alimento, este pasa a la cámara reticular, la primera masticación ha reducido el tamaño de las partículas de alimento a un volumen entre 1 y 10 microlitros y de longitudes hasta 10 mm, por esta cámara solo las partículas con un volumen hasta 5 microlitros pueden pasar del retículo al siguiente compartimento, el omaso; el material que no pasa por el retículo se regurgita y se mastica de nueva cuenta (este es el proceso conocido como rumiación) (Figura 4.36).

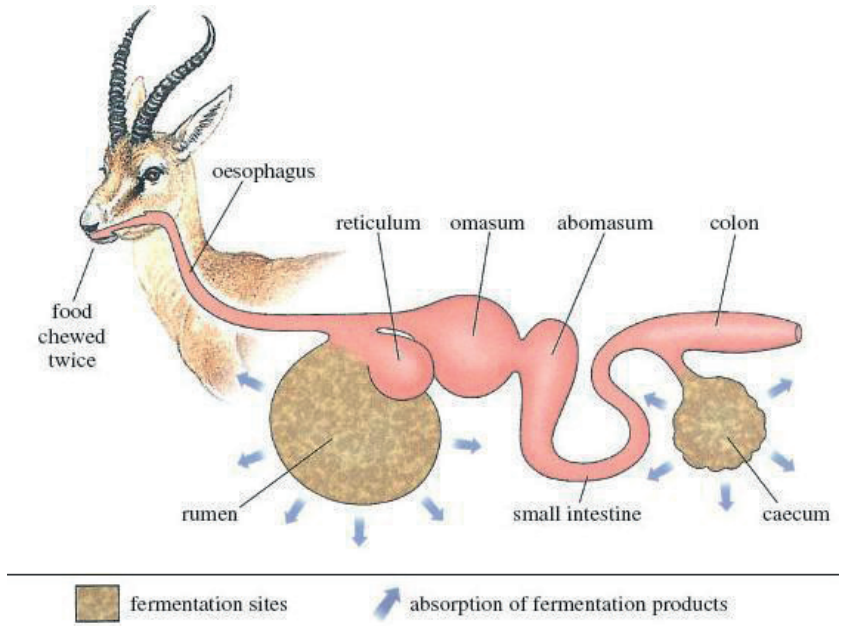


Figura 4.36. Estructura general del estómago de los mamíferos rumiantes.

En el rumen se encuentran densas poblaciones de bacterias (10^{10} a10^{14} orgs/ml) y de protozoarios (10^5 - 10^6 orgs/ml), el pH es regulado por el animal mediante la secreción de fosfatos 100 a 140 mM y 10 - 50 mM de fosfatos desde las glándulas salivales. Por lo tanto, el hospedero aporta un abasto continúo de sustrato, controlando las condiciones para la actividad de fermentación de los microbios y aprovechando el producto de la fermentación como alimento principal (Figura 4.37).

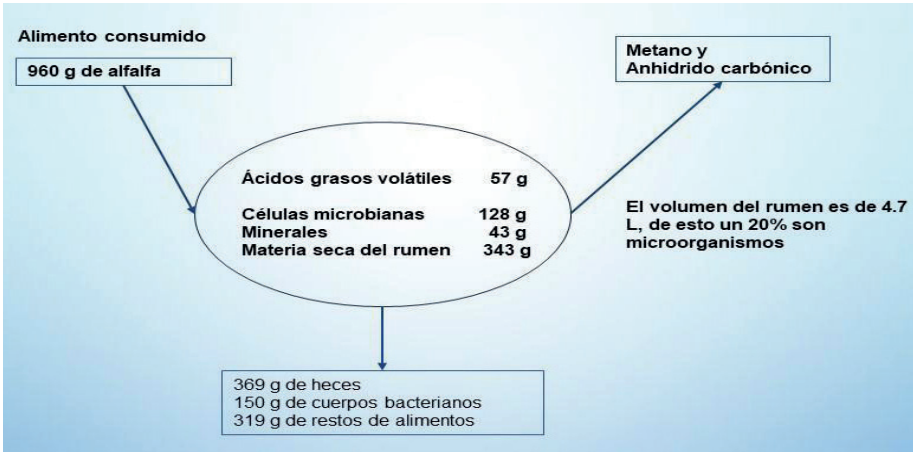


Figura 4.37. *Digestión, microbiana dentro del rumen de una oveja. Los datos se obtuvieron por alimentación continua de cápsulas de alfalfa (Hungate, 1975). La fórmula empírica para los materiales usados y producidos diariamente en el sistema del rumen es:* $C_{20.03}H_{36.99}O_{17.40}N_{1.34} + 5.6\,H_2O \quad C_{12}H_{24}O_{10.1} + 0.83CH_4 + 2.76\,C0_2 + 0.5\,NH_3 + C_{4.44}H_{8.88}O_{2.35}N_{0.78}$ implicando: diferencia alimento/heces + agua ácidos grasos volátiles + metano + dióxido de carbono + amonio + células microbianas.

Las comunidades de bacterias del rumen están compuestas casi por completo por anaerobias obligadas, muchas de ellas mueren en presencia de oxígeno, sus requerimientos principales son carbohidratos, amonio, ácidos orgánicos como isobutírico, isovalérico y 2-metilbutírico que son aportados por otras bacterias del rumen.

La celulosa es la fibra principal que forma parte de la dieta del rumiante, pero como se sabe estos carecen de enzimas para digerir, por lo tanto, las actividades celulósicas de la microflora son de importancia crucial; *Bacteroides succinogenes* se ubica cerca de su fibra sustrato y digiere la *celulosa, Ruminococcus* digiere celulosa, celobiosa y xilosa; mientras que *Clostridium locheadii* digiere solo almidón (Figura 4.38).

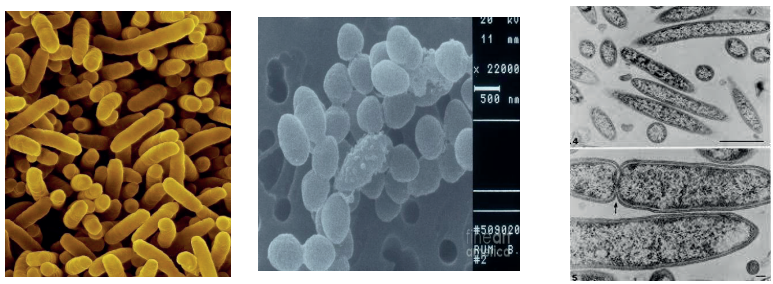


Figura 4.38. Bacterias degradadoras de celulosa en el rumen de mamíferos. De izquierda a derecha: Bacteroides succinogenes; centro: *Ruminococcus sp.*; derecha: *Clostridium locheadii.*

La flora del rumen también presenta especialistas *como Metanobacterium ruminantum* que solo usa Hidrógeno como fuente de energía y *Bacteroides amylophilus* que usa como sustrato almidón y sus derivados, ocupando nichos metabólicos en los ambientes del rumen.

Los protozoarios en el tracto son una mezcla compleja de formas especializadas, muchos son ciliados holotricos y entodiniomorfos, este último grupo sólo es conocido de la biota del rumen. Los protozoarios de vida libre del rumen existen en un ambiente constante en el que están sujetos a una intensa competencia con otros microbios, las características de esta comunidad en cuanto a diversidad y complejidad son comparables a las registradas en los ecosistemas tropicales donde las condiciones favorables soportan grandes productividades y diversidad de especies.

Pocos protozoarios pueden digerir celulosa (también se asocian a bacterias para hacerlo), otros participan ingiriendo bacterias, con una posible función de regulador de sus poblaciones, pues cuando los protozoarios desaparecen, los números bacterianos se incrementan; algunos entodiniomorfos son carnívoros que depredan a otros protozoarios principalmente, todas las relaciones presentes entre las poblaciones de ecosistemas terrestres o acuáticos también ocurren en la comunidades microbianas del rumen; más aún, las características de estas comunidades varían según la especie de herbívoro, incluso las variaciones en la dicta provocan cambios dramáticos en la composición de especies del rumen.

Las poblaciones microbianas del rumen se multiplican continuamente y al pasar, al intestino con los contenidos del estómago, las enzimas del rumiante se encargan del resto de los procesos digestivos del intestino donde incluso estos organismos son degradados.

En el rumen los principales productos de la digestión son ácidos grasos volátiles (acético, propiónico y butírico), amonio, dióxido de carbono y metano. Los ácidos grasos son absorbidos por el rumiante como una primera fuente de carbono. El ácido propiónico es particularmente importante ya que es el único ácido graso volátil que es convertido a carbohidratos por el rumiante y es utilizado en el metabolismo de la lactancia. Así de esta relación, el rumiante gana alimento digerido y los microorganismos ganan alimento constante y un ambiente estable.

5) Otro caso de mutualistas de tracto digestivo: Las termitas

Las termitas son insectos sociales coloniales del Orden Isoptera; los miembros más avanzados del grupo (Macrotermitinae) cultivan hongos, los grupos inferiores se alimentan de madera y de celulosa, hemicelulosas y lignina que son digeridas, en el tracto, en las regiones anterior y media donde las enzimas propias de las termitas atacan a estos sustratos, sin embargo, la mayor parte del alimento pasa a una panza (esta es una estructura que forma parte del ciego segmentado) que actúa como una cámara de fermentación.

Las termitas refecan, es decir, comen sus propias heces de tal forma que el material alimenticio pasa por lo menos dos veces por el tracto y los cuerpos microbianos producidos en la primera pasada se pueden digerir en la segunda.

El grupo principal que habita el estómago de las termitas son los protozoarios flagelados anaeróbicos como *Trichomonas termopsidis***,** que representa. Es un género único que sólo se encuentra en las termitas y en la cucaracha xilófaga *Cryptocercus,* las bacterias en este caso tienen. una participación pequeña en la degradación de la celulosa (Figura 4.39).

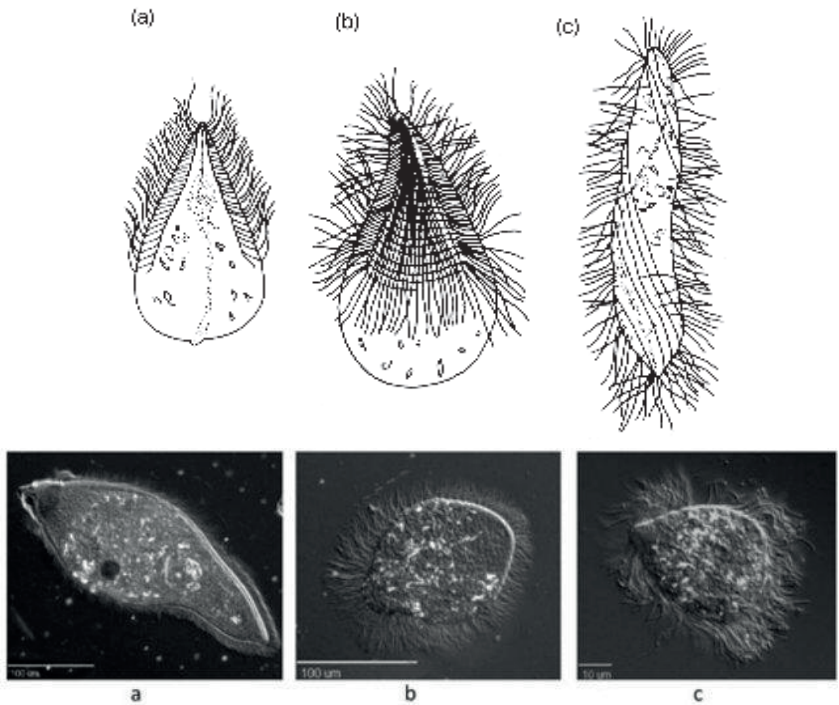


Figura 4.39. Protozoarios simbióticos del tracto intestinal de las termitas. Los dibujos (de Cupp y Kirby) se hicieron cuando se pensaba que estos protozoarios eran ciliados. Actualmente se sabe que estos "cilios" son bacterias espiroquetas que viven en asociación mutualista con su hospedero protozoario. En la parte inferior se muestran las tres especies de protozoarios flagelados encontrados en el intestino de la termita subterránea de Formosa: a) *Pseudotrichonympha grassii,* b) *Holomastigotoides hartmanni,* y c) *Spirotrichonympha leidyi* (Tomado de Husseneder et al., 2010).

Las partículas de la madera son engolfadas y la celulosa es fermentada intracelularmente, liberando Bióxido de Carbono e Hidrógeno, los productos principales de la digestión son similares a las producidos en el rumen de las vacas, a estos se añade el ácido acético como producto principal y es absorbido por el

intestino; sí los protozoarios no están presentes, las termitas no son capaces de digerir la madera, a pesar de que las bacterias no son muy numerosas ni conspicuas pueden participar mutualmente de dos formas con las termitas:

1). Las espiroquetas son miembros importantes de la flora bacteriana y junto con los bacilos tienden a concentrarse en la superficie de los flagelados, en *Mastoterma paradoxa* ocurre la sincronización del movimiento entre las espiroquetas y los flagelados, el mutualismo de estos socios implica alimento para las espiroquetas y movilidad para los flagelados, conformando un trío mutual con la termita.

2). Las bacterias del tracto digestivo de la termita son capaces de fijar nitrógeno gaseoso (Dinitrógeno), la fijación del nitrógeno ocurre en el tracto y el proceso se detiene cuando las bacterias son desalojadas del tracto de la termita con antibióticos, la tasa de nitrógeno también decayó cuando el contenido de nitrógeno en la dicta de la termita se incrementó.

6) Simbiontes mutualistas de tejidos animales o de células

Existen numerosos registros de la presencia de mutualistas simbiontes, especialmente bacterias, dentro de células de animales principalmente insectos; un ejemplo sucede con las bacterias que se presentan invariablemente en masas numerosas en los **cuerpos grasos** de las cucarachas (Figura 4.40), las bacterias son transmitidas a través de la madre, primero agregándole alrededor de los oocitos y luego entrando al citoplasma del huevo.

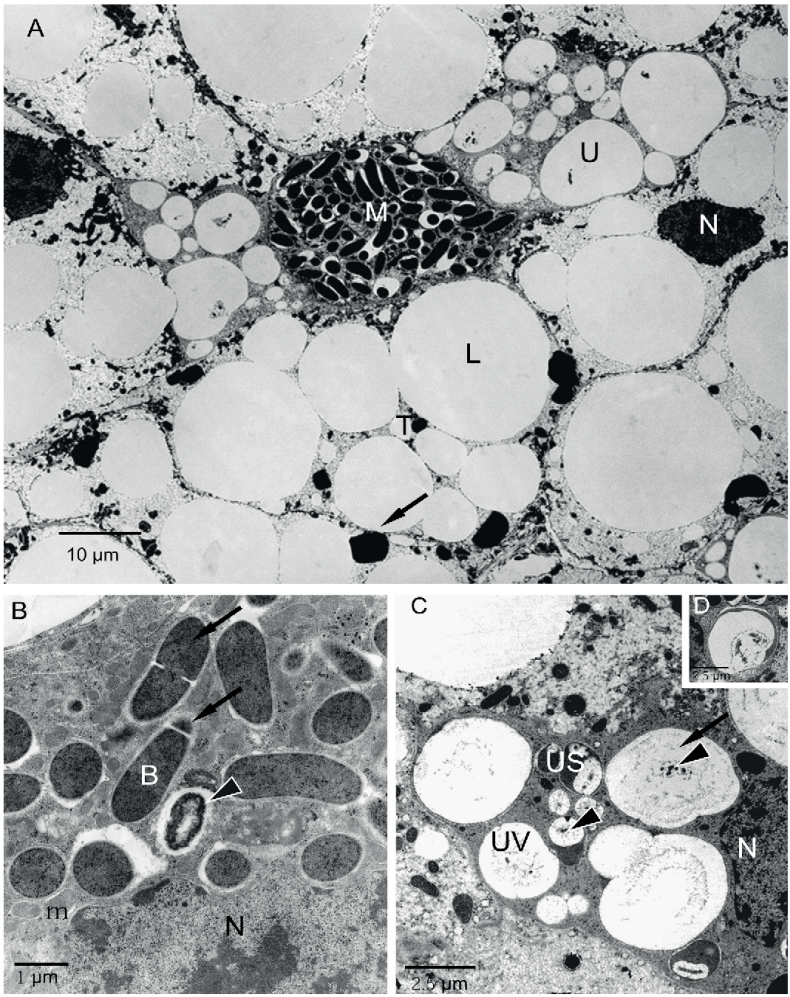


Figura 4.40. *U*ltraestructura de los cuerpos grasos de Periplaneta americana. A) Tres tipos diferentes de células, trofocitos (T), micetocitos (M) y urocitos (U), observados en los lóbulos de los cuerpos grasos. Los trofocitos tienen citoplasma granular que contiene muchas gotas con lípidos (L) y componentes protéicos (señalados por la flecha). B) Micetocitos conteniendo un endosimbionte B. cuenoti. Note la presencia de bacterias mitóticas (señaladas por la flecha). C. Urocito con vacuolas uradas (UV) y unidades estructurales uradas (US). Cortex fibroso (flecha) y un núcleo característico (señalado por cabezas de flecha) en las estructuras uradas. D. Estructura urada intermedia, N Núcleo. (Tomado de Park et al., 2013).

Esta simbiosis realmente hereditaria se denomina Transmisión Vertical, de la misma forma levaduras simbiontes son capaces de formar cuerpos especializados llamados micetomas en los áfidos y también son heredadas a la progenie en los huevecillos, la separación de los socios mutualistas ha demostrado que por lo menos uno de ellos sufre un decaimiento metabólico y fisiológico severo, *Rhodius prolixus* sufre una deficiencia de vitamina B y la cucaracha *Blatella germanica* disminuye su capacidad de desarrollo cuando está privada de sus simbiontes.

Los microorganismos más comunes en los insectos son bacterias o "bacteroides", de los que se reconoce su presencia en grupos como Blattoidea, Homoptera, Heteroptera, Anoplura, Mallophaga, Coleoptera, Hymenoptera y Díptera.

También se han registrado protozoarios flagelados en cucarachas xilófagas y termitas, levaduras en homópteros et aleópteros y hongos actinomicetos como en *Rhodnius* sp.

En larvas del coleóptero *Calandra*, el micetoma es una estructura en forma en **U** con tráqueas, acomodado bajo el intestino superior, pero sin conexión. Las cucarachas xilófagas se asocian a dos grupos de simbiontes: Flagelados intestinales y bacterioides intestinales en los cuerpos grasos, como sucede con *Mastotermes darwiniensis* (Figura 4.41).

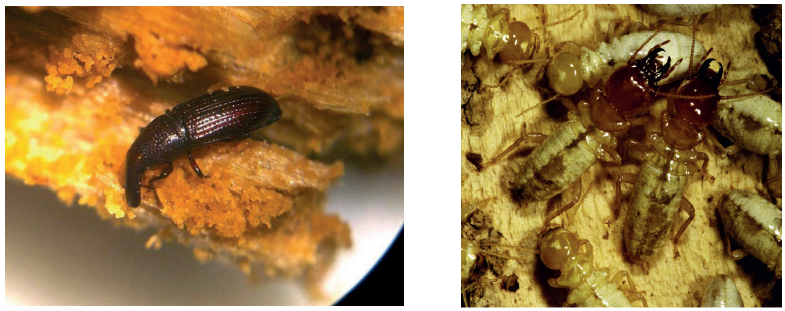


Figura 4.41. *Coleóptero Calandra* sp. (izq.); Termita *Mastotermes darwiniensis* (der).

Las configuraciones morfológicas de los micetomas han mostrado patrones de diferenciación y diversificación específica, en escarabajos de la familia Lygaeidae el micetoma ha derivado en modificaciones que van de configuraciones simples a complejas, que involucran la especialización estructural en órganos con funciones especializadas (Figura 4.42).

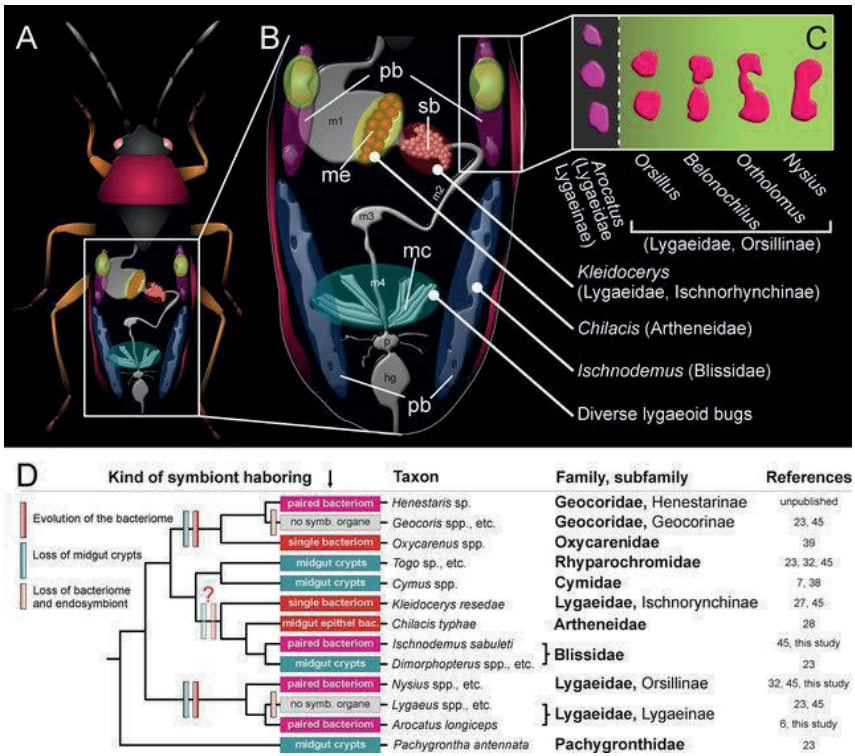


Figura 4.42. *Representación esquemática de los sistemas simbióticos en escarabajos lygaeoides (A) Plano general. (B) Imagen de los órganos internos en el abdomen. (C) Tipos de bacteriomas encontrados en las subfamilias Lygaeinae y Orsillinae. Abreviaturas: pb, bacteriomas pareados; sb, bacterioma simple; me, epitelio intestino medio; mc, criptas intestino medio; m1 a m4, secciones intestino medio; p, píloros; y hg, intestino posterior. (D) Hipótesis sobre la evolución de los sistemas simbióticos en escarabajos lygaeoideos. El cladograma de los insectos está basado en la filogenia molecular (Tomado de Kuechler et al., 2012) .*

7) Relaciones. mutuales entre Plantas Superiores y Micorrizas Fúngicas

En muchas plantas algunas funciones de absorción de nutrientes inorgánicos por el sistema radicular no están presentes y esta actividad la realizan organismos asociados: las micorrizas, que son un grupo peculiar de hongos que al tiempo evolutivo han forjado una relación de alta dependencia fisiológica con los tejidos de las raíces para producir un abastecimiento de nutrientes al hospedero, mientras que el hongo gana una fuente de carbono orgánico, esta asociación es muy común en las plantas a excepción de familias como Cruciferae (esta familia incluye a las coles, repollos y brócoli). Se reconocen dos grandes grupos de micorrizas, las ectomicorrizas y las de tipo vesicular arbuscular (Figura 4.43), aunque también se conocen dos categorías menos numerosas de micorrizas asociadas a plantas de la familia Ericaceae y a orquídeas.

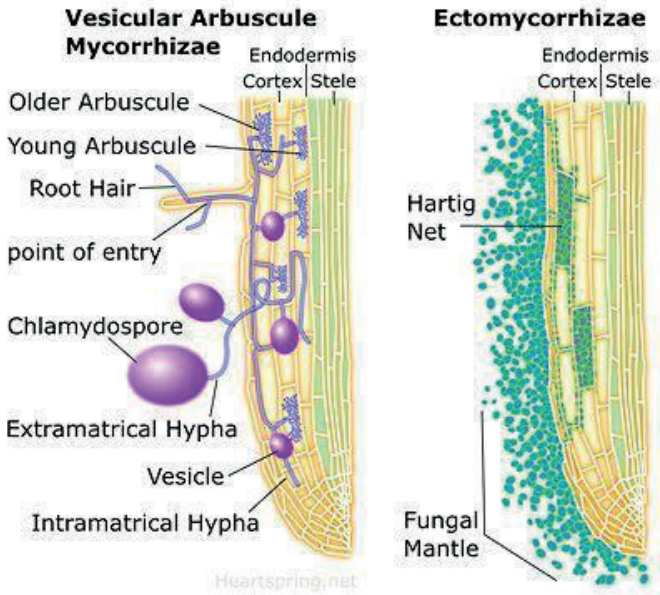


Figura 4.43. *Estructura general de micorrizas arbusculares vesiculares y ecotmicorrizas .*

a). Ectomicorrizas o micorrizas en forma de vaina

Las ectomicorrizas están restringidas a muy pocas familias (sólo el 3% de las fanerogamas); se distribuyen en zonas templadas asociadas a árboles y arbustos, como pinos y hayas (Familia Fagaceae). Suelen ser cortas y muy ramificadas y las hifas del hongo penetran sólo en el espacio libre radicular (hasta la banda de Caspari), pero no en el interior de las células, formando una red intercelular en el apoplasto que se denomina red de Hartig (Figura 4.44).

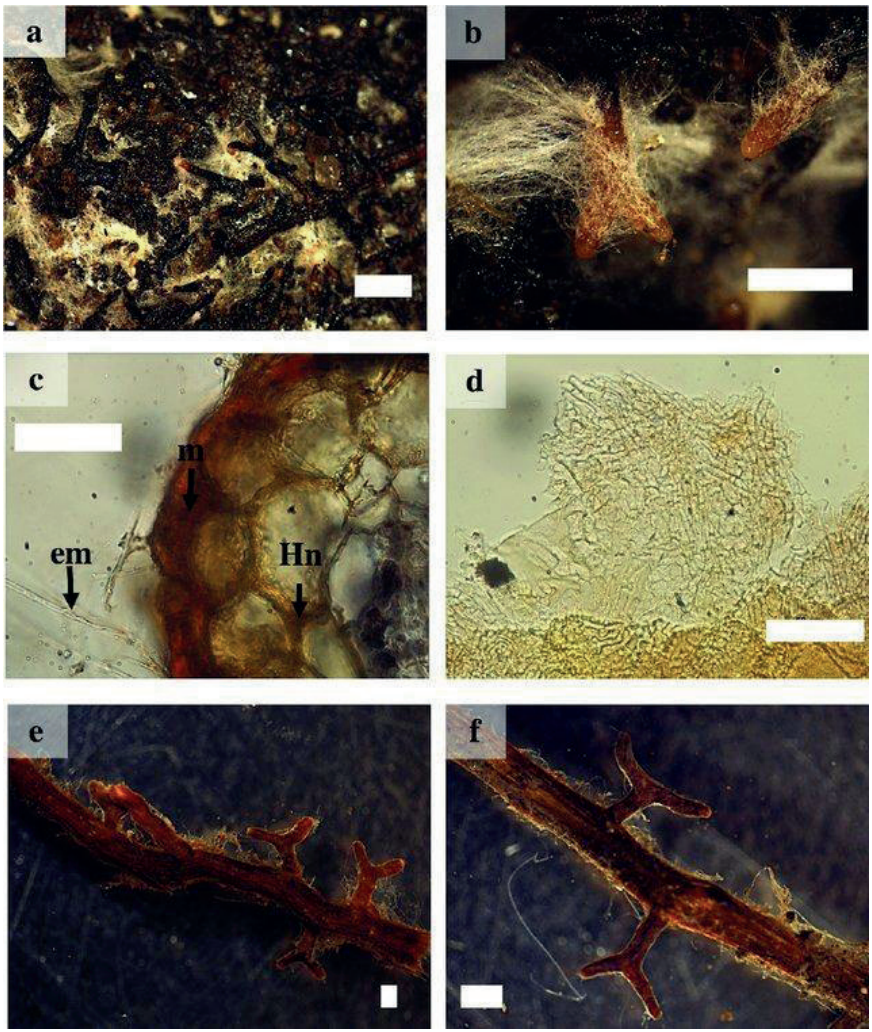


Figura 4.44. Ectomicorrizas de *Pinus pringlei* con *Hebeloma alpinum (Ha)* y *Laccaria trichodermophora* (Lt). a) y b) raíces ectomicorricicas con Ha, con un micelio externo abundante en acercamiento; c) Sección transversal de la ectomicorriza de Ha mostrando el manto (m), red de Hartig (Hn) y micelio externo (em); d) manto plectenquimatoso de Ha. e) y f) raíces micorrícicas simples y dicotómicas de Lt en acercamiento. Barras blancas = 500 µm en a) y b); 50 µm en c) and d); 1 mm en e) y f). López-Gutiérrez, et al. (2018).

Las formas envolventes de las micorrizas (Ectomicorrizas) ocurren en las raíces de los árboles, en estas participan hongos basidiomicetos o ascomicetos, las raíces infectadas con estos hongos se concentran en la parte del liter del suelo, produciendo cuerpos fructíferos largos por encima del suelo, que liberan números cuantiosos de esporas que se dispersan por la acción del viento.

Estos hongos forman tejidos que prácticamente envainan la raíz e inducen en ella cambios morfogenéticos, ya que las raíces dejan de crecer apicalmente, permaneciendo en tocones y ramificado dicotómicamente, mientras que el micelio del hongo se extiende entre las células de la corteza de la raíz proporcionando un contacto célula a célula entre el hongo y el hospedero; en contraste, las raíces que penetran profundamente en capas del suelo menos ricas en materia orgánica, manteniendo su crecimiento continuo a elongado y sin infecciones de hongos.

Los hongos que forman vainas micorrícicas requieren de carbohidratos solubles como fuente de carbón, por lo que difieren de las formas de vida libre que son degradadoras de celulosa principalmente; entonces el hospedero abastece de carbón al hongo mientras que este aporta nutrientes minerales al hospedero.

b). Micorrizas Vesiculares Arbusculares

Las **endomicorrizas** se encuentran en especies de casi todas las familias de angiospermas y en la mayoría de las gimnospermas, excepto las pináceas. Son, sin duda, las más abundantes, encontrándose en todos los climas y continentes a excepción de la Antártida. Presentan tres tipos, de los cuales el más numeroso es el de las micorrizas vesículo-arbusculares.

Las micorrizas V-A (por vesiculares-arbusculares) se han reportado para un rango amplio de plantas hospederas, si bien no forman una cubierta si penetran las células de los hospederos y no producen efectos morfogenéticos, otra singularidad de este grupo es que solo pertenecen a la familia Endogonaceae con dos géneros: *Endogone y Glomus* que producen esporas de tamaño grande en pequeños números a diferencia de los formadores de vainas.

Las raíces son infectadas por el micelio del suelo o desde los tubos germinales que se desarrollan de las esporas grandes; el hongo crece entre las células de los hospederos formando un fino arbúsculo con vesículas que les dan nombre a estas micorrizas, las hifas se ven rodeadas de una membrana plasmática invaginada de las células corticales, al parecer una de las ventajas de estas micorrizas es que el micelio puede obtener fosfatos directamente del suelo a distancias mayores que las raíces no infectadas (de 1 a 2.7 cm).

La planta hospedera retribuye este servicio aportando fuentes de carbón para el hongo; si bien se reportan beneficios para las especies de plantas **y** hongos involucradas, también se han hallado evidencias que el hongo puede disminuir el crecimiento de la planta cuando hay fosfatos en el suelo, al parecer se puede suponer

que las micorrizas V-A han sido hongos parásitos de las raíces que en esta relación mutual han sido controlados y el transporte de fosfatos sería una consecuencia del acomodo del tejido fúngico entre el hospedero y el suelo, sin ningún significado coevolutivo para ellos. (Figura 4.45).

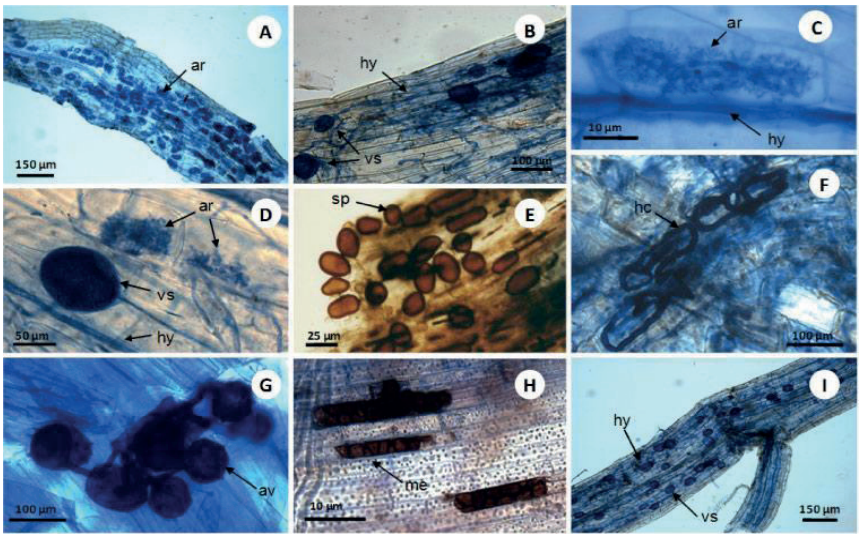


Figura 4.45. Micorriza arbuscular y hongos endofíticos septados en raíces de hierbas de Brasil. A) Arbusculo (ar) en *Amaranthus retroflexus.* B) Vesícula (vs) e hifas (hy) en *Sinapis arvensis.* C) *Leonorus sibiricus.* D) *Leonotis nepetaefolia.* E. Esporas (sp) en *Panicum máximum.* F) rizos hifales (hc) en *Sorgum arundinaceum.* G) Vesículas auxiliares (av) en *Eupatorium urticaefolium.* H) Microesclerotia (me) en *Bidens pilosa.* I) *Conuza bonaeriensis* (Tomada de Dos Santos et al., 2013).

Una tercera categoría de micorrizas especializadas con raíces ocurre con el brezal (Ericaceae) en los cuales hay evidencia de transporte de Nitrógeno del hospedero al hongo, en las orquídeas ocurren asociaciones fúngicas características que al momento actual no han sido muy clarificadas, al parecer en esta asociación los hongos participan en la germinación de las semillas aportando carbono y otros recursos; en orquídeas como *Neottia* y especies de otras familias *(Monotropa,* Ericaceae) que carecen de clorofila, están altamente infectadas con hongos micorrícicos que actúan como enlace en el transporte de materiales de las raíces de una y otra planta hospedera.

No hay evidencia que dicha relación sea mutual, ya que esta asociación también sucede con helechos y licopodios en la fase gametofítica carente de clorofila.

Las micorrizas trascienden a estas interacciones mutuales porque se considera que aportan un servicio ecosistémico importante en nuestros días: la acumulación de bióxido de carbono (o secuestro) que otro medio para disminuir los efectos de la combustión de hidrocarburos y con esto contribuir a mitigar los efectos del calentamiento global.

Hawkins et al. (2023) calculan que 13.12 Gt de CO^2 fijado anualmente por las plantas terrestres es manejado por el micelio subterráneo de los hongos micorrícicos, lo que equivale al 36% de las emisiones anuales actuales de CO^2 procedentes de los combustibles fósiles.

Proponen que la influencia de las micorrizas en la retención de carbono en el suelo sucede por tres mecanismos principales: el recambio, la descomposición y la respiración de las micorrizas.

Recambio micorrícico: Los hongos micorrícicos tienen un ciclo de vida corto, cuando mueren, el carbono que contienen regresa al suelo.

Descomposición: Los hongos micorrícicos participan en la descomposición de la materia orgánica del suelo, lo que libera carbono a la atmósfera y retiene alguna cantidad en el suelo.

Respiración: Los hongos micorrícicos respiran como todos los organismos vivos, y este proceso libera dióxido de carbono a la atmósfera. La cantidad de dióxido de carbono liberado a través de la respiración depende de la cantidad de carbono almacenado en los hongos y de la tasa de respiración. Sin embargo, se considera que la proliferación de la biomasa de los hongos es capaz de retener una mayor concentración de CO_2 que el liberado a la atmósfera.

Así los hongos micorrícicos pueden ser trascendentes en la dinámica mundial del bióxido de carbono como gas de efecto invernadero y establece la pauta para incluir a este grupo en los modelos climáticos.

8) El Mutualismo de algas con animales

Esta relación se presenta con diferentes grupos de animales, pero es más típica en el grupo de *los* celenterados, los estudios más detallados de las asociaciones algas-animal se han realizado con *Hydra* y el alga *Chlorella,* la cual se presenta en densidades de 1.5×10^5 por hidroide dentro de las células gástricas del endodermo, en *Hydra* el cultivo de estas células es fácil en condiciones de laboratorio, pero sin la presencia del aposimbionte las algas no se han cultivado con éxito, esto presume que existe un proceso de reconocimiento entre los simbiontes, pues las inoculaciones de algas al endodermo del celenterado dan buenos resultados y los individuos de vida libre son tratados como partículas de alimento, reteniendo exclusivamente a los aposimbiontes, las algas son secuestradas por las células en vacuolas individuales migrando a posiciones de la base de las células digestivas donde se multiplican también; la relación de estos socios se involucró en los procesos que armonizan el crecimiento del endosimbionte y su hospedero.

Hydra ha demostrado que capta del 50 al 60% de sus requerimientos de carbono a partir de la fotosíntesis de las algas y aún en condiciones de oscuridad mantiene una población de algas a las que alimenta por períodos hasta de seis meses, después de dos días de exposición a la luz solar, las algas recuperan sus niveles normales de actividad fotosintética.

En los ambientes marinos las algas de la familia Dinophiceae son las que se presentan en asociaciones mutuales con invertebrados, estas son algas oportunistas nutricionales capaces de fotosintetizar y de usar alimentos orgánicos, con los corales tienen una función sumamente importante, ya que las algas no solo aportan fotosintetatos sino que colateralmente precipita el Carbonato de Calcio que permite la formación de la estructura coralina.

Una situación que probablemente se encuentra entre las algas y los invertebrados se puede ubicar dentro del mutualismo, el parasitismo y la depredación; se pueden distinguir diferentes grupos de vertebrados con sistemas de asociación distintos; en algunos se ha desarrollado un sistema en el que las algas son digeridas por el invertebrado pero los cloroplastos mantienen su actividad dentro de los tejidos del animal, en este sentido la actividad fotosintética es raptada; las algas Siphonales proporcionan el uso de los cloroplastos en esta forma para moluscos gasterópodos *como Tridochia crispata, Elysia viridis, Placida dendritica y Plachobranchus ianthobapsus.* (Trench, 1975), los cloroplastos permanecen activos hasta por dos meses y están protegidos de la digestión hasta que pierden su actividad y son degradados. En las figuras 4.46 y 4.47 se presentan ejemplos conocidos de estas asociaciones, entre *Eutintinnus* y *Chaetoceros,* además de *Leptocylindrus* y *Solenicola.*

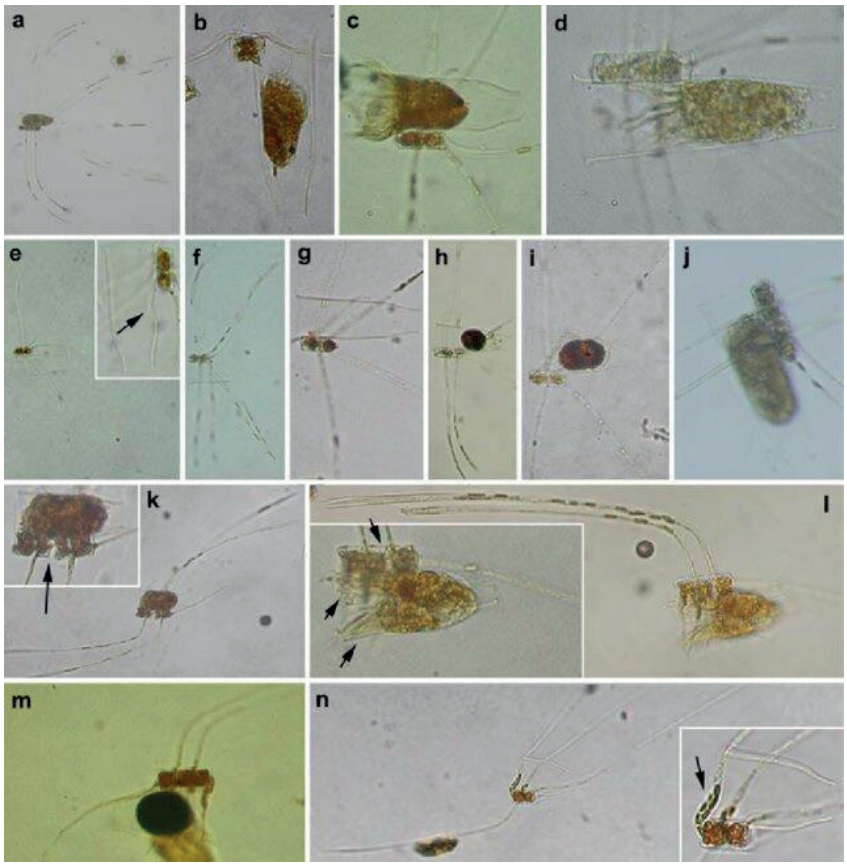


Figura 4.46. Fotomicrografias del consorcio Eutintinnus-Chaetoceros del Océano Pacífico. a-c *Eutintinnus apertus-Ch. tetrastichon* (a 0°, 165°W, prof. 10 m; b 33°45N, 138°E, 40 m; c 0°, 180°, 15 m). d. *Eutintinnus pinguis-Ch. tetrastichon* (0°, 160°W, 40 m). (e) *Ch. tetrastichon* en una lorica vacía de *E. apertus* (0°, 170°E, 0 m). Las flechas indican el contorno dañado de la lorica. f, g *Ch. tetrastichon en una lorica vacía de E. apertus* (f 0°, 170°E, 80 m; g 5°10N, 124°05E, 30 m). h Quiste de *E. apertus with Ch. tetrastichon (0°, 165°W, 70 m).* i *E. apertus-Ch. tetrastichon* (Gómez, 2007).

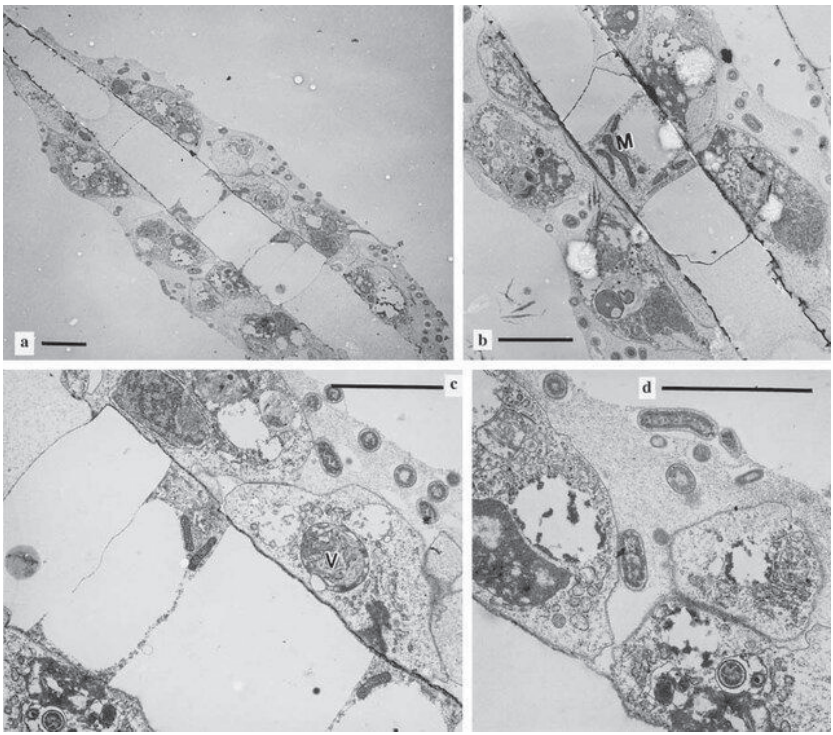


Figura 4.47. *Leptocylindrus mediterraneus* con colonias de *Solenicola setigera* y asociadas a *Synechococcus* sp.: micrografías de transmisión de electrones. a Sección tangencial a través de células de *L. mediterraneus, Solenicola setigera* y *Synechococcus* sp. b Sección longitudinal de *L. mediterraneus* mostrando la pared silicea de la diatomea con mitocondria encerrada (M), varias células de *Solenicola setigera,* numerosas células de *Synechococcus* sp., matriz en la que están embebidos *Solenicola setigera* y *Synechococcus* sp. c Detalle de la mitocondria dentro de la diatomeas, con presencia de vacuolas (V) dentro de *Solenicola setigera* y varios *Synechococcus* sp. embebidos en la matriz extracelular. d Dos células de *Solenicola setigera* con un *Synechococcus sp.* embebido. (Todas a escala de 5 µm) (Tomado de Buck y Bentham, 1998).

9) El mutualismo de hongos y algas: Los Líquenes

Un número de hongos han variado sus hábitos normales de vida asociándose con algas, esta nueva c*omposición* de la forma fúngica "liquenizada" incluyen el cuerpo filamentoso en una capa delgada de células algales cerca de la superficie, esta capa forma solo del 3 al 10% *del* peso total del cuerpo taloso; de las 70,000 especies de hongos que existen, las formas liquenizadas son alrededor del 25% de este número, por otro lado, las algas que participan en estas asociaciones pertenecen a 25 géneros (Figura 4.48).

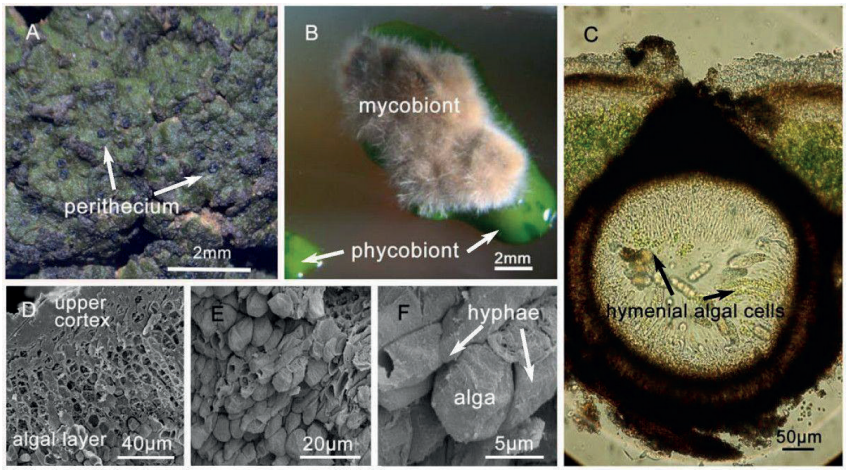


Figura 4.48. *Endocarpon pusillum. A. El liquen E. pusillum. B. Micobionte y ficobionte aislados. C. Sección transversal de un peritecio con células algales en himenio dentro. D. Sección transversal de un thallus visto con microscopia electrónica de barrido. E. La capa algal. F. Una célula algal es apretada y rodeada por algunas hifas. (Tomado de Wang et al., 2014).*

Uno de los beneficios de la liquenización, es que ambos socios pueden explotar diferentes hábitats, extendiendo el rango ecológico de los socios, ya que suelen ocupar sustratos duros y desnudos (superficies rocosas, troncos de árboles), en desiertos áridos, regiones árticas y alpinas y otras que los socios no pueden colonizar por separado.

Los líquenes derivan fotosintetatos de su simbionte algal, la ventaja para el alga, si la hay, no se ha establecido con claridad, ya que esta pueden sobrevivir expuestas sobre la superficie del liquen sin la protección del talo fúngico, en esta relación pudo ocurrir que el alga sea capturada por el hongo sin recompensa alguna; pero existen especies de algas como *Trebouxia* que no presentan formas de vida libre, por lo que la parte fúngica debe aportar algún elemento que es limitante para el alga.

Un rasgo remarcable del modo de vida liquenizado de los hongos es que su crecimiento está altamente modificado, cuando están aislados los mutuales crecen lentamente y compactados en colonias, pero en presencia de las algas simbiontes crecen en patrones relacionados a las cualidades específicas de los participantes alga-hongo y el estímulo principal del crecimiento es propiciado por el alga.

A pesar de su crecimiento lento, los líquenes son colonizadores de sustratos desnudos y son acumuladores eficientes de cationes minerales, los cuales pueden extraer del agua de lluvia y de procesos de exfoliación esta habilidad los hace

especialmente sensibles a la contaminación por metales pesados y fluoruros, la calidad de un ambiente puede ser juzgada de forma eficiente por la presencia o ausencia de líquenes en el medio.

El 90% de los hongos liquenizados están asociados con algas verdes, el beneficio para estas es la ganancia de formas nitrogenadas que no son capaces de fijar desde la atmosféra; el 10% restante de los líquenes contienen algas de los géneros *Nostoc, Scytonema, Stigonema, Dichotryx y Calothryx* estas si pueden fijar nitrógeno atmosférico, en contraste estos líquenes no son típicos de hábitats deficientes de nitrógeno, aunque las algas fijan nitrógeno dentro del hospedero depositándolo en cantidades sustanciales.

10) La importancia de los Mutualistas Fijadores de Nitrógeno

La incapacidad de muchas plantas y animales para fijar nitrógeno (Dinitrógeno) es uno de los grandes rompecabezas en el proceso evolutivo. El Dinitrógeno puede ser fijado exclusivamente por un pequeño grupo de procariontes como bacterias, actinomicetos y algas verdiazules; muchos de ellos han sido atrapados e incorporados como mutualistas por otras especies, este grupo de mutuales son de suma importancia desde que el nitrógeno es un elemento-limitante crucial para muchas especies en sus hábitats.

Los procariontes que participan en este tipo de simbiosis son miembros de los siguientes taxones:

1) Azotobacteriaceae, estas pueden fijar nitrógeno aeróbicamente y se encuentran comúnmente sobre la superficie de hojas y raíces *(Azotobacter, Azotococczis);*

2) Rhizobiaceae, fijan nitrógeno en los nódulos de raíces de leguminosas,

3) Bacillaceae como *Clostridium* sp. que se presenta en las heces de rumiantes y *Desulfotomaculom* sp. que ocurre en el rumen,

4) Enterobacteriaceae, que son bacterias típicas de la flora intestinal, pero en ocasiones se presentan en superficies de hojas y sobre nódulos de raíces,

5) Spirillaceae, corno *Spirillum lipiferum* que es un aerobio obligado en las raíces de pastos, y:

6) Actinomycetes del género *Frankia,* que fija Nitrógeno asociado en nódulos de numerosas plantas no leguminosas c*omo Almus* y *Myrica.*

La fijación de Nitrógeno por *Rhizobium*

Estas bacterias se encuentran dispersas en el suelo y solo se reproducen al contacto con las raíces de la planta; una colonia se desarrolla en los pelillos radiculares, estos se empiezan a rizar y las células son penetradas por las bacterias, la planta responde encapsulan o a las bacterias como una forma de respuesta a 1a infección**,** procediendo a formar un nódulo, mediante un sistema vascular que desarrolla el hospedero el nódulo se abastece de fotosintetatos, intercambiando por transporte compuestos nitrogenados a otras partes de la planta, incluyendo aminoácidos como la asparagina (Figura 4.49).

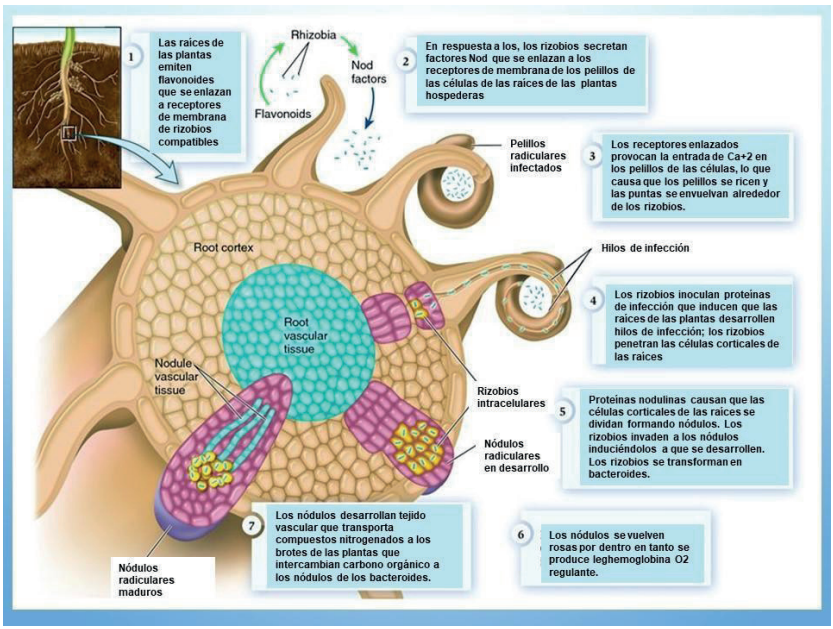


Figura 4.49. *Desarrollo de la estructura de los nódulos radiculares durante el curso del desarrollo de la infección de la raíz de leguminosa por bacteroides rizobios.*

La simbiosis de las leguminosas con *Rhizobium,* implica un cambio en el estatus ecológico de la leguminosa, ya que la presencia de los endosimbiontes les proporciona una habilidad importante en la captación de compuestos nitrogenados que se encuentran escasos en el hábitat, en relación a otras plantas competidoras que carecen de esta capacidad (Figura 4.50).

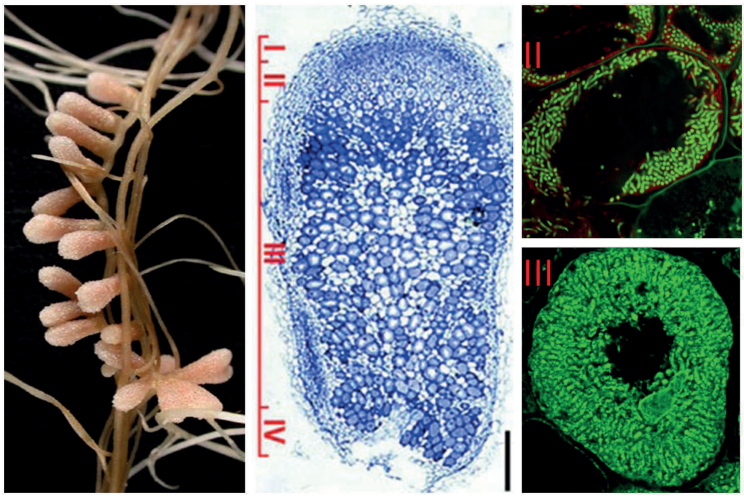


Figura 4.50. *Estructura de nódulos de fijación de nitrógeno de Sinorhizobium meliloti en simbiosis con Medicago truncatula. Las diferentes zonas en los nódulos están indicadas en la sección longitudinal de un nódulo: (I) meristemo, (II) zona de infección, (III) zona de fijación de nitrógeno, (IV) zona de senescencia. Las células simbióticas en la zona II contienen los endosimbiontes diferenciados mientras en la zona III el citoplasma hospedero está completamente empacado con bacteroides fijadores de nitrógeno largos. Endosimbiontes teñidos con Syto9 tienen fluorescencia verde. (Tomado de Maróti y Kondorosi, 2014).*

Mutualistas Fijadores de nitrógeno de plantas no leguminosas

En este tipo de asociación se encuentran involucrados dos tipos de organismos: algas verdiazules y un actinomiceto peculiar de estatus taxonómico confuso: *Frankia.*

La distribución de estos mutualistas con plantas superiores es muy rara y no parecen tener mucho sentido evolutivo; las algas verdiazules forman simbiosis con tres géneros de hepáticas *(Anthoceros, Blasia y Clavicularia),* con algunos musgos como *Sphagnum***,** con un helecho acuático flotante *Azolla,* con varias cícadas *(Encephalartos)* y 40 especies de plantas con flor del género *Gunnera.* En las hepáticas, las algas verdiazules como *Nostoc* viven en cavidades mucilaginosas del talo y la planta reacciona a la presencia del alga desarrollando filamentos finos para aumentar el contacto, intercambiando nitrógeno por el carbón fijado de la planta.

Frankia es socio de miembros de ocho familias de plantas fanerógamas, casi todos con forma de vida arbustivo o arbórea, los nódulos son usualmente duros y leñosos, las relaciones mejor conocidas son con el aliso *Alnus,* el espinal *Hippophae, Myrica* y los. arbustos artico-alpinos *Artoctasphylos y Dryas.*

Las plantas de *Caenothus* forman grandes extensiones en el chaparral de California desarrollando nódulos de *Frankia,* todos los ejemplos anteriores de asociaciones con *Frankia* se pueden interpretar como la entrada permitida de un hospedero a un hábitat deficiente de Nitrógeno como los suelos turbera de *Alnus y Myrica,* las dunas arenosas de H*ippophae* o los hábitats artico-alpínos de *Dryas y Artoctasphylos* (Pawlosky y Berman 2007).

REFERENCIAS

Anderson R. M. (1974). Population dynamics of the cestode *Caryophyllaceus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L). *Journal of Animal Ecology, 43*, 305-321.

Begon, M. J., Harper, L. y Townsend, R. (1986). *Ecology: An integrated study of plants and animals*. Blackwell Sci. Pubs.

Begon, M., Mortimer, M. y Thompson, D. J. (2009). *Population ecology: A unified study of animals and plants*. Blackwell Science Ltd.

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell.

Bourguet, D., Lambert, A. y Renaud, F. (1993). El insólito enanismo de algunos crustáceos parásitos. *Mundo Científico, 13*(136), 560-562.

Brown, J. H.y Davidson, D. W. (1977). Competition between seed eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science, 196*, 880-882.

Brune, A. (2014). Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Natural Review of Microbiology, 12*, 168-180. https://doi.org/10.1038/nrmicro3182

Buck, K. y Bentham, W. (1998). A novel symbiosis between a cyanobacterium, *Synechococcus* sp., an aplastidic protist, *Solenicola setigera*, and a diatom, *Leptocylindrus mediterraneus*, in the open ocean. *Marine Biology, 132*, 349-355. 10.1007/s002270050401. https://www.researchgate.net/publication/227065597_A_novel_symbiosis_between_a_cyanobacterium_Synechococcus_sp_an_aplastidic_protist_Solenicola_setigera_and_a_diatom_Leptocylindrus_mediterraneus_in_the_open_ocean

Bush, A. O. y Holmes, J. C. (1986). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Canadian Journal of Zoology, 64*, 142-152.

Chávez-López R., Franco-López J., Montoya-Mendoza J. Barrera-Escorcia H. (1996). Parasitismo un enfoque ecológico. *Revista de Zoología,* (8), 30-42. https://www.revistazoologia.com/2-21/NO.%208-1996/PARASITISMO.pdf

Connell, J. H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chtamallus stellatus*. *Ecology, 42*, 710-723.

Crawley, M. J. (1983). *Herbivory: the dynamics of animal-plan interactions*. Blackwell Scientific Publications.

Crombie, A. C. (1947). Interspecific competition. *Journal of Animal Ecology, 16*, 44-73.

Davidson, D. W. (1978a). Species diversity and community organization in desert seed eating ants. *Ecology, 58*, 711-724.

Davidson, D. W. (1978b). Foraging ecology and community organization in desert seed eating rodents. *Ecology, 58*, 725 -737.

Dejean, A., Azémar, F., Naskrecki, P., Tindo, M., Rossi, V., Faucher, C., y Gryta, H. (2023). Mutualistic interactions between ants and fungi: A review. *Ecology and Evolution, 13,* e10386. https://doi.org/10.1002/ece3.10386

Diamond, J. (1975). Assembly of species communities. En Cody, M. L. y Diamond J. M. (Eds), *Ecology and evolution of communities* (pp. 342-444). Harvard Univ. Press.

Dos Santos, E., Ferreira, L., Costa, M., Silva, M., Reis, M., França, A. (2013). Occurrence of symbiotic fungi and rhizospheric phosphate solubilization in weeds. *Acta Scientiarum. Agronomy, 35*.10.4025/actasciagron.v35i1.15047.

Esch, G. W., Bush A. O. y Aho J. (1990). *Parasite communities: Patterns and processes*. Chapman and Hall.

Fenchel, T. (1975). Character displacement and coexistence in mud snails (Hidrobiidae). *Oecologia, 29*, 19-32.

Fricke H. W. (1975). The role of behavior in marine symbiotic organisms. En Jennings, D. H. y Lee, D. L. (Eds), Symposium 29 of Society for Experimental Biology (pp. 581-594). Cambridge University Press.

Gómez, F. (2007). On the consortium of the tintinnid *Eutintinnus* and the diatom *Chaetoceros* in the Pacific Ocean. *Marine Biology, 151*, 1899-1906. 10.1007/s00227-007-0625-0.

Grace, J. B. y Wetzel, R. G. (1981). Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): Experimental field studies. *American Naturalist, 118*, 463-474.

Godfray, C. (1994). *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. 10.2307/j.ctvs32rmp.

Hamilton, W. D., Axelrod, R., Tanese, R. (1990). Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proceedings of Natural Academy of Sciences USA, 87*(9), 3566-73. doi: 10.1073/pnas.87.9.3566. PMID: 2185476; PMCID: PMC53943.

Hanski, L. (1982). Dynamics of regional distributions: The core and satellite species hypothesis. *Oikos, 38,* 210-221.

Hawkins, H. J., Cargill, R. I. M., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., Soudzilovskaia, N. A., y Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Currents in Biology, 33*(11), R560-R573. doi: 10.1016/j.cub.2023.02.027. PMID: 37279689.

Herrera, C. y Pellmyr, O. (Eds.) (2002). Plant-animal interactions: An evolutionary approach. Wiley-Blackwell Science.

Holmes, J. C. (1973). Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Canadian Journal of Zoology, 51*, 333-347.

Husseneder, C., Sethi A., Foil, L., Delatte, J. (2010). Testing protozoacidal activity of ligand-lytic peptides against termite gut protozoa in vitro (Protozoa culture) and in vivo (microinjection into termite hindgut). JoVE. https://www.researchgate.net/publication/49768487_Testing_Protozoacidal_Activity_of_Ligand-lytic_Peptides_Against_Termite_Gut_Protozoa_in_vitro_Protozoa_Culture_and_in_vivo_Microinjection_into_Termite_Hindgut

Hungate, R. E. (1975). The rumen microbial ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics, 6*, 39-66.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium of Quantitative Ecology, 22*, 415-427.

Inouye, D. W. (1978). Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology, 59*, 672-678.

Ishikawa. H. (1988). *Symbiosis and evolution*. Baibukan.

Karplus I., Tsurnamal, M. y Szlep M. (1972). Associative behavior of the fish *Cryptocentrus cryptocentrus* and the pistol shrimp *Alpheus djibutensis* (Alpheidae) in artificial burrows. *Marine Biology, 15*, 95-104.

Krebs, C. J. (2009). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Pearson Benjamin Cummings.

Kuechler, S., Renz, P., Dettner, K. y Kehl, S. (2012). Diversity of symbiotic organs and bacterial endosymbionts of Lygaeoid bugs of the Families Blissidae and Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera: Lygaeoidea). *Applied and Environmental Microbiology, 78*. 2648-59. 10.1128/AEM.07191-11.

Lythgoe, K. A. (2000). The coevolution of parasites with host-acquired immunity and the evolution of sex. *Evolution, 54*(4),1142-56. doi: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00550.x. PMID: 11005284.

López-Gutiérrez, A., Pérez-Moreno, J., Hernández-Santiago, F., Uscanga-Mortera, E., García-Esteva, A., Cetina-Alcalá, V. M., Cardoso-Villanueva, M. R. y Xoconostle-Cázares, B. (2018). Nutrient mobilization, growth, and field survival of *Pinus pringlei* inoculated with three ectomycorrhizal mushrooms. *Botanical Sciences, 96*(2), 286-304. https://doi.org/10.17129/botsci.1239

Maróti, G. y Kondorosi, É. (2014). Nitrogen-fixing Rhizobium-legume symbiosis: are polyploidy and host peptide-governed symbiont differentiation general principles of endosymbiosis? *Frontiers in Microbiology, 5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00326

Murdoch, W. W. (1969). Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs, 39*, 335-354.

Mutavi-Katumo, D., Liang, H., Ochola, A. C., Lv, M., Wang, Q.F. y Yang, C. F. (2022). Pollinator diversity benefits natural and agricultural ecosystems, environmental health, and human welfare, *Plant Diversity, 44*(5), 429-435. https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.01.005.

Odum, E. (1972). *Fundamentos de Ecología*. Editorial Interamericana.

Odum, E. P. y Barrett, G. W. (2008). *Fundamentos de Ecología*. Thompson.

Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity: Distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 48,* 353-376. www.annualreviews.org 2806:105e:14:656e:d4d8:6184:4011:4abf

Park, T. (1954) Experimental studies of interspecific competition II: Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology, 27,* 177-238.

Park, M. S., Park, P. y Takeda, M. (2013). Roles of fat body trophocytes, mycetocytes and urocytes in the American cockroach, Periplaneta americana under starvation conditions: An ultrastructural study. *Arthropod Structure & Development, 42*(4), 287-295.

Paterson, A. M., Gray, R. D. y Wallis G. P. (1993). Parasite, petrels and penguins: Does louse presence reflect seabird phylogeny? *International Journal of Parasitology, 23*(4), 515-526.

Pawlowski, K. y Bergman, B. (2007). Plant symbioses with Frankia and Cyanobacteria. En H. Bothe, H., Ferguson, S. J. y Newton, W. E. (Eds), *Biology of the nitrogen cycle,* Chapter 11 (pp. 165-178). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-044452857-5.50012-6. (https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780444528575500126)

Pierce, N., Braby, M., Heath, A., Lohman, D., Mathew, J., Rand, D. y Travassos, M. (2002). The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology, 47*, 733-71. 10.1146/annurev.ento.47.091201.145257.

Price, P. W. (1980). *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press.

Price, P. W. (1990). Host populations as resources defining parasite community organization. En Esch, G. W., Bush, A. O. y Aho. J. (Eds), *Parasite communities: Patterns and processes.* Chap. 2. Chapman and Hall.

Rennie, J. (1992). Trends in parasitology. Living together. *Scientific American*, January, 104-113.

Rohde, K. (1979). A critical evaluation of intrinsic factors responsible for niche restrictions in parasites. *American Naturalist, 114*, 648-671.

Staddon, J. E. R. y Gendron, R. P. (1983). Optimal detection of cryptic prey may lead to predator switching. *The American Naturalist, 122,* 843–848.

Stadler, B. y Dixon, A. (2005). Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 20*, 345-72. 10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531.

Theiss, K., Kephart, S. e Ivey, C. T. (2007). Pollinator effectiveness on co-occurring milkweeds (Asclepias; Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden, 94*(2), 505-516.

Tinbergen, L. (1960). The natural control of insects in pinewoods. 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerladaises de Zoologié, 13*, 266-236.

Trenbath, B. R. y Harper, J. L. (1973). Neighbor effects in the genus *Avena* I. Comparisons of crop species. *Journal of Applied Ecology, 10*, 739-800.

Trench, R. K. (1975). Of "leaves that crawl." Functional chloroplasts in animal cells. En Jennings, D. H. y Lee, D. L. (Eds), Symposium 29 of Society for Experimental Biology (pp. 229-266). Cambridge University Press.

Val, E. del, Boege, K. (Eds.) (2012). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Ediciones Científicas Universitarias.

Vance, R. R. (1972). Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology, 53*, 1075-1083.

Wang, Y. Y., Liu, B., Zhang, X. Y. (2014). Genome characteristics reveal the impact of lichenization on lichen-forming fungus *Endocarpon pusillum* Hedwig (Verrucariales, Ascomycota). *BMC Genomics,15*, 34. https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-34

Ward, P.S., y Branstetter, M. G. (2017). The acacia ants revisited: convergent evolution and biogeographic context in an iconic ant/plant mutualism. *Royal Society Publishing* B284:20162569.http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.2569

CAPITULO 5

COMUNIDADES

Sergio Cházaro-Olvera

DEFINICIÓN DE COMUNIDAD

La comunidad biótica se define como un conjunto de especies que ocurren en un mismo lugar en un tiempo definido (Begon *et al.,* 2006), este es uno de los conceptos más comunes, aunque no el único, es el más utilizado debido a su flexibilidad y simplicidad (Fauth *et al*., 1996).

Otra definición más compleja es que la **comunidad** es la unidad que incluye a todos los organismos de un área que interactúan entre sí y con el espacio físico, de manera que el flujo de energía tiende a una bien definida estructura trófica, con su correspondiente diversidad funcional, a través de su evolución en el tiempo, así, la relación entre las distintas poblaciones que integran la comunidad se vuelve más definida e interdependiente.

El problema se incrementa por el hecho de que la taxonomía de los organismos más pequeños (bacterias, protistas y muchos invertebrados), es poco conocida (Wilson, 1992). Así, los ecólogos a menudo centran su atención en conjuntos visibles, fácilmente identificables de especies que son *taxonómica o ecológicamente similares* (**Taxoceno**). El **gremio**, es un conjunto de especies que utilizan recursos similares para su alimentación (Root, 1967).

Fue Joseph Grinnell en 1917 el primero en desarrollar el concepto del nicho: "La unidad de distribución más pequeña, dentro de la cual, cada especie se mantiene debido a sus limitaciones instintivas y estructurales" (1924). Cada especie tiene su propio perfil fisiológico, morfológico y conductual. Esto las hace adecuadas para ocupar unos u otros territorios. Limitaciones, enfatiza los factores ambientales, pero ignora los efectos potenciales de otras especies sobre el nicho. Charles Elton en 1927, mencionó que "El nicho describe lo que hace un animal en su comunidad. Es lo que hace, más que a qué se parece, lo importante", Sigue un enfoque principalmente

trófico, lo que lo lleva a caracterizar los nichos en función de quién es comido por quién. G. E. Hutchinson define entre 1944 y 1958 al nicho como la suma de todas las variables ambientales que actúan sobre un organismo; el nicho es definido entonces como un hipervolumen de la región del espacio n-dimensional de todos los factores que actúan sobre una especie, Hutchinson establece el principio de exclusión competitiva diciendo que dos especies que coexisten forzosamente ocupan nichos distintos, define al Nicho fundamental como todas las condiciones del hipervolumen n-dimensional en el que podría vivir la especie y al Nicho realizado (observado) como la Zona del hipervolumen al que se restringe la especie debido a interacciones bióticas. MacArthur, Levins y otros, consideran al nicho como el intervalo de la distribución de la utilización de recursos por las especies.

Es definida para poblaciones de especies particulares y nos da el uso fraccional de los recursos arreglados a lo largo de una o más dimensiones llamadas ejes del nicho, por lo que puede representarse como un histograma de frecuencias del uso de un recurso por una población. Esta representación nos permite evaluar algunas propiedades del nicho como su amplitud o el traslape entre nichos. Recientemente, Hubbell (2001) ha planteado la "Teoría neutral unificada de biodiversidad y biogeografía" en la cual las diferencias de nichos son irrelevantes. Su argumento es que el principio de exclusión competitiva frecuentemente tarda demasiado tiempo, por lo que otros procesos como la dispersión y la deriva ecológica aleatoria se vuelven dominantes junto con ciertas características poblacionales (natalidad, mortalidad y reproducción).

1.1 Límites: Se debe considerar que una comunidad es el conjunto total de especies que se encuentran en un lugar y tiempo determinados. La comunidad se puede dividir en dos grandes grupos de comunidades. Las comunidades principales o mayores que son independientes de las comunidades adyacentes ya que con su hábitat forman ecosistemas autosuficientes y completos, que solo requieren del exterior la energía solar; y las comunidades menores que son aquellas que de alguna forma dependen de las comunidades vecinas para el suministro de energía (Emmel, 1975).

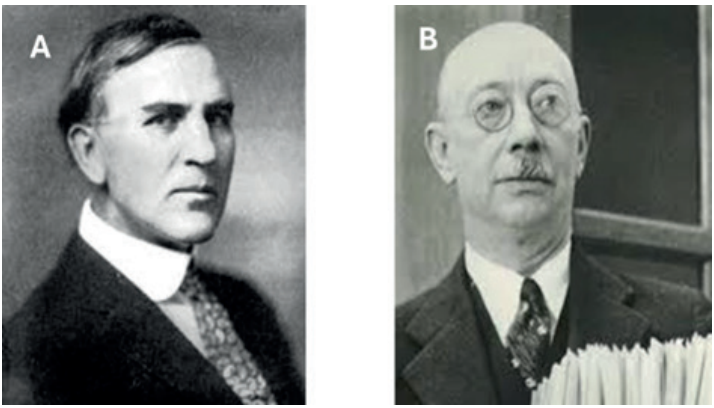


Figura 5.1. A) Frederic Edwards Clements, B) Henry Allan Gleason (Smith, 2007).

Al respecto, se puede mencionar que existen dos corrientes distintas, en el estudio de las comunidades, la primera cuyo exponente es **Clements**, quien estableció que las comunidades son unidades reales con una composición característica semejante en ambientes semejantes, acuñó el término de superorganismo o cusiorganismo para la comunidad. **Gleason** en cambio (segunda corriente), establece que las comunidades no son unidades reales y que es más bien la especie la que se distribuye según sus capacidades adaptativas por lo que la comunidad es el resultado de la superposición de varias poblaciones con una distribución común (Lchacalo y Mizrahi, 2004). Así, la teoría de Clements también es conocida como holística y establece una clara discontinuidad entre las comunidades por lo que para su análisis se utilizan técnicas de clasificación, mientras que, la teoría de Gleason es conocida también como individualista y establece una continuidad de las comunidades, no se aprecia una clara separación entre ellas por lo que se utilizan técnicas de ordenación para su análisis. (Figura 5.1)

Entonces, después de identificar los límites entre una comunidad y otra, habrá un **espacio de transición** entre estas dos comunidades, a este sitio se le conoce como "**Ecotono**". Muchas veces el número de especies es mayor en la zona del ecotono que en las comunidades adyacentes, a este fenómeno recibe el nombre de **Efecto de borde**, lo anterior, se debe a que hay especies de las comunidades adyacentes y del propio ecotono, a estas especies se les conoce como **especies de borde**. Ejemplos de ecotono son un estuario que es una zona de transición entre el mar y la desembocadura de un río, los pastizales dispersos entre un desierto una llanura fértil, donde termina la tundra e inicia el bosque de coníferas, etc.

1.2 Características de la comunidad: Entre los parámetros que definen a la comunidad biótica como un nivel emergente se tienen a la:

Abundancia absoluta y relativa de cada especie en la comunidad

Densidad absoluta y relativa de cada especie en la comunidad

Dominancia absoluta y relativa de cada especie en la comunidad

Frecuencia absoluta y relativa de cada especie en la comunidad

Estructura de la comunidad (por el número de individuos de cada especie, horizontal o vertical por el acomodo de las especies en el espacio)

Valor de importancia de cada especie en la comunidad

Diversidad específica

Riqueza específica

Equitatividad

1.3 Metacomunidades: es un conjunto de comunidades relacionadas por dispersión y múltiples interacciones potenciales entre especies.

Ahora bien, es importante recordar los conceptos de **Comunidades mayores** como aquellas que poseen un tamaño y un grado de organización tales, que las hacen relativamente independientes del exterior, necesitando recibir solamente desde fuera energía solar, siendo independientes de entradas y salidas de comunidades adyacentes. Comunidades menores dependen en mayor o menor grado de las comunidades vecinas.

2. VALOR DE IMPORTANCIA

La composición florística puede ser determinada mediante la cuantificación del índice valor de importancia (IVI) de las especies; este consiste en la sumatoria de los valores relativos de densidad, frecuencia y dominancia e indica la importancia ecológica relativa de las especies de plantas en una comunidad (Matteucci y Colma, 1982). Los parámetros utilizados son los siguientes:

Índice de valor de importancia (IVI):

IVIi = AR + DR + FR = especies de la comunidad, 1...n

Abundancia: número de individuos por especie que se encuentran en la comunidad:

Abundancia (A): $Ai = Ni / S$

$ARi = (Ai / \Sigma Ai) * 100$

Donde

AR = abundancia relativa de la especie i respecto a la abundancia total,

Ni = número de individuos de la especie i,

S = superficie (ha)

i = especies de la comunidad, 1...n

Dominancia: una especie es dominante cuando tiene una gran influencia sobre la composición y forma de la comunidad. Son especies de gran éxito ecológico y relativamente abundante dentro de la comunidad.

Dominancia (D): $Di = Abi / S$

$DRi = (Di / \Sigma Di) * 100$

Donde

Ab = sección del fuste a 1,3 m de altura (distancia a la altura del pecho, DAP m^2),

DR = dominancia (densidad) relativa de la especie i respecto de la dominancia total de la comunidad,

i = especies de la comunidad, 1...n y

S = superficie

Frecuencia: es el número de veces que una especie se presenta en una cantidad dada en parcelas o puntos de muestreo.

Se evalúa la contribución de cada especie a la constitución de la comunidad mediante la fórmula:

FRi = Fi / Σ Fi * 100

donde:

Fi = frecuencia de la especie i

Σ Fi = frecuencia de todas las especies

FR = frecuencia relativa de la especie i,

3. ÁREA MÍNIMA Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

El estudio de las comunidades y la evaluación de sus características se ha desarrollado principalmente en ecología vegetal. El tamaño de la unidad muestral corresponde a la superficie o volumen que represente a una comunidad. Si el tamaño de la unidad muestral es pequeño, entonces, el número de especies también lo es. A medida que se incrementa la superficie el número de especies acumuladas se incrementará, primero de manera brusca y luego lentamente hasta que este incremento es nulo, lo que quiere decir que se han encontrado a "todas" (la mayoría) las especies de la comunidad (Matteucci y Colma 1982).

El procedimiento consiste en:

Deberá considerarse el iniciar con "0" el área y número de especies nuevas

Iniciar el muestreo con un tamaño de área o volumen (tamaño de la unidad muestral) que considere al grupo de especies que se estarán considerando en la comunidad o taxoceno

Contabilizar el número de especies nuevas

Duplicar el tamaño de la unidad muestral

Escribir el número de especies acumuladas (Tabla 5. 1)

Elaborar la gráfica del área contra las especies acumuladas

Unir el origen de la gráfica con el punto final

Trazar una línea paralela a la anterior y determinar el lugar de donde toca esta

línea la tangente de la gráfica

Determinar el área mínima sobre el eje de las abscisas (Figura 5.2)

Tabla 5. 1. Datos hipotéticos para la obtención del área mínima en el estudio de una comunidad.

Área (duplicada)	Especies nuevas	Especies acumuladas
0	0	0
4	8	8
8	4	12
16	2	14
32	2	16
64	2	18
128	1	19
256	1	19

La estructura de la comunidad puede ser definida de dos maneras: la primera es con base en el número de individuos de cada una de las especies que se encuentran en la comunidad. Esta estructura puede mantenerse o no en el tiempo con el número total de individuos de cada especie o bien mantenerse con el cambio proporcional de cada una, manteniendo un orden de rango lo que quiere decir que la posición de cada especie se mantiene en el tiempo. La implicación que puede haber con el mantenimiento o no de la estructura de acuerdo con abundancias absolutas o al orden jerárquico puede ser analizada con índices de similitud por ejemplo correlación de Pearson para abundancias absolutas, correlación de Kendall para análisis jerárquico e inclusive Sorensen o Jaccard para presencias o ausencias de las especies. El mantenerse sin cambios en la estructura puede indicar que no hay perturbación.

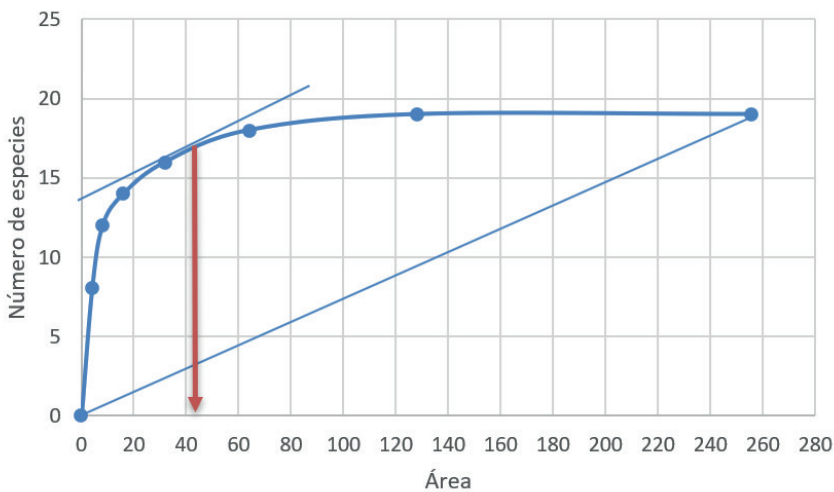


Figura 5.2. Relación entre el área duplicada y el número de especies acumuladas para obtener el área mínima de muestreo.

4. DIVERSIDAD

4.1 Factores que originan gradientes de diversidad

El concepto de diversidad ha pasado desde la forma más sencilla de expresión cuando se hace referencia a la "riqueza específica" (S) como el número total de especies en una comunidad hasta la definición que considera la heterogeneidad de la abundancia relativa de las especies (pi), en esta, se trata de establecer la contribución de cada especie a la diversidad por su abundancia haciendo un trato distintivo entre las especies que son muy abundantes (dominantes) a aquellas que tienen abundancia baja (raras). (Figura 5.3).



Figura 5.3. Red casual de factores que ejercen influencia en la diversidad de una comunidad (Pianka, 1974).

Factor tiempo

Es más probable que las biotas de las zonas calientes y húmedas de los trópicos evolucionen y se diversifiquen más rápidamente que las de regiones de clima templado o polar. En el primer caso el ambiente es favorable y constante por lo que los seres vivos están relativamente libres de desastres climáticos, como las glaciaciones. Así mismo, la diversidad biótica es un producto de la evolución y, en consecuencia, depende del tiempo durante el cual se ha desarrollado la biota en forma ininterrumpida. Las biotas tropicales son ejemplos de la madurez en la evolución biótica, al tiempo que las de regiones templadas y polares son comunidades inmaduras. En resumen, todas las comunidades se diversifican con el paso del tiempo, de modo que las más antiguas tienen un número de especies mayor que el de comunidades jóvenes (Krebs, 1978).

El factor tiempo opera en las escalas de tiempo ecológico o evolutivo. La primera es más breve y abarca unas cuantas generaciones o a unas decenas de ellas. El tiempo ecológico corresponde a situaciones en que una especie dada podría ocupar un ambiente, pero no ha tenido tiempo de dispersarse hacia él. Por otra parte, la escala de tiempo evolutiva es de mayor duración y corresponde a cientos o miles de generaciones; se aplica a casos en que hay una posición en una comunidad, pero no está ocupada por virtud de tiempo insuficiente para la especiación y la evolución (Krebs, 1978).

Factor de competencia

Este factor hace suponer que la selección natural está controlada en las zonas de clima templado y polar principalmente por los factores físicos del ambiente, mientras que la competencia biológica reviste mayor importancia para la evolución en los trópicos, así, los animales y plantas están más restringidos en sus requerimientos de hábitats, y los animales tienen una alimentación menos variada. La competencia es "más aguda" en los trópicos, y los nichos, "más pequeños". Las especies de climas tropicales están más "evolucionadas" y poseen adaptaciones más finas que las de zonas templadas; en consecuencia, más especies se pueden ajustar a un hábitat dado de las zonas tropicales (Dobzhansky, 1950).

Factor de depredación

Los depredadores y parásitos en los trópicos mantienen limitadas a sus poblaciones presas a niveles tan bajos que disminuye la competencia entre las presas. Esto último permite que se agreguen más especies de presas, lo cual a su vez brinda sostén a nuevos depredadores. De tal suerte, a diferencia del supuesto de competencia, debe haber menos competencia entre los animales presa, en los trópicos. Así, siempre y cuando sea posible medir la "intensidad de competencia" se podrá diferenciar claramente entre estas dos ideas (Paine, 1966).

Factor de heterogeneidad espacial

Al dirigirse hacia los trópicos se observa un incremento general en la complejidad del ambiente. Al aumentar la heterogeneidad y la complejidad del ambiente físico ocurre lo propio con la complejidad de las comunidades vegetales y animales y la diversidad de especies (Krebs, 1978).

Factor de la estabilidad ambiental

Este principio establece que el número de especies aumentará conforme lo haga la estabilidad de los parámetros ambientales. Según este concepto, las regiones con climas estables permitirán la evolución de adaptaciones y especializaciones más finas que las correspondientes a áreas con climas variables. Ello da por resultado nichos "más pequeños" y la ocupación de una unidad de espacio del hábitat por parte de un mayor número de especies Las especies deben ser más flexibles en las zonas de clima templado y polar, y más especializadas en los trópicos. El factor de la estabilidad climatológica puede combinarse con el factor tiempo, con el que tiene mucho en común, "hipótesis de estabilidad-tiempo" (Sanders, 1968).

Factor productividad

El argumento principal del factor de la productividad es que la más larga temporada de crecimiento de las áreas tropicales permite que las especies dividan al ambiente temporal y espacialmente, con lo cual se posibilita la coexistencia de más especies. Esta idea es una combinación de la hipótesis de la estabilidad con la de la productividad, y hace suponer que la estabilidad de la producción primaria es un determinante principal de la diversidad de especies de una comunidad. Una forma de comprobar esta idea es la de estudiar la producción primaria en diversas comunidades a lo largo de un ciclo anual, y otra, la de investigar la forma en que viven los organismos en comunidades diversas (Krebs, 1978).

5. MEDICIÓN ABUNDANCIA-DIVERSIDAD

5.1 Abundancia-diversidad

Considerando el análisis estadístico de la abundancia, así como la distribución de los recursos entre las especies, se han propuesto varios modelos que tienen un valor heurístico. Los modelos mejor conocidos y ampliamente discutidos en la literatura son la serie logarítmica, propuesta por Fisher et al (1943), el modelo de la barra fragmentada debido a MacArthur (1957) y el de la llamada distribución log normal de Preston (1948).

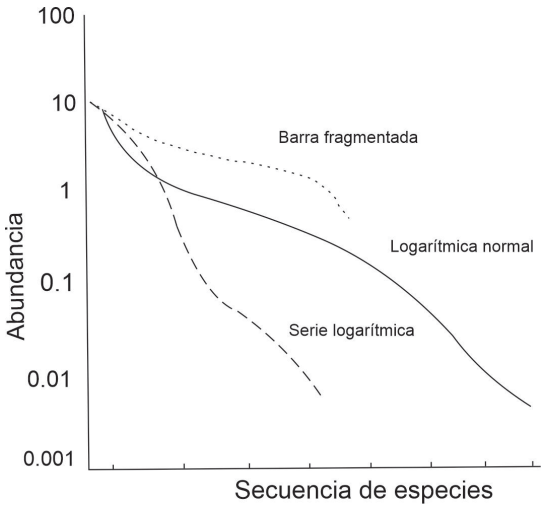


Figura 5.4. Modelos abundancia-diversidad de la serie logarítmica, barra fragmentada y log normal.

La Serie Logarítmica. Es simplemente una distribución de frecuencias y aparentemente no se apoya en razonamiento alguno de tipo biológico, aunque uno de sus parámetros α), pueda tener este significado (diversidad).

Modelo, de la línea fragmentada ("broken stick model"). Las inferencias sobre las cuales MacArthur concibió este modelo se basan en la suposición de que los recursos disponibles para la comunidad, representados por una línea o barra, está dividida al azar en "S" fragmentos y a cada uno se lo considera como el recurso utilizado por una especie, o sea su nicho.

La serie log normal. Esta distribución se basa en la hipótesis según la cual el nicho de cada especie se considera dependiente de una multitud de factores distintos que determinan la amplitud del tal nicho y consecuentemente los recursos de que la comunidad dispone se deben repartir entre las especies de ésta de una manera equivalente a una curva normal, de modo que tanto las especies abundantes como las raras se dispondrán hacia los extremos de la distribución, mientras que la mayor parte del inventario, que está representado por especies de frecuencia intermedia, ocupará la parte central de la curva. (Figura 5.4.)

Serie logarítmica: $\alpha x, \alpha x^2/2, \alpha x^3/3, ... \alpha x^n/n$

Logarítmico normal: $S/R) = So \exp(-a^2R^2)$

Barra fragmentada: $S(n) = (S(S-1)/N)(1-n/N)^{s-2}$

n^1 = Número de especies representadas por un individuo.

n = Clase de abundancia.

x = Constante relacionada con el número promedio de individuos por especie; depende del tamaño de la muestra y su valor suele ser muy cercano a 0.9.

$\alpha = n^1/x$. Es una medida de la diversidad en la recolección.

N = Es la abundancia esperada de la j-décima especie expresada como un por ciento del número total de individuos en la comunidad.

S = Es el número de especies en el R-ésimo intervalo a la izquierda y derecha del valor modal.

So = Es el número de especies en el intervalo modal.

a = Parámetro estimado a partir de los datos.

5.2 Diversidad

Cuando los biólogos empezaron a hablar de diversidad sólo se referían al número de especies en una comunidad, lo que se conoce como riqueza de especies (S). A primera vista, este concepto de diversidad parece ser sencillo de interpretar, y sin duda refleja una cualidad importante de un ecosistema. En la práctica, sin embargo, contar con precisión el número de especies presentes en comunidades ricas, donde la mayoría de las especies suelen ser raras, resulta casi imposible.

La diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que se considera homogénea (diversidad dentro de las comunidades), **la diversidad beta** es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y **la diversidad gamma** es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta (Whittaker, 1972).

Índices de Riqueza específica

Riqueza específica (S) Número total de especies obtenido por un censo de la comunidad.

Índice de diversidad de Margalef: $Dmg = S-1/\ln N$

donde:

S = número de especies

N = número total de individuos

Rarefacción, permite hacer comparaciones de números de especies entre comunidades cuando el tamaño de las muestras no es igual. Calcula el número esperado de especies de cada muestra si todas las muestras fueran reducidas a un tamaño estándar, es decir, si la muestra fuera considerada de n-individuos.

$$E(S) = \sum 1 - ((N-Ni)/n)/(N/n)$$

donde:

E(S) = número esperado de especies

N = número total de individuos en la muestra

Ni = número de individuos de la iésima especie

n = tamaño de la muestra estandarizado

Métodos no paramétricos

Requieren solamente datos de presencia-ausencia.

Chao 2

$$Chao2 = S + (L^2 / 2M)$$

L = número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies "únicas")

M = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras.

Jacknife de primer orden

$$Jack_1 = S + (L(m-1/m))$$

m = número de muestras

Índices de dominancia

Los índices basados en la dominancia son parámetros inversos al concepto de uniformidad o equidad de la comunidad. Toman en cuenta la representatividad de las especies con mayor valor de importancia sin evaluar la contribución del resto de las especies.

Índice de dominancia de Simpson

$$\lambda = \Sigma\, pi^2$$

Índice de diversidad de Simpson

$$Ds = 1 - \Sigma\, pi^2$$

Índices de equidad

Índice de Shannon-Wiener

$$H' = - \Sigma\, pi \ln pi$$

Donde pi es la abundancia relativa de la especie "i" (pi = ni/N), ni es la abundancia absoluta de la especie "i" y N es la abundancia total de todas las especies.

Los logaritmos pueden variar, cuando se trabaja con logaritmo natural (Ln) las unidades son "nits por individuo", cuando se trabaja con Log_2 (logaritmo en base 2) las unidades son "bits por individuo", cuando se trabaja con Log (en base 10) las unidades son "logits por individuo".

Para probar la hipótesis nula de que las diversidades provenientes de las dos muestras (selva y cultivo, medidas con el índice de Shannon) son iguales, seguimos el procedimiento propuesto por Hutcheson (1970).

$$T = (Hp_1 - Hp_2)/\ VarD$$

$$VarD = \sqrt{(Var_1 + Var_2)}$$

$$g.l. = (Var_1 + Var_2)\ /\ ((Var_1^2 + /N_1) + (Var_2^2\ /N_2))$$

Equidad de Pielou

$$J = H' / Hmax$$

donde:

Hp_1 = diversidad de la comunidad 1

Hp_2 = diversidad de la comunidad 2

Var_1 = Varianza de la comunidad 1

Var_2 = Varianza de la comunidad 2

VarD = raiz de las varianzas 1 y 2

H'max = ln (S)

Hay más índices para evaluar la diversidad, su utilización dependerá de los objetivos del estudio y de la naturaleza de los datos, en ese sentido se puede revisar el documento de Moreno (2001).

6. CLASIFICACIÓN DE COMUNIDADES (CLUSTER)

El análisis cluster es un conjunto de técnicas multivariantes utilizadas para clasificar a un conjunto de sitios o individuos en grupos homogéneos utilizando índices de similitud o disimilitud para después aplicar un método de agrupamiento.

La mayor parte de los índices serán indicadores basados en datos de presencia o ausencia (asociación), en la distancia (disimilitud) o en coeficientes de correlación.

Índices de asociación entre especies

Coeficiente de comunidad de Jaccard, tiene en cuenta la relación entre el número de especies comunes y el total de las especies encontradas en las dos muestras que se comparan, mide similitud y toma valores de 0 (mínima similitud) a 1 (máxima similitud);

$$j = c/(a+b+c)$$

donde

a = número de especies presentes sólo en el sitio A pero no en el B

b = número de especies presentes sólo en el sitio B pero no en el A

c = número de especies comunes en ambos sitios A y B

Coeficiente de comunidad de Sφrensen (Dice), relaciona el duplo del número de especies comunes con la suma del número de especies de las dos muestras:

$$Is = 2c/(a+b+2c)$$

Índices de disimilitud

Distancia euclidiana, a diferencia de las medidas de distancia consideradas en el párrafo anterior, es una métrica, es decir cumple todos los axiomas de un espacio métrico, que son

1. Si las muestras 1 y 2 son idénticas, entonces d1,2 = O, donde d1,2 es la distancia entre las muestras.

2. Si las muestras 1 y 2 son distintas, entonces d1,2 > O, es decir las distancias no pueden ser negativas.

3. d1,2 = d2,1; es decir el orden en el cual se comparan las muestras no afecta los resultados (existe simetría).

4. d1,2 ≤ d1,3 + d2,3; es decir la distancia entre dos muestras no puede ser mayor que la suma de sus distancias con una tercera muestra. Este es el axioma de la desigualdad triangular. CD y PD no satisfacen el cuarto axioma y por ello se llaman semimétricas. La distancia euclidiana define la distancia entre dos muestras como la simple suma de las diferencias cuadradas de sus componentes.

Distancia euclideana

Es el índice de distancia o disimilitud más conocido y sencillo de comprender, pues su definición coincide con el concepto más común de distancia, toma valores de 0 a infinito.

$$D.E. = \sqrt{\Sigma(Xij - Xik)^2}$$

Donde:

Xij = abundancia de la especie i en el hábitat j

Xik = abundancia de la especie i en el hábitat k

Índice de correlación de Pearson

Mide similitud y toma valores de r de 1 a -1, se aplica para datos cuantitativos.

$$r = ((\Sigma(X_{Aj} - \mu_A)(X_{Bj} - \mu_B)) / (\sqrt{\Sigma(X_{Aj} - \mu_A)^2 * \Sigma(X_{Bj} - \mu_B)^2})$$

A continuación, se muestra cómo aplicar un análisis de cluster con la siguiente matriz básica de datos hipotética (Tabla 5. 2).

Tabla 5. 2. Datos hipóteticos para la realización del análisis de cluster.

	Sitios							
Especie	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	25	12	0	21	56	0	62	56
2	0	2	9	6	0	23	60	33
3	0	2	9	6	0	65	56	38
4	32	0	5	4	25	0	54	45
5	56	0	5	3	32	0	51	56
6	23	25	0	0	32	0	45	45
7	32	11	0	0	28	32	65	66
8	0	2	31	6	0	21	60	66
9	21	0	0	4	22	24	69	71
10	56	1	0	0	56	28	72	79

Para los índices de presencia-ausencia se dbene transformar la Tabla 5. de datos (Tabla 5.3).

Tabla 5. 3. Señalamiento de los datos de los sitios 1 y 2. Con color verde las especies comunes en ambos sitios, con color amarillo solo las especies en el sitio 1 y con cyan las especies sólo en el sitio 2.

	Sitios							
Especie	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	1	1	0	1	1	0	1	1
2	0	1	1	1	0	1	1	1
3	0	1	1	1	0	1	1	1
4	1	0	1	1	1	0	1	1
5	1	0	1	1	1	0	1	1
6	1	1	0	0	1	0	1	1
7	1	1	0	0	1	1	1	1
8	0	1	1	1	0	1	1	1
9	1	0	0	1	1	1	1	1
10	1	1	0	0	1	1	1	1

La similitud entre el sitio I y II se mide de la siguiente manera:

a = 3

b = 3

c = 4

Con el índice Jaccard: 4 / (3+3+4) = 4 / 10 = 0.4

Y así debe medirse la similitud entre I-III, I-IV, I-V, I-VI, I-VII, I-VIII, II-III, II-IV, II-V, etc.

Con estos datos se puede construir la semimatriz (Tabla 5. 5).

Tabla 5. 5. Semimatriz construida con los datos obtenidos con el de índice de agrupamiento.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I	1							
II	0,4	1						
III	0,2	0,33	1					
IV	0,4	0,4	0,71	1				
V	1	0,4	0,2	0,4	1			
VI	0,3	0,63	0,375	0,44	0,3	1		
VII	0,7	0,7	0,5	0,7	0,7	0,6	1	
VIII	0,7	0,7	0,5	0,7	0,7	0,6	1	1

Agrupamiento

Después de obtener la semimatriz lo que procede es agrupar de acuerdo con la similitud o disimilitud, dependiendo del índice utilizado.

Procedamos con la semimatriz de Jaccard de nuestro ejemplo

Encontrar el valor más alto de la semimatriz, en nuestro caso es I con V con 1, esto nos forma un nuevo grupo que le llamaremos "A" (Tabla 5. 6).

Tabla 5. 6. Señalamiento del valor más alto de similitud, valor con color amarillo. Así mismo, se señala el agrupamiento del nuevo grupo formado con sitios restantes con color cyan.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I	1							
II	0,4	1						
III	0,2	0,33	1					
IV	0,4	0,4	0,71	1				
V	1	0,4	0,2	0,4	1			
VI	0,3	0,63	0,375	0,44	0,3	1		
VII	0,7	0,7	0,5	0,7	0,7	0,6	1	
VIII	0,7	0,7	0,5	0,7	0,7	0,6	1	1

Ahora se reduce la matriz y ya no colocaré a I ni a V. Así procedamos al agrupamiento con el sitio II, recordemos que I se une con II con 0.4 y se une con V con 0.4, cuando se una con el valor menor que se le conoce con vecino más cercano, con el mayor se le conoce como el vecino más lejano o con el promedio se le conoce como UPGMA (método de agrupamiento promedio no ponderado), este último es el más utilizado pues reduce el encadenamiento y la separación excesiva de los grupos.

Se procede con UPGMA, por lo que la unión de A con II = (0.4+0.4)/2= 0.4, ahora A con III = (0.2+0.2)/2 = 0.2; etc

Observamos hay otro grupo con 1 integrado por VII y VIII, esto nos forma el grupo B y agrupamos de la misma forma (Tabla 5. 7).

Tabla 5. 7. Selección de sitios con valor de similitud más alto para formar nuevo grupo.

	A	II	III	IV	VI	VII	VIII
A	1						
II	0,4	1					
III	0,2	0,33	1				
IV	0,4	0,4	0,71	1			
VI	0,3	0,63	0,375	0,44	1		
VII	0,7	0,7	0,5	0,7	0,6	1	1
VIII	0,7	0,7	0,5	0,7	0,6	1	1

El siguiente grupo es III con IV esto forma el grupo C (Tabla 5. 8).

Tabla 5. 8. Formación del grupo C.

	A	B	II	III	IV	VI
A	1					
B	0,7	1				
II	0,4	0,7	1			
III	0,2	0,5	0,33	1		
IV	0,4	0,7	0,4	0,71	1	
VI	0,3	0,6	0,63	0,375	0,44	1

El siguiente grupo es A con B en 0.7 se forma el grupo D (Tabla 5. 9).

Tabla 5. 9. Formación del grupo D.

	A	B	C	II	VI
A	1				
B	0,7	1			
C	0,3	0,6	1		
II	0,4	0,7	0,365	1	
VI	0,3	0,6	0,407	0,63	1

El siguiente grupo es II con VI en 0.63 forman E (Tabla 5. 10)

Tabla 5. 10. Formación del grupo E.

	A	C	II	VI
A	1			
C	0,45	1		
II	0,55	0,365	1	
VI	0,45	0,407	0,63	1

El siguiente grupo es D con E con 0.5 y forma F (Tabla 5. 11).

Tabla 5. 11. Formación del grupo F

	D	C	E
D	1		
C	0,45	1	
E	0,5	0,386	1

F con C sería la última unión en 0.42 formarían grupo G (Tabla 5. 12).

Tabla 5. 12. Formación del grupo G

	D	C
D	1	
C	0,42	1

Después de este procedimiento ya se puede elaborar un gráfico conocido como dendrograma. (Figura 5.5)

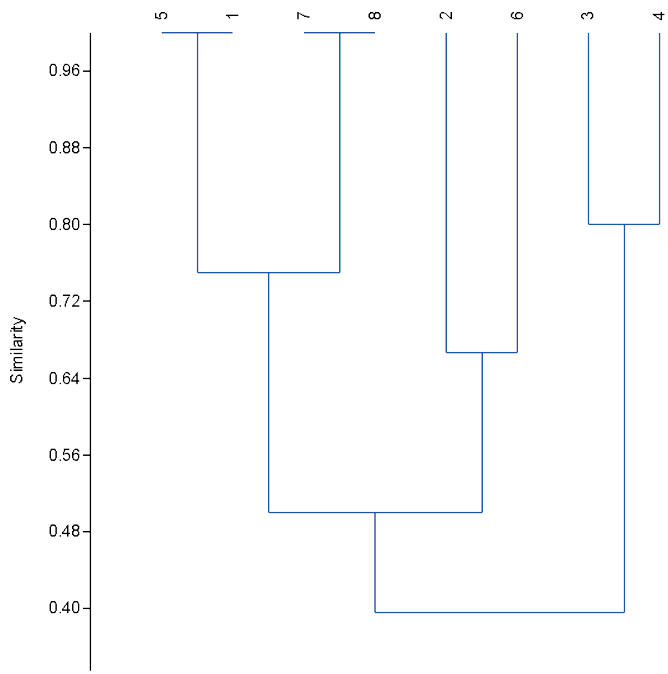


Figura 5.5. Dendrograma construido con los datos de la Tabla 5. 2.

7. ORDENACIÓN

En el análisis directo de gradientes el muestreo debe ser continuo a lo largo de la zona de máxima variación del gradiente, o al menos distribuirse las unidades muestrales de forma regular a lo largo del mismo (Whittaker, 1967). El análisis de ordenación puede ser simple o directo, por ejemplo, se puede realizar un plan de muestreo con unidades muestrales en el río, después en la entrada al estuario, posteriormente en la boca de comunicación del estuario con el mar y por último en la zona nerítica y oceánica, así podemos relacionar de manera gráfica el gradiente de salinidad respecto a la abundancia de las especies. Es práctico cuando el número de especies es bajo bien sólo se analizan a las especies dominantes.

La ordenación también puede ser indirecta, entre ellos puede nombrarse al Análisis de Componentes Principales (ACP), Análisis Canónico de Correspondencias (ACC), Escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) (Alcaraz-Ariza, 2003)

Análisis de componentes principales (ACP)

- Modelo **lineal** de respuesta de las especies a gradientes.
- **Reduce las dimensiones** de una forma eficiente.
- Facilita la interpretación valorando la importancia de las variables.
- Eigenvectores = **importancia de cada variable** (En los vectores columna el valor absoluto más alto le dará nombre al componente.
- Eigenvalores = **importancia de cada componente = %** de la varianza total (al menos los tres primeros componentes deben sumar 75%)
- En este tipo de análisis hay una equivalencia entre la **inercia y varianza**, por lo que sólo **las especies con elevada abundancia tienen significado en el resultado**. Por ello **es necesario, centrar y estandarizar** los datos (puede ser utilizando el coeficiente de correlación de Pearson)
- Resultado gráfico en un diagrama de dispersión (Los ejes son los componentes, que a su vez son ortogonales, lo que quiere decir que no hay correlación entre ellos).

Análisis de correspondencias (AC)

- Modelo unimodal de respuesta de las especies a gradientes.
- Reduce las dimensiones de una forma eficiente.
- Facilita la interpretación valorando la importancia de las variables.
- Eigenvectores = importancia de cada variable.
- Eigenvalores = importancia de cada componente = % de la varianza total.
- La inercia es el coeficiente de cuadrados medios de la contingencia, basada en la distancia χ^2.
- Transformación: media recíproca (reciprocal averaging).
- Superior para el manejo de múltiples gradientes en comunidades.

Escalado multidimensional no métrico (NMDS)

- Técnica diferente de las de eigenvalues.

- PCA y CA utilizan en algún modo las distancias entre los elementos e intentan conservarla.
- NMDS sólo cuida la secuencia (uno mayor que otro, no importa cuánto).
- El modelo no es lineal ni unimodal.
- Aunque sus resultados eran muy prometedores, apenas se utiliza

Apliquemos ACP y NMDS para los datos a la Tabla 5. 13. Agrupemos los sitios y las especies se utilizó el software estadístico PAST (https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

Tabla 5. 13. Valores hipóteticos de sitios y especies de una comunidad para realizar la ordenación .

	Sitios							
Especie	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	25	12	0	21	56	0	62	56
2	0	2	9	6	0	23	60	33
3	0	2	9	6	0	65	56	38
4	32	0	5	4	25	0	54	45
5	56	0	5	3	32	0	51	56
6	23	25	0	0	32	0	45	45
7	32	11	0	0	28	32	65	66
8	0	2	31	6	0	21	60	66
9	21	0	0	4	22	24	69	71
10	56	1	0	0	56	28	72	79

Así obtenemos los eigenvalores. Los tres primeros componentes suman 76.68% de la varianza de los datos (Tabla 5. 14).

Tabla 5. 14. Componentes principales (PC), eigenvalores de cada componente y porcentaje de variación de cada componente.

PC	Eigenvalue	% variance
1	2,90516	36,314
2	2,02741	25,718
3	1,17206	14,651
4	0,897769	11,222
5	0,66311	8,2889
6	0,224913	2,8114
7	0,0629013	0,78627
8	0,0166792	0,20849

Al analizar los eigenvectores (loading) se observa cuál de los sitios proporciona la mayor variación (número absoluto)

Tabla 5. 15. Eigenvectores obtenidos del análisis de componentes principales (color amarillo).

	PC 1	PC 2	PC 3
I	0,52	0,037113	-0,23996
II	0,1235	-0,49394	-0,04803
III	-0,41577	0,14768	0,1103
IV	-0,034186	-0,13074	0,88997
V	0,55705	-0,073826	0,19513
VI	-0,28035	0,40524	-0,1658
VII	0,16441	0,5918	0,26413
VIII	0,35268	0,44254	0,023792

Se obtiene la gráfica de los componentes con lo cual podemos agrupar a las especies (podemos insertar formas, por ejemplo, círculo) (Figura 5.6).

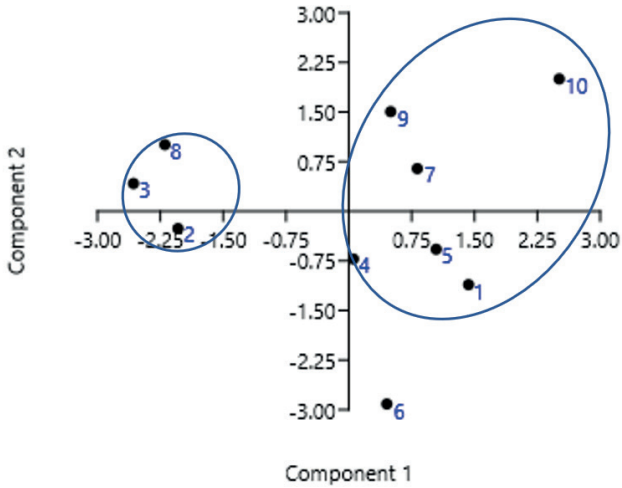


Figura 5.6. Representación esquemática del agrupamiento de los componentes principales 1 y 2 utilizando el análisis de ordenación ACP.

Cuando se aplica el análisis de ordenación NMDS se obtiene también se obtiene un agrupamiento donde debe haber un valor de estrés cercano a cero (Figura 5.7).

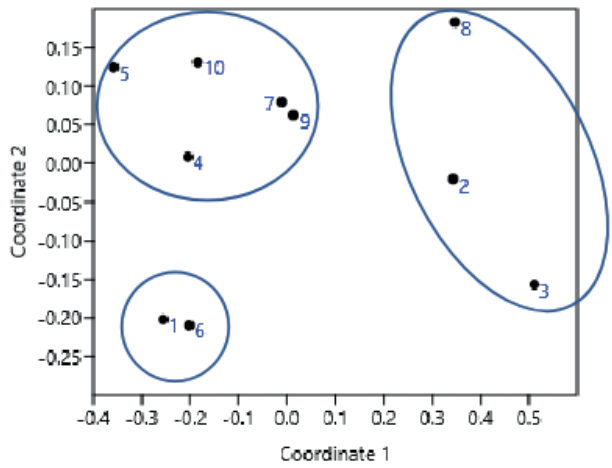


Figura 5.7. Representación esquemática del agrupamiento en los componentes principales 1 y 2 utilizando el análisis de ordenación NMDS.

8. SUCESIÓN

La sucesión ecológica se conoce como un proceso en el que ocurre una modificación en las comunidades debido a la sustitución de especies por otras dentro de un mismo espacio, esto debido a procesos naturales (incendios, inundaciones, terremotos, etc.) o antrópicos, por ejemplo, la erosión del suelo y la extensión de campos agrícolas (Chang y Turner, 2019).

La sucesión se puede clasificar en dos tipos primaria y secundaria:

Sucesión Primaria: se lleva a cabo en zonas donde **no hubo formas de vida preexistentes** (consideradas desérticas), en las que, posteriormente, se da la llegada o colonización por especies consideradas "pioneras", dando paso al establecimiento de otros organismos a través de procesos denominados seriales, hasta que la comunidad llegue a una etapa de recuperación o equilibrio denominado estado clímax (Krebs, 1985) (Figura 5.8).

Sucesión secundaria: ocurre en sitios donde ocurrió algún proceso estocástico (desastre natural), por ejemplo, un incendio, inundación o el paso de un huracán (Walker y Del Moral, 2011), en los que hay un depósito previo de materia orgánica y sedimentos, lo que facilita la colonización y la posterior proliferación de especies como plantas y animales, lo que da paso a que, de igual manera que en la sucesión primaria, se llegue a un estado clímax (Krebs, 1985).

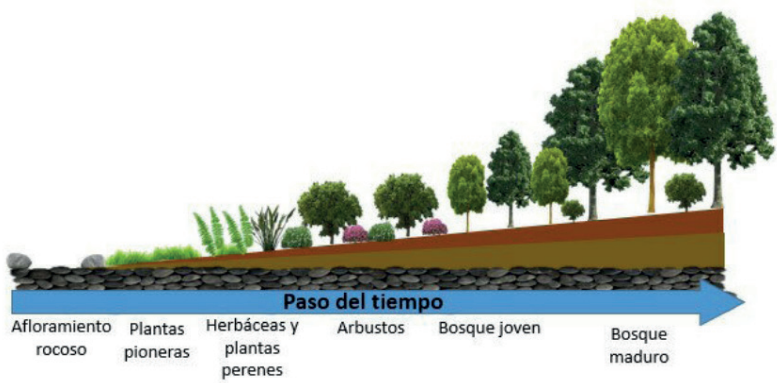


Figura 5.8. Representación esquemática de la sucesión ecológica (Flores et al., 2020).

Los procesos sucesionales ocurren tanto en comunidades terrestres como acuáticas, con respecto a los ambientes marinos, la colonización se lleva a cabo mediante la presencia de organismos como bacterias, micrófitas y macrófitas, que se adhieren a sustratos (duros o blandos) con condiciones favorables (ricos en compuestos que contengan nitrógeno y fósforo y, además de variables ambientales como salinidad, pH, temperatura y luz) a través de la producción de polímeros ricos en polisacáridos denominado biopelícula o biofilm, dando paso a la llegada de poliquetos, moluscos y crustáceos (macrofauna) logren proliferar a través de diferentes etapas seriales hasta que se llegue a un estado climax (Genzano *et al.*, 2017; Cházaro-Olvera *et al.*, 2020).

REFERENCIAS

Alcaraz-Ariza, F. J. (2013). *Ordenación y clasificación*. Universidad de Murcia.

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L.. (2006). *Ecology*. From individuals to ecosystems.

Chang, C. C. y Turner, B. L. (2019). Ecological succession in a changing world. *Journal of ecology*, *107*: 503 – 509. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132

Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. *American Scientist*, 38: 209-221

Fauth, J., E. Bernardo, J. Camara, M. Resetarits Jr., W. J. Van Buskirk y J. S. A. McCollum. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, *147*(2): 282-286. https://doi.org/10.1086/285850

Fisher, R. A., Corbert A. S. y Williams, C. B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology, 12*: 42-58. https://doi.org/10.2307/1411

Flores, G. J. G., Flores, R. A. G., Rivera, L. R. R. y Lomelí, Z. M. E. (2020). *Modelos ecológicos de ecosistemas tropicales con relación al impacto de incendios forestales*. Folleto técnico. Núm. 2 INIFAP-CIRPAC. Campo Experimental Centro-Altos de Jalisco, México. 64 p.

Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on Shannon formula. *The Journal of Theoretical Biology, 29*: 151–154. https://doi.org/10.1016/0022-5193(70)90124-4

Krebs, J. C. (1985). *Ecología: Estudio de la distribución y abundancia*. México: Harla.

Lchacalo, H. A. y Mizrahi, J. S.. (2004). *Ecología para ambientalistas*. Universidad Autónoma Metropolitana. División de Ciencias Básicas e Ingeniarla Departamento de Energía, 221 p.

MACarthur, R. H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 43: 293-295.

Matteucci, S. D. y A. Colma. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico Washington, EUA. 72 p.

Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100:65–75.

Pianka, E. R. (1974). Niche Overlap and Diffuse Competition. *Proceedings of the National Academy of Science, 7*:2141–2145. https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141

Preston, E. W. (1948). The commoness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.

Root, R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 17-350. https://doi.org/10.2307/1942327

Sanders, H. L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *American Scientist*, 102: 243-282. https://doi.org/10.1086/282541

Smith, C. H. 2007. Some Biogeographers, Evolutionists and Ecologists: Chrono-Biographical Sketches. http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/CLEM1874.htm

Soto, A.,Badii, M. H., Guillen, A., Acuña Zepeta, M. S.y Abreu, J. L. (2019). Meta-community: Concepts and Applications to Sustainability. *International Journal of Good Conscience*, 14(2): 302-315.

Walker, L. R. y Del Moral, R. (2011). Primary Succession. eLS. John Wiley & Sons, 1: 1 – 8.

Whittaker, R. H. (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42: 207-264.

Wilson, E. O. (1992). *The diversity of life*. Concepts and controversies in the Management of change. Norton & Company.

CAPITULO 6

LOS ECOSISTEMAS

Asela del Carmen Rodriguez-Varela

Edgar Peláez-Rodríguez

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia, el ser humano ha dependido del ambiente que le rodea para obtener los recursos necesarios para su supervivencia. Durante siglos, existió un equilibrio implícito entre sus necesidades y la disponibilidad de dichos recursos. Sin embargo, este balance se ha visto profundamente alterado, poniendo en riesgo no solo la permanencia de numerosas especies, sino también la propia viabilidad de la humanidad. Sin estrategias eficaces de manejo y conservación, resulta difícil concebir un sistema de aprovechamiento sostenible a largo plazo.

Para alcanzar dicho objetivo, es imprescindible comprender de manera clara los componentes de los sistemas naturales, así como su estructura y funcionamiento. Solo así es posible determinar el grado de modificación que pueden soportar, establecer estrategias de restauración y conservación, y diseñar tasas de explotación que permitan un uso óptimo sin comprometer su regeneración.

El estudio formal y sistemático de los sistemas naturales cobró especial relevancia a inicios del siglo XX. Fue en este periodo cuando el concepto de **ecosistema** se consolidó como una de las unidades fundamentales en los niveles de organización ecológica y como la base estructural de la biósfera. Este enfoque integrador ha permitido entender que los ecosistemas no son simples conjuntos de organismos y factores físicos, sino redes complejas de interacciones que sostienen la vida en el planeta.

A partir de esta perspectiva, resulta esencial profundizar en los elementos que conforman un ecosistema, las interacciones que determinan su dinámica y las funciones que desempeñan en la regulación de los procesos naturales. Comprender estas relaciones es la base para desarrollar estrategias de conservación y uso racional de los recursos, garantizando su permanencia para las generaciones futuras.

ORIGEN DEL CONCEPTO

Desde sus orígenes, el ser humano ha habitado los lugares con mayor disponibilidad de recursos naturales, sin llegar a comprender plenamente los patrones de distribución de las especies. Los naturalistas de los siglos XVII y XVIII fueron los primeros en observar dichos patrones, aunque su enfoque era principalmente espacial y estático. Solo a comienzos del siglo XX se incorporaron los aspectos temporales en el análisis de la distribución y dinámica de las comunidades biológicas (Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

En 1916, Frederic Clements propuso el concepto de sucesión ecológica, en el cual señaló que tanto la composición de las especies como la estructura de la comunidad cambian a lo largo del tiempo. Clements concebía las comunidades como superorganismos formados por poblaciones de plantas y animales que interactúan y responden de manera integrada a los gradientes ambientales (Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

Esta visión contrastó con la propuesta individualista de Henry Gleason (1926), quien sostuvo que las comunidades son el resultado de la coincidencia espacial de especies con distribuciones independientes. Es decir, que cada especie posee un patrón individual de distribución, y las comunidades no son más que la superposición de dichas distribuciones (Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

Ambas perspectivas enfatizaban distintos aspectos: Clements priorizaba la dinámica temporal, mientras Gleason se centraba en los patrones espaciales. Sin embargo, ninguno de los dos alcanzó un modelo ecológico que integrara espacio y tiempo de manera simultánea (O'Neill et al., 1986 citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

El equilibrio entre estas posturas comenzó a lograrse en 1935, cuando el botánico británico Arthur G. Tansley propuso el término ecosistema para designar la unidad integral conformada por una comunidad biótica y su ambiente físico, en interacción constante. Para Tansley, la distribución de las especies y su ensamblaje estaban fuertemente influidos por el ambiente asociado, de modo que la comunidad y el medio no podían entenderse por separado (Tansley, 1935).

Pocos años después, Raymond Lindeman (1942) amplió esta visión e introdujo el enfoque dinámico y funcional al estudio de los ecosistemas, definiéndolos como "*sistemas compuestos por procesos físico-químico-biológicos activos en una unidad espacio-temporal de cualquier magnitud*". Lindeman sentó así las bases de la ecología de sistemas, al resaltar el flujo de energía entre niveles tróficos y el papel de la materia en los ciclos biogeoquímicos.

Un análisis más detallado sobre la evolución del concepto de ecosistema y su influencia en el pensamiento ecológico puede consultarse en Golley (1993).

SIGNIFICADO DEL TÉRMINO

Etimológicamente, el término ecosistema proviene del griego *oikos* (casa, hogar) y del latín *systema* (conjunto o procedimiento), lo que literalmente significa "el sistema de nuestra casa" (Ashby, 1977; Silva, 2017). De esta manera, Tansley (1935) acuñó el concepto que unifica la visión biológica y física de los sistemas naturales.

De acuerdo con Jørgensen (2009), un ecosistema puede definirse como un conjunto de organismos de diferentes especies que interactúan con su medio dentro de un espacio y tiempo determinados. Aunque esta definición se asemeja al concepto de comunidad ecológica, el ecosistema se distingue porque además de la biota incluye los factores abióticos, los flujos de energía y los ciclos de materia que caracterizan a la biosfera (Paruelo y Batista, 2006).

En términos termodinámicos, un ecosistema es un sistema abierto que intercambia energía y materia con su entorno. Está compuesto por elementos bióticos (organismos vivos) y abióticos (factores físicos y químicos) que interactúan formando un todo coherente y autorregulado (Lévêque, 2003; Odum y Barrett, 2006; Chapin et al., 2011).

Los ecosistemas, producto de una larga evolución, reflejan los procesos de adaptación de las especies a sus ambientes, y su estudio integra disciplinas como la geoquímica, la hidrología y las ciencias atmosféricas (Yu et al., 2021).

La discusión sobre los ecosistemas también refleja las tensiones históricas entre los enfoques holísticos y reduccionistas en ecología. El enfoque organísmico, representado por Clements, concebía a las comunidades como sistemas cibernéticos autorregulados, mientras que el enfoque individualista, de Gleason, las consideraba asociaciones fortuitas de especies con distribuciones independientes (Jørgensen, 2009). Esta dicotomía se resolvió parcialmente con el concepto de ecosistema, que integra tanto los componentes biológicos como los físicos dentro de un sistema funcional y mensurable (Odum y Barrett, 2006).

En un contexto más contemporáneo, Scheiner y Willig (2008) propusieron una Teoría General de la Ecología en la revista Theoretical Ecology, en la cual el dominio de la ecología se define como el estudio de los patrones espaciales y temporales de la distribución y abundancia de los organismos, junto con sus causas y consecuencias. Estos autores sintetizan siete principios fundamentales:

a) La distribución de los organismos en el espacio y el tiempo es heterogénea.

b) Los organismos interactúan con su ambiente biótico y abiótico.

c) Las distribuciones y las interacciones dependen de contingencias históricas.

d) Las condiciones ambientales son heterogéneas en espacio y tiempo.

e) Los recursos son finitos y heterogéneos.

f) Todos los organismos son mortales.

g) Las propiedades ecológicas de las especies son producto de la evolución.

Estos principios sustentan la comprensión moderna de los ecosistemas como entidades dinámicas, autorreguladas y energéticamente abiertas, donde ocurren la transferencia de energía entre niveles tróficos, el ciclo del agua y los ciclos biogeoquímicos fundamentales para la vida en el planeta.

COMPONENTES DEL ECOSISTEMA

1. Introducción general: escalas, enfoques y niveles de análisis

El estudio de los ecosistemas requiere comprender la interacción entre los organismos vivos y su entorno en distintas escalas de tiempo y espacio. Los procesos ecológicos no ocurren de manera uniforme, sino que se expresan a diferentes niveles de organización biológica, desde el individuo hasta la biosfera, y bajo múltiples dimensiones espaciales y temporales (Chapin et al., 2002).

Para abordar esta complejidad, la ecología utiliza tres enfoques complementarios: el poblacional, que se centra en la dinámica de una sola especie; el comunitario, que analiza la estructura y composición de los conjuntos de especies que coexisten; y el ecosistémico, que integra la interacción entre los componentes bióticos y abióticos mediante el flujo de energía y el reciclaje de materia (Lugo y Morris, 1982; O'Neill et al., 1986).

En este último enfoque, los ecosistemas son concebidos como sistemas abiertos, caracterizados por intercambios constantes de energía y materia con su entorno, y por procesos autorregulados que determinan su estructura y funcionamiento.

2. El enfoque funcional del ecosistema: la contribución de Lindeman

El origen formal del concepto moderno de ecosistema se atribuye a Raymond Lindeman (1942), quien propuso analizar los lagos como unidades tróficas en las que la energía fluye a través de diferentes niveles: productores, consumidores y

descomponedores. Esta perspectiva sentó las bases del enfoque funcional, al destacar que la productividad y la transferencia de energía constituyen los procesos centrales que sostienen la organización ecológica.

Lindeman mostró que los ecosistemas no solo están compuestos por organismos y su ambiente físico, sino también por las interacciones energéticas y materiales que los vinculan. Su modelo permitió integrar la ecología en un marco cuantitativo, relacionando las tasas de producción y descomposición con la eficiencia ecológica, y estableció el vínculo entre estructura, función y sucesión ecológica.

3. Componentes estructurales del ecosistema

Desde un punto de vista estructural, todo ecosistema está conformado por dos grandes subsistemas interrelacionados: la biocenosis y el biotopo (Figura 6.1).

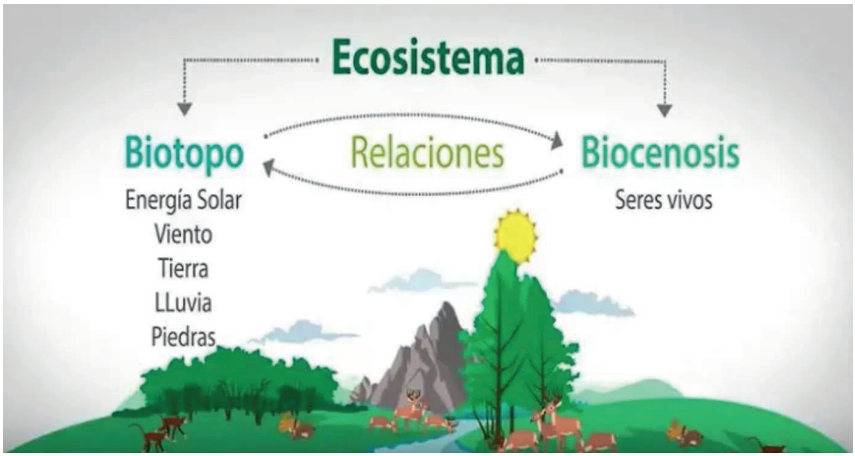


Figura 6.1. Ilustración de los elementos bióticos y abióticos de un ecosistema.

La biocenosis incluye a los organismos vivos (productores, consumidores y descomponedores) que interactúan mediante redes tróficas y relaciones ecológicas como la competencia, depredación, simbiosis o mutualismo. Por su parte, el biotopo corresponde al conjunto de factores físicos y químicos del medio, como la temperatura, la luz, el pH, la salinidad, la humedad y la disponibilidad de nutrientes, que determinan las condiciones ambientales donde se desarrollan las comunidades (Jørgensen, 2009; Hong et al., 2005) (Figura 6.2).

Ambos componentes conforman la base estructural sobre la cual se manifiestan los procesos ecológicos. La estructura refleja la disposición y abundancia relativa de los organismos, así como la heterogeneidad espacial del hábitat, mientras que la función está dada por los flujos de energía, el movimiento de materia y la interacción dinámica entre los subsistemas.



Figura 6.2. Concepción de los componentes de los ecosistemas (Tomado de Krebs, 2014).

4. Componentes funcionales del ecosistema

Los componentes funcionales del ecosistema se refieren a los procesos que aseguran su mantenimiento y desarrollo: el flujo de energía, el ciclo de los nutrientes y el ciclo del agua. Estos procesos determinan la productividad primaria, la transferencia trófica y la descomposición, constituyendo los mecanismos que permiten la transformación y reutilización de la materia en sistemas abiertos (Atlas y Bartha, 2002; Escobar y Maass, 2008).

El funcionamiento del ecosistema depende también de las escalas espaciales y temporales en las que ocurren estos procesos. Por ejemplo, la fotosíntesis y la respiración son procesos de corta duración, mientras que la formación de suelos o los cambios en la composición de especies pueden tardar siglos. La comprensión de esta dinámica multiescalar es esencial para interpretar la estabilidad, resiliencia y capacidad de respuesta de los ecosistemas ante perturbaciones naturales o antropogénicas (Figura 6.3).

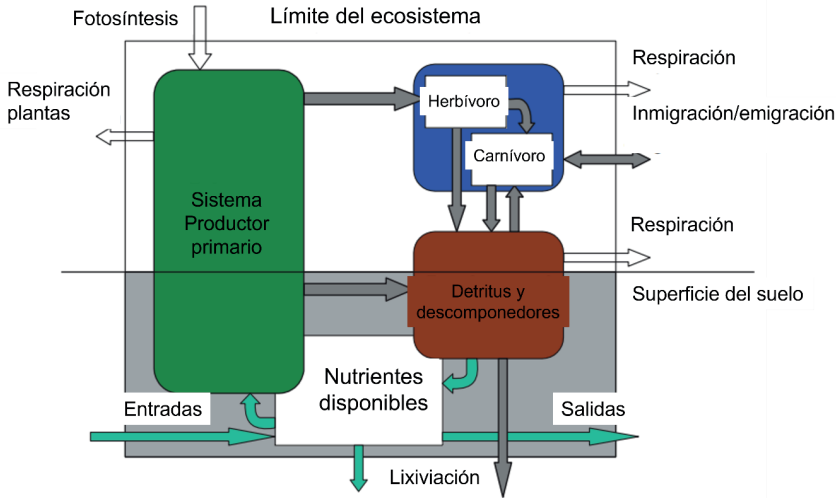


Figura 6.3. Ejemplo de las entradas y salidas de energía (flechas blancas), biomasa (líneas negras) y agua (líneas verde agua).(Tomado y modificado de Jørgensen, 2009).

5. Propiedades emergentes y jerarquía ecológica

La interacción continua entre los componentes estructurales y funcionales genera propiedades emergentes, como la estabilidad, la resiliencia y la productividad, que no pueden explicarse únicamente a partir de las partes individuales. Desde esta perspectiva, los ecosistemas presentan una organización jerárquica, donde cada nivel (población, comunidad, ecosistema y biosfera) se integra en un sistema mayor con propiedades nuevas y complejas (Odum y Barrett, 2006; Bermúdez, 2015).

En la dimensión espacial, la estructura ecosistémica se organiza tanto horizontalmente (biocenosis–biotopo) como verticalmente (niveles biológicos), configurando un entramado de relaciones que define la integridad ecológica.

Comprender estos componentes y sus interacciones permite no solo interpretar el funcionamiento de los sistemas naturales, sino también aplicar principios ecológicos al manejo sostenible de los recursos y la conservación de la biodiversidad.

Propiedades del ecosistema

Las propiedades emergentes de los ecosistemas son características que no pueden predecirse simplemente a partir del análisis aislado de sus componentes. Surgen de la interacción entre los elementos bióticos y abióticos que conforman el sistema, dando lugar a nuevas cualidades colectivas que reflejan su organización, estabilidad y funcionamiento (Odum y Barrett, 2006; Pérez-Vázquez, 2020). Comprender estas

propiedades es esencial para apreciar cómo los ecosistemas operan como unidades complejas y dinámicas, en las que la totalidad es más que la suma de sus partes.

De acuerdo con la Teoría General de Sistemas, propuesta por Ludwig von Bertalanffy entre las décadas de 1930 y 1960, las propiedades emergentes son resultado de la interacción entre los componentes o subsistemas, y constituyen cualidades nuevas que solo aparecen en el nivel de organización del sistema (Bertalanffy, 1968; Odum y Barrett, 2006). En el contexto ecológico, dichas propiedades se manifiestan como los patrones resultantes del flujo de energía, la circulación de materia y los procesos de autorregulación (Reuter et al., 2005). Entre las propiedades clásicamente asociadas a los ecosistemas se incluyen la productividad, la estabilidad, la diversidad, la estructura trófica y la dinámica de los ciclos biogeoquímicos (Miller y Spoolman, 2012; Pérez-Vázquez, 2020).

En este texto se retoma la propuesta de Maass y Martínez-Yrízar (1990), complementada con aportaciones de diversos autores, para describir las principales propiedades de los ecosistemas, que se presentan a continuación.

Son sistemas

Por definición, un sistema es un conjunto de elementos interrelacionados que funcionan como un todo. Un ecosistema es, por tanto, un sistema ecológico en el que los componentes bióticos y abióticos interactúan mediante flujos de energía y materia, generando una organización funcional y estructural específica. El término "ecosistema" proviene precisamente de la contracción de sistema ecológico, enfatizando la interdependencia entre sus partes.

Son sistemas abiertos

Los ecosistemas son sistemas abiertos, ya que mantienen entradas y salidas constantes de materia y energía. Lo que constituye una salida para un sistema puede representar una entrada para otro colindante. Además, los ecosistemas carecen de fronteras fijas; se transforman gradualmente según los gradientes ambientales que los conectan.

Lugo y Morris (1982) clasifican los sistemas ecológicos de acuerdo con su grado de apertura: algunos intercambian energía radiante pero no materia (por ejemplo, el Sol y la Tierra), otros intercambian ambos (como manglares y estuarios), y algunos intercambian materia, pero no energía radiante, como los ecosistemas de cuevas. Esta apertura garantiza el intercambio continuo entre sistemas vecinos, manteniendo la funcionalidad del conjunto (Jørgensen et al., 1999) (Figura 6.4).

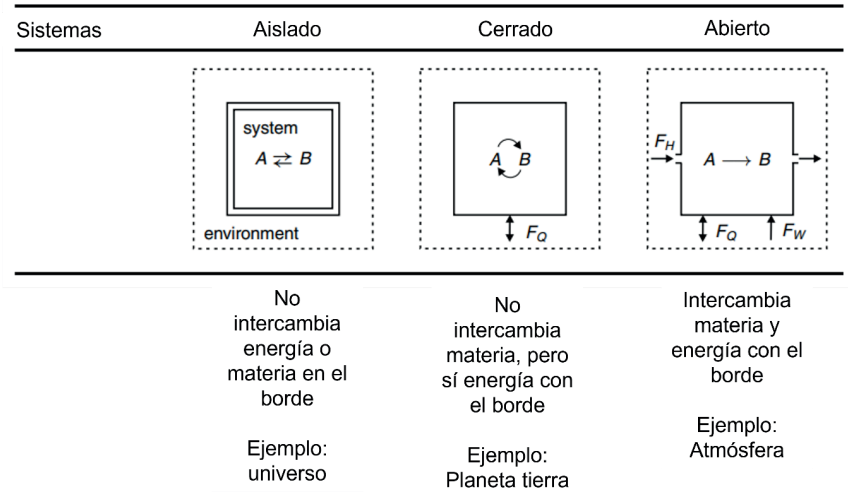


Figura 6.4. Descripción gráfica de un sistema abierto (Tomado y editado de Schaub y Turek, 2011).

Presentan componentes bióticos y abióticos

Todo ecosistema está constituido por componentes bióticos: los seres vivos que forman la biocenosis, y componentes abióticos: el medio físico o biotopo.

Los factores bióticos incluyen productores, consumidores y descomponedores; mientras que los abióticos comprenden el suelo, el agua, la atmósfera y los minerales. Algunos elementos, como el humus o la hojarasca, representan componentes de origen orgánico, mientras que otros, como las arcillas y las rocas, son de origen inorgánico. La interacción entre ambos tipos de componentes determina la estructura y el funcionamiento de cada ecosistema (Hong et al., 2005; Jørgensen, 2009).

Presentan mecanismos de retroalimentación

Los mecanismos de retroalimentación (feedback) son interacciones recíprocas entre los elementos del sistema que regulan su comportamiento. Cada componente puede existir en diferentes estados, y el estado resultante se determina por sus interacciones con los demás elementos.

Existen dos tipos principales de retroalimentación (Margalef, 1968, citado en Maass y Martínez-Yrízar, 1990):

- Retroalimentación negativa (estabilizadora): mantiene la constancia del sistema frente a perturbaciones, favoreciendo la homeostasis y el equilibrio dinámico.

- Retroalimentación positiva (desestabilizadora): amplifica los cambios y promueve la transformación del sistema, hasta alcanzar un nuevo estado de estabilidad.

La ausencia de mecanismos estabilizadores puede conducir al colapso del sistema, mientras que la existencia de mecanismos positivos garantiza su dinamismo, crecimiento y desarrollo (Stone y Weisburd, 1992).

Presentan interacciones

Los ecosistemas no poseen un controlador central, por lo que su funcionamiento depende de una red compleja de interacciones entre los organismos y su ambiente. Se distinguen dos subsistemas superpuestos (Odum, 1986, citado en Maass y Martínez-Yrízar, 1990):

- Un subsistema trófico o alimenticio, en el que fluyen la energía y la materia a través de las cadenas y redes tróficas.

- Un subsistema informacional, que regula dichos flujos mediante señales físicas y químicas (por ejemplo, sonidos, olores, hormonas o campos magnéticos) que coordinan los procesos ecológicos.

Estas interacciones permiten fenómenos como la germinación inducida por fuego, la migración estacional de aves según la duración del día o la delimitación de territorios por feromonas. La interconexión continua con sistemas vecinos refuerza el carácter abierto y autorregulado de los ecosistemas (Patten y Odum, 1981, citado en Maass y Martínez-Yrízar, 1990; Smith y Smith, 2001).

Mantienen una Estructura jerárquica

Los ecosistemas están estructurados jerárquicamente, lo que significa que los procesos ecológicos ocurren en distintos niveles de organización, desde genes y organismos hasta comunidades y biosfera y en diversas escalas espacio-temporales.

La teoría jerárquica de los ecosistemas propone analizar cada nivel de manera integrada, reconociendo que las propiedades emergentes de los niveles superiores no pueden explicarse únicamente por las de los inferiores (García, 2011). Esta organización jerárquica facilita la comprensión del orden, la estructura y las relaciones que gobiernan la complejidad ecológica (O'Neill et al., 1986).

Cambian en el tiempo

Los ecosistemas son dinámicos y están en constante transformación. La biota refleja el ambiente físico donde se desarrolla, y los cambios en el medio producen modificaciones en las comunidades biológicas. A su vez, los organismos influyen activamente sobre el entorno, generando un proceso continuo de acción y reacción.

Este proceso, conocido como sucesión ecológica, describe las variaciones en la composición y estructura del ecosistema a lo largo del tiempo (Patten, 1975, citado en Maass y Martínez-Yrízar, 1990; Flores-Garnica et al., 2020). Aunque el término "evolución ecológica" puede emplearse de manera metafórica, debe recordarse que la evolución genética actúa sobre individuos y poblaciones, no sobre sistemas (Pomeroy et al., 1988, citado en Maass y Martínez-Yrízar, 1990).

Poseen propiedades emergentes

Conforme los componentes del ecosistema se combinan en sistemas más complejos, surgen propiedades emergentes que no pueden atribuirse a los elementos individuales. Estas propiedades reflejan la organización sistémica del ecosistema y explican fenómenos como la productividad, la resiliencia, la diversidad biológica y la autorregulación.

Un ejemplo clásico es el del agua: sus propiedades químicas difieren radicalmente de las del oxígeno y el hidrógeno por separado. De manera análoga, los ecosistemas adquieren nuevas características a partir de la integración funcional de sus componentes (Odum, 1986, citado en Maass y Martínez-Yrízar, 1990). Cada nivel de organización ecológica posee sus propias propiedades emergentes, que serán analizadas con mayor detalle en las siguientes secciones.

La materia en un ecosistema

Todas las entradas biológicas requieren materia para su construcción y energía para realizar sus actividades o un trabajo (Phillipson, 1975). De manera general según Kato (1989), la biósfera es autosuficiente en términos de materia aunque no de energía, por lo que puede pensarse que la materia sigue un ciclo cerrado y más o menos cíclico, ya que un elemento circula en el ambiente de diversas formas orgánicas o inorgánicas, hasta que al ser incorporado por un ser vivo se integra al ciclo alimenticio pasando por varios organismos denominados globalmente pozas de intercambio, para ser posteriormente devuelto al ambiente denominado poza de depósito, donde cubre otro trayecto para iniciar nuevamente el ciclo (Figura 6.5).

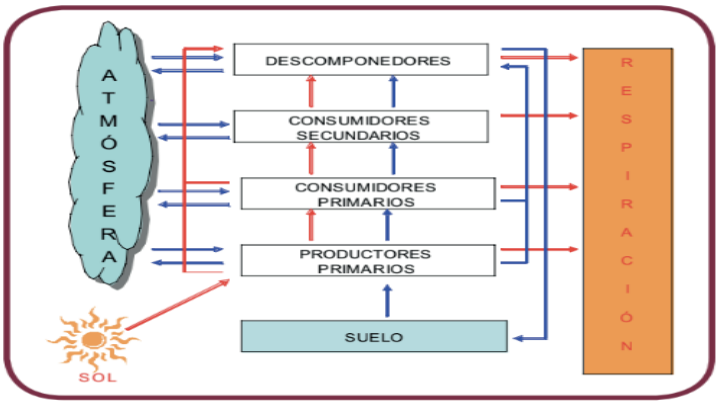


Figura 4.3 Esquema del movimiento de materia y energía en un ecosistema terrestre. Se observa que mientras la materia (flechas azules) se mueve a través de ciclos, la energía (flechas rojas) fluye una sola vez a través del ecosistema.

Figura 6.5. Ciclo de la materia. La materia en un ecosistema en un sistema cíclico cerrado (Tomado de Carabias et al. 2009).

Si este ciclo de materia se da a escala regional o supra-regional se denominan ciclos biogeoquímicos y cada uno tiene características particulares debido a los diferentes tiempos de residencia que permanecen en las pozas (Kato, 1989). Uno de los primeros investigadores que intentaron determinar la estructura de los ecosistemas a través de la definición de ciclos de materia, en este caso alimentarios fue realizado por Elton en 1927 al medir intercambios de materia (nitrógeno) entre los componentes tróficos, pero nunca consideró los requerimientos alimentarios en términos de calorías y flujos energéticos (Colinvaux, 1993).

Ciclos biogeoquÍmicos

El estudio de los ecosistemas requiere comprender los procesos que regulan los almacenes (depósitos) y flujos (movimientos) de materiales y energía entre sus componentes bióticos y abióticos. Desde la perspectiva de la ecología de ecosistemas, el objetivo central es explicar cómo estos flujos determinan la estructura, funcionalidad y productividad ecológica, permitiendo predecir la magnitud y dirección de los intercambios de materia y energía en el tiempo (Gurevitch et al., 2002). Los principales flujos y reservorios de una sustancia dentro de un sistema se conocen colectivamente como un ciclo, de modo que pueden representarse ciclos globales como el del

agua o ciclos locales como el del nitrógeno o el fósforo en un ecosistema forestal. La mayoría de los nutrientes esenciales para los organismos se reciclan mediante procesos biogeoquímicos, en los que intervienen reacciones tanto biológicas como químicas (Gurevitch et al., 2002).

Fundamentos de la biogeoquímica

Los ciclos biogeoquímicos, también denominados ciclos de nutrientes, describen el movimiento y transformación de los elementos químicos a través de diferentes compartimentos del planeta, atmósfera, hidrosfera, litosfera y biosfera (Carabias et al., 2009; Ha y Schleiger, 2024). Estos procesos garantizan la disponibilidad continua de elementos esenciales para las plantas, los animales y los microorganismos, sosteniendo la productividad y estabilidad ecológica (Figura 6.6).

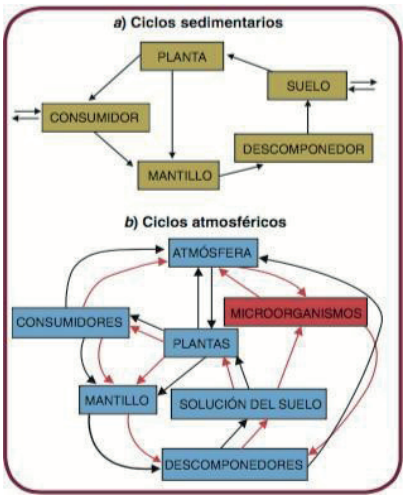


Figura 6.6. Ciclos biogeoquímicos generales (Tomado de Carabias et al., 2009).

La biogeoquímica, término acuñado por Vladimir Vernadsky en The Biosphere (1926), se consolidó como el campo que integra la biología, geología y química para estudiar las interacciones que vinculan los procesos abióticos con la vida (Barton y Northup, 2011; Madsen, 2011). Esta disciplina examina la composición química de la biosfera a través de los ciclos de nutrientes relevantes para la actividad biológica, los cuales mantienen el equilibrio químico global y permiten la persistencia de los ecosistemas. La biogeoquímica tiene, además, una dimensión aplicada, al servir como base para el manejo sostenible de ecosistemas y el aprovechamiento biotecnológico de los microorganismos, sustentado en avances de la genómica, genética y bioquímica enzimática (Madsen, 2011).

Tipos y dinámica de los ciclos biogeoquímicos

Los ciclos biogeoquímicos pueden clasificarse en dos tipos principales: atmosféricos y sedimentarios (Carabias et al., 2009).

Los ciclos atmosféricos o globales, también llamados gaseosos, implican la circulación de elementos en forma gaseosa a través de la biosfera, impulsados por corrientes de aire y procesos climáticos. En ellos se incluyen el agua, el carbono y el nitrógeno, cuyos movimientos son relativamente rápidos y conectan la atmósfera con los organismos vivos y los cuerpos de agua. En contraste, los ciclos sedimentarios o locales se caracterizan por el movimiento de elementos que permanecen confinados en el suelo o en los sedimentos, sin pasar por la atmósfera. Ejemplos representativos son los ciclos del calcio, fósforo, cloro y potasio, cuyo reciclaje ocurre principalmente por procesos de meteorización y descomposición.

La biosfera es una mezcla compleja y químicamente desequilibrada de materiales reducidos y oxidados. Este desequilibrio, originado hace aproximadamente 4 mil millones de años por el flujo constante de calor y materiales desde el núcleo terrestre, se mantiene gracias al ciclo de las rocas, que recicla los elementos entre zonas de subducción y surgimiento. La capa litosférica, aunque rica en elementos, constituye un reservorio de disponibilidad limitada para la biota. De ahí la relevancia de los procesos biogeoquímicos que liberan o fijan estos elementos, cerrando los circuitos de materia entre los subsistemas planetarios (Barton y Northup, 2011; Madsen, 2011).

Procesos de transformación y papel de los microorganismos

Los ciclos biogeoquímicos implican tanto transformaciones físicas (solubilización, precipitación, volatilización, fijación) como químicas y biológicas (biosíntesis, oxidación-reducción, biodegradación) (Atlas y Bartha, 2002). En conjunto, estos procesos permiten el movimiento de los nutrientes desde un compartimento a otro, como del suelo a la atmósfera o a los cuerpos de agua.

Los microorganismos desempeñan un papel esencial en estas transformaciones. Bacterias y arqueas poseen una gran diversidad metabólica y fisiológica que les permite intervenir en la mineralización, fijación, reducción y oxidación de nutrientes, asegurando la continuidad de los ciclos (Atlas y Bartha, 2002; Madsen, 2011). Los microorganismos heterótrofos obtienen energía al degradar compuestos orgánicos, mientras que los quimiolitótrofos la derivan de compuestos inorgánicos, como azufre y nitrógeno. Asimismo, algunas transformaciones ocurren de manera abiótica, como la fijación de nitrógeno atmosférico por descargas eléctricas, que produce óxidos de nitrógeno (Paul, 2015).

Desde una perspectiva ecosistémica, los procesos microbianos determinan la productividad potencial de un ecosistema, ya que regulan la disponibilidad de nutrientes para las plantas y, en consecuencia, para los consumidores superiores (Atlas y Bartha, 2002; Bowman, 2017). La descomposición de materia orgánica y el reciclado de nutrientes enlazan los mecanismos de regulación trófica tipo top-down y bottom-up, asegurando el cierre del ciclo energético (Leroux y Loreau, 2015).

Elementos biogénicos y velocidad de reciclaje

La biogeoquímica parte del principio de que la composición química de la vida refleja la del Universo. Seis elementos, hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno, fósforo y azufre son considerados biogénicos y constituyen aproximadamente el 95% de la masa viva (Schlesinger y Bernhardt, 2020). Además, al menos 25 elementos adicionales son esenciales para una o más formas de vida. La abundancia cósmica de los elementos es muy diferente a la abundancia de los elementos en los organismos y aunque todos ellos presentan una composición química muy similar, no tienen las mismas cantidades y requerimientos, por lo que se dice que la vida es un conjunto de muchos elementos en solución (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Abundancia relativa de los principales elementos. Datos como porcentaje en peso seco (tomado de Colinvaux, 1993).

ELEMENTO	HUMANO ADULTO	ALFALFA	ATMÓSFERA SOLAR	TIERRA TOTAL	CORTEZA TERRESTRE	AGUA MARINA
Hidrógeno	6.60	5.54	53.0	traza	0.14	10.8
Helio	-	-	42.0	traza	0.00000003	5.0×10^{-11}
Boro	-	-	traza	traza	0.0003	0.0005
Carbón	48.43	45.37	0.012	traza	0.03	0.003
Nitrógeno	12.85	3.30	0.031	traza	0.005	0.00005
Oxígeno	23.70	41.04	4.7	28.0	46.6	87.5
Sodio	0.65	0.16	0.0024	0.14	2.8	1.05
Magnesio	-	-	0.043	17.0	2.1	0.13
Aluminio	-	-	0.0031	0.4	8.1	0.000001
Sílice	-	-	0.029	13.0	27.7	0.0003
Fósforo	1.58	0.28	traza	0.03	0.12	0.000007
Azufre	1.60	0.44	0.014	2.7	0.05	0.09
Cloro	0.45	0.28	traza	traza	0.02	1.90
Potasio	0.55	0.91	0.00033	0.07	2.6	0.04
Calcio	3.45	2.31	0.0036	0.61	3.6	0.04
Vanadio	-	-	0.000031	traza	0.02	0.0000002
Manganeso	0.10	0.33	0.00086	0.09	0.10	0.0000002

Hierro	-	-	0.167	35.0	5.0	0.000001
Cobalto	-	-	0.00034	0.20	0.002	0.00000005
Níquel	-	-	0.0029	2.7	0.01	0.0000002
Cobre	-	-	0.000058	traza	0.01	0.0000003
Zinc	-	-	0.00021	traza	0.01	0.000001
Molibdeno	-	-	traza	traza	0.0015	0.000001
Iodo	-	-	traza	traza	0.00003	0.000006

La velocidad de reciclaje de cada elemento es proporcional a su abundancia en la biomasa. Los elementos biogénicos se reciclan rápidamente, mientras que los elementos secundarios (Mg, K, Na, halógenos) y los traza (B, Co, Cr, Cu, Mo, Ni, Se, Sn, V, Zn) presentan ciclos más lentos. Algunos elementos traza como Fe, Mn, Ca y Si tienen, sin embargo, reciclajes intensos debido a su papel estructural en esqueletos y exoesqueletos de organismos marinos y terrestres (Barton y Northup, 2011). Incluso elementos no esenciales o tóxicos, como el mercurio o el cesio, participan en procesos de reciclaje mediante transformaciones microbianas, como la metilación biológica (Atlas y Bartha, 2002).

Relevancia ecológica y ambiental

Cada ciclo biogeoquímico es un sistema dinámico de entrada, almacenamiento y salida de nutrientes, donde los procesos de meteorización, lixiviación, escorrentía y descomposición determinan la redistribución de materiales (Bosco et al., 2004). En los ecosistemas terrestres, estos procesos se organizan jerárquicamente en ciclos geoquímicos (externos) y bioquímicos (internos o de retranslocación), que aseguran la circulación de los nutrientes desde la roca madre hasta la biomasa y de regreso al suelo (Winckler et al., 1999; Oxford-Complutense, 2000).

El conocimiento de los ciclos biogeoquímicos es esencial para entender la homeostasis ecosistémica, pues garantizan el equilibrio funcional y la permanencia de los sistemas naturales (Dajoz y Leiva, 2003). Estos ciclos mantienen los flujos de energía y materia que sostienen la vida, al mismo tiempo que amortiguan los impactos de disturbios naturales y antropogénicos.

Sin embargo, las actividades humanas han alterado significativamente la velocidad y magnitud de estos ciclos. La industrialización y el uso intensivo de fertilizantes han duplicado el flujo global de nitrógeno desde la época preindustrial (Galloway et al., 2008), modificando la estructura trófica, la composición de comunidades y la capacidad de resiliencia de los ecosistemas.

En suma, los ciclos biogeoquímicos constituyen la base funcional de los ecosistemas al integrar la materia viva y no viva en un flujo continuo de energía y nutrientes. Estos procesos no solo sostienen la productividad primaria y la diversidad biológica, sino que también regulan el clima, la composición atmosférica y la estabilidad del planeta. Su comprensión es esencial para el manejo y conservación de los ecosistemas, así como para prever los efectos del cambio global sobre la biosfera.

Ciclo hidrológico

El ciclo del agua o ciclo hidrológico constituye uno de los procesos más fundamentales para el mantenimiento de la vida en la Tierra. A través de él, el agua circula de manera continua entre la hidrosfera, la atmósfera, la litosfera y la biosfera, modificando su estado físico (sólido, líquido o gaseoso) y asegurando el equilibrio térmico y ecológico del planeta (PNUMA, 2010) (Figura 6.7). Comprender sus mecanismos y dinámicas es esencial para interpretar la regulación climática, la productividad biológica y la conectividad entre los ecosistemas acuáticos y terrestres.

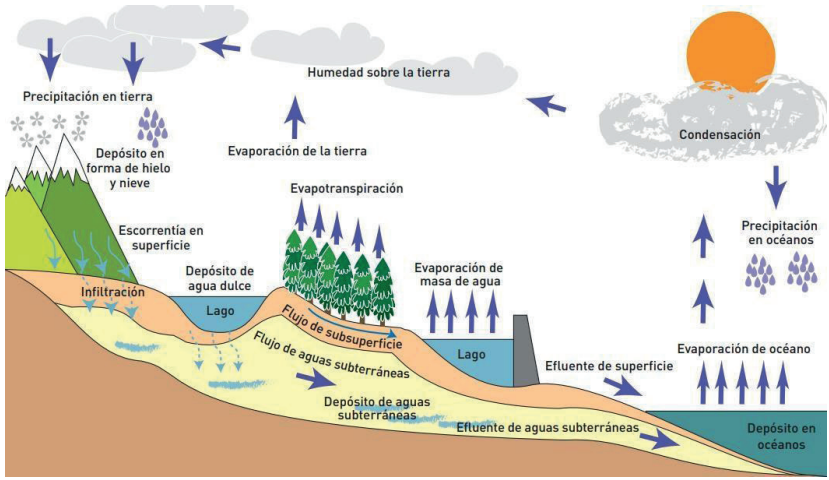


Figura 6.7. Ciclo del agua. Tomado de PNUMA (2010).

Distribución y reservorios del agua en la Tierra

De acuerdo con Gurevitch et al. (2002) y Carabias et al. (2009), el agua se distribuye de forma desigual entre cinco grandes reservorios:

1. Océanos y mares, que contienen cerca del 97% del agua del planeta.

2. Glaciares y casquetes polares, que almacenan alrededor del 2% en estado sólido.

3. Aguas subterráneas, localizadas en acuíferos que regulan la disponibilidad de agua dulce.

4. Aguas continentales superficiales, como ríos, lagos, lagunas y humedales.

5. Atmósfera, que contiene una pequeña fracción en forma de vapor, pero de gran importancia ecológica.

Adicionalmente, una parte del agua se encuentra atrapada en las capas profundas de la litosfera, incorporándose lentamente a la biosfera mediante procesos geotérmicos y emanaciones volcánicas (Figura 6.8).

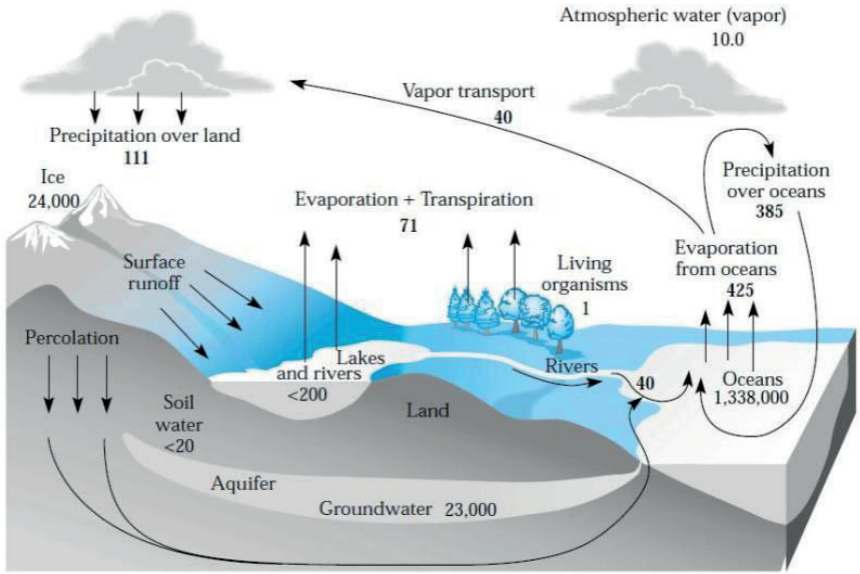


Figura 6.8. Ciclo global del agua (Tomado de Gurevitch et al., 2002).

Volumen y porcentaje de estos reservorios se observan en la Tabla 6.2.

Tabla 6.2. Reservorios de agua en la biósfera. Volumen y porcentaje de los reservorios de agua presentes en la Tierra (Tomado de Colinvaux, 1993).

RESERVORIO	VOLUMEN DE AGUA (x 10^6 km^3)	% TOTAL
Océanos	1322.0	97.21
Glaciares	29.2	2.15
Agua subterránea	8.4	0.62
Aguas negras	0.067	0.005
Lagos	0.125	0.009
Mares internos y lagos salinos	0.104	0.008
Ríos y arroyos	0.001	0.0001
Atmósfera (nubes y vapor)	0.013	0.001

El vapor de agua atmosférico y la humedad del aire

El aire atmosférico nunca está completamente seco, sino que siempre contiene cierta proporción de vapor de agua proveniente principalmente de la evaporación oceánica (Cifuentes et al., 1986). La humedad atmosférica varía de un punto a otro del planeta: alcanza sus valores máximos sobre las regiones ecuatoriales oceánicas, mientras que presenta los mínimos en los desiertos, donde el agua superficial es escasa.

Los vientos desempeñan un papel fundamental, ya que mezclan las capas de aire seco y húmedo, transportando el vapor de agua lejos de su lugar de origen y dando lugar a masas de aire con diferente contenido de humedad. Este intercambio constituye la base de la circulación general atmosférica, la cual redistribuye el vapor de agua a escala global (Figura 6.9).

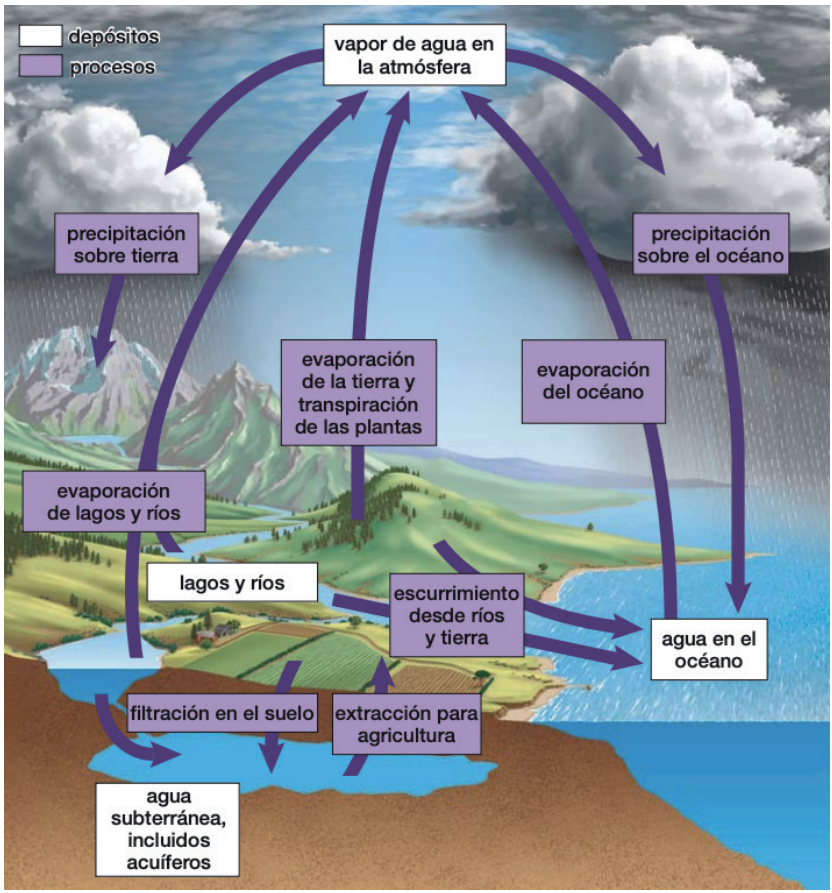


Figura 6.9. Ciclo global del agua (Tomado de Audesirk et al. 2013).

Etapas del ciclo hidrológico

El ciclo del agua comprende, de manera general, cinco etapas interconectadas (PNUMA, 2010):

1. Evaporación y transpiración

La evaporación es el proceso mediante el cual el agua superficial se transforma en vapor por acción de la energía solar. Este fenómeno es más intenso cuanto mayor es la temperatura, la radiación solar y la agitación del aire (Cifuentes et al., 1986). Así, las regiones ecuatoriales de los océanos pueden evaporar hasta dos metros de agua al año, mientras que en el Mar Mediterráneo la cifra alcanza aproximadamente 1.5 metros. En contraste, en las zonas polares la evaporación es mínima.

Además de las diferencias latitudinales, la evaporación también presenta variaciones longitudinales; por ejemplo, sobre la Corriente del Golfo, en el Atlántico occidental, la evaporación es casi el doble de la registrada frente a Europa, a la misma latitud (Cifuentes et al., 1986). Se estima que el promedio anual de evaporación de todos los océanos es de 97.3 cm de espesor.

Este proceso no solo impulsa el ciclo hidrológico, sino que también modera la temperatura superficial de los océanos, pues el cambio de fase del agua absorbe una gran cantidad de energía solar. La evaporación, además, aumenta la salinidad marina, ya que concentra las sales disueltas, contrarrestando el efecto diluyente de la precipitación (Cifuentes et al., 1986).

La transpiración vegetal, por su parte, libera agua hacia la atmósfera a través de los estomas de las hojas. En conjunto, la evapotranspiración constituye la principal fuente de vapor de agua atmosférico (Carabias et al., 2009). Las plantas, y en menor medida los animales y los seres humanos, tienen así la capacidad de modificar local y globalmente el ciclo del agua (Gurevitch et al., 2002) (Figura 6.10).

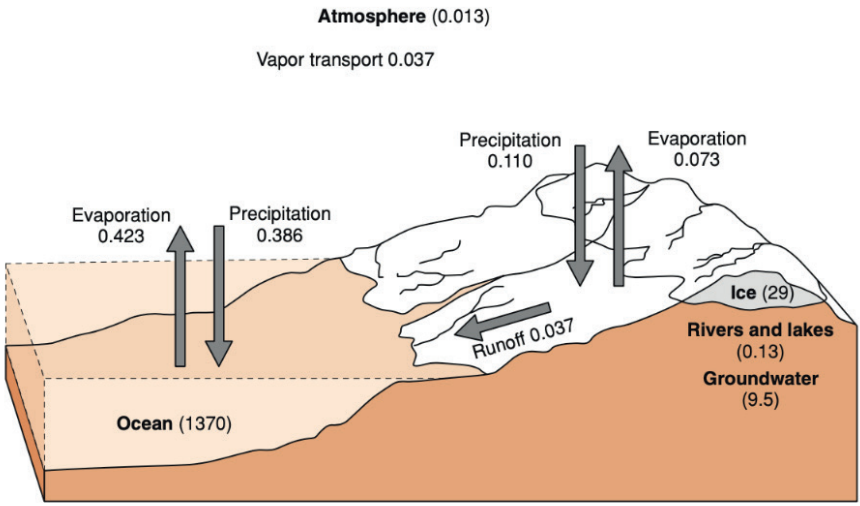


Figura 6.10. Ciclo hidrológico.

2. Condensación y formación de nubes

Al ascender en la atmósfera, el vapor de agua se enfría y condensa en diminutas gotas que forman las nubes. Este fenómeno ocurre cuando las masas de aire húmedo marítimo entran en contacto con masas de aire frío de origen continental (Cifuentes et al., 1986). Las nubes pueden alcanzar un espesor aproximado de un kilómetro, formando un "mar de nubes" perceptible desde altitudes elevadas.

La niebla representa otra forma de condensación, cuando las masas de aire saturadas de humedad contactan con la superficie fría de la tierra o del mar, reduciendo la visibilidad. Este fenómeno es común en zonas costeras o en valles durante noches frías tras días cálidos.

3. Precipitación

A medida que las gotas en las nubes se agrupan y aumentan su peso, caen por efecto de la gravedad, generando lluvia, nieve o granizo según las condiciones térmicas. Se calcula una precipitación media global de 89.7 cm por año, con un diámetro promedio de gotas de 2 mm (Cifuentes et al., 1986). Las lluvias más intensas suelen tener gotas de mayor tamaño y duración más breve.

La topografía influye de manera decisiva: las montañas obligan a ascender las masas de aire húmedo, lo que causa su enfriamiento y la consecuente condensación y precipitación (efecto orográfico). No obstante, existen zonas con alta nubosidad, pero escasa lluvia, generando condiciones de sequía.

La precipitación oceánica varía también según la latitud y la extensión de cada océano, siendo mayor en el Pacífico, intermedia en el Índico y menor en el Atlántico. En general, alcanza su máximo en las zonas subecuatoriales de ambos hemisferios (Cifuentes et al., 1986).

4. Escorrentía y circulación superficial

El agua que alcanza la superficie terrestre puede escurrir sobre el terreno formando arroyos, ríos y torrentes que transportan sedimentos y solutos hacia el mar. Se estima que la red fluvial mundial tiene una longitud conjunta superior a 130,000 km, y que las corrientes principales descargan aproximadamente 13,000 millones de m^3 de agua por hora hacia los océanos (Cifuentes et al., 1986). Durante este trayecto, el agua disuelve minerales y arrastra materiales que se sedimentan posteriormente en los fondos oceánicos, reintegrándose al ciclo.

5. Infiltración y almacenamiento subterráneo

Una fracción del agua precipitada se infiltra en el suelo, alimentando los acuíferos que constituyen reservas naturales de agua dulce. Estos depósitos subterráneos emergen a la superficie a través de manantiales, de los cuales se abastecen plantas, animales y seres humanos (Cifuentes et al., 1986). Otra parte del agua infiltrada vuelve a la atmósfera mediante evaporación o transpiración, cerrando el ciclo (Figura 6.11).

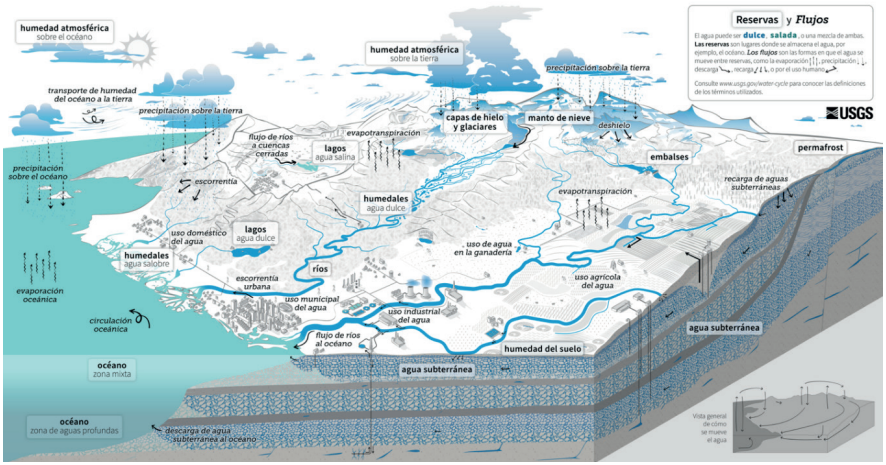


Figura 6.11. Ciclo hidrológico. Principales mecanismos y rutas en tierra y agua (Tomado de *United States Geological Survey*, 2019).

Intercambio global de agua y balance energético

Se calcula que alrededor de 10 billones de toneladas de vapor de agua se mueven constantemente en la atmósfera por acción del viento; de ellas, un billón precipita sobre la Tierra cada día, mientras que otro billón se evapora nuevamente desde los océanos (Cifuentes et al., 1986). Esto implica que el tiempo de renovación del vapor atmosférico es de aproximadamente 10 días, lo que refleja la alta dinámica del sistema hidrológico global.

Variabilidad regional y papel ecológico de la vegetación

El ciclo del agua no es homogéneo en todas las regiones. Por ejemplo, en la Cuenca del Amazonas, entre un cuarto y la mitad de la precipitación proviene de la evapotranspiración del propio bosque, demostrando la capacidad autorreguladora de los ecosistemas tropicales (Eltahir y Bras, 1994). La pérdida de cobertura vegetal altera profundamente este equilibrio, reduciendo la humedad atmosférica, aumentando la escorrentía superficial y afectando los regímenes de precipitación locales.

Importancia ecológica y climática del ciclo hidrológico

El ciclo hidrológico constituye el motor físico y biogeoquímico de la biosfera, ya que:

- Regula la disponibilidad de agua dulce para los ecosistemas y las sociedades humanas.
- Controla la temperatura y la humedad del planeta mediante los flujos de energía latente.
- Transporta nutrientes, sedimentos y materia orgánica, promoviendo la productividad y fertilidad de los suelos.
- Influye en la estructura y dinámica de los ecosistemas acuáticos y terrestres.

Cualquier alteración de este ciclo, ya sea por cambio climático, deforestación, urbanización o sobreexplotación de acuíferos, modifica los patrones de precipitación y evapotranspiración, con impactos directos sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Carabias et al., 2009).

Ciclo del Nitrógeno

El nitrógeno constituye el elemento más abundante de la atmósfera terrestre, representando aproximadamente el 78 % de sus gases. Este reservorio atmosférico funciona como una gran fuente potencial de nitrógeno para los organismos capaces de fijarlo biológicamente (Krebs, 1994). A pesar de su abundancia, el nitrógeno atmosférico se encuentra en forma diatómica (N_2), una molécula con un triple enlace covalente sumamente estable, lo que la hace inaccesible para la mayoría de los organismos vivos (Carabias et al., 2009). Solo ciertos microorganismos especializados pueden romper dicho enlace y convertir el nitrógeno en formas químicas asimilables, desempeñando así un papel fundamental en la productividad de los ecosistemas.

El nitrógeno es un componente esencial de proteínas, aminoácidos, clorofila, ácidos nucleicos y coenzimas, por lo que resulta indispensable para el crecimiento y desarrollo de plantas, animales y microorganismos (Emmel, 1975; Smith, 1990). Sin embargo, su disponibilidad biológica en los ecosistemas naturales suele ser baja, convirtiéndose en un factor limitante para la productividad primaria (Binkley, 1993). Casi todo el nitrógeno aprovechable por las plantas proviene de la actividad bacteriana y algal del suelo, mediante la transformación del nitrógeno molecular (N_2) en compuestos reducidos u oxidados (Figura 6.12) (Colinvaux, 1993).

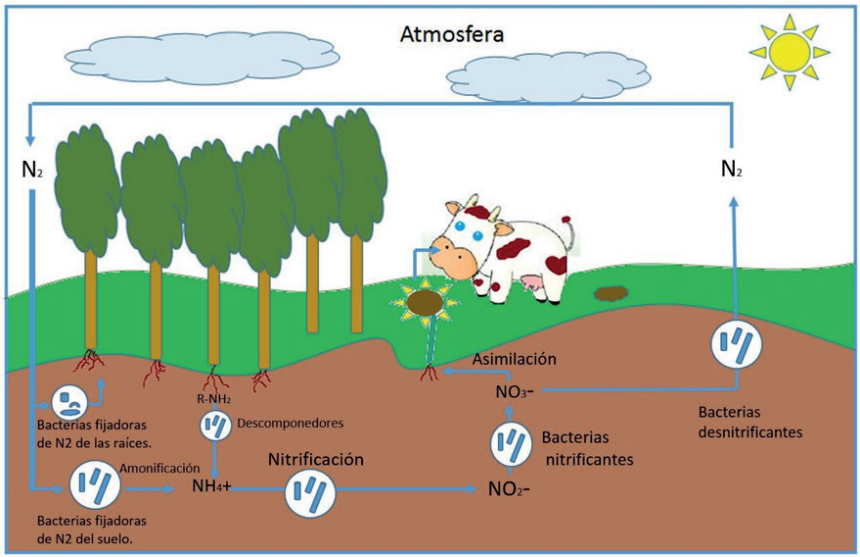


Figura 6.12. Resumen gráfico del ciclo del nitrógeno (Tomado de Roji, 2016).

Reservorios y dinámica general del ciclo

El ciclo del nitrógeno comprende la circulación de este elemento entre la atmósfera, la biosfera, la hidrosfera y la litosfera, mediante una serie de procesos microbianos y fisicoquímicos. Los principales reservorios incluyen la atmósfera (en forma de N_2), el suelo y los sedimentos (donde se acumulan nitratos, nitritos y amonio), y la biomasa viva y muerta (conteniendo nitrógeno orgánico). El ciclo es complejo y depende de la interacción entre organismos fijadores, nitrificantes y desnitrificantes, que capturan, transforman y liberan el nitrógeno de nuevo a la atmósfera (Corrales-Ramírez et al., 2017) (Figura 6.13).

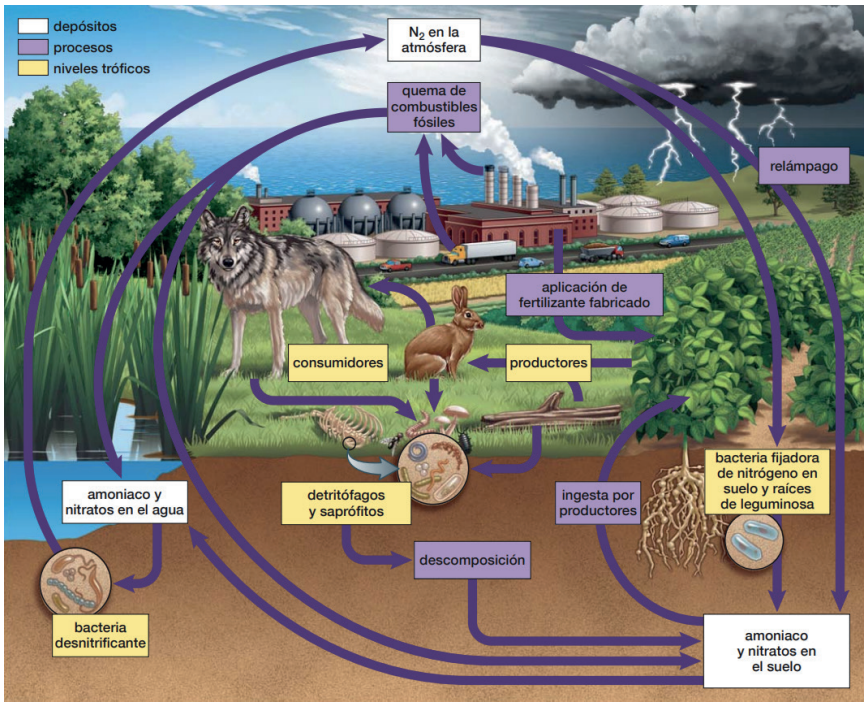


Figura 6.13. Resumen gráfico del ciclo del nitrógeno (Tomado de Audesirk et al. 2013).

Etapas principales del ciclo

1. Fijación del nitrógeno

La fijación del nitrógeno es el proceso mediante el cual el nitrógeno atmosférico (N_2) se transforma en amonio (NH_4^+) o nitratos (NO_3^-), formas químicas que las plantas pueden asimilar. Existen tres mecanismos principales de fijación (Ha y Schleiger, 2024):

• **a) Fijación atmosférica o abiótica**: La energía de los rayos descompone las moléculas de N_2, permitiendo que los átomos se combinen con oxígeno para formar óxidos de nitrógeno. Estos se disuelven en el agua de lluvia, generando nitratos que se incorporan al suelo. Se estima que este mecanismo aporta entre 5 % y 8 % del nitrógeno total fijado anualmente.

• **b) Fijación industrial**: Bajo condiciones de alta presión y temperatura (≈ 600 °C), el nitrógeno se combina con hidrógeno para formar amoníaco (NH_3) mediante el proceso Haber-Bosch. Este amoníaco se utiliza como fertilizante o se transforma en urea y nitrato de amonio (NH_4NO_3), siendo hoy una fuente dominante de nitrógeno reactivo en los ecosistemas agrícolas (Ha y Schleiger, 2024).

• **c) Fijación biológica**: Llevada a cabo por bacterias y cianobacterias, tanto de vida libre como en simbiosis con plantas (especialmente leguminosas). Microorganismos como *Rhizobium*, *Azotobacter* y *Clostridium* fijan el nitrógeno y lo transforman en amonio, el cual se incorpora en compuestos orgánicos como aminoácidos y proteínas (Colinvaux, 1993; Carabias et al., 2009). En ambientes semiacuáticos, las cianobacterias desempeñan un papel crucial en la fertilidad de los arrozales y humedales tropicales.

$$RNH_2 + H_2O \xrightarrow{hidrolisis} R - OH + CO_2 + NH_3$$
$$NH_3 + H_2CO_3 \rightarrow (NH_4)_2CO_3 \leftrightarrow 2NH_4 + CO_3$$

2. Amonificación o mineralización

La amonificación consiste en la conversión del nitrógeno orgánico, procedente de la descomposición de restos vegetales y animales, en amoníaco (NH_3) o ion amonio (NH_4^+). Este proceso es llevado a cabo por microorganismos descomponedores, que degradan proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos y otros compuestos nitrogenados (Colinvaux, 1993).

El amonio resultante puede:

- Ser absorbido directamente por algunas plantas,
- Fijarse temporalmente a las arcillas del suelo, o
- Perderse por volatilización, especialmente en suelos alcalinos o mal drenados.

Aunque el amoníaco es tóxico para muchos vegetales, constituye un paso indispensable para la continuidad del ciclo (Krebs, 1994).

3. Nitrificación

La nitrificación es un proceso biológico aeróbico mediante el cual el amonio (NH_4^+) se oxida a nitrito (NO_2^-) y posteriormente a nitrato (NO_3^-), gracias a la acción sucesiva de bacterias quimioautótrofas como *Nitrosomonas* y *Nitrobacter*. Los nitratos generados representan la forma más asimilable de nitrógeno para las plantas, y su disponibilidad depende de factores edáficos como la aireación, humedad, pH y temperatura (óptima entre 26 °C y 32 °C) (Colinvaux, 1993).

Sin embargo, los nitratos son altamente solubles, por lo que se pierden con facilidad mediante lixiviación, especialmente en suelos húmedos o en ecosistemas agrícolas con uso intensivo de fertilizantes. Durante este proceso también puede liberarse óxido nitroso (N_2O), un gas de efecto invernadero con alto potencial de calentamiento global (Valverde et al., 2005).

$$NH_4 + O_2 \rightarrow NO_2 + H_2O + H^+ (Nitrosomonas)$$
$$NO_2 + O_2 \rightarrow NO_3 (Nitrobacter)$$

4. Asimilación

Las plantas asimilan el nitrógeno en forma de nitratos (NO_3^-) o amonio (NH_4^+), que son incorporados en aminoácidos, proteínas y ácidos nucleicos. Los consumidores obtienen nitrógeno al alimentarse de plantas u otros animales, transfiriendo así este elemento a lo largo de las redes tróficas (Emmel, 1975; Smith, 1990).

5. Desnitrificación

Finalmente, el nitrógeno retorna a la atmósfera mediante el proceso de desnitrificación, en el cual bacterias anaerobias, principalmente *Pseudomonas* y *Actinomyces,* reducen los nitratos (NO_3^-) a compuestos gaseosos como N_2 y N_2O (Corrales-Ramírez et al., 2017). Este proceso cierra el ciclo y regula la disponibilidad global de nitrógeno en los ecosistemas.

$$HNO_3 \rightarrow HNO_2 + O_2 \uparrow \rightarrow N_2O + O_2 \uparrow + H_2O \downarrow \rightarrow N_2 + O_2 \uparrow \rightarrow NO$$
$$H - NO_2 + CO(NH_2) \rightarrow CO_2 + H_2O + N_2 \uparrow$$

Importancia ecológica y alteraciones antrópicas

El ciclo del nitrógeno es esencial para mantener la productividad primaria y la estabilidad trófica de los ecosistemas terrestres y acuáticos. En los ambientes marinos, los compuestos nitrogenados generados por bacterias o por descomposición tienden a acumularse en los sedimentos del fondo oceánico. Con el tiempo geológico, estos pueden reincorporarse a la superficie terrestre por procesos de levantamiento tectónico, contribuyendo al reciclaje a largo plazo del nitrógeno (Ha y Schleiger, 2024) (Figura 6.14).

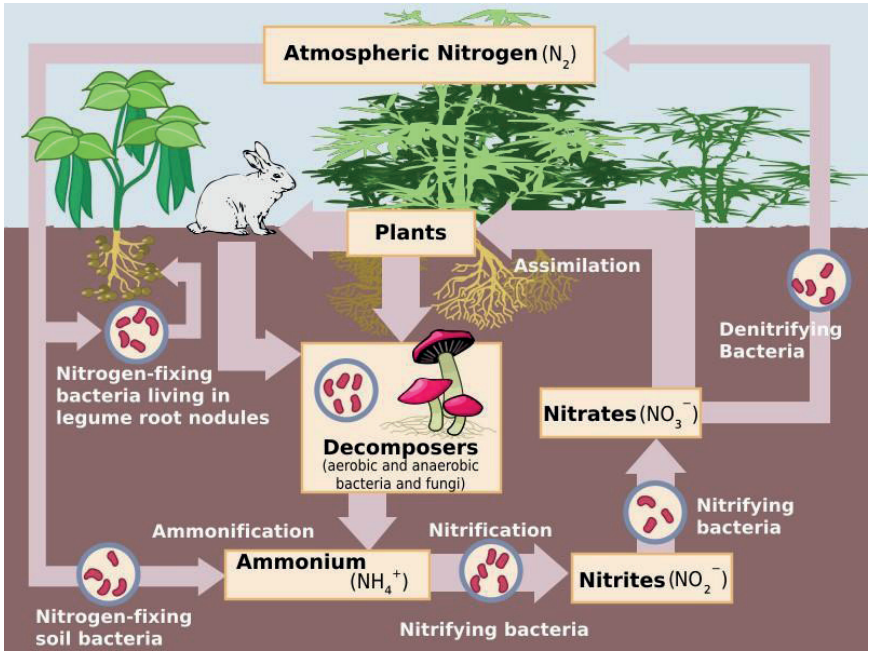


Figura 6.14. En el ciclo del nitrógeno, las bacterias fijadoras de nitrógeno en el suelo o en los nódulos de las raíces de las leguminosas convierten el gas nitrógeno (N2) de la atmósfera en ion amonio ($NH4^+$) (Tomado de Ha y Schleiger 2024).

No obstante, la intervención humana ha modificado profundamente este equilibrio natural. El uso extensivo de fertilizantes nitrogenados industriales, la quema de combustibles fósiles y las emisiones ganaderas han incrementado la cantidad de nitrógeno reactivo en la biosfera, lo que provoca eutrofización de ecosistemas acuáticos, acidificación de los suelos y perturbación de comunidades biológicas (Falkowski, 2000).

En síntesis, el nitrógeno circula entre los componentes bióticos y abióticos del planeta a través de una secuencia de transformaciones mediadas por microorganismos, que incluyen la fijación, amonificación, nitrificación, asimilación y desnitrificación. Su compleja dinámica convierte al nitrógeno en un elemento clave para el funcionamiento y resiliencia de los ecosistemas, así como en un indicador crítico de los impactos humanos sobre los ciclos biogeoquímicos globales (Figura 6.15).

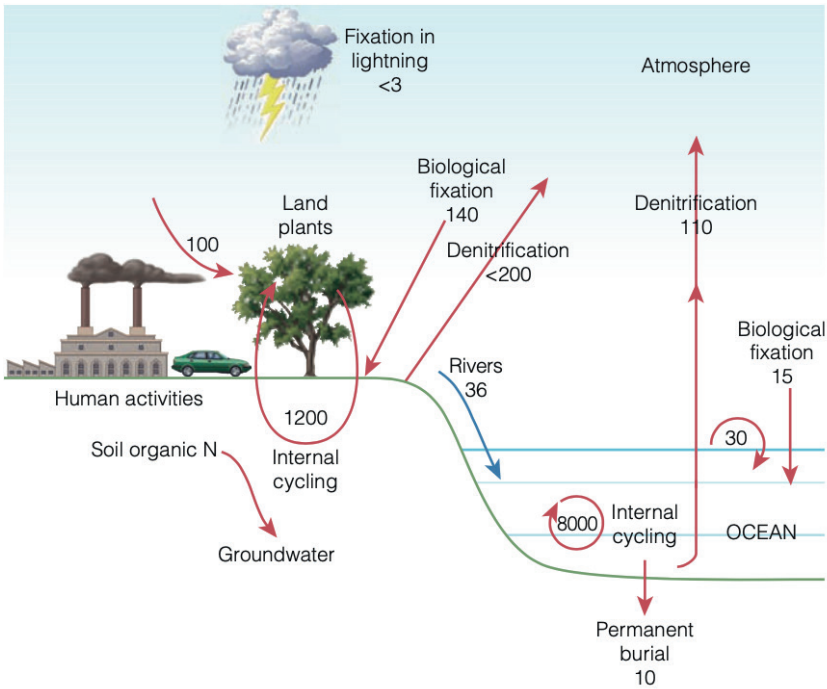


Figura 6.15. *Ciclo del nitrógeno en sistemas terrestres. Principales mecanismos y rutas seguidas durante el ciclo* (*Tomado de Krebs, 2014).*

Ciclo del fósforo

El fósforo (P) es un elemento esencial para todos los organismos vivos, ya que participa en numerosos procesos metabólicos y estructurales. Forma parte de azúcares fosforados, ácidos nucleicos, adenosín trifosfato (ATP) y fosfolípidos, entre otros compuestos que intervienen en la transferencia y almacenamiento de energía, en la replicación del material genético y en la conformación de las membranas celulares (Emmel, 1975; Smith, 1990). Debido a su papel bioquímico, el fósforo resulta clave para la productividad primaria y, en consecuencia, para la estabilidad de los ecosistemas.

A pesar de su importancia, el fósforo es un nutriente extremadamente limitado en la naturaleza. En los suelos representa apenas entre 0.01 y 0.02 %, y su disponibilidad biológica depende de su forma química y del ambiente edáfico en el que se encuentra. Este elemento se presenta principalmente como fosfatos inorgánicos (adsorbidos o precipitados) y compuestos orgánicos no descompuestos (Greenwood y Blake, 2006). En su forma más común, el fósforo biodisponible se encuentra como dihidrógeno fosfato ($H_2PO_4^-$) y hidrógeno fosfato (HPO_4^{2-}), que son las especies químicas absorbidas por las plantas.

Distribución y disponibilidad en el suelo

La disponibilidad del fósforo está fuertemente condicionada por el pH del suelo. En suelos muy ácidos, el fósforo tiende a precipitarse con iones de hierro (Fe) y aluminio (Al), mientras que en suelos básicos se combina con calcio (Ca), reduciendo su solubilidad y asimilación por las plantas. El intervalo óptimo de disponibilidad se encuentra entre pH 5 y 7, rango en el cual predominan las formas asimilables $H_2PO_4^-$ y HPO_4^{2-}.

Asimismo, la materia orgánica juega un papel determinante, ya que promueve la formación de quelatos, sustancias que se combinan preferentemente con metales como Fe, Mn y Al, evitando que estos inmovilicen al fósforo. Así, una mayor cantidad de materia orgánica favorece una mayor disponibilidad relativa de fósforo, aunque cabe señalar que esta no genera fósforo nuevo, sino que modula su accesibilidad (Binkley, 1993).

Reservorios y dinámica general del ciclo

El fósforo no posee una fase gaseosa estable en la atmósfera, por lo que, a diferencia del nitrógeno o el carbono, su circulación se restringe al medio litosférico, acuático y biológico. En consecuencia, su reciclaje depende casi por completo de procesos de meteorización, erosión, transporte hídrico, sedimentación y descomposición biológica (Valverde et al., 2005).

En los ecosistemas terrestres, la principal fuente de fósforo proviene de la meteorización química de rocas fosfatadas, que libera iones de fosfato (PO_4^{3-}) al suelo. Una parte de este fósforo es absorbida por las plantas, otra se fija nuevamente a los minerales del suelo, y el resto es transportado por escorrentía hacia cuerpos de agua. En los ecosistemas acuáticos, los fosfatos disueltos son utilizados por fitoplancton, algas y bacterias, entrando así a las redes tróficas acuáticas (Carabias et al., 2009).

Procesos principales del ciclo

1. Liberación geológica

El fósforo se encuentra en la corteza terrestre principalmente en minerales como apatita y otros fosfatos de calcio. A través de la erosión y meteorización, estos compuestos liberan fosfatos inorgánicos solubles que son incorporados al suelo o transportados por el agua. Sin embargo, gran parte de este fósforo liberado se secuestra rápidamente en fases minerales más recalcitrantes, limitando su disponibilidad diaria para los organismos (Westheimer, 1987).

2. Asimilación biológica

Las plantas absorben el fósforo en forma de $H_2PO_4^-$ y HPO_4^{2-}, que posteriormente se incorporan en moléculas orgánicas esenciales como ATP, ácidos nucleicos y fosfolípidos. Las plantas requieren aproximadamente entre un 10 y un 15 % de fósforo respecto al nitrógeno para mantener un metabolismo equilibrado (Binkley, 1993). Los consumidores herbívoros obtienen fósforo al alimentarse de tejidos vegetales, y este pasa luego a los carnívoros a través de las cadenas tróficas.

3. Mineralización

Tras la muerte y descomposición de plantas y animales, el fósforo orgánico regresa al suelo o al sedimento mediante la acción de microorganismos descomponedores, que lo transforman nuevamente en fosfatos inorgánicos solubles. Estas formas inorgánicas pueden ser reabsorbidas por las plantas o, si no son captadas, lixiviarse hacia cuerpos de agua superficiales.

4. Transporte y ciclo sedimentario

Los fosfatos disueltos en el agua pueden ser transportados por los ríos hacia lagunas, estuarios y mares, donde se incorporan a las cadenas tróficas marinas. En el ambiente marino, los fosfatos terminan depositados en los sedimentos del fondo, que constituyen el mayor reservorio global de fósforo. Con el tiempo, parte de este fósforo sedimentario puede reincorporarse a los ecosistemas terrestres a través de procesos tectónicos o mediante el guano de aves marinas, que constituye una fuente natural y concentrada de fósforo para los suelos costeros (Carabias et al., 2009; Ha y Schleiger, 2024) (Figura 6.16).

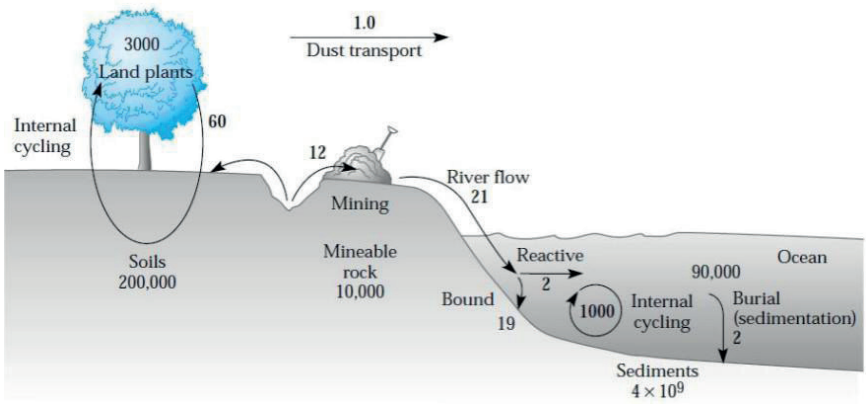


Figura 6.16. Ciclo global del fósforo (Tomado de Gurevitch et al., 2002).

Particularidades ecológicas y ejemplos biogeográficos

Existen regiones del planeta que presentan agotamiento extremo de fósforo, como la cuenca del Amazonas o las antiguas islas volcánicas de Hawái, donde la meteorización prolongada ha agotado los minerales fosfatados. En tales ecosistemas, la productividad primaria depende de la pequeña cantidad de fósforo transportada por polvo atmosférico de origen transoceánico, particularmente desde el desierto del Sahara, el cual actúa como un fertilizante natural a escala planetaria (Kurtz et al., 2001) (Figura 6.17).

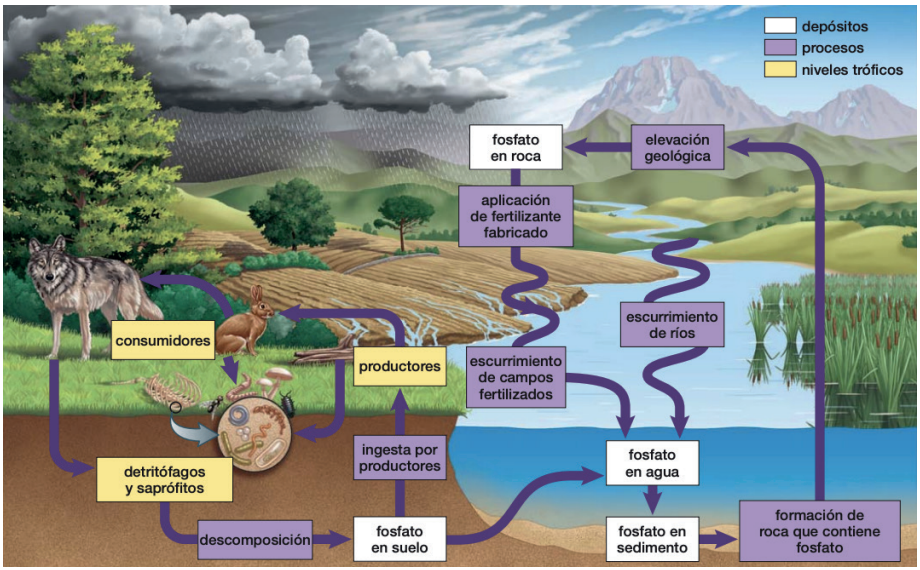


Figura 6.17. Ciclo del fósforo (Tomada de Audesirk et al. 2013).

Síntesis ecológica

El ciclo del fósforo es considerado sedimentario y relativamente simple, ya que no involucra procesos de reducción u oxidación como otros ciclos biogeoquímicos. Su dinámica se basa en dos posibilidades fundamentales:

1. Fijación rápida del fósforo en compuestos insolubles del suelo o los sedimentos.

2. Disponibilidad temporal para la absorción de las plantas y su transferencia a través de las redes tróficas.

En síntesis, el fósforo es un elemento esencial pero escaso, cuya disponibilidad regula la productividad de los ecosistemas terrestres y acuáticos. Su ciclo depende estrechamente de la interacción entre procesos geológicos y biológicos, y es altamente sensible a las condiciones del suelo, el pH, la materia orgánica y la actividad microbiana. La comprensión de su dinámica resulta fundamental para el manejo sostenible de los suelos, la conservación de los ecosistemas y la mitigación de procesos de eutrofización causados por el exceso de fósforo derivado de actividades humanas (Valverde et al., 2005) (Figura 6.18).

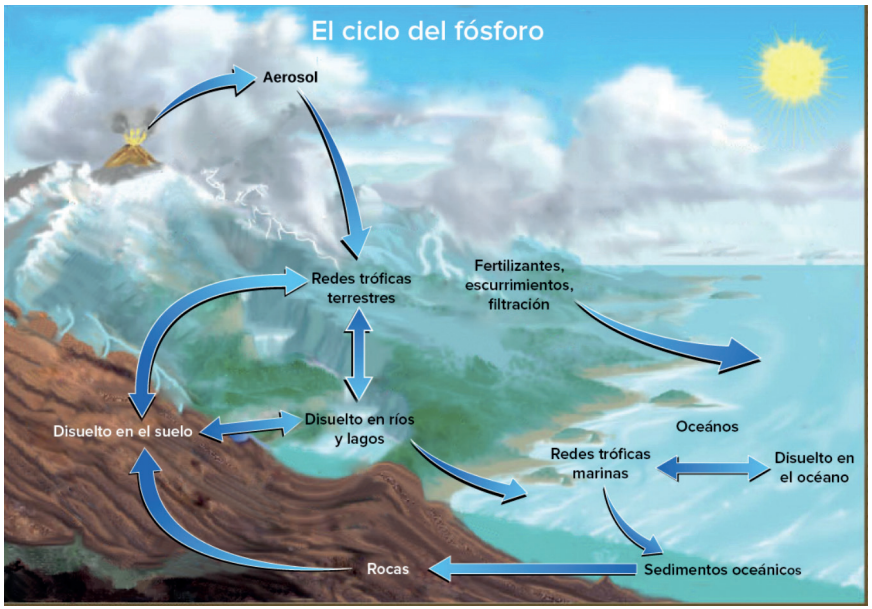


Figura 6.18. Ciclo del fósforo en sistemas terrestres. Rutas seguidas en el ciclo para su disponibilidad (Tomado de Rye et al. 2016, modificación del trabajo de USGS).

Ciclo del carbono

El carbono (C) es uno de los elementos más fundamentales de la Tierra y constituye el eje central de la vida. Es el principal componente estructural de los seres vivos y su ciclo está íntimamente vinculado al **flujo de energía en los ecosistemas,** a la **dinámica de la atmósfera,** y al **funcionamiento global del planeta**. La estructura electrónica del átomo de carbono, con cuatro electrones de valencia, le permite formar enlaces covalentes múltiples consigo mismo y con otros elementos, lo que da origen a una extraordinaria diversidad de compuestos orgánicos, base de la complejidad biológica y de la materia viva (Carabias et al., 2009; Bralower y Bice, 2024).

Fuera de los organismos, el carbono se encuentra en la **atmósfera como dióxido de carbono (CO_2),** en la **hidrosfera disuelto en forma de carbonatos y bicarbonatos,** y en la **litosfera** formando rocas sedimentarias como calizas y dolomitas. En conjunto, el flujo y los reservorios de carbono a través de la biosfera, la atmósfera, la hidrosfera y la geosfera constituyen uno de los **ciclos biogeoquímicos globales más complejos e interdependientes**. Su estudio requiere integrar conocimientos de biología, química, geología y oceanografía para comprender su dinámica y las causas de sus alteraciones (Carabias et al., 2009; Bralower y Bice, 2024).

Reservorios principales y dinámica global

El carbono se distribuye en cinco grandes compartimentos de la Tierra:

1. **Organismos vivos terrestres**, que lo contienen en compuestos orgánicos;
2. **Atmósfera**, donde se encuentra principalmente como CO_2;
3. **Suelo**, en forma de materia orgánica en descomposición;
4. **Litosfera**, como combustibles fósiles y rocas carbonatadas;
5. **Océanos**, tanto disuelto como CO_2 o formando carbonatos en conchas y esqueletos de organismos marinos.

El CO_2 atmosférico es captado por **organismos fotosintéticos** (plantas, algas y bacterias) que, mediante la energía solar, el agua y el CO_2, sintetizan **moléculas orgánicas** como azúcares, lípidos y proteínas. Este proceso no solo almacena carbono en los tejidos de los organismos autótrofos, sino que también libera **oxígeno molecular (O_2)** a la atmósfera, cerrando el vínculo entre los ciclos del carbono y del oxígeno (Gurevitch et al., 2002; Carabias et al., 2009) (Figura 6.19).

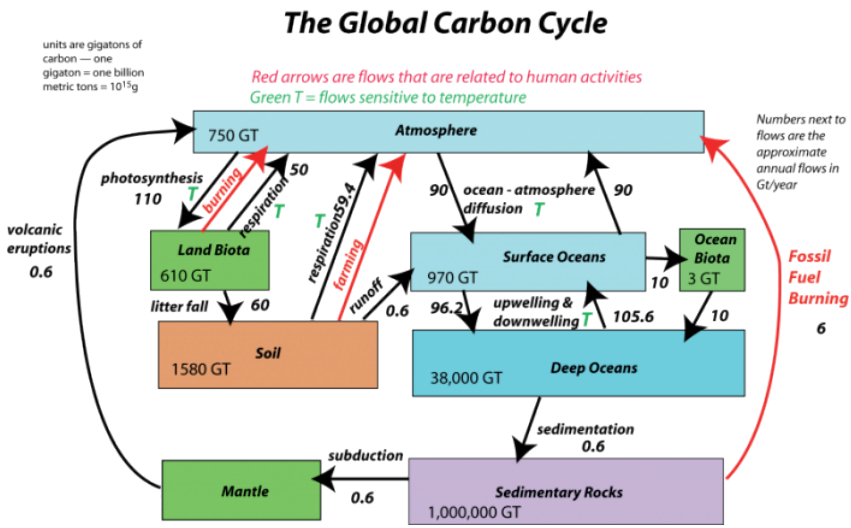


Figura 6.19. El ciclo global del carbono, mostrando los diferentes reservorios de carbono y los intercambios entre reservorios en gigatoneladas por año (Tomado de Bralower y Bice 2024).

Procesos biológicos fundamentales

1. Fotosíntesis

La fotosíntesis es el punto de partida del ciclo del carbono. Los organismos fotosintéticos capturan CO_2 atmosférico o disuelto en el agua y, con ayuda de la energía solar, lo transforman en **carbohidratos simples** (azúcares). En este proceso se libera oxígeno como subproducto. El carbono incorporado se almacena en los tejidos vegetales y sirve como base para las redes tróficas (Figura 6.20).

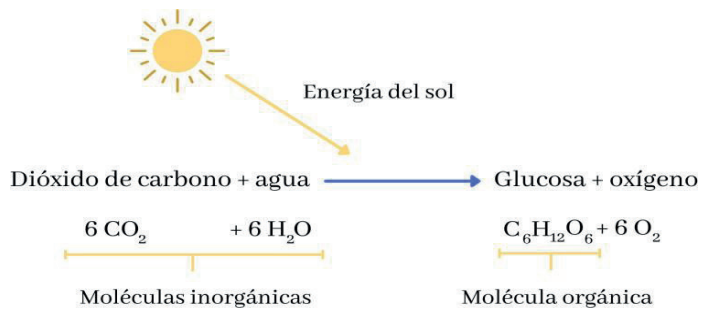


Figura 6.20. Resumen gráfico del ciclo del carbono vía fotosíntesis (Tomado de Vásquez-Tarazona, 2011).

2. Respiración celular

Tanto las plantas como los organismos consumidores utilizan parte de ese carbono durante la **respiración celular**, en la cual se oxidan los compuestos orgánicos para liberar energía, devolviendo CO_2 a la atmósfera o al agua. De esta forma, la fotosíntesis y la respiración son **procesos complementarios** que mantienen el equilibrio dinámico del ciclo (Wali et al., 2009) (Figura 6.21).

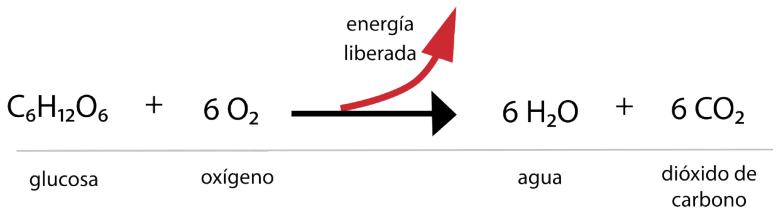


Figura 6.21. Resumen gráfico del ciclo del carbono vía respiración (Tomado de Vásquez-Tarazona, 2011).

3. Transferencia trófica y descomposición

El carbono fijado por las plantas pasa a los **consumidores primarios** (herbívoros) y luego a los **niveles tróficos superiores**. El carbono no liberado durante la respiración se transfiere al suelo o al bentos cuando los organismos mueren o excretan residuos (heces, exuvias, escamas, pelos, plumas). Los **organismos descomponedores** y **saprófagos** degradan esta materia orgánica, liberando nuevamente CO_2 y **metano (CH_4)** al ambiente (Carabias et al., 2009). La **tasa de descomposición** depende de la temperatura, la humedad, la composición química del material y el grupo taxonómico implicado (Gholz et al., 2000).

Cuando las condiciones ambientales limitan la actividad de los descomponedores, por ejemplo, en ambientes anóxicos o sedimentos profundos, el carbono puede **acumularse y quedar secuestrado** en forma de **carbón, petróleo o gas natural**, o bien depositarse en sedimentos marinos que con el tiempo forman **rocas carbonatadas**.

Intercambio entre la atmósfera y los océanos

Los océanos constituyen el **mayor reservorio activo de carbono**. El CO_2 se disuelve en el agua formando **ácido carbónico (H_2CO_3)**, que a su vez se disocia en **bicarbonato (HCO_3^-)** y **carbonato (CO_3^{2-})**. Estos iones sirven de base para la formación de conchas y esqueletos calcáreos de organismos marinos. Parte del carbono es devuelto a la atmósfera por difusión o liberado durante la respiración marina, mientras que otra fracción se **entierra en los sedimentos oceánicos**, participando en el **ciclo geológico del carbono** (Valverde et al., 2005).

El intercambio de carbono entre los océanos y la atmósfera es crucial para la regulación climática. Sin embargo, el **aumento del CO_2 atmosférico** está provocando una mayor disolución de este gas en el agua, lo que genera **acidificación oceánica**, con consecuencias negativas sobre los ecosistemas marinos y la calcificación de organismos (Friedlingstein et al., 2020).

El papel de la fotosíntesis en la evolución atmosférica

Históricamente, las **bacterias fotosintéticas** fueron los primeros organismos capaces de fijar carbono mediante luz solar, hace aproximadamente **2 – 3 mil millones de años**. Su actividad liberó oxígeno al ambiente, transformando gradualmente la atmósfera primitiva y permitiendo el surgimiento de organismos aeróbicos. Actualmente, el oxígeno atmosférico constituye cerca del **21 %** del aire, y su presencia ha permitido la formación de la **capa de ozono (O_3)**, que protege a la biosfera de la radiación ultravioleta (Bralower y Bice, 2024).

Secuestro de carbono

El **secuestro de carbono** es el proceso por el cual el CO_2 es retirado de la atmósfera y almacenado en forma sólida o líquida, ya sea de manera **natural o artificial**. En la naturaleza, los **bosques** y los **océanos** actúan como los principales **sumideros de carbono**. Las **masas forestales** son el mecanismo más eficaz para reducir la concentración atmosférica de CO_2, y su capacidad de secuestro varía según la edad, estructura y productividad del bosque: los **bosques tropicales** presentan las tasas más altas por unidad de superficie (Law et al., 2001; Arasa-Gisbert et al., 2018).

El carbono también se almacena en el suelo y en los sedimentos marinos, donde puede permanecer **por miles o millones de años**, constituyendo un componente esencial de la estabilidad climática global (Figura 6.22).

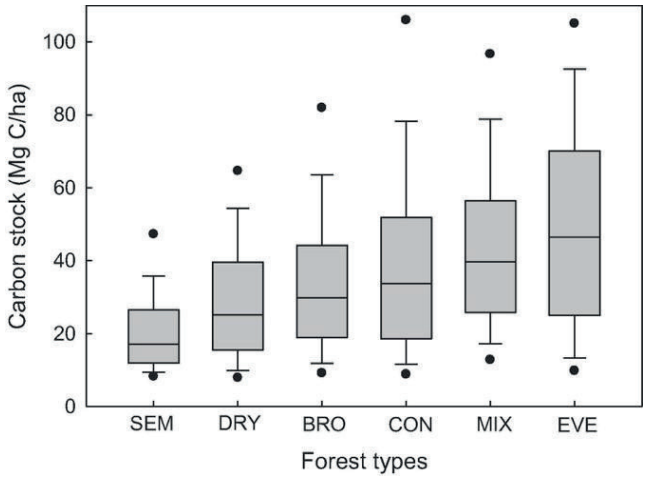


Figura 6.22. Diagrama de caja de los valores de stock de carbono en rodales de árboles (Mg C/ha) por tipo de bosque (Tomado de Arasa-Gisbert et al., 2018)

Alteraciones antropogénicas y cambio climático

Las **actividades humanas** han modificado de manera significativa el ciclo del carbono. La **quema de combustibles fósiles** (carbón, petróleo y gas natural), junto con la **deforestación y el cambio de uso del suelo**, han incrementado la emisión de CO_2 atmosférico, superando la capacidad de absorción de los sumideros naturales (Davidson y Kanter, 2014). Este exceso de gases ha intensificado el **efecto invernadero**, elevando la temperatura global y alterando los patrones climáticos del planeta (Friedlingstein et al., 2020).

Actualmente, el CO_2 representa más del **0.03 % de la atmósfera**, y cada año cerca del **0.0015 %** es consumido por la fotosíntesis (Friedlingstein et al., 2020). Sin embargo, la respiración, la descomposición y las emisiones industriales devuelven una cantidad mayor, produciendo un **desequilibrio en el balance global de carbono**. Comprender el funcionamiento y la capacidad de los **sumideros de carbono terrestres y oceánicos** es esencial para lograr la homeostasis climática y ecológica del planeta (Wali et al., 2009).

Síntesis ecológica

El **ciclo del carbono** es un proceso fundamental que interconecta la biosfera, la atmósfera, los océanos y la geosfera. Gracias a él, la vida mantiene un flujo constante de energía y materia. Sin los mecanismos naturales de reciclaje, fotosíntesis, respiración, descomposición y sedimentación, el carbono habría quedado inmovilizado en las rocas hace millones de años, imposibilitando la continuidad de la vida.

Así, el ciclo del carbono representa no solo una **base metabólica universal**, sino también un **termómetro del equilibrio ecológico global**. Su comprensión profunda permite dimensionar la relación entre los procesos biológicos, geológicos y humanos que regulan la estabilidad del sistema Tierra.

Ciclo del oxígeno

Introducción y vínculo con el carbono

El ciclo del oxígeno está íntimamente ligado al ciclo del carbono y a los procesos metabólicos básicos de la biosfera. La **fotosíntesis** es la principal fuente primaria de oxígeno en la atmósfera: durante la fijación de CO_2, los organismos fotosintéticos liberan O_2 como subproducto. Por su parte, la **respiración celular**, la **descomposición** y la **combustión de materia orgánica** consumen O_2 y reemiten CO_2 y H_2O (Schaub y Turek, 2011). Comprender el ciclo del oxígeno exige, por tanto, analizar tanto los procesos biológicos que lo producen como aquellos que lo consumen, así como los flujos hacia y desde los compartimentos atmosférico, acuático y edáfico.

Reservorios y distribución

El **oxígeno molecular (O_2)** se concentra principalmente en la **atmósfera** (≈21 % en volumen) y en la **hidrosfera** disuelto en aguas superficiales y profundas. También forma parte de compuestos minerales y orgánicos en la **litosfera** y en la **biomasa**. Aunque la fracción atmosférica es relativa en masa comparada con los reservorios geológicos, su presencia es crítica para la fisiología aeróbica de la mayoría de los organismos.

Procesos productores de oxígeno

Fotosíntesis oxigénica.

La fotosíntesis realizada por plantas vasculares, algas y cianobacterias transforma CO_2 y agua en materia orgánica liberando O_2. Este proceso es el motor primario que mantiene la concentración atmosférica de oxígeno y vincula estrechamente los ciclos del C y del O. En los ecosistemas marinos, fitoplancton y cianobacterias (p. ej. *Prochlorococcus*, *Synechococcus*) tienen un papel desproporcionado en la producción primaria y, por ende, en la producción de O_2.

Secuestro de carbono y generación neta de O_2

Cuando materia orgánica fija por fotosíntesis queda enterrada o transformada en combustibles fósiles (p. ej., en sedimentos anóxicos), ese carbono deja de reincorporarse rápidamente al ciclo y, en el balance a largo plazo, se traduce en la acumulación neta de O_2 en la atmósfera. Procesos geológicos (entierro orgánico, formación de roca carbonatada) regulan la disponibilidad de O_2 sobre escalas geológicas.

Procesos consumidores de oxígeno

Respiración aerobia

Organismos autotróficos y heterótrofos oxidan compuestos orgánicos para obtener energía, consumiendo O_2 y liberando CO_2 y H_2O. La respiración es el flujo continuo que "devuelve" carbono fijado a la atmósfera y compensa, a corto plazo, la producción fotosintética.

Descomposición y metabolismo microbiano.

La mineralización de la materia orgánica por bacterias y hongos consume oxígeno disuelto en suelos y aguas. En ambientes oxigenados la degradación es principalmente aerobia; en condiciones anóxicas predominan rutas alternativas (fermentación, respiración anaerobia) que pueden producir CH_4 u otros gases. La intensidad y la dirección de estas rutas condicionan la concentración de O_2 en sedimentos y aguas.

Combustión (natural y antropogénica)

La oxidación rápida de materia orgánica mediante fuego consume grandes cantidades de O_2 y emite CO_2. La combustión de combustibles fósiles por actividades humanas ha aumentado la liberación de CO_2 y altera el balance de intercambio de gases entre atmósfera, biosfera y océanos (Schaub y Turek, 2011).

Dinámica en ambientes acuáticos: solubilidad, hipoxia y zonas de mínimo de oxígeno

La **solubilidad del oxígeno en el agua** depende de temperatura, salinidad y presión: aguas frías y menos salinas solubilizan más O_2. El intercambio aire-mar, la mezcla vertical y la productividad primaria determinan la disponibilidad de oxígeno disuelto. La **eutrofización** (aporte excesivo de nutrientes) puede producir

proliferaciones algales masivas; la posterior descomposición intensa consume O_2 y origina **hipoxia o anoxia** en aguas costeras y estuarios, afectando la biodiversidad y los servicios ecosistémicos. Las **zonas de mínimo de oxígeno (OMZs)** en océanos se forman por estratificación y alta ventilación biológica y son áreas críticas para los ciclos biogeoquímicos y para la emisión de gases como N_2O.

Subciclo del ozono (O_3): formación y descomposición

El **ozono** forma un subciclo distinto dentro del ciclo del oxígeno:

Estratosfera (capa de ozono): la radiación ultravioleta de alta energía (UV-C y UV-B) fotodisocia O_2 en átomos de oxígeno (O). Estos átomos reaccionan con O_2 para formar O_3. La capa estratosférica de ozono absorbe gran parte de la radiación ultravioleta perjudicial, protegiendo la biosfera. La descomposición fotolítica de O_3 vuelve a generar átomos de O y O_2, manteniendo un equilibrio dinámico.

Troposfera: en la atmósfera baja, el ozono se forma por reacciones fotoquímicas secundarias entre compuestos orgánicos volátiles (COV) y óxidos de nitrógeno (NO_x) en presencia de luz solar; este ozono troposférico actúa como contaminante y tiene efectos fitotóxicos y climáticos.

La química del ozono es compleja y sensible a variaciones en radiación, concentración de precursores químicos y circulación atmosférica (Figura 6.23).

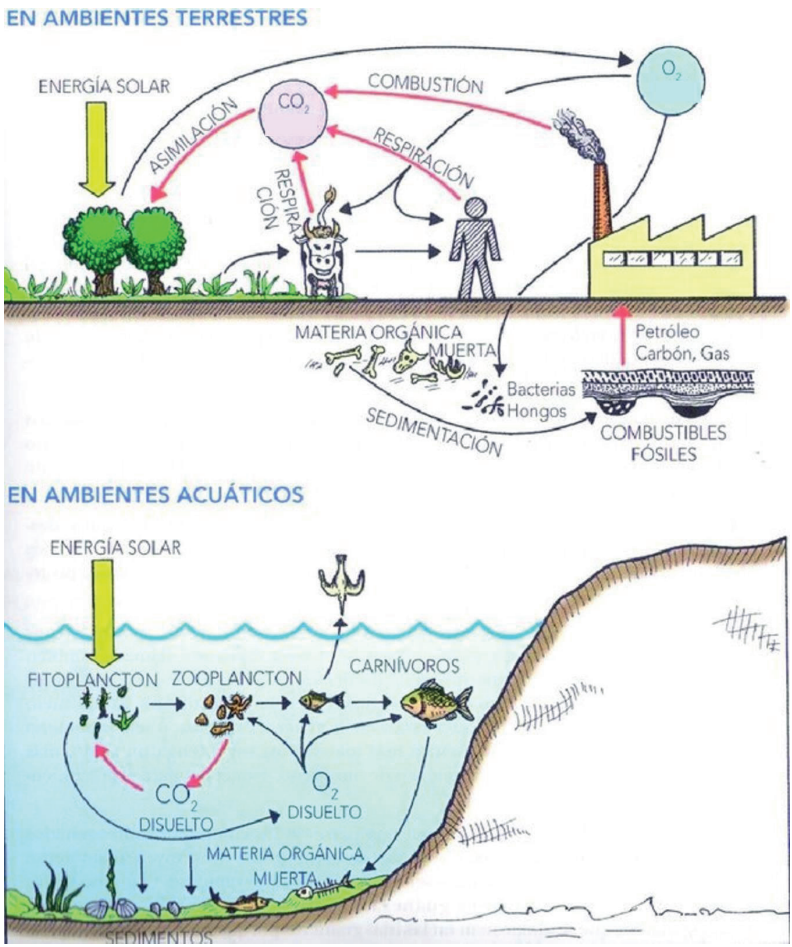


Figura 6.23. Ciclo del oxígeno.

Interacciones con otros ciclos biogeoquímicos

El ciclo del oxígeno está estrechamente entrelazado con el **ciclo del carbono** (fotosíntesis/respiración), el **ciclo del nitrógeno** (procesos redox como desnitrificación consumen O_2) y otros ciclos redox (azufre, hierro). Cambios en la producción primaria, en el enterramiento de carbono o en la emisión de gases por combustión alteran simultáneamente la disponibilidad de O_2 y la composición atmosférica.

Historia atmosférica y relevancia evolutiva

A escala geológica, la **gran oxigenación** de la atmósfera (hace ~2.4–2.0 Ga) transformó radicalmente las condiciones para la vida, permitiendo la evolución de metabolismo aeróbico y organismos de mayor complejidad. Desde entonces, la concentración de O_2 ha fluctuado, condicionada por la biosfera y procesos geológicos (Bralower y Bice, 2024). Estos cambios han tenido implicaciones profundas para la diversidad y la fisiología de los organismos.

Impactos antropogénicos y consideraciones ecológicas actuales

Las actividades humanas (combustión de combustibles fósiles, deforestación, eutrofización de aguas) han modificado flujos y tasas de intercambio de O_2 y CO_2, afectando la **capacidad de los sumideros** y promoviendo problemas ambientales como la **hipoxia costera**, el cambio climático y la pérdida de hábitats. La vigilancia de los niveles de oxígeno disuelto en ecosistemas acuáticos es una variable crítica en la gestión ambiental y en la conservación de la biodiversidad (Carabias et al., 2009).

En síntesis, el ciclo del oxígeno integra procesos físicos, químicos y biológicos que mantienen la habitabilidad del planeta: la **fotosíntesis** produce O_2; la **respiración, la descomposición y la combustión** lo consumen; y procesos geológicos y de enterramiento modulan su concentración a largo plazo. El subciclo del ozono protege a la biosfera de radiación nociva, pero la química del ozono troposférico puede generar contaminación. Comprender la compleja dinámica del oxígeno es imprescindible para interpretar la salud funcional de los ecosistemas, la evolución de la vida y las consecuencias ecológicas de la acción humana.

CICLO DEL POTASIO

Introducción y relevancia ecológica

El potasio (K) es un **macronutriente esencial** para todos los organismos vivos, especialmente para las plantas, en las que participa en una amplia gama de procesos fisiológicos, bioquímicos y ecológicos. Aunque no forma parte estructural de compuestos orgánicos como las proteínas o los ácidos nucleicos, su papel es **regulatorio**: interviene en la activación de enzimas, el mantenimiento del potencial osmótico y la turgencia celular, la fotosíntesis, la translocación de carbohidratos y la apertura y cierre de estomas (Scanlan et al., 2015).

En los ecosistemas terrestres, el potasio constituye uno de los **elementos más móviles dentro del suelo,** aunque su biodisponibilidad depende fuertemente de la mineralogía, el pH y la dinámica del agua. En la corteza terrestre, el potasio representa alrededor del **2.5 % del contenido total en forma de óxido de potasio (K_2O),** y su concentración varía en función del material parental y de los procesos de meteorización (Fassbender Y Bornemisza, 1987).

Reservorios y formas del potasio

El potasio del sistema terrestre se encuentra distribuido principalmente en tres grandes reservorios: **la litosfera, el suelo y la biomasa**.

1. Litosfera: La mayor parte del K se encuentra formando parte de minerales silicatados, especialmente en **feldespatos (ortoclasa, microclina), micas (biotita, muscovita, leucita)** y **minerales arcillosos** como **illita, vermiculita y glauconita** (Römheld y Kirkby, 2010). En estas formas, el potasio se encuentra estructuralmente fijado en la red cristalina y es **liberado lentamente** mediante procesos de **meteorización física y química**.

2. Suelo: En los suelos minerales, el K total puede dividirse en cuatro fracciones:

K estructural, contenido en los minerales primarios y secundarios, liberado solo a largo plazo.

K no intercambiable, fijado entre las capas de arcillas como la illita.

K intercambiable, adsorbido débilmente en las superficies de partículas del suelo y disponible mediante intercambio iónico.

K en solución, disuelto en la fase líquida del suelo, que constituye la **fracción directamente disponible** para la absorción por las raíces (Fassbender y Bornemisza, 1987).

Biomasa y materia orgánica: El K absorbido por las plantas se encuentra exclusivamente como **ion K^+,** ya que no forma compuestos orgánicos estables. Su movilidad dentro de los tejidos es alta, lo que facilita su redistribución según las necesidades fisiológicas. A diferencia de elementos estructurales como el nitrógeno o el fósforo, el potasio **no se inmoviliza en las estructuras celulares**, y puede ser fácilmente lixiviado de las hojas por la lluvia (Binkley, 1993).

PROCESOS DE INCORPORACIÓN Y MOVILIZACIÓN BIOGEOQUÍMICA

Absorción por las plantas

Las plantas absorben el potasio del suelo a través de sus raíces, principalmente como **ion K^+** disuelto en la solución del suelo. Esta absorción está regulada tanto por **gradientes electroquímicos** en la membrana plasmática como por el movimiento del agua hacia la rizosfera. Diversos modelos mecanicistas, como los propuestos por Tinker y Nye (2000), describen el transporte de K^+ considerando los **procesos de difusión, flujo de masa e intercambio catiónico,** todos ellos influidos por las propiedades fisicoquímicas del suelo (textura, humedad, pH y capacidad de intercambio catiónico).

Una vez dentro de la planta, el potasio desempeña un papel central en el **control osmótico**, la **activación enzimática** y el **equilibrio iónico**. Es esencial en la regulación de los **estomas**, ya que su bombeo hacia el interior o exterior de las células oclusivas provoca variaciones en la turgencia que controlan la apertura y cierre estomático (Scanlan et al., 2015). Además, participa en la **síntesis de proteínas y carbohidratos**, y contribuye a la **resistencia al estrés hídrico y salino**.

Ciclado superficial y retorno al suelo

El K incorporado por las plantas retorna al suelo a través de tres vías principales:

Caída de hojarasca y necromasa, donde el K se libera rápidamente por lixiviación y descomposición.

Excreciones animales, que devuelven el elemento en forma soluble.

Descomposición microbiana, que transforma la materia orgánica y libera K^+ nuevamente a la solución del suelo.

Este rápido reciclaje hace que el potasio sea considerado un **elemento de ciclo corto**, en contraste con el fósforo o el calcio. Su permanencia en los tejidos vivos es breve y su movilidad elevada, lo que explica su **alta tasa de recirculación en ecosistemas húmedos** y su tendencia a **perderse por lavado en ambientes lluviosos o con suelos arenosos**.

Procesos geológicos y pérdidas

El potasio liberado por meteorización o lixiviación puede:

Ser reabsorbido por las plantas o adsorbido en las arcillas del suelo, manteniendo su disponibilidad.

Ser transportado por escorrentía hacia los cuerpos de agua, donde se acumula en baja concentración en ríos y océanos.

Ser sedimentado en ambientes marinos, donde puede reincorporarse lentamente a la corteza terrestre mediante procesos de subducción y levantamiento, cerrando así su **ciclo geológico de larga duración.**

En términos globales, el ciclo del potasio incluye tanto un **componente biológico rápido** (reciclaje entre suelo, plantas y organismos) como un **componente geológico lento,** determinado por los procesos de erosión, sedimentación y tectónica.

Dinámica ecológica y consideraciones ambientales

El potasio influye en la **productividad primaria** de los ecosistemas, y su disponibilidad es un indicador clave de la **fertilidad del suelo**. En sistemas naturales, la **materia orgánica** y los **procesos de meteorización** son las principales fuentes de K disponible, mientras que, en agroecosistemas, las extracciones por cosecha pueden exceder los aportes naturales, generando **empobrecimiento de K** en los suelos.

La **pérdida de potasio por lixiviación** puede incrementar en ambientes húmedos o en suelos con baja capacidad de intercambio catiónico, afectando la nutrición vegetal y el equilibrio iónico del suelo. Además, el desequilibrio entre cationes (Ca^{2+}, Mg^{2+}, K^{+} y Na^{+}) puede alterar la estructura del suelo y la absorción de otros nutrientes esenciales.

En síntesis, el **ciclo del potasio** integra procesos **geológicos, edáficos y biológicos** que aseguran el flujo continuo de este elemento en los ecosistemas. Su dinámica rápida y su elevada movilidad lo convierten en un **regulador esencial del metabolismo vegetal** y del equilibrio iónico del suelo. La meteorización de minerales silicatados libera lentamente K^{+}, que es absorbido por las raíces, redistribuido por los organismos y finalmente reincorporado al suelo a través de la descomposición. La estabilidad ecológica de los ecosistemas terrestres depende, en gran medida, de este equilibrio dinámico entre **liberación, absorción y reciclaje** del potasio.

Ciclo del calcio

El calcio (Ca) constituye uno de los elementos más abundantes y ecológicamente relevantes en la corteza terrestre, donde representa aproximadamente el 4.2 % de su composición (Fassbender y Bornemisza, 1987). Este elemento participa de manera activa en los procesos de meteorización, transporte y sedimentación, y su movilidad en los ecosistemas está estrechamente vinculada con los ciclos del carbono y del fósforo. El Ca se transfiere principalmente desde los continentes hacia los océanos a través de los ríos y aguas subterráneas, donde se incorpora al ciclo marino del calcio. Las estimaciones sobre la masa global de Ca en los continentes varían ampliamente según la metodología empleada (Taylor y McLennan, 1985; Rudnick y Gao, 2003). Sin embargo, se sabe que alrededor del 64 % de la superficie terrestre está cubierta por rocas sedimentarias, de las cuales aproximadamente un tercio corresponde a rocas carbonatadas (Hartmann y Moosdorf, 2012). Estas rocas, constituidas principalmente por carbonato cálcico ($CaCO_3$), representan el mayor reservorio de Ca en la superficie de la Tierra.

El calcio es el metal alcalinotérreo más abundante y el quinto elemento más común en la corteza terrestre (Rudnick y Gao, 2003). En los ecosistemas, se comporta como un elemento móvil en soluciones acuosas, lo que le permite desplazarse entre los principales reservorios geoquímicos: la litosfera, la hidrosfera y la biosfera. Dentro de la hidrosfera, los océanos, ríos y aguas subterráneas constituyen los tres principales depósitos de Ca. Los ríos y las aguas subterráneas transportan este elemento, principalmente en forma iónica (Ca^{2+}), desde los continentes hacia los océanos (Berner et al., 1983), donde alcanza concentraciones promedio de 412 mg/L (Berner y Berner, 1996). En los ecosistemas marinos y terrestres, el calcio es un nutriente esencial, presente en minerales como la calcita, dolomita, fosfatos y yeso, y cumple un papel estructural y fisiológico fundamental.

En los suelos, el Ca se encuentra en la materia orgánica y adsorbido en los sitios de intercambio catiónico, es decir, en las superficies con carga negativa que retienen cationes. Durante la descomposición de la materia orgánica por acción microbiana, el Ca se solubiliza y pasa a las soluciones del suelo, donde se encuentra disponible para las raíces de las plantas. Las fuentes externas de calcio, como la precipitación, el polvo atmosférico y el flujo superficial también contribuyen a su aporte en los ecosistemas. En suelos con pH superior a 6, el Ca tiende a precipitar en forma de sales, como carbonato de calcio ($CaCO_3$), que constituye un componente clave en la estructura de las paredes celulares de las plantas y en los esqueletos de los vertebrados (Binkley, 1993).

El ciclo del calcio está estrechamente relacionado con el del carbono, ya que la meteorización de los silicatos cálcicos y la precipitación del carbonato de calcio regulan el flujo de CO_2 atmosférico, actuando como un mecanismo de retroalimentación negativa que contribuye a la estabilidad climática del planeta a lo largo de la historia geológica (Walker et al., 1981; Berner y Kothavala, 2001). El balance del calcio terrestre depende de la liberación del elemento por meteorización de carbonatos y silicatos, proceso determinado por la naturaleza de la roca madre y las condiciones climáticas y biológicas (Fichter et al., 1998; Dijkstra y Smits, 2002; Dijkstra, 2003).

En el ambiente marino, el carbonato de calcio es el material estructural básico para numerosos organismos que forman conchas, esqueletos y caparazones, como moluscos, corales y algunos grupos de fitoplancton calcáreo. Estas estructuras representan los principales sumideros de Ca y C en los océanos a escalas geológicas, y constituyen un valioso registro de la evolución química del océano y del clima global (Zhang et al., 2008). La piedra caliza, compuesta principalmente por carbonato de calcio, constituye el mayor reservorio superficial de carbono en la Tierra y evidencia la interdependencia entre los ciclos del calcio, el carbono y la vida. En conjunto, el calcio actúa como un elemento integrador entre la litosfera, la hidrosfera, la biosfera y la atmósfera, siendo esencial en los procesos que sostienen la dinámica planetaria (Richter y Markewitz, 1995; NRC, 2001).

Desde un punto de vista ecológico, el calcio es crucial para el mantenimiento de la fertilidad del suelo y la actividad biológica. Cuando su contenido disminuye, la descomposición de la materia orgánica se vuelve incompleta, el suelo se acidifica y disminuye la saturación de bases, lo que afecta la disponibilidad de nutrientes y reduce la productividad del ecosistema (Navarro y Navarro, 2003). En las plantas, el Ca es absorbido principalmente como ion Ca^{2+} desde la solución del suelo y, después del potasio, constituye el mineral básico más abundante en los tejidos vegetales (Navarro y Navarro, 2003). A nivel celular, este catión participa en la regulación de múltiples procesos fisiológicos tanto en procariotas como en eucariotas. En animales, la entrada del calcio a las células desencadena eventos de señalización intracelular que regulan procesos como la contracción cardíaca y la transmisión sináptica (Lida et al., 1990).

En síntesis, el ciclo del calcio es un sistema biogeoquímico esencial y multifásico, que vincula los procesos geológicos con la actividad biológica y mantiene la estabilidad química y climática del planeta. Este elemento no solo participa en la estructura y función de los organismos, sino que también interviene de forma decisiva en la regulación del carbono global, constituyendo uno de los pilares del equilibrio ecológico terrestre y marino.

Ciclo del magnesio

El magnesio (Mg) es un elemento esencial para la biosfera y constituye uno de los componentes clave en la dinámica geoquímica del planeta. Representa aproximadamente el 1.95 % de la corteza terrestre (Fassbender y Bornemisza, 1987) y ocupa el octavo lugar entre los elementos minerales más abundantes de la Tierra (Maguire y Cowan, 2002). Su presencia se origina principalmente en los minerales silicatados del material parental, los cuales liberan magnesio durante los procesos de meteorización física y química. El contenido de Mg varía ampliamente entre los diferentes tipos de silicatos, lo que determina su disponibilidad en los ecosistemas terrestres (Scheffer y Schachtschabel, 2002).

La disponibilidad del magnesio en el suelo depende de múltiples factores, entre ellos la composición mineralógica del material parental, su grado de meteorización y las condiciones ambientales (precipitación, temperatura y pH). A ello se suman los efectos de la actividad humana, como la agricultura intensiva y la acidificación del suelo, que pueden modificar su concentración y movilidad (Scheffer y Schachtschabel, 2002; Mikkelsen, 2010). En términos generales, la cantidad de Mg presente en las rocas equivale aproximadamente a la mitad del contenido de calcio, una proporción semejante a la requerida por la mayoría de las plantas (Fassbender y Bornemisza, 1987).

El magnesio cumple un papel fisiológicamente esencial en los organismos vivos, particularmente en las plantas. Entre el 15 y el 20 % del magnesio total se encuentra formando parte de la molécula de clorofila, donde actúa como átomo central del

anillo porfirínico, indispensable para la captura de energía luminosa durante la fotosíntesis (Marschner, 2012). El resto del Mg se encuentra en formas más móviles dentro de la planta y participa como cofactor enzimático en numerosas reacciones metabólicas, incluyendo la fosforilación del ADP para la formación de ATP, proceso fundamental para la transferencia de energía química en la célula (Binkley, 1993).

Debido a su alta movilidad en el floema, el Mg puede redistribuirse hacia los tejidos jóvenes y las zonas de crecimiento activo, que funcionan como sumideros metabólicos (White y Broadley, 2008). Esta característica le permite desempeñar un papel crucial en el equilibrio nutricional y en el mantenimiento de la actividad fotosintética. Sin embargo, cuando los suelos presentan deficiencia de este elemento, como ocurre frecuentemente en suelos tropicales ácidos es necesario recurrir a enmiendas minerales para restablecer su disponibilidad (Fassbender y Bornemisza, 1987).

La deficiencia de magnesio se manifiesta principalmente en las hojas más viejas, debido a la capacidad del elemento para movilizarse hacia los tejidos jóvenes. Los síntomas típicos incluyen clorosis intervenal, reducción del crecimiento y disminución significativa del rendimiento vegetal (Bergmann, 1992; Cakmak y Yazici, 2010). Esta clorosis se asocia con la degradación progresiva de la clorofila, dado que el Mg constituye el átomo central de dicha molécula. Por esta razón, la clorosis se considera una respuesta tardía a la deficiencia de Mg, ya que su aparición implica una pérdida avanzada de pigmentos fotosintéticos (Cakmak y Yazici, 2010).

Desde una perspectiva ecosistémica, el ciclo del magnesio implica flujos continuos entre la litosfera, la biosfera y la hidrosfera. En la litosfera, el magnesio se encuentra principalmente en minerales como olivino, piroxeno, biotita y dolomita. Mediante los procesos de meteorización y disolución, el Mg es liberado en forma de ion Mg^{2+} hacia las aguas superficiales y subterráneas, siendo transportado por los ríos hacia los océanos. En la hidrosfera, este elemento constituye uno de los principales cationes disueltos, y en los ecosistemas marinos participa activamente en la formación de carbonatos magnésicos y en procesos de sedimentación química. Finalmente, mediante la absorción por las raíces, el magnesio retorna a la biosfera terrestre, donde es incorporado a los tejidos vegetales y animales.

El ciclo del magnesio, aunque menos conocido que otros ciclos biogeoquímicos, resulta esencial para la productividad primaria y la sostenibilidad ecológica. Su papel en la fotosíntesis lo convierte en un factor limitante en muchos ecosistemas, especialmente en regiones con suelos lixiviados o ácidos. Además, su interacción con otros nutrientes, como el calcio y el potasio, regula procesos de competencia catiónica y balance iónico, determinantes para la fertilidad del suelo y el desarrollo vegetal. De esta manera, el magnesio constituye un vínculo crítico entre la geosfera y la biosfera, participando activamente en el mantenimiento del metabolismo planetario y en la regulación de la vida sobre la Tierra.

Otros elementos esenciales en los ecosistemas

Además de los macronutrientes que participan activamente en los principales ciclos biogeoquímicos, existen otros elementos traza o microelementos que desempeñan funciones fisiológicas indispensables para el mantenimiento de la vida y el equilibrio ecológico de los ecosistemas. Aunque estos elementos no intervienen en ciclos específicos de magnitud comparable a los del carbono, nitrógeno o fósforo, su participación resulta fundamental en los procesos metabólicos, enzimáticos y estructurales de los organismos, especialmente de los vegetales (Smith, 1990).

Entre los microelementos más relevantes se encuentra el azufre (S), el cual forma parte integral de aminoácidos esenciales como la cisteína y la metionina, así como de numerosas coenzimas y vitaminas (tiamina y biotina), que intervienen en los procesos de respiración y fotosíntesis (Marschner, 2012). Su presencia en el suelo proviene tanto de la descomposición de materia orgánica como de la deposición atmosférica, y su disponibilidad depende en gran medida de las condiciones redox y del pH del medio (Tisdale et al., 1993).

El zinc (Zn) es otro micronutriente esencial que participa como cofactor en más de 300 enzimas, regulando la síntesis de proteínas, la producción de hormonas de crecimiento y la maduración de frutos y semillas (Broadley et al., 2007). La deficiencia de Zn en suelos tropicales o calcáreos limita el crecimiento vegetal y puede alterar las cadenas tróficas al reducir la productividad primaria.

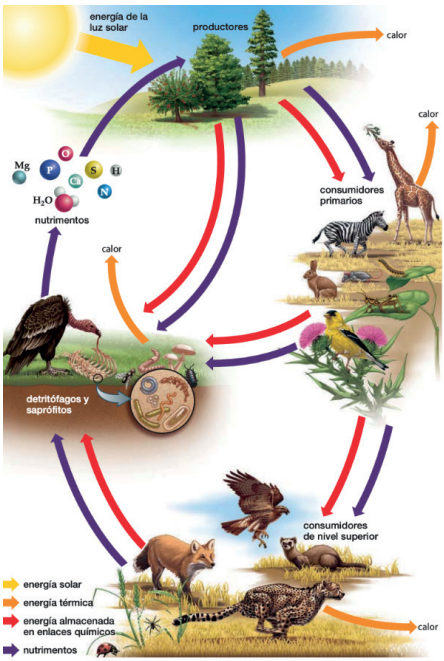
El hierro (Fe) desempeña un papel central en los procesos de fotosíntesis y respiración celular, ya que forma parte de la estructura de citocromos, ferredoxinas y otras proteínas transportadoras de electrones. Aunque el Fe no se encuentra directamente en la molécula de clorofila, su presencia es indispensable para la síntesis de este pigmento y para el mantenimiento de la actividad fotosintética (Römheld y Marschner, 1986). La biodisponibilidad de Fe se ve afectada por el pH y las condiciones redox del suelo o del agua, siendo frecuente su precipitación en formas insolubles en ambientes alcalinos o bien su reducción y solubilización bajo condiciones anóxicas.

Por su parte, el cobre (Cu) actúa como catalizador en procesos de oxidación-reducción, siendo componente esencial de enzimas como la polifenoloxidasa, la citocromo c oxidasa y la plastocianina, involucradas en la respiración y la fotosíntesis (Marschner, 2012). Además, el Cu participa en la lignificación de las paredes celulares y en la defensa de las plantas contra el estrés oxidativo.

En conjunto, estos microelementos, aunque requeridos en cantidades mucho menores que los macronutrientes, son críticos para el metabolismo vegetal y, por extensión, para el funcionamiento integral de los ecosistemas. Su ciclado y disponibilidad dependen estrechamente de la composición mineral del suelo, de la actividad microbiana y de las condiciones físico-químicas del ambiente, factores que determinan la productividad y estabilidad ecológica de los sistemas naturales.

EL FLUJO DE ENERGÍA EN EL ECOSISTEMA

El ciclo de la materia está intrínsecamente ligado al flujo de energía; de hecho, este último es indispensable para que el primero ocurra. Sin embargo, ambos presentan características distintas: mientras que la materia sigue un ciclo cerrado dentro del ecosistema y puede ser reutilizada, la energía fluye de manera unidireccional a través de él y solo puede usarse una vez, disminuyendo progresivamente en cada transferencia. Por esta razón, los ecosistemas dependen de una fuente externa, constante y renovable de energía, fundamentalmente la solar (Kato, 1989). Mientras que la materia circula dentro del ecosistema y puede ser reutilizada, la energía es usada una sola vez cuando fluye a través de él, disminuyendo en cada paso y por lo tanto los ecosistemas dependen de una fuente externa y constante de energía (Figura 6.24).



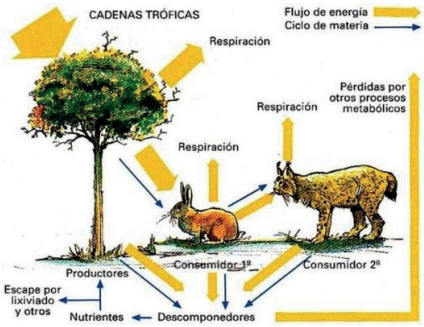


Figura 6.24. Flujo de energía. Representación esquemática del flujo de energía en un ecosistema y de su ciclo de materia. La energía viaja a través del ecosistema mientras que la materia sigue una ruta cíclica (Tomado de Audesirk et al. 2013) .

La energía constituye un concepto central en ecología. De acuerdo con la Sociedad Ecológica Británica, es el tercer concepto ecológico más importante después de ecosistema y sucesión. Esto se debe a las aportaciones fundamentales de investigadores como G. E. Hutchinson, Raymond Lindeman y Howard T. Odum, quienes desarrollaron las bases teóricas y metodológicas para comprender los procesos energéticos en los ecosistemas. Sus investigaciones establecieron los cimientos de la ecología energética, disciplina que continúa siendo una piedra angular en el estudio ecológico moderno (Mansson y McGlade, 1993).

Aunque podría suponerse que el concepto de ecosistema incorpora de manera natural el de comunidad biológica, en la práctica los ecólogos de ecosistemas han centrado su atención en el estudio de los flujos de energía y ciclos de materia dentro y fuera de unidades espaciales definidas, relativamente independientes de las especies particulares que las integran (Begon et al., 2021).

Desde una perspectiva física, la energía puede definirse como la capacidad para realizar trabajo, y puede manifestarse de múltiples maneras: como calor (por ejemplo, el generado por la combustión del gas en una estufa), como energía química (almacenada en los enlaces moleculares) o como energía luminosa (como la emitida por el Sol), entre otras formas (Begon et al., 2021).

La energía se mide en unidades estandarizadas, como calorías o joules. Una caloría (cal) equivale a la cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua de 14.5 a 15.5 °C, mientras que un joule (J) representa la energía requerida para levantar una masa de un gramo a una altura de 1 cm contra la gravedad terrestre. La relación entre ambas unidades es de 1 cal = 4.184 J (o, inversamente, 1 J = 0.239 cal). En ecología se emplean unidades mayores, como kilocalorías (kcal) o kilojulios (kJ), y se ha estimado que los materiales biológicos contienen entre 2.0 y 6.0 kcal/g, equivalentes a 10–20 kJ/g (Carabias et al., 2009).

En la mayoría de los ecosistemas terrestres y acuáticos, la radiación solar constituye la fuente primaria de energía. Los procesos energéticos fundamentales dependen de la entrada y distribución de esta radiación. El balance entre la energía solar entrante y la radiación saliente determina la cantidad neta de energía disponible en el planeta (Chapin et al., 2002). Aproximadamente la mitad de la radiación solar de onda corta atraviesa la atmósfera, mientras que cerca del 90% de la radiación terrestre de onda larga es absorbida por ella. Solo una fracción muy pequeña, menos del 2% de la radiación solar que llega a la superficie terrestre es transformada en energía química por los organismos autótrofos fotosintéticos, base del flujo energético en los ecosistemas.

Uso de la energía por los seres vivos: la fotosíntesis

El flujo continuo de energía proveniente del Sol hacia la Tierra constituye un recurso fundamental para la vida. A nivel fisiológico y bioquímico, la energía se incorpora a los organismos principalmente en forma química, siendo esencial para sostener los procesos metabólicos y estructurales. En este sentido, puede considerarse una magnitud suficiente para describir cualquier fenómeno biológico esencial (Mansson y McGlade, 1993).

Un concepto clave que hay que entender con respecto a la energía, es que ésta *se presenta en varias formas*, debido a que va de un lugar a otro y sufre diferentes transformaciones, de tal forma que en el ecosistema se pueden encontrar varios tipos de flujo de energía y según Mansson y McGlade (1993) son:

Radiación solar (difusa y directa)

Fotosíntesis

Ingestión (principalmente energía química)

Asimilación de energía química en el alimento

Transformación química en el organismo

Egestión (energía química)

Energía liberada por la descomposición

Energía almacenada en sedimentos

Radiación de longitud de onda de la atmósfera

Radiación de longitud de onda de los organismos en el ecosistema

Radiación de longitud de onda del ambiente abiótico excluyendo la atmósfera

Salida y entrada del calor sensible de la atmósfera

Salida y entrada del calor sensible de la hidrósfera

Flujo de calor hacia la tierra

Calor de condensación

Calor de evaporización

Viento

De estos tipos de energía, la proveniente del sol (energía radiante) es de las de mayor atención; se emite en forma de ondas electromagnéticas y su cantidad energética depende de su longitud de onda ya que cada una de ellas tiene diferentes unidades de energía expresadas en equivalentes mol de energía (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Composición de la energía. Tipos y sus unidades de energía provenientes de la energía radiante.

TIPO ENERGIA	EQUIVALENTES MOL DE ENERGIA
Infrarojo	32 Kcal
Luz roja	40 Kcal
Luz azul	64 Kcal
Ultravioleta	128 Kcal

Todas las formas de vida, incluyendo microorganismos, requieren materia para su construcción y energía para realizar sus actividades vitales, como crecimiento y metabolismo. La síntesis de biomoléculas como azúcares, aminoácidos y ácidos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos que contienen nitrógeno, azufre y carbono (N_2, SO_4^{2-}, CO_2) demanda energía en forma de ATP, necesaria para los procesos enzimáticos y de reducción (Barton y Northup, 2011).

Una de las funciones para obtener su energía es la fotosíntesis, proceso mediante el cual se transforma la energía luminosa para sintetizar sus tejidos y transformando la energía luminosa en energía química o potencial. La ecuación general según Colinvaux (1993) y Krebs (1994) que representa este proceso puede expresarse como:

$$6CO_2 + 12H_2O + EnergiaSolar \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \uparrow + 6H_2O$$

bióxido de carbono agua glucosa oxígeno agua

Para llevar a cabo esta reacción se requiere por lo menos 112 Kcal por mol de CO_2 por lo tanto la energía de un fotón azul o rojo por sí solo no es suficiente para llevarla a cabo, por eso se necesita de todo un sistema muy sofisticado donde intervenga el NAD y NAD-P como acarreadores de energía (química). Teóricamente se requieren 3 fotones para fijar una molécula de CO_2 sin embargo los vegetales usan 8 fotones, por lo cual *la eficiencia en el proceso fotosintético es de sólo el 35% porque el resto se pierde como entropia. A pesar de esto, las plantas son los organismos en la Tierra más eficientes* (Colinvaux, 1993).

La fotosíntesis no es la única forma de obtener energía y producir su propio alimento. La quimiosíntesis es un proceso mediante el cual ciertos microorganismos obtienen energía a partir de los enlaces químicos presentes en compuestos ricos en hidrógeno, que se encuentran comúnmente en minerales del subsuelo o en las rocas. Este fenómeno es característico de bacterias que habitan en ambientes extremos, como las ventilas hidrotermales del fondo oceánico o determinadas cuevas terrestres. No obstante, su contribución global a la biosfera es relativamente baja, representando solo alrededor del 0.1% del total de energía incorporada a los sistemas vivos (Carabias et al., 2009).

En contraste, la fotosíntesis representa el mecanismo dominante de fijación de energía en el planeta, responsable de aproximadamente el 99.9% de la energía que ingresa a la biosfera. Este proceso consiste en la captación de la energía lumínica proveniente del Sol y su conversión en energía química, mediante la síntesis de compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y un donador de hidrógeno, generalmente el agua. Existen tres grupos principales de bacterias fotosintéticas: cianobacterias (versdiazules), bacterias verdes y bacterias púrpuras. Entre los eucariotas fotosintéticos se encuentran las plantas verdes, las algas unicelulares y multicelulares (verdes, cafés y rojas), así como los dinoflagelados y diatomeas, todos ellos portadores de pigmentos fotosintéticos como la clorofila (Ondarza, 1991).

La principal fuente de energía de los ecosistemas es, por tanto, la radiación solar. Las plantas y microorganismos fotosintéticos, tanto terrestres como marinos, la utilizan para producir biomasa (Rabinowitch, 1956). Los organismos que elaboran compuestos orgánicos complejos, como carbohidratos, proteínas y lípidos a partir de sustancias simples presentes en el ambiente se denominan autótrofos (El-Sharkawy y Hesketh, 1965).

La fotosíntesis se lleva a cabo mediante la absorción de energía lumínica en los centros de reacción de la clorofila, donde se inicia la conversión energética (Rabinowitch, 1956; Whitmarsh, 1999). Este proceso es la base de la vida en la Tierra, ya que no solo produce los compuestos orgánicos que sirven de alimento, sino también oxígeno molecular (O_2), indispensable para la respiración aeróbica, y contribuye a reducir el exceso de dióxido de carbono (CO_2) atmosférico (Rabinowitch, 1956; Calvin, 1989; Whitmarsh, 1999).

En este contexto, los organismos autótrofos se reconocen como productores primarios en las cadenas tróficas, pues no dependen del carbono orgánico preformado como fuente de energía. Durante la fase luminosa de la fotosíntesis, el oxígeno liberado se deriva de la fotólisis del agua (Hill, 1939). La clorofila actúa como donadora de electrones (e^-), permitiendo la formación de NADPH y ATP en presencia de luz (Raven et al. 2005; Onge, 2018; Ziehe et al., 2018), los cuales se utilizan posteriormente en la fase oscura o ciclo de Calvin-Benson para la asimilación de CO_2 (Calvin y Benson, 1948; Badger y Price, 2003).

En síntesis, la fotosíntesis constituye el proceso biológico fundamental mediante el cual los organismos autótrofos convierten la energía luminosa en energía química, almacenada en forma de azúcares, lípidos y proteínas, que pueden ser fácilmente utilizadas para sustentar las funciones celulares y mantener la organización de la vida (Rabinowitch, 1956; Gest, 2002).

Uso de la energía por los seres vivos: la respiración

La respiración es un proceso fisiológico fundamental mediante el cual los organismos vivos obtienen la energía necesaria para realizar sus funciones vitales. En términos generales, se trata del proceso inverso a la fotosíntesis, pues en lugar de captar energía luminosa para sintetizar compuestos orgánicos, la respiración implica la oxidación de moléculas orgánicas, como la glucosa en presencia de oxígeno, con el fin de liberar la energía almacenada en sus enlaces químicos.

De acuerdo con Ondarza (1991), la respiración celular se define como el conjunto de reacciones químicas que, en presencia de oxígeno, ocurren a nivel celular y permiten a los organismos obtener la energía indispensable para sus diversas funciones fisiológicas. Este proceso libera energía en forma de adenosín trifosfato (ATP) y produce como subproductos dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O), los cuales son eliminados del organismo. A excepción de las bacterias anaerobias obligadas, prácticamente todos los seres vivos realizan algún tipo de respiración para mantener sus procesos vitales.

En los organismos aerobios, la respiración se lleva a cabo a través de una secuencia de reacciones que incluyen la glucólisis, el ciclo de Krebs y la cadena transportadora de electrones. Durante la glucólisis, la energía química contenida en la molécula de glucosa ($C_6H_{12}O_6$) se libera de manera controlada. En este proceso, la oxidación completa de un mol de glucosa, equivalente a 180 g libera aproximadamente 646 kilocalorías de energía, que las células utilizan para realizar trabajo metabólico, movimiento y mantenimiento estructural. Sin embargo, una parte significativa de esta energía se disipa en forma de calor, como consecuencia inevitable de la segunda ley de la termodinámica (Figura 6.25) (Carabias et al., 2009).

El proceso cuando la energía potencial es ingerida por lo animales para ser transformada en energía química y realizar un trabajo, mediante el proceso de la respiración puede representarse, de forma general, mediante la siguiente ecuación química (Krebs, 1994):

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 38ATP + 6CO_2 \uparrow + 6H_2O + CALOR$$

Glucosa oxígeno adenosín trifosfato bióxido de carbono agua calor

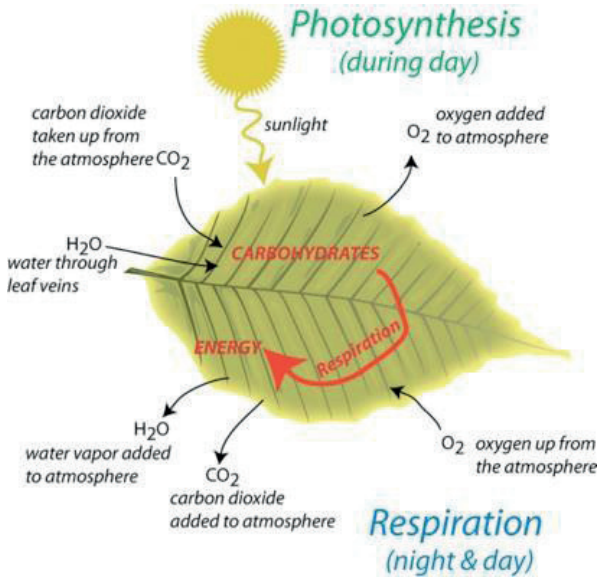


Figura 6.25. *Proceso de fotosíntesis y respiración en una hoja (Tomado de Bralower y Bice 2024).*

La utilización de la energía, una vez dentro de los organismos que la consumieron es utilizada como se muestra en la Figura 6.26.

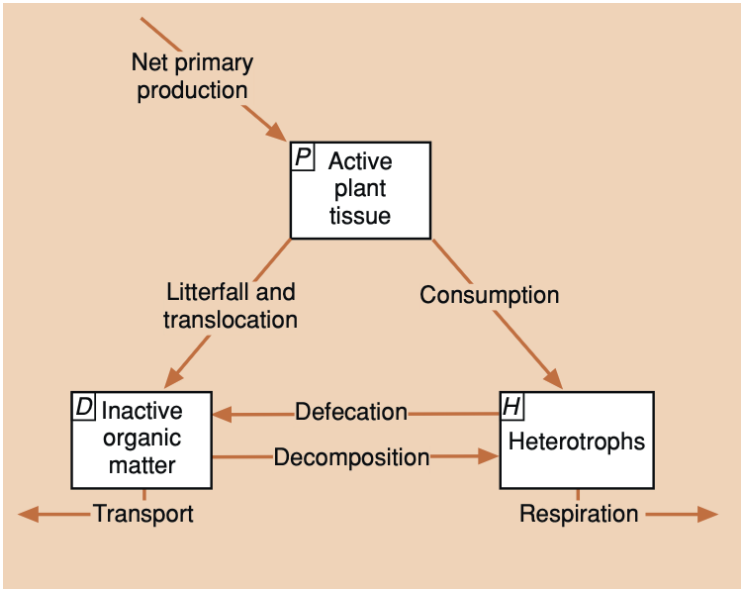


Figura 6.26. Utilización de la energía por los organismos. Cuando un organismo consume de otro la energía, dentro de él sigue varios caminos para su utilización y desecho (Tomado de Begon et al. 2006).

La energía potencial contenida en los compuestos orgánicos es ingerida por los animales y transformada en energía química utilizable a través de la respiración. Este mecanismo permite el aprovechamiento energético necesario para el mantenimiento, crecimiento, reproducción y demás funciones biológicas. Una vez dentro del organismo, la energía se canaliza y distribuye de acuerdo con diferentes procesos metabólicos, como se esquematiza en la Figura 26 (Krebs, 1994).

Durante la transferencia energética entre niveles tróficos, cada animal obtiene una fracción de la energía del nivel inferior mediante la ingestión de alimentos. Parte del material consumido no se utiliza completamente: una porción se elimina en las heces, y otra se pierde en forma de productos urinarios. Solo la energía asimilada, conocida como energía metabolizable se emplea en las funciones internas del organismo. Esta energía se distribuye en dos grandes categorías funcionales:

1. Mantenimiento, que incluye los procesos de respiración, circulación y regulación homeostática, y

2. Producción, que abarca el crecimiento y la reproducción (Krebs, 1994).

Los organismos heterótrofos, a diferencia de los autótrofos, no pueden fijar carbono inorgánico y dependen exclusivamente del carbono orgánico como fuente de energía y materia. Para su crecimiento y desarrollo, utilizan los compuestos producidos por los autótrofos, principalmente carbohidratos, proteínas y lípidos, los cuales son degradados durante la respiración para liberar la energía que impulsa sus actividades metabólicas (Badger y Price, 2003).

En síntesis, la respiración constituye el proceso biológico complementario a la fotosíntesis, cerrando el ciclo energético dentro de los ecosistemas. Mientras la fotosíntesis transforma la energía solar en energía química almacenada, la respiración libera esa energía para sostener la vida y mantener el equilibrio dinámico de la biosfera.

Uso de la energía por los seres vivos y su relación con las leyes de la termodinámica

El estudio de cómo los organismos obtienen, transforman y utilizan la energía en sus procesos vitales se conoce como **bioenergética** (Barton y Northup, 2011). Desde una perspectiva ecológica, los ecosistemas pueden considerarse **sistemas abiertos de procesamiento de energía**, cuya dinámica se ajusta a los principios de la **termodinámica**. En ellos, el flujo energético inicia con la **producción autotrófica** (productividad primaria) y continúa con su aprovechamiento por los **organismos heterótrofos** (productividad secundaria; Schlesinger y Bernhardt, 2020).

La **termodinámica** es la rama de la física que estudia los intercambios y transformaciones de la energía, particularmente de la energía térmica. Los ecosistemas, al ser sistemas biofísicos complejos, operan bajo las **dos leyes fundamentales** de esta disciplina. La **primera ley de la termodinámica**, o **ley de la conservación de la energía,** establece que la energía **no se crea ni se destruye**, sino que **solo se transforma** de una forma a otra. La **segunda ley** postula que **ninguna transformación energética es completamente eficiente**, pues en cada proceso se pierde parte de la energía útil en forma de **calor**, una forma menos organizada e incapaz de realizar trabajo. La **fotosíntesis** y la **respiración** son ejemplos biológicos representativos de estos principios, donde la energía se transforma entre formas químicas y térmicas dentro del ciclo vital (Carabias et al., 2009).

Para comprender por qué la energía fluye a través del ecosistema y por qué solo una fracción puede ser utilizada eficientemente, mientras el resto se disipa, es necesario recordar que **todos los organismos y la materia viva obedecen las dos primeras leyes de la termodinámica** (Kato, 1989).

De acuerdo con la **primera ley de la termodinámica**, la energía que entra a un sistema debe ser igual a la que sale, independientemente del tiempo o la forma en que se transforme (Phillipson, 1975; Lugo y Morris, 1982; Colinvaux, 1993; Mansson y McGlade, 1993; Pianka, 1994). Así, en los ecosistemas, la **energía solar** captada por las **algas, el fitoplancton y las plantas terrestres** se transforma en **energía química**, la cual fluye a través de las **redes tróficas** mediante procesos de **alimentación, digestión y respiración**. Aunque la **cantidad total de energía** en el sistema se conserva, su **forma cambia** continuamente.

La **segunda ley de la termodinámica**, por su parte, establece que toda transferencia o transformación energética ocurre en un gradiente de **mayor a menor concentración**, y que en cada paso **disminuye la capacidad de la energía para realizar trabajo,** ya que una parte se disipa como calor. Esta pérdida refleja el incremento inevitable del **desorden o entropía** en los sistemas naturales (Phillipson, 1975; Lugo y Morris, 1982; Colinvaux, 1993; Mansson y McGlade, 1993; Pianka, 1994). En este sentido, la **entropía** tiende a aumentar hasta alcanzar un equilibrio energético mínimo, caracterizado por la máxima dispersión del calor, fenómeno que también se observa en la tendencia global del universo hacia su **máxima entropía**.

Los dos **axiomas básicos de la termodinámica** pueden resumirse en:

La energía total del universo se conserva en todos los sistemas.

En un sistema cerrado, la entropía tiende a incrementarse hasta alcanzar su máximo.

Estos principios ofrecen una doble perspectiva: por un lado, la **cantidad total de energía** disponible en un sistema (cinética, potencial, química, etc.); y por otro, la **capacidad de esa energía para transformarse** y efectuar trabajo (Mansson y McGlade, 1993). En el contexto biológico, este "trabajo" se expresa en funciones vitales como el metabolismo, el crecimiento y la reproducción.

Desde el enfoque ecológico, los ecosistemas se comportan como **sistemas abiertos** (Schaub y Turek, 2011), es decir, **intercambian energía y materia con su entorno**. Así, su funcionamiento puede vincularse directamente con las dos leyes de la termodinámica:

Primera ley: La energía no se crea ni se destruye, sólo se transforma.

Aplicación ecológica: La energía solar es captada por los organismos fotosintéticos (algas, fitoplancton, plantas embriofitas) y transformada en energía química. Esta fluye a través de las redes tróficas mediante el consumo, digestión y asimilación. Aunque la energía cambia de forma, su cantidad total en el ecosistema permanece constante.

Segunda ley: Cada transferencia o transformación de energía implica una degradación parcial, generalmente en forma de calor.

Aplicación ecológica: A medida que la energía fluye entre los niveles tróficos, su eficiencia disminuye. Solo una **pequeña fracción (aproximadamente el 10%)** de la energía captada por los productores primarios se transfiere a los consumidores secundarios o carnívoros, mientras que el resto se **disipa como calor,** contribuyendo al aumento de la **entropía del sistema**.

En síntesis, las **leyes de la termodinámica** determinan los límites del **flujo y aprovechamiento de la energía en los ecosistemas**. Aunque la energía se conserva, su capacidad de realizar trabajo disminuye progresivamente a medida que se transforma y transfiere entre los niveles tróficos. Este principio fundamental explica por qué los ecosistemas dependen continuamente del ingreso de **energía solar** para sostener su estructura y funcionalidad biológica.

Flujos energéticos en los ecosistemas

Para cualquier ecosistema, hay tres formas generales de analizar la dinámica energética (Kato, 1989):

Análisis poblacional. Se estimará el presupuesto energético de una población en particular en su medio natural. Para ello se determinará la cantidad de energía en la forma de materia orgánica que es consumida, asimilada y excretada por un organismo, más la cantidad de energía requerida para el crecimiento y metabolismo como la oxidación de los alimentos. Estos datos se relacionan con estudios demográficos poblacionales (densidad y crecimiento) para estimar cuanta energía por población total se utiliza. Esta aproximación es muy exacta, pero requiere de mucho tiempo, de tal forma que en la actualidad solo a muy pocas poblaciones se le ha aplicado.

Análisis por cadenas tróficas. Se estimará el presupuesto energético de sólo una o dos especies de diferentes niveles de la cadena trófica a investigar. Fue Elton (1927) quien visualizó esta aproximación al definir cada cadena trófica (línea simple alimenticia: planta-insecto-ave) y su cuantificación energética. Cada especie en su cadena es vista de forma independiente y se ignoran flujos energéticos alternos. Este análisis produce información detallada acerca de cómo las especies interactúan para la repartición de los recursos energéticos disponibles en una sola cadena, pero proporciona poca información acerca de la repartición de la energía en toda la red o trama trófica de un ecosistema (Figura 6.27).

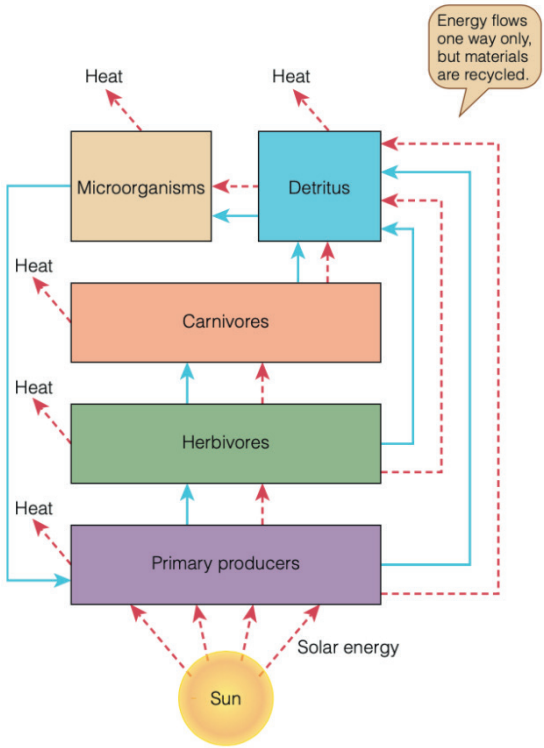


Figura 6.27. Flujo energético en una cadena trófica (Tomado de Krebs, 2014).

Análisis de ecosistemas. Se estimará la cantidad de energía transferida entre los diferentes compartimientos o consumidores del ecosistema. Se cuantifican las entradas y salidas energéticas de cada compartimiento para posteriormente calcular el balance global del flujo energético. Los límites del ecosistema para este análisis son importantes y estarán definidos por el investigador y generalmente se hace en referencia a la topografía o características geográficas del ecosistema que lo delimitan (cuenca hidrológica, valle, isla, etc), de tal forma que el flujo energético deberá ser expresado en unidades de área o volumen por unidad de tiempo según sea el caso para ecosistemas terrestres o acuáticos. Generalmente la energía se expresa en unidades de kilocalorías por metro cuadrado por año (Kcal/m^2/año) (Figura 6.28).

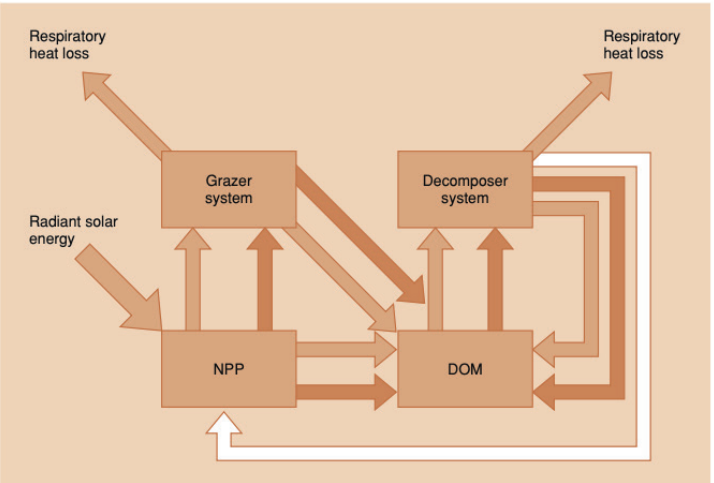


Figura 6.28. Flujo de energía en el ecosistema. Al realizar el análisis de un ecosistema mediante el flujo energético se obtienen las entradas y salidas de cada compartimiento (Tomado de Begon et al. 2006).

Producción y productividad en los ecosistemas

En los ecosistemas, la materia circula de manera continua a través de las cadenas tróficas, mientras que la energía fluye en una sola dirección y se disipa progresivamente en cada transferencia. Por esta razón, todos los sistemas vivos requieren de un influjo constante de energía, proveniente en su mayoría del Sol, que es captada por los organismos autótrofos y transferida posteriormente a los consumidores en forma de compuestos químicos con alto contenido energético. Estos compuestos constituyen la base de las redes tróficas y sustentan la dinámica de la vida en la Tierra (Begon et al., 1990; Carabias et al., 2009).

Los consumidores transforman la materia orgánica recibida desde niveles tróficos inferiores mediante dos procesos fundamentales: la formación de materia más compleja y estructurada, aprovechable por los niveles tróficos superiores, y la degradación de compuestos orgánicos hacia formas más simples o inorgánicas, que posteriormente pueden ser reutilizadas por los productores. En esta dinámica, los organismos descomponedores desempeñan un papel esencial al reciclar la materia y reintegrarla a los reservorios biogeoquímicos (Margalef, 1974).

Desde una perspectiva energética, los alimentos se consideran no sólo materia, sino energía potencial expresada en calorías, definidas como la cantidad de energía necesaria para elevar un gramo de agua en un grado Celsius. Para analizar el flujo energético en un ecosistema, es necesario cuantificar la biomasa, es decir, la masa

de organismos por unidad de área o el contenido de energía en un momento determinado. Sin embargo, lo relevante en los estudios de flujo energético no es la biomasa existente en un instante dado, sino la producción, es decir, la cantidad de energía o materia orgánica generada por unidad de área y tiempo (cal/m^2/año). Por su parte, la productividad hace referencia a la tasa de producción en relación con la biomasa, expresando así la eficiencia con que la energía es transformada y acumulada en nuevos tejidos (Kato, 1989; Begon et al., 1990). En términos comparativos, dos ecosistemas con igual producción, pero diferente biomasa serán desiguales en productividad: el ecosistema con menor biomasa será más productivo (Margalef, 1974).

Tipos de producción en los ecosistemas

Se reconocen tres tipos principales de producción ecológica: primaria, secundaria y neta del ecosistema.

Producción primaria

Corresponde a la síntesis de compuestos orgánicos realizada por los organismos autótrofos, ya sea mediante fotosíntesis o quimiosíntesis. Los autótrofos, plantas, algas y algunas bacterias constituyen el eje central de los ecosistemas, pues son los únicos capaces de fijar carbono inorgánico y transformarlo en materia orgánica utilizable. Factores como la disponibilidad de agua, dióxido de carbono, nutrientes minerales, clorofila y luz solar determinan la magnitud de esta producción (Colinvaux, 1993).

La producción primaria bruta (PPB) representa la cantidad total de energía fijada a través de la fotosíntesis, incluyendo la porción utilizada en la respiración de las propias plantas. En cambio, la producción primaria neta (PPN) equivale a la fracción restante de energía que se acumula como nueva biomasa (crecimiento y almacenamiento) y que está disponible para los consumidores. Matemáticamente, se expresa como:

PPN = PPB - Respiración vegetal

En los ecosistemas terrestres, la PPN se transfiere principalmente al suelo mediante la caída de hojarasca, exudados y mortalidad vegetal, mientras que otra parte se incorpora a los consumidores primarios a través de la herbivoría. En los ambientes acuáticos, la medición de la PPN se realiza mediante métodos como el de la botella clara y oscura (Goarder y Gran, 1927) o la técnica del radiocarbono, que permiten cuantificar la fijación de carbono (Colinvaux, 1993).

La eficiencia de conversión de energía solar en biomasa es baja: las plantas captan apenas entre 1.3% y 1.6% de la radiación incidente, pero esta pequeña fracción sostiene toda la productividad biológica del planeta (Chapin et al., 2002; Escobar y Maass, 2008). De esta energía captada, los productores primarios utilizan aproximadamente una cuarta parte para su metabolismo, quedando disponible para los consumidores únicamente la fracción correspondiente a la PPN, la cual equivale, en promedio, a alrededor del 1% de la energía solar que llega a la Tierra (Chapin et al., 2002; Bowman, 2017).

Producción secundaria

La producción secundaria corresponde a la energía o materia orgánica generada por los organismos heterótrofos, que obtienen su alimento a partir de la materia producida por los autótrofos. Este proceso incluye la digestión, asimilación y utilización de la energía para el crecimiento (síntesis de nuevos tejidos) o el mantenimiento (respiración). La energía disponible para un consumidor (Pi) se deriva de la producción del nivel trófico anterior (Pi-1), y una fracción se pierde en forma de calor o desechos (Krebs, 1994; Carabias et al., 2009).

La eficiencia de transferencia de energía entre niveles tróficos es baja, en promedio, alrededor del 10%, lo que explica la estructura piramidal de la biomasa en la mayoría de los ecosistemas (Atlas y Barta, 2002; Barton y Northup, 2011; Bowman, 2017). En los sistemas microscópicos, sin embargo, esta eficiencia puede alcanzar hasta el 45%, debido a la mayor diversidad y funcionalidad microbiana (Figura 6.29) (Barton y Northup, 2011).

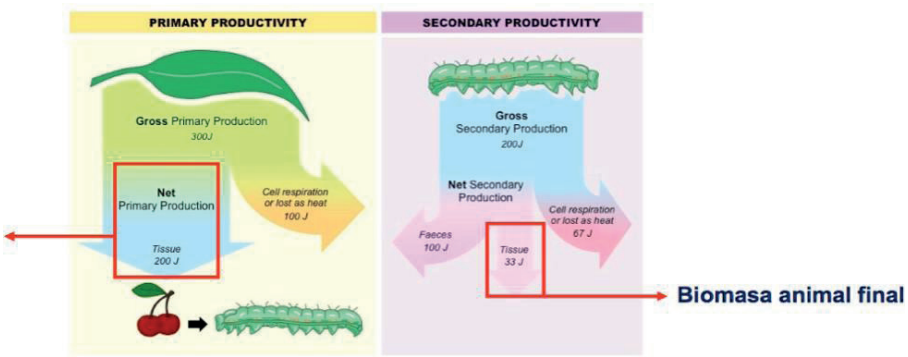


Figura 6.29. Esquema sobre la productividad primaria y secundaria.

Producción neta del ecosistema

La producción neta del ecosistema (PNE) representa la energía total almacenada en el sistema y se calcula como la diferencia entre la producción primaria neta y la respiración de consumidores y descomponedores:

PNE = PPN - Respiración de consumidores y descomponedores

Si la PNE es mayor que cero, el ecosistema se encuentra en una fase de sucesión o crecimiento; si es cercana a cero, se considera maduro (clímax), y si es negativa, el ecosistema está en proceso de degradación o colapso (Colinvaux, 1993) (Figura 6.30).

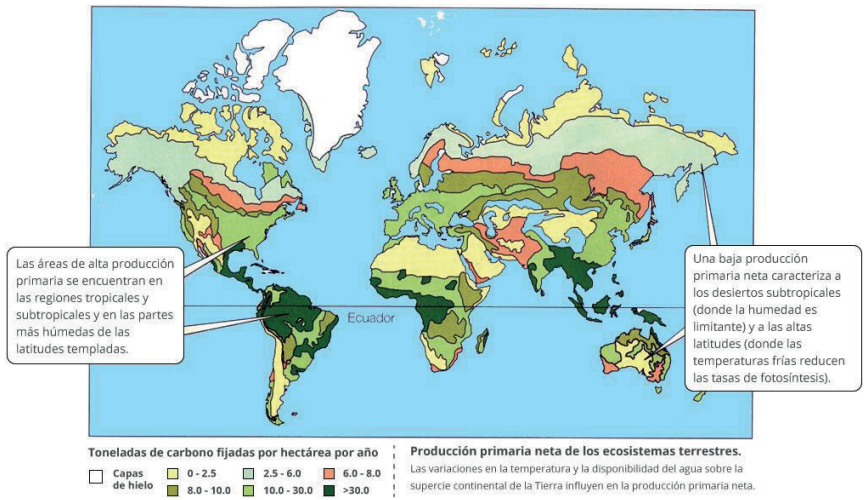


Figura 6.30. Tasa de productividad neta anuales (Tomada de .

Factores que regulan la productividad

La productividad primaria depende de múltiples factores físicos, químicos y biológicos. Entre ellos destacan la radiación solar, la temperatura, la disponibilidad de agua y nutrientes, la profundidad y transparencia del agua (en sistemas acuáticos), y la distancia a la costa o la presencia de surgencias, que enriquecen las aguas con nutrientes (Chapin et al., 2002; Bowman et al., 2017).

Los ecosistemas tropicales e intertropicales, particularmente las selvas altas, pastizales y sabanas concentran aproximadamente el 60% de la productividad primaria terrestre, mientras que los bosques boreales, matorrales templados y tundras aportan apenas entre el 5% y el 6% (Bowman et al., 2017). En los océanos, el fitoplancton es responsable de cerca del 40% de la PPN planetaria, y las zonas costeras y estuarinas contribuyen con un 10% adicional, reflejando la gran importancia de los procesos de surgencia y descarga continental.

Relevancia ecológica y climática

La productividad de los ecosistemas no solo determina la cantidad de energía disponible para los distintos niveles tróficos, sino también la capacidad de almacenamiento de carbono. Estudios realizados en México, como el de Jaramillo et al. (2003) en la selva baja de Chamela, Jalisco, han cuantificado reservas de carbono cercanas a 142 Mg C/ha, distribuidas entre biomasa aérea viva, muerta, raíces y suelo. Estos datos son esenciales para evaluar el impacto del cambio de uso de suelo sobre el ciclo del carbono y su influencia en el cambio climático global.

En conjunto, la producción y la productividad son parámetros clave para comprender el flujo de energía y materia en los ecosistemas. Mientras la producción cuantifica la cantidad de materia o energía generada por unidad de área y tiempo, la productividad mide la eficiencia con que esa energía es transformada y acumulada en biomasa. Su análisis integrado permite evaluar la estructura, el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas, así como su respuesta ante las perturbaciones naturales o antropogénicas.

Productividad en diferentes ecosistemas

Las estimaciones más aceptadas de productividad primaria neta en la Tierra son de 110-120 x 10^9 toneladas de peso seco por año y en el mar es de 50-60 x 10^9 toneladas por año, lo que representa que, aunque el océano cubre cerca de $^2/_3$ partes de la superficie terrestre, la cantidad producida sólo es de $^1/_3$ de la producción (Whittaker, 1975).

La productividad en la Tierra no es igual en sistemas acuáticos que en terrestres y a su vez entre ellos, ya que las comparaciones implican numerosas problemáticas metodológicas, esto se puede observar en la Tabla 6.4.

Tabla 6.4. Producción primaria comparativa entre los principales ecosistemas del mundo. Datos mundiales (Tomado de Whittaker, 1975 y citado en Begon et al., 1990; Colinvaux, 1993; Krebs, 1994).

TIPO DE ECOSISTEMA	ÁREA ($10^6 Km^2$)	PRODUCTIVIDAD (g m^{-2} o t km^{-2})	PRODUCCIÓN 1ª NETA ($10^9 t$)	BIOMASA (10^9 t)
Selva	17.0	2,200.0	37.4	765.0
Bosque tropical	7.5	1,600.0	12.0	260.0
Bosque perenifolio	5.0	1,300.0	6.5	175.0
Bosque deciduo	7.0	1,200.0	8.4	210.0
Bosque boreal	12.0	800.0	9.6	240.0
Árboles y arbustos	8.5	700.0	6.0	50.0
Savana	15.0	900.0	13.5	60.0
Pastizales	9.0	600.0	5.4	14.0
Tundra	8.0	140.0	1.1	5.0
Semidesiertos	18.0	90.0	1.6	13.0
Desierto, rocas, hielo	24.0	3.0	0.07	0.5
Tierras cultivadas	14.0	650.0	9.1	14.0
Pantanos	2.0	2000.0	4.0	30.0
Lagos y ríos	2.0	250.0	0.5	0.05
Total continente	**149.0**	**773.0**	**115.0**	**1837.0**
Océano abierto	332.0	125.0	41.5	1.0
Surgencias	0.4	500.0	0.2	0.008
Plataforma continental	26.6	360.0	9.6	0.27
Algas y arrecifes	0.6	2500.0	1.6	1.2
Estuarios	1.4	1500.0	2.1	1.4
Total marino	**361.0**	**152.0**	**55.0**	**3.9**
TOTAL MUNDIAL	**510.0**	**333.0**	**170.0**	**1841.0**

El globo terráqueo produce menos de 400 g/m^2/año, que representa cerca del 30% de la superficie terrestre y 90% de los océanos, por lo que se considera un desierto marino. Los sistemas *más productivos son selvas, tierras cultivadas, arrecifes, estuarios y marismas y los menos productivos son tundra, desierto y océano* (Colinvaux, 1993), que de manera muy general puede hablarse de un gradiente de productividad y producción (Tabla 6.5).

Tabla 6.5. Gradiente de producción. De manera general, se puede apreciar un gradiente de producción entre grandes biomas de la Tierra.

MENOR PRODUCCION	⇒	MAYOR PRODUCCION
Boreal	Templado	Tropical
Tundra	Pastizal	Tierras cultivadas
Océano abierto	Surgencias	Plataforma continental

Las principales suposiciones para explicar este patrón, no se basan en las características más evidentes del sistema, ni del vegetal representativo o más importante, por ejemplo (Tabla 6.6), ecosistemas tropicales son más productivos por la humedad y el clima cálido, más que por su vegetación característica; las praderas tienen baja productividad por el clima seco, no por el tipo de pasto; las tierras cercanas al círculo ártico tienen baja productividad por el clima frío, no por estar cubierto por tundra (Colinvaux, 1993).

Tabla 6.6. Productividad relativa en ecosistemas. Gradiente de la productividad por tipo de ecosistema, cantidad relativa y su causa probable (Tomado de Colinvaux, 1993).

PRODUCTIVIDAD	TIPO DE ECOSISTEMA	CAUSA O POSTULADO
A L T A	Selvas	Humedad relativa
> 350 g.c./m^2/año	Bosques	Clima cálido
	Pantanos	
	Estuarios	
	Arrecifes	⇑
M E D I A	Pastizales	
70-350 g.c./m^2/año	Surgencias	
	Lagos	
	Agricultura	⇓
B A J A	Tundra	Clima frío
< 70 g.c./m^2/año	Desierto	Seco
	Océano	Falta de nutrientes

Con referencia a la producción secundaria que es mucho menos conocida, la Tabla 6.7 proporciona la producción compilada por Whittaker y Likens en 1973 (citado en Colinvaux, 1993), note en particular la cantidad consumida por los herbívoros de diferentes partes del mundo de acuerdo con sus habilidades de captura y digestión. El porcentaje de la producción de la planta tomada por los animales es la columna titulada como consumo de herbívoros.

Mucha de la energía transformada mediante la *producción primaria neta se pierde*, ya que se asume que el 7% de la producción neta de un bosque lluvioso es consumido mientras que el 93% se pudre. Esto evidencia la gran importancia que se tiene en un ecosistema el grupo de organismos que restituyan y activen esta cantidad de energía que no es consumida por los herbívoros.

Pero este papel, no sólo está supeditado por los *verdaderos descomponedores* como son las bacterias y hongos, sino que hay un grupo de organismos casi todos animales que disponen del *detritus* como fuente fundamental en su supervivencia *(materia orgánica en descomposición*), como son termitas en los trópicos, lombrices en regiones templadas, cangrejos, jaibas y muchos organismos bénticos en lagos y mares.

Tabla 6.7. Producción secundaria anual de las principales regiones de la Tierra. Estimaciones basadas en el consumo animal de plantas para calcular el consumo de los herbívoros y de la eficiencia de asimilación para calcular la producción bruta secundaria (tomado de Whittaker y Likens, 1973 y citado en Colinvaux, 1993).

TIPO DE ECOSISTEMA	PRODUCCIÓN 1ª NETA (10^9 ton met. C/año)	CONSUMO ANIMAL (%)	CONSUMO DE HERBÍVOROS (10^6 ton met. C/año)	PRODUCCIÓN SECUNDARIA NETA (10^6 ton met. C/año)
Selva	15.3	7	1100	110
Bosque tropical	5.1	6	300	30
Bosque perenifolio	2.9	4	120	12
Bosque deciduo	3.8	5	190	19
Bosque boreal	4.3	4	170	17
Arboles y arbustos	2.2	5	110	11
Savana	4.7	15	700	105
Pastizales	2.0	10	200	30
Tundra	0.5	3	15	1.5
Semidesiertos	0.6	3	18	2.7
Desierto, rocas, hielo	0.04	2	0.1	0.01
Tierras cultivadas	4.1	1	40	4
Pantanos	2.2	8	175	18
Lagos y ríos	0.6	20	120	12
Total continente	**48.3**	**7**	**3258**	**372**
Océano abierto	18.9	40	7600	1140
Surgencias	0.1	35	35	5

Plataforma continental	4.3	30	1300	195
Algas y arrecifes	0.5	15	75	11
Estuarios	1.1	15	165	25
Total marino	**24.9**	**37**	**9175**	**1376**
TOTAL MUNDIAL	**73.2**	17	12433	1748

Estos animales que se encargan de hacer fluir la energía en un ecosistema por medio del detritus son propiamente llamados *detritívoros* y en conjunto con los verdaderos descomponedores (hongos y bacterias) actúan en el papel funcional y energético de las plantas en todos los ecosistemas. Resultados de este tipo de producción se muestran en la Tabla 6.8.

Tabla 6.8. Producción mundial de detritus. Producción de detritus calculado de la producción primaria neta (Tomado de Reiners, 1973 y citado en Colinvaux, 1993).

TIPO DE ECOSISTEMA	PRODUCCIÓN 1ª NETA MUNDIAL (10^9 ton/año de peso seco)	PRODUCCIÓN DE DETRITUS (%)	DETRITUS MUNDIAL (10^9 ton/año)	CARBÓN (10^9 ton /año)
Bosque tropical	40.0	95	38.0	19.0
Bosque templado	23.4	95	22.2	11.1
Bosque boreal	9.6	97	9.3	4.6
Árboles y arbustos	4.2	80	3.4	1.7
Savana	10.5	60	6.3	3.2
Pastizales	4.5	50	2.2	1.1
Tundra	1.1	95	1.0	0.5
Semidesiertos	1.3	95	1.2	0.6
Desierto extremoso	0.07	97	0.1	0.03
Tierras cultivadas	9.1	50	4.6	2.3
Pantanos	4.0	90	3.6	1.8
TOTAL MUNDIAL	**107.8**		91.9	45.9

Estructura de los ecosistemas

Estudiar la estructura de los ecosistemas implica identificar y comprender la diversidad de interacciones ecológicas que se establecen entre los organismos que los integran. Este análisis permite reconocer cómo fluye la energía dentro del

sistema, cómo se organiza la biota en niveles con funciones específicas y cómo se mantiene la estabilidad ecológica.

Para realizar un análisis ecosistémico adecuado, se deben considerar algunas generalidades fundamentales:

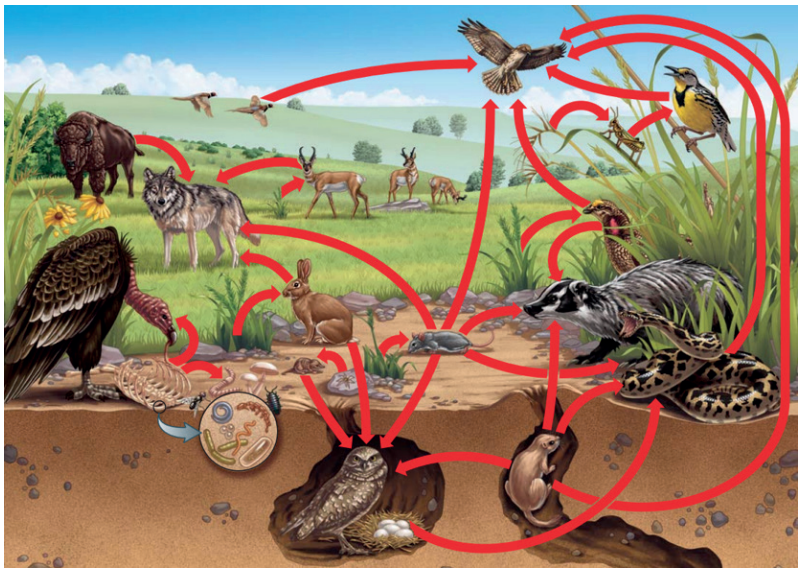
- Los seres vivos de un ecosistema se agrupan funcionalmente en tres grandes niveles, cuya organización depende de procesos ecológicos como competencia, depredación y simbiosis.
- El Sol constituye la fuente primaria de energía y únicamente puede ser aprovechado directamente por organismos autótrofos.
- La existencia del ecosistema depende de la disponibilidad de nutrientes, agua y gases.
- Los ecosistemas tienden a mantener estabilidad funcional en el tiempo.
- Parte de la energía que circula por el sistema siempre se pierde en forma de calor.

1. Componentes biológicos y su función en el flujo de energía

Según Thienemann (1926, citado en Lindeman, 1942), las plantas autótrofas funcionan como organismos productores al utilizar la energía solar mediante fotosíntesis para sintetizar compuestos orgánicos complejos a partir de sustancias inorgánicas simples. Aunque una fracción de la energía captada se destina al metabolismo celular, otra parte queda almacenada en forma de biomasa disponible para el siguiente nivel trófico.

Los organismos heterótrofos, como animales y algunas plantas parasíticas, obtienen energía consumiendo a los productores o a otros consumidores. Una parte importante del material ingerido se oxida para cubrir requerimientos metabólicos y el resto se incorpora al crecimiento corporal. Tras su muerte, la biomasa pasa a formar parte del nivel de descomposición.

Los saprófagos y microorganismos descomponedores (principalmente bacterias heterótrofas y hongos) cumplen un papel esencial al transformar los restos orgánicos en sustancias inorgánicas reutilizables por los organismos autótrofos, cerrando así el proceso de reciclaje de materia dentro del ecosistema (Figura 6.31).



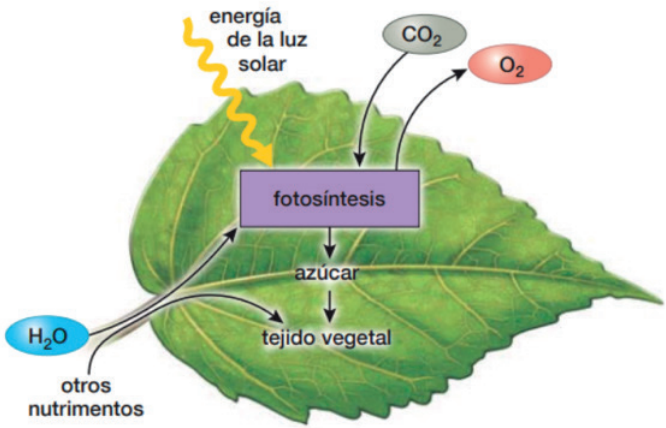


Figura 6.31. Estructura de un ecosistema. En todo ecosistema existen por lo menos tres niveles, aunque existe otro de gran importancia como el de los detritívoros (Tomado de Audesirk et al. 2013).

2. Estructura trófica del ecosistema

Los ecosistemas pueden considerarse como la suma del metabolismo de los organismos que los conforman. Cada uno requiere una entrada constante de energía para mantener sus funciones de respiración, crecimiento y reproducción. Desde una perspectiva funcional, los organismos pueden clasificarse en dos estrategias principales de obtención de energía y nutrientes:

Autótrofos: obtienen energía del Sol y materia de fuentes abióticas (plantas verdes, algas).

Heterótrofos: obtienen energía al consumir materia orgánica viva (herbívoros, carnívoros y omnívoros).

La energía ingresa al ecosistema a través de los organismos autótrofos, fluye hacia los heterótrofos y finalmente retorna al ambiente como calor o materia inorgánica disponible nuevamente para los productores. Aunque el ecosistema constituye la unidad ideal para estudiar el movimiento de energía y materiales, la unidad metabólica funcional continúa siendo el organismo individual (Smith y Smith, 2015).

El primer paso para analizar el metabolismo ecosistémico es identificar las relaciones alimentarias que conectan a los organismos de la comunidad. Este análisis permite evaluar la importancia relativa de cada especie según su papel en la transferencia de energía y materia.

Si bien Elton (1927) formalizó el concepto de cadenas alimentarias como secuencias lineales de transferencia energética (ejemplo: pino → áfidos → arañas → reinitas → halcones), posteriormente se reconoció que dichas cadenas no actúan de manera aislada. En realidad, forman sistemas complejos en los que múltiples especies interactúan a través de conexiones tróficas diversas (Krebs, 2014).

En ecosistemas como lagos, bosques o arrecifes, el flujo de energía conecta a productores, consumidores y descomponedores mediante múltiples rutas alimentarias. Este entramado funcional constituye la base para entender la dinámica ecológica, la productividad biológica y los mecanismos que favorecen la estabilidad del ecosistema.

Los niveles tróficos

El análisis de las relaciones alimentarias dentro de los ecosistemas ha sido uno de los pilares del pensamiento ecológico desde inicios del siglo XX. Estas relaciones permiten describir cómo fluye la energía y cómo se reorganiza la materia entre los organismos vivos, determinando la estructura funcional del ecosistema. La ecología trófica reconoce que los organismos se agrupan en niveles de acuerdo con su fuente

alimentaria, lo que proporciona un marco para entender la dinámica ecológica, la productividad y la estabilidad ecosistémica (Lindeman, 1942; Odum y Heald, 1975; Odum y Barret, 2006; Garvey y Whiles, 2016).

Concepto de nivel trófico

Los niveles tróficos representan las posiciones que ocupan los organismos dentro de una cadena o red alimentaria. Esta clasificación depende del origen de la energía y la materia que utilizan y constituye la base operativa para describir la estructura y función de los ecosistemas (Lindeman, 1942; Jørgensen, 2009; García, 2011).

De manera general, los niveles tróficos se agrupan en tres grandes categorías funcionales:

Productores

Consumidores (primarios, secundarios, terciarios y superiores)

Descomponedores

Estos grupos conforman la estructura mínima necesaria para el funcionamiento ecosistémico, ya que permiten el ingreso, transferencia y reciclaje de energía y nutrientes (Odum y Barret, 2006; Carabias et al., 2009; Fontana, 2014).

Clasificación de los niveles tróficos

La estructura trófica puede representarse mediante cadenas alimentarias, mallas tróficas y pirámides ecológicas. En estas últimas se muestran las relaciones entre energía, biomasa y abundancia a lo largo de los niveles. De la base hacia la cúspide, la organización funcional se establece de la siguiente forma (Odum y Barret, 2006; Carabias et al., 2009):

Productores primarios

Los productores primarios son organismos autótrofos como plantas, algas y bacterias fotosintéticas o quimiosintéticas. Transforman la energía solar o química en compuestos orgánicos mediante procesos metabólicos como la fotosíntesis o quimiosíntesis (Odum y Barret, 2006; Jørgensen, 2009; Fontana, 2014). Este grupo constituye la base energética del ecosistema, donde se expresa la productividad primaria.

Consumidores

Los consumidores son organismos heterótrofos que dependen directa o indirectamente de los productores primarios para obtener energía y materia. Se clasifican jerárquicamente en:

Consumidores primarios o herbívoros, que obtienen energía directamente de los productores (Carabias et al., 2009).

Consumidores secundarios o carnívoros primarios y omnívoros, que consumen herbívoros o combinan recursos vegetales y animales (García, 2011).

Consumidores terciarios, depredadores especializados en consumidores secundarios (Jørgensen, 2009).

Consumidores cuaternarios o depredadores tope, que no presentan enemigos naturales dentro del ecosistema (García, 2011).

La dominancia energética disminuye gradualmente conforme se asciende en la cadena trófica, debido a la pérdida de energía en forma de calor (Carabias et al., 2009).

Descomponedores

Los descomponedores están integrados por bacterias, hongos y organismos saprófagos que transforman la materia orgánica muerta y restos metabólicos en nutrientes disponibles nuevamente para los productores (Carabias et al., 2009; García, 2011). Este nivel permite cerrar el ciclo biogeoquímico y sostiene la continuidad del sistema. (Figura 6.32).

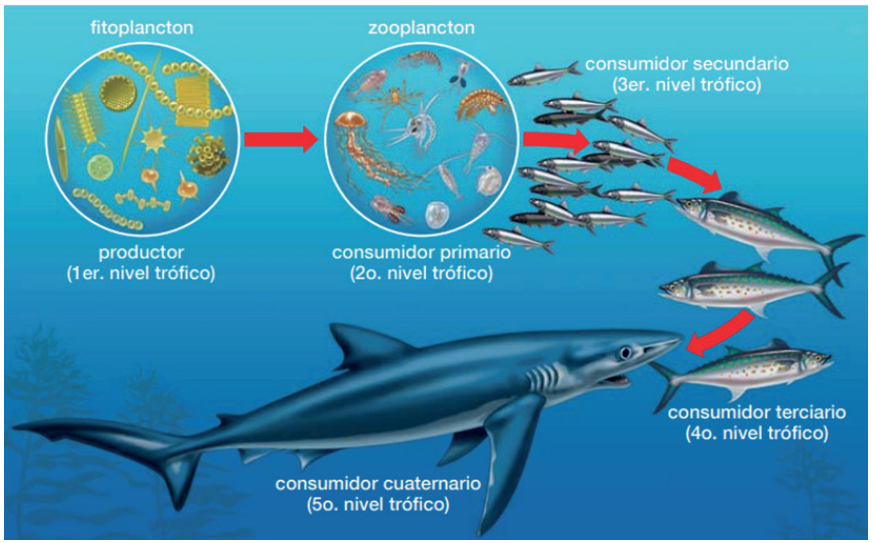


Figura 6.32. Representación de niveles tróficos de un ecosistema marino (Tomado de Audesirk et al., 2013).

Dinámica funcional de los niveles tróficos

La transferencia energética entre niveles depende del tipo de ecosistema, la temporalidad y la disponibilidad de recursos (Paruelo y Batista, 2006). Aunque la composición taxonómica cambia entre ecosistemas terrestres y acuáticos, la estructura funcional mantiene patrones comunes universales (Odum y Barret, 2006; Garvey y Whiles, 2016).

El detritus, definido como materia orgánica particulada (MOP) o disuelta (MOD) juega un papel relevante, especialmente en ecosistemas donde la producción primaria está limitada, y sostiene cadenas tróficas basadas en saprófagos y detritívoros (Moriarty, 1997; Fontana, 2014).

Cadenas tróficas

Las cadenas tróficas representan rutas lineales de transferencia energética desde los productores hasta los consumidores superiores. Charles Elton (1927), con base en sus estudios en ecosistemas árticos, fue el primero en formalizar la estructura como una secuencia jerárquica de alimentación. Este modelo simplificado permite visualizar patrones energéticos y estructurales dentro de los ecosistemas (Elton, 1927; Kato, 1989; Krebs, 1994; Pianka, 1994) (Figura 6.33).

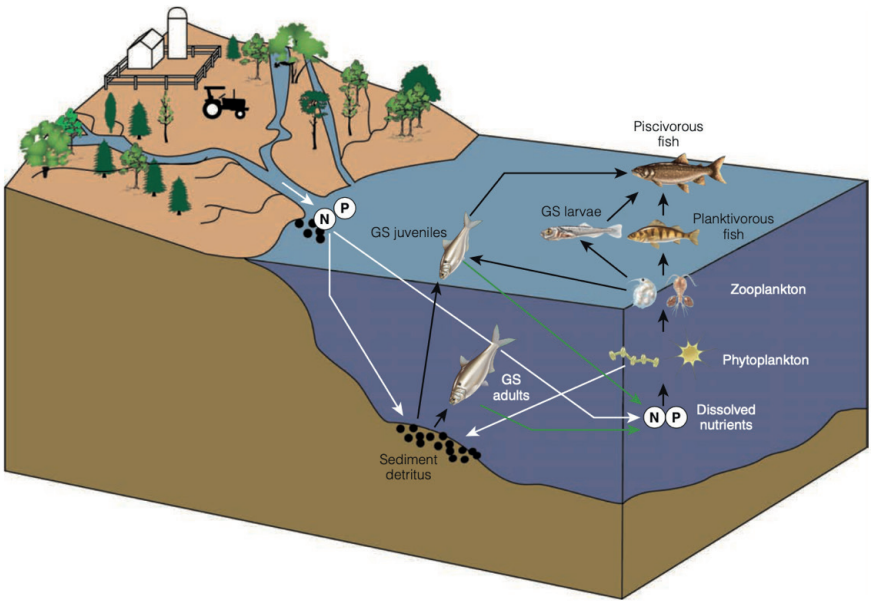


Figura 6.33. Cadena alimenticia. Ruta unidireccional donde se señala la transferencia alimenticia entre los diferentes niveles que la componen (Tomado de Krebs, 2014).

Los niveles tróficos se definen operativamente como grupos de organismos con hábitos alimentarios similares (Emmel, 1975; Colinvaux, 1993). A medida que se asciende en la cadena, los organismos suelen incrementar su tamaño corporal y disminuir en abundancia, lo que Elton (1927) identificó como el **"principio del tamaño del alimento"**, posteriormente formalizado en discusiones energéticas por Lindeman (1942) y retomado por Colinvaux (1993) y Krebs (1994) (Figura 6.34).

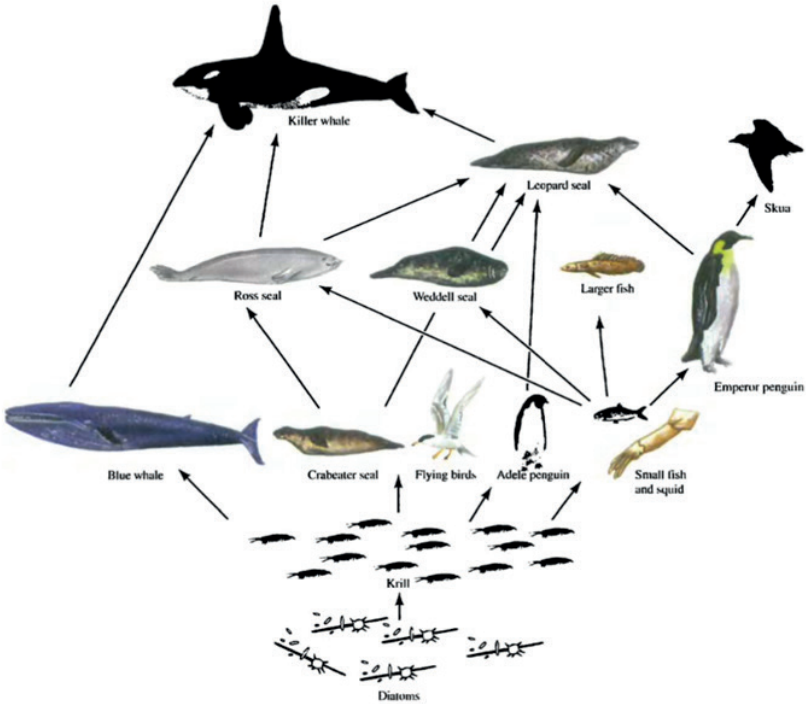


Figura 6.34. Cadena alimentaria donde se observa el principio del tamaño (Tomado de Molles,2008).

Sin embargo, la estructura real rara vez es estrictamente lineal. La presencia de omnívoros, parásitos y depredación intra-nivel genera múltiples rutas que complejizan la estructura (Thompson et al., 2007; Allesina et al., 2009). En los ecosistemas, también pueden coexistir:

Cadenas de pastoreo (plantas → herbívoros → carnívoros)

Cadenas detritívoras (detritus → saprófagos → consumidores)

Cadenas simbióticas, como en corales, donde las zooxantelas aportan hasta el 90 % de la energía al hospedero, funcionando como base trófica integrada (Wooldridge, 2010).

El número de niveles tróficos puede variar entre tres y cuatro como modelo clásico, aunque investigaciones recientes reportan estructuras más complejas, especialmente si se incluyen parásitos y microorganismos (Kauzinger y Morin, 1998; Dunne et al., 2013; Mittelbach y McGill, 2019).

Trofoespecies, gremios y especies clave

El concepto de trofoespecies, propuesto inicialmente para simplificar y agrupar organismos con dietas equivalentes, evolucionó hacia el término **gremio trófico**, definido como un conjunto de especies que explotan un mismo recurso de forma similar (Lindeman, 1942; Odum y Heald, 1975; Krebs, 1994; Garvey y Whiles, 2016).

Dentro de los gremios pueden existir **especies clave**, cuyo papel funcional sostiene la estabilidad ecológica. La eliminación de estas especies puede generar cascadas tróficas y alterar profundamente la estructura y el funcionamiento del ecosistema.

Utilidad y limitaciones conceptuales

Aunque el modelo de niveles tróficos simplifica una realidad ecológica compleja, continúa siendo una herramienta útil para analizar patrones generales, cuantificar flujos energéticos y comprender mecanismos ecológicos (Ulanowicz et al., 2014). La omnivoría, el canibalismo, las simbiosis y la variabilidad estacional introducen ambigüedades tróficas, pero enriquecen la comprensión de la dinámica ecosistémica (Thompson et al., 2007; Mittelbach y McGill, 2019).

Tramas, mallas o redes tróficas

Las tramas, mallas o redes tróficas constituyen diagramas que representan las múltiples rutas de transferencia de materia y energía entre las especies que integran un ecosistema (Colinvaux, 1993). En esencia, son el resultado del entrelazamiento de numerosas cadenas tróficas individuales (Pianka, 1994), conformando una estructura compleja y dinámica que refleja las relaciones alimentarias entre los componentes bióticos de un sistema. Cada ecosistema posee su propia red trófica, determinada por la composición y abundancia de sus especies, así como por las interacciones tróficas que éstas establecen (Figura 6.35 y 6.36).

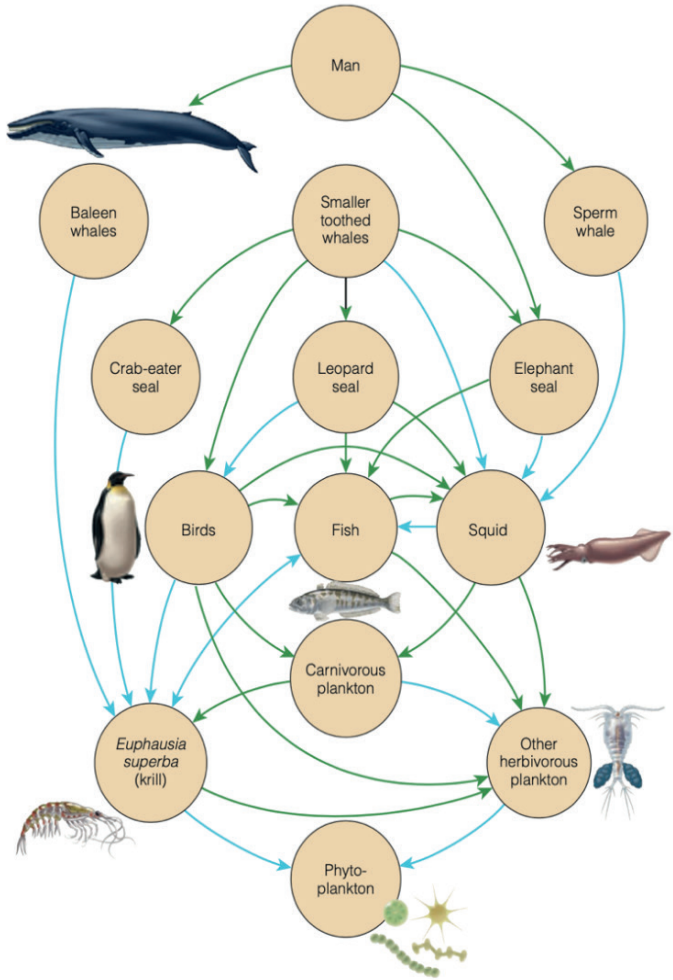


Figura 6.35. Estructura trófica en ambiente marino. Conformada por una multitud de cadenas tróficas unidireccional (Tomado de Krebs, 2014).

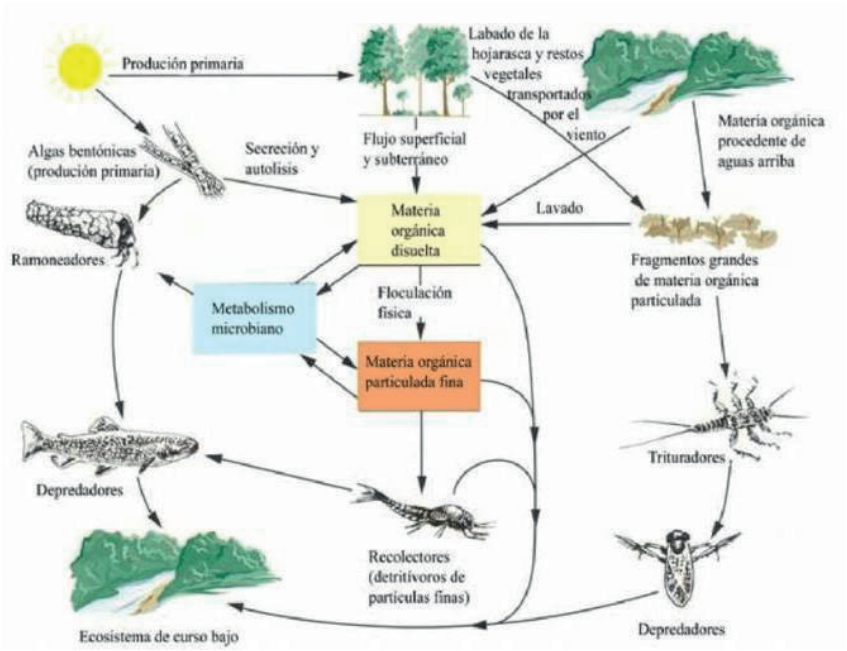


Figura 6.36. Red trófica en un ecosistema de agua dulce. (Smith y Smith, 2001).

El estudio detallado de los ciclos alimentarios revela patrones intrincados de **preferencias y sustituciones tróficas,** reforzados por dependencias ecológicas fundamentales que se plasman en los diagramas de mallas tróficas. En general, los **depredadores tienden a ser menos especializados en sus hábitos alimentarios** que sus presas, lo cual tiene implicaciones ecológicas relevantes. Este principio fue reconocido por **Elton (1927),** quien señaló cómo la abundancia relativa de depredadores y presas influye en la estabilidad de ambas poblaciones. A su vez, **Lindeman (1942)** destacó la importancia de estos patrones en el flujo de energía dentro de los ecosistemas, consolidando las bases de la ecología trófica moderna.

Existen diferencias fundamentales entre los ciclos alimentarios de los ecosistemas terrestres y marinos. En los sistemas terrestres, donde los **productores primarios** son principalmente las plantas vasculares, el flujo trófico tiende a ser **monocíclico**; mientras que, en los sistemas marinos, donde predominan las **algas y el fitoplancton**, el flujo es típicamente **bicíclico** (Lindeman, 1942). Estas diferencias reflejan no solo la diversidad de productores, sino también las particularidades de la transferencia de materia y energía en cada ambiente. (Figura 6.37).

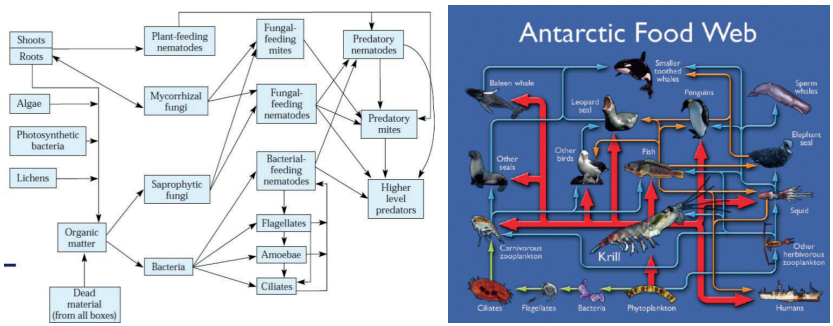


Figura 6.37. Diagrama de la red trófica del suelo izquierda (Tomado de Gurevitch et al., 2002) y parte de la malla trófica del ambiente marino antártico derecha (Tomado de McBride et al. 2014).

Las redes tróficas pueden llegar a ser tan complejas que resulta prácticamente imposible representarlas en su totalidad, incluso mediante estudios ecológicos extensos. No obstante, su análisis parcial permite inferir el grado de **estabilidad** del sistema. En términos ecológicos, se ha propuesto que **"cuanto más compleja es una red trófica (más cadenas interconectadas), mayor es su estabilidad"**, entendida como la capacidad del ecosistema para resistir perturbaciones y retornar a su estado de equilibrio. Esta idea llevó a formular uno de los dogmas clásicos de la ecología: **"la diversidad genera estabilidad"**, respaldado por estudios que demuestran que el incremento en el número de eslabones y de interacciones tróficas favorece la autorregulación de los ecosistemas (Begon et al., 1990; Krebs, 1994).

Sin embargo, **May (1973)** cuestionó esta generalización, argumentando que existen ecosistemas altamente diversos pero inestables, como algunas selvas tropicales y otros menos diversos, pero más estables, como los bosques templados. Esto implica que la estabilidad no depende exclusivamente de la diversidad biológica, sino también de factores como la **historia evolutiva, las condiciones ambientales** y las **propiedades estructurales** del sistema (Begon et al., 1990; Krebs, 1994). A pesar de ello, se pueden establecer dos generalizaciones sólidas (Krebs, 1994):

Las especies con dietas amplias tienden a ser más estables que aquellas con dietas restringidas.

Las especies con numerosos competidores dentro del mismo nivel trófico suelen ser más estables que las que tienen pocos.

Las redes tróficas como estructura ecológica

La naturaleza ecológica está entrelazada por medio de **redes tróficas**, dentro de las cuales se insertan **cadenas alimentarias más cortas**, que representan flujos parciales del sistema total. La **ecología trófica**, del griego *trophikos* (alimentación), es el campo que estudia precisamente "quién come a quién" y cómo se distribuyen la materia y la energía dentro del ecosistema. La mayoría de las redes tróficas son **enormes, reticuladas y entrelazadas**, conectando especies de todos los tamaños y funciones ecológicas.

Dada su complejidad, el primer paso en la mayoría de los estudios sobre redes tróficas es la **simplificación estructural**, que puede lograrse agrupando especies que cumplen funciones ecológicas similares (por ejemplo, productores, herbívoros, carnívoros) o enfocándose en subconjuntos de especies clave para el funcionamiento del ecosistema. Estas simplificaciones suelen dar lugar a representaciones lineales conocidas como **cadenas alimentarias**, las cuales, aunque más sencillas, permiten modelar y comprender procesos ecológicos específicos (Strong, 2004).

La **energía almacenada en los tejidos de los productores primarios** constituye la base de todas las redes tróficas. El **nivel trófico 1** está ocupado por los productores primarios; el **nivel trófico 2** por los consumidores primarios o herbívoros; el **nivel trófico 3** por los consumidores secundarios o carnívoros primarios; y así sucesivamente, hasta los **niveles tróficos 4 y 5**, donde se ubican los consumidores terciarios y cuaternarios o depredadores tope (Carabias et al., 2009).

Análisis estructural y funcional de las redes tróficas

El análisis de las **redes tróficas** constituye una herramienta esencial para comprender el **flujo de materia y energía** dentro de los ecosistemas. A diferencia de las pirámides o cadenas tróficas, las redes permiten representar de manera directa las **interacciones múltiples y simultáneas entre especies**, agrupándolas en **niveles tróficos o grupos funcionales** (Chapin et al., 2011; Delmas et al., 2018).

No obstante, a medida que aumenta la **riqueza de especies**, el número de interacciones potenciales crece exponencialmente (Bowman et al., 2017). Además, las redes tróficas se complican aún más debido a fenómenos como la **competencia intra-nivel,** la **omnivoría,** el **canibalismo** y los **circuitos de retroalimentación indirecta** (Garvey y Whiles, 2016). Aun con tales complejidades, es posible identificar **patrones estructurales generales** que ayudan a predecir la **respuesta de los ecosistemas** frente a variaciones ambientales y biológicas (Pascual y Dunne, 2006).

Las redes tróficas se pueden representar gráficamente como **conjuntos de nodos (especies)** y **enlaces (interacciones tróficas),** cuya **topología, conectividad, densidad de enlaces, intensidad de interacción y longitud promedio de las cadenas** son propiedades cuantificables (Garvey y Whiles, 2016). Sin embargo, la mayoría de las conexiones son **débiles o redundantes**, por lo que el análisis se centra en las **interacciones funcionales**, aquellas que determinan de manera significativa la dinámica del sistema (Allesina et al., 2009).

Incluso en redes ecológicas altamente complejas —con cientos de especies y miles de interacciones—, el comportamiento general del ecosistema puede describirse de manera similar considerando únicamente las conexiones funcionales, ya que las interacciones débiles aportan redundancia y resiliencia estructural (Allesina et al., 2009; Ulanowicz et al., 2014).

Patrones ecológicos en las redes tróficas

Entre los patrones más consistentes observados en las redes tróficas se encuentra la **ley de la potencia depredador-presa**, la cual establece que la biomasa de los depredadores aumenta con la biomasa de sus presas, pero de forma **sublineal**, es decir, menos que proporcional (Hatton et al., 2015). Este principio ha sido confirmado en estudios recientes sobre **141 redes tróficas** en ecosistemas terrestres, marinos y de agua dulce (Perkins et al., 2022). Dichas investigaciones muestran que, en general, la biomasa de las presas sustenta una menor cantidad de biomasa depredadora, patrón que se mantiene incluso al incluir las interacciones de **omnívoros**, frecuentemente omitidas en los modelos.

Estos patrones reflejan **dependencias sistemáticas de la densidad y la energía**, y aunque todavía existe evidencia limitada sobre su universalidad, las tendencias observadas confirman la existencia de **leyes estructurales recurrentes** en la organización trófica de los ecosistemas (Perkins et al., 2022; Hatton et al., 2015).

PIRÁMIDES TRÓFICAS

¿por qué usar pirámides?

A medida que aumenta nuestro conocimiento sobre una red trófica concreta, su complejidad crece y la representación esquemática de todas las interacciones se vuelve intrincada y poco manejable. Para facilitar la comprensión de la organización trófica, **Elton (1927)** propuso representar la estructura alimentaria mediante **pirámides**, porque observó que los organismos situados en la base de las cadenas son relativamente abundantes mientras que los de niveles superiores disminuyen en

abundancia de forma progresiva (Phillipson, 1975). Estas pirámides son diagramas jerárquicos en los que cada "compartimiento" corresponde a un **nivel trófico** y permite visualizar de forma sintética la distribución de individuos, biomasa o energía desde la base (productores) hasta el vértice (depredadores tope) (Colinvaux, 1993; Dajoz, 2002; Carabias et al., 2009).

Tipos de pirámides y su interpretación

1. Pirámides de números

Propuesta por Elton (1927) (por eso a veces se llama pirámide eltoniana), representa la **abundancia relativa** de individuos en cada nivel trófico (individuos por unidad de área; p. ej. ind./m^2). Es la representación más simple y muestra la distribución numérica de organismos en la red trófica (Figura 6.38.); sin embargo, su interpretación puede ser engañosa cuando los tamaños corporales varían enormemente entre niveles (Colinvaux, 1994; Lindeman, 1942; Pianka, 1994).

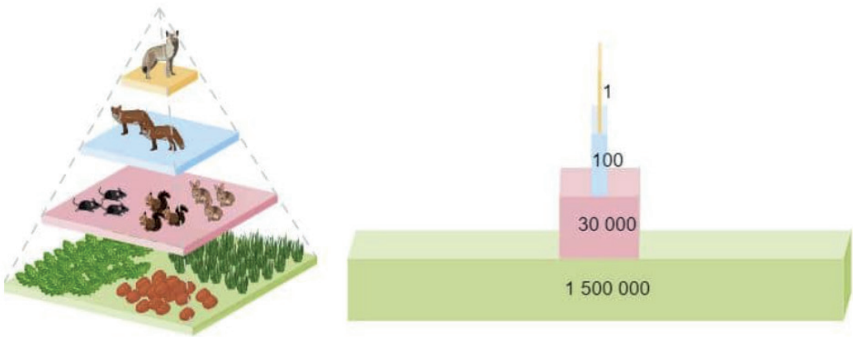


Figura 6.38. *Dos tipos de representación esquemática de una pirámide de números (tomado de Avilés-Sayas, 2021).*

2. Pirámides de biomasa

Muestran el **peso (biomasa)** por unidad de área de cada nivel trófico (generalmente expresado en g/m^2, en peso húmedo o seco) (Figura 6.39). Son útiles para comparar la cantidad de materia viva en cada nivel y reflejan el "standing crop" del sistema en un momento dado. No incorporan la dimensión temporal de la producción (Lindeman, 1942; Colinvaux, 1993; Pianka, 1994; Carabias et al., 2009).

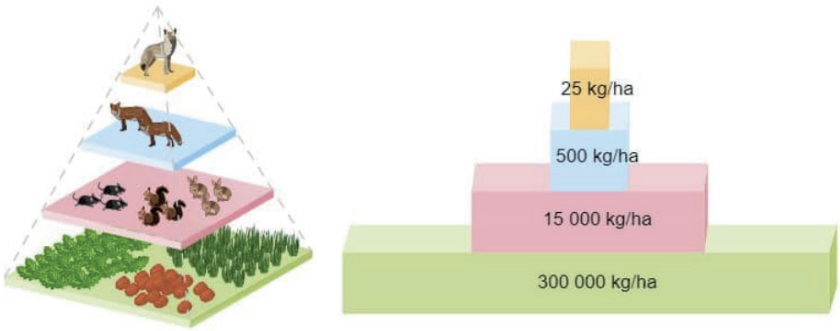


Figura 6.39. *Ejemplo de una pirámide de biomasa(tomado de Avilés-Sayas, 2021).*

3. Pirámides de energía

Introducidas por Lindeman (1942) y también denominadas pirámides de niveles tróficos, representan la **cantidad de energía** relativa en cada eslabón (p. ej. cal/m^2/año) (Figura 6.40). Son conceptualmente las más robustas para describir el flujo energético, porque incluyen la **tasa** (dimensión temporal) y, por tanto, la productividad real de cada nivel. Las unidades típicas son energía por área por tiempo (Pianka, 1994; Lindeman, 1942; Carabias et al., 2009).

Nota conceptual importante: las pirámides de números y de biomasa describen el **standing crop** (stock en un instante) y **no** reflejan directamente tasas de producción. Solo las pirámides de energía incorporan la tasa temporal y, por tanto, informan sobre flujo/producción (Pianka, 1994; Lindeman, 1942). (Figura 6.40.)

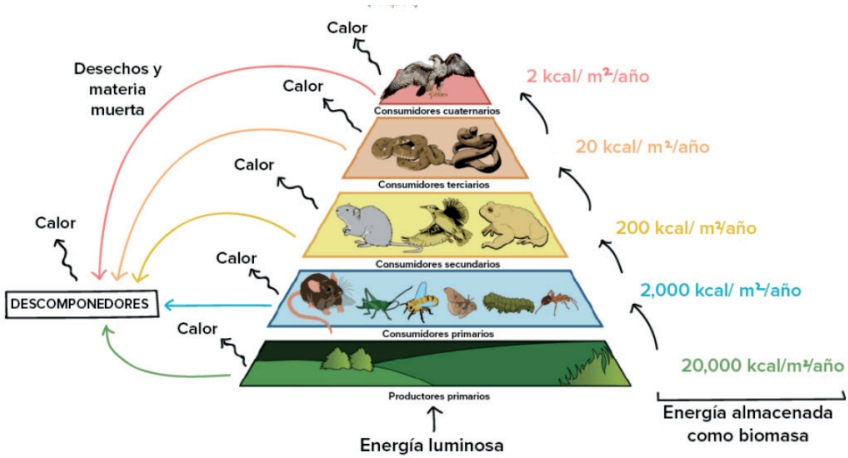


Figura 6.40. *Ejemplo de una pirámide energética (tomado de Avilés-Sayas, 2021).*

Causas de la forma piramidal: termodinámica y eficiencia de transferencia

En cualquiera de las tres pirámides (número, biomasa, energía) suele observarse una **disminución** al ascender de nivel trófico. Esto se explica por dos procesos interrelacionados:

Inadecuada eficiencia de transferencia: en cada transferencia trófica no se transfiere el 100 % de la energía; gran parte se pierde en procesos metabólicos (respiración) y en forma de calor, de acuerdo con las leyes de la termodinámica (Elton, 1927; Phillipson, 1975; Emmel, 1975; Kato, 1989; Begon et al., 1990; Chapin et al., 2011).

Relación presa–depredador y tamaño/abundancia: la proporción presas/depredadores suele ser alta (más individuos o biomasa en niveles bajos), y además los tamaños corporales tienden a aumentar y la abundancia a disminuir hacia niveles superiores (Lindeman, 1942; Colinvaux, 1993; Krebs, 1994).

Históricamente se generalizó la llamada **"regla del 10 %"** según la cual, en promedio, sólo el ~10 % de la energía de un nivel estaría disponible para el siguiente; hoy se sabe que este valor es una **generalización aproximada**: la eficiencia efectiva varía según el ecosistema, su estructura y sus componentes y puede oscilar desde menos del 10 % hasta cerca del 20 % (o más), dependiendo de la cadena y del contexto ecológico (Begon et al., 1990; Kato, 1989; Emmel, 1975). Lo invariable es la **tendencia** a la pérdida energética en cada salto trófico (Elton, 1927; Phillipson, 1975; Carabias et al., 2009; Chapin et al., 2011) (Figura 6.41).

Esa pérdida creciente condiciona que las cadenas tróficas **raramente excedan de 5–6 niveles** en sistemas macroscópicos: la energía remanente en niveles muy superiores es insuficiente para sostener muchos eslabones adicionales (Lindeman, 1942; Begon et al., 1994). (Figura 6.41)

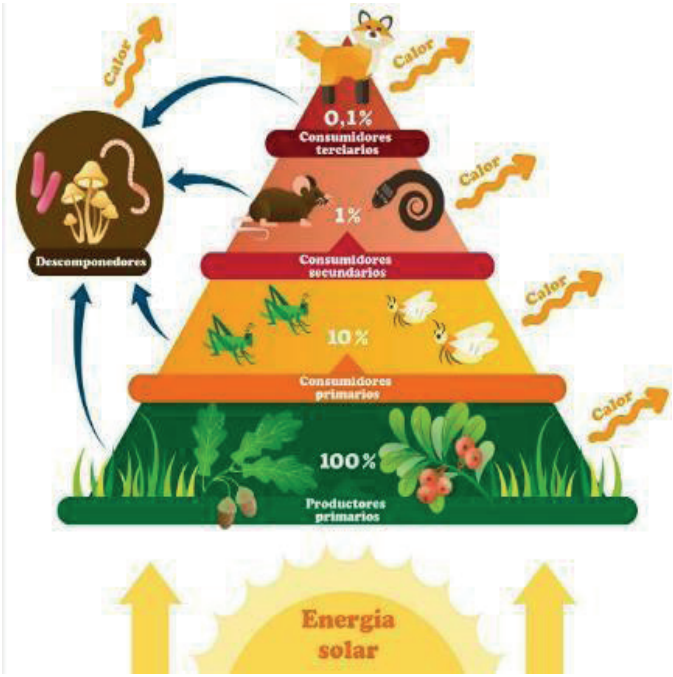


Figura 6.41. Representación esquemática de la eficiencia ecología por nivel trófico .

Contradicción aparente: pérdida energética y eficiencia de consumidores superiores

Aunque la energía disponible disminuye con la altura trófica, los consumidores superiores suelen mostrar **mayor eficiencia en el aprovechamiento** de la energía que reciben (por ejemplo, por su adaptación a depredar presas concretas, mejor digestibilidad, menor proporción de pérdida en egesta). Esta aparente paradoja de pérdida absoluta de energía al subir en la pirámide, pero mayor eficiencia relativa de los predadores, contribuye a acotar la longitud máxima de las cadenas y a estructurar la pirámide (Lindeman, 1942; Begon et al., 1994).

Ejemplos numéricos y didácticos

En el ejemplo simplificado citado en la literatura, si la base autótrofa concentra 10 000 kcal en biomasa vegetal, sólo ~1 000 kcal llegarían a consumidores primarios y ~10 kcal al consumidor terciario (depredador tope), ilustrando dramáticamente la reducción en la energía disponible a medida que se asciende (Chapin et al., 2011; Mittelbach y McGill, 2019).

Excepciones y pirámides invertidas

Las pirámides **no siempre** muestran la base más grande. Existen casos bien documentados de **pirámides invertidas** (biomasa o números). Una **pirámide invertida** (o, más generalmente, una estructura «top-heavy» / con alta proporción consumidor/recurso) ocurre cuando la **biomasa de los consumidores** en uno o varios niveles tróficos iguala o excede la biomasa de las fuentes de recursos sobre las que se sustentan (Lindeman, 1942; Colinvaux, 1993; McCauley et al., 2018). En arrecifes se ha documentado este patrón para la biomasa de peces, donde grandes depredadores pueden representar una fracción muy alta de la biomasa de peces observada. McCauley et al. (2018) proponen medir esta condición por la relación biomasa consumidor/biomasa recurso (C/R) y discuten mecanismos endógenos y exógenos que la generan.

McCauley et al. (2018) muestran claramente que **la explotación humana** (pesca continua) puede transformar la forma de la pirámide (pérdida de niveles superiores), haciendo pasar ecosistemas originalmente "invertidos" o atípicos a pirámides con erosión de los niveles superiores (comparación entre ambientes no perturbados y sometidos a pesca).

Extracción de depredadores tope transforma la estructura: la pesca selectiva de grandes depredadores reduce la biomasa en los niveles superiores, lo que tiende a transformar una pirámide invertida o top-heavy hacia una estructura más clásica (bottom-heavy) dominada por herbívoros y peces de talla pequeña. Estudios comparativos entre islas o atolones con diferente presión pesquera muestran esta transición clara.

Efectos en cascada y cambio de funciones: Se les llama así a los cambios en la población de un nivel trófico que afectan a otros niveles tróficos y que desencadena un equilibrio a través de la pirámide trófica y que puede poner en riesgo el equilibrio de un ecosistema. La reducción de depredadores tope puede desencadenar cascadas tróficas (aumento de ciertos consumidores intermedios, cambio en presión de pastoreo sobre algas/corales), afectando la composición bentónica y la resiliencia del arrecife. Ejemplo: La eliminación de grandes depredadores, como los lobos,

puede llevar a un aumento de las poblaciones de herbívoros y, en consecuencia, a la sobreexplotación de la vegetación, extinción de especies y la degradación de los suelos. Otro ejemplo es la eliminación de nutrias marinas lo que ocasiono el aumento de poblaciones de erizos de mar y la sobre depredación de los bosques de Kelp y por lo tanto la perdida de otras especies en las zonas sin la presencia de la nutria marina (Fig. 6.42).

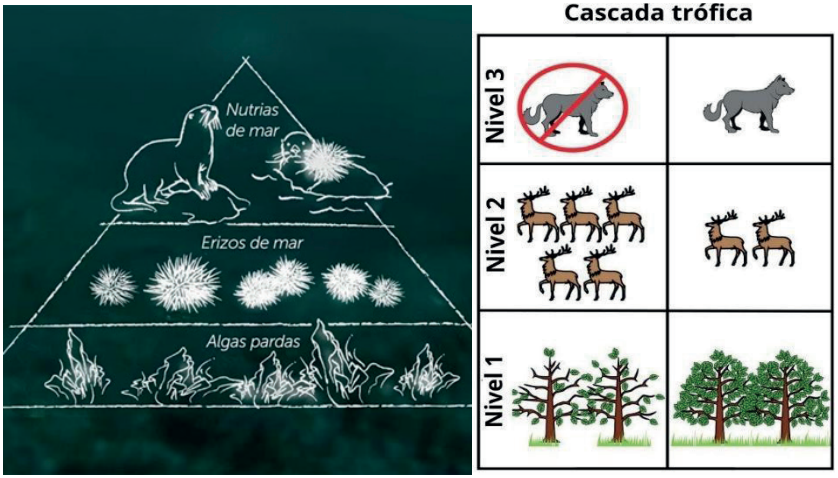


Figura 6.42. Ejemplos de cascadas tróficas por la remoción de especies clave para el funcionamiento de la red trófica y funcionamiento de un ecosistema.

Cambio de línea base y manejo: la evidencia de pirámides invertidas en áreas protegidas ha sido usada como referencia de estado «pre-explotación»; esto orienta el diseño de áreas marinas protegidas (MPAs) y objetivos de restauración, pero también muestra la importancia de corregir sesgos de muestreo al establecer líneas base históricas.

Turnover de productores: por qué importa y cómo explica pirámides invertidas

El *turnover* (velocidad de renovación) de los productores es la relación entre la productividad (producción por unidad de tiempo) y la biomasa estacionaria. Un **turnover alto** significa que, aunque la biomasa viva en un instante sea baja, la producción integrada en el tiempo puede ser muy grande.

Mecanismo práctico: en sistemas acuáticos, pequeños productores (p. ej. fitoplancton o algas microfilamentosas) pueden tener biomasa baja en muestreos puntuales, pero tasas de producción altísimas. Los consumidores (zooplancton, peces

pequeños) consumen esa producción casi inmediatamente; por tanto, la **biomasa de consumidores** puede acumularse y exceder la biomasa de productores medida en un momento dado.

Ejemplo ilustrativo (conceptual, adaptado de McCauley): si un parche recibe un pulso continuo de producción primaria rápida (p. ej. fitoplancton o algas con días de vida media muy corta), la biomasa de productores instantánea puede ser 10–100 veces menor que la biomasa agregada de consumidores que se alimentan continuamente de esa producción. En términos de C/R, esto puede llevar a ratios ≥1 sin violar principios termodinámicos (alta productividad + rápido consumo = baja biomasa de productor, pero alta transferencia energética (Tabla 6.9).

Tabla 6.9. Tabla ilustrativa comparativa de formas de pirámide trófica en arrecifes.
Valores aproximados y con fines didácticos. No deben interpretarse como mediciones puntuales sino como rangos comparativos basados en patrones descritos en la literatura (adaptado de Friedlander y DeMartini, 2002; Sandin et al., 2008; McCauley et al., 2018).

Tipo de arrecife	Productividad (P) estimada relativa	Biomasa productores (B^P) (g/m^2)	Biomasa consumidores (B^c) (g/m^2)	Relación B^c / B^P (C/R ratio)	Forma de la pirámide	Características ecológicas relevantes
Arrecife remoto prístino (ej.: Kingman Reef)	Alta productividad primaria y subsidios pelágicos	5–15	40–120	**3–12**	Invertida (top-heavy)	Alta proporción de depredadores tope (>40% biomasa total); fuerte flujo energético por turnover acelerado.
Arrecife con pesca moderada (ej.: zona turística con regulación parcial)	Productividad media	10–30	20–50	**0.5–2.0**	Transicional / variable	Disminución de depredadores y aumento de consumidores intermedios; herbívoros dominan funciones de pastoreo.
Arrecife sobreexplotado (ej.: sistemas con pesca intensiva costera)	Media–baja	20–60	15–30	**0.2–0.8**	Convencional o bottom-heavy	Ausencia de depredadores grandes; los niveles más altos funcionan con organismos pequeños y juveniles.
Arrecife urbanizado con eutrofización (caso especial)	Alta productividad por aporte terrestre	40–120	10–40	**0.1–0.5**	Muy bottom-heavy	Dominado por productores oportunistas (macroalgas, turf), baja riqueza de peces y pérdida de funciones ecológicas.

Relevancia ecológica, conservación y manejo

Las pirámides tróficas son herramientas conceptuales y prácticas fundamentales para:

- visualizar la **eficiencia de transferencia energética**,
- estimar el **número máximo de niveles tróficos** sostenibles,
- comprender la **sensibilidad de los depredadores tope** frente a la pérdida de energía en niveles inferiores, y
- valorar los **efectos de perturbaciones antropogénicas** (p. ej. sobrepesca) que producen erosión de los niveles superiores y cambios en la estructura trófica (Carabias et al., 2009; McCauley et al., 2018).

Por tanto, la interpretación correcta de una pirámide —según su tipo (número, biomasa o energía), su escala temporal y el contexto ecológico— es esencial para diseñar medidas de conservación y manejo que preserven tanto la **productividad** como la **integridad estructural** de los ecosistemas (Chapin et al., 2011; Garvey y Whiles, 2016).

LIMITACIONES CONCEPTUALES Y METODOLÓGICAS

Dimensión temporal: las pirámides de números y biomasa reflejan un momento concreto (standing crop) y **no** las tasas de producción; las pirámides de energía incorporan la tasa (Lindeman, 1942; Pianka, 1994).

Variabilidad ecológica: la eficiencia trófica (y por ende la forma de la pirámide) varía según la composición taxonómica, la tasa de renovación de productores, y factores ambientales; por tanto, la "regla del 10 %" debe aplicarse con cautela (Emmel, 1975; Kato, 1989; Begon et al., 1990).

Efectos antropogénicos: sobreexplotación y cambios en la base productiva (eutrofización, pérdida de hábitat) pueden alterar la forma y altura de la pirámide (Chapin et al., 2011; McCauley et al., 2018).

Finalmente, las **pirámides tróficas** son representaciones conceptual y analíticamente poderosas para sintetizar la organización y el flujo de energía en los ecosistemas. Diferenciar claramente entre la pirámide **de números, de biomasa y de energía** es indispensable: cada tipo aporta información distinta y complementaria. La forma piramidal resulta de la **ineficiencia de transferencia energética** (leyes de la termodinámica y respiración), de la relación presa–depredador y del tamaño corporal; no obstante, hay excepciones ecológicas (p. ej. pirámides invertidas) que ilustran la diversidad funcional de los sistemas y la importancia de considerar **tasa**

(productividad) además de **stock** (standing crop) al interpretar la estructura trófica (Elton, 1927; Lindeman, 1942; Phillipson, 1975; Emmel, 1975; Kato, 1989; Begon et al., 1990; Carabias et al., 2009; Chapin et al., 2011; McCauley et al., 2018).

Control ascendente y descendente en la regulación del flujo de energía y materia de los ecosistemas

En la dinámica de los ecosistemas, el flujo de energía y materia no depende únicamente de la organización trófica, sino del **mecanismo dominante de regulación** que controla la abundancia, biomasa y productividad de los organismos en cada nivel. Tradicionalmente, se han identificado dos rutas principales de regulación: el **control ascendente (bottom-up)** y el **control descendente (top-down).** Ambos mecanismos pueden actuar simultáneamente y, en muchos ecosistemas, coexisten creando patrones complejos de **retroalimentación, estabilidad, resiliencia** y **cascadas tróficas** (Reynolds, 2008; Lampert y Sommer, 2007).

1. Control ascendente: la regulación por disponibilidad de recursos

El control ascendente asume que la **productividad primaria neta (PPN)** y la disponibilidad de recursos como: luz, nutrientes, agua o materia orgánica, determinan la estructura y dinámica trófica. A mayor entrada de energía al sistema, mayor capacidad de sostener biomasa y diversidad en los niveles superiores (Kaunzinger y Morin, 1998).

Este mecanismo es evidente en sistemas donde los productores primarios responden fuertemente a la variabilidad ambiental: océanos oligotróficos, lagos estratificados, pastizales dependientes de pulsos estacionales o manglares con limitación por nitrógeno o fósforo. Por ejemplo, en sistemas acuáticos, un incremento de nutrientes puede detonar floraciones de fitoplancton, seguido del crecimiento de herbívoros y, posteriormente, de carnívoros, en una secuencia típica de regulación ascendente (Oksanen et al., 1981; Mittelbach y McGill, 2019).

Este tipo de regulación se asocia con:

- **limitación por nutrientes** (N, P, Fe en océanos),
- **respuestas lineales o sigmoides a la productividad**,
- **alternancia en la dominancia trófica** debido a competencia por recursos,
- **variabilidad ambiental pronunciada** (por ejemplo, lagos monomícticos o sistemas estuarinos mexicanos con pulsos de agua dulce).

2. Control descendente: la regulación vía depredación y cascadas tróficas

El control descendente explica cómo los niveles tróficos superiores regulan, directa o indirectamente a los inferiores mediante **depredación, herbivoría, intimidación o supresión comportamental.**

Esta perspectiva deriva de la clásica hipótesis HSS (Hairston, Smith y Slobodkin, 1960), la cual afirma que los carnívoros mantienen a los herbívoros por debajo de su capacidad de carga, permitiendo que las plantas experimentan menor presión de consumo y que, por lo tanto, su dinámica está dominada por competencia y disponibilidad de recursos.

Una consecuencia central del control descendente es la **cascada trófica**, donde la influencia de un depredador tope se propaga a través de múltiples niveles, afectando no sólo abundancias sino también rasgos funcionales, comportamiento, tasas metabólicas y procesos ecosistémicos (Polis et al., 2000).

Ejemplos emblemáticos incluyen:

la reintroducción del lobo gris en Yellowstone,

cascadas marinas asociadas a la sobrepesca de tiburones,

eliminación de jaguares o pumas en selvas tropicales,

desaparición de depredadores tope en manglares y lagunas costeras del Golfo de México.

Un caso experimental notable es el de Suraci et al. (2016), quienes demostraron que **el miedo inducido por vocalizaciones de lobos** redujo la actividad de mapaches, liberando a sus presas (cangrejos, peces pequeños), modificando la estructura de la comunidad bentónica y reorganizando las interacciones competitivas. Este estudio amplió el paradigma top-down al mostrar que no sólo la depredación, sino la **percepción del riesgo**, puede detonar cascadas tróficas completas.

El entendimiento de los mecanismos de control ascendente y descendente constituye una base indispensable para analizar procesos más amplios asociados con la **estabilidad y la complejidad trófica**, ya que el tipo de regulación dominante puede determinar la resistencia de las redes alimentarias frente a perturbaciones y su capacidad de recuperación ante cambios ambientales (May, 1973; Pimm, 1984). Asimismo, estos mecanismos permiten interpretar la arquitectura de las **redes ecológicas**, cuya estructura como número de nodos, conectancia, modularidad e interacción entre especies clave, influye en el flujo de energía, la redundancia funcional y la probabilidad de colapsos sistémicos (Pimm, 1982; Dunne et al., 2002). Este marco conceptual se relaciona directamente con el estudio de las **funciones**

ecosistémicas, entendidas como los procesos biogeoquímicos y ecológicos que emergen de la organización trófica, tales como la productividad primaria, el reciclaje de nutrientes, la descomposición y el control biológico, todos ellos fuertemente mediados por las interacciones entre niveles (Chapin et al., 1997; Loreau et al., 2001). Finalmente, la comprensión de estos mecanismos es esencial para evaluar los **efectos antropogénicos sobre la estructura trófica**, ya que actividades como la sobrepesca, la fragmentación del hábitat, la eutrofización y el cambio climático pueden alterar significativamente la fortaleza de las interacciones, eliminar depredadores tope o modificar la disponibilidad de recursos, generando cascadas ecológicas y reorganizaciones funcionales observadas en múltiples ecosistemas mexicanos y globales (Jackson et al., 2001; IPBES, 2019).

Representaciones formales del flujo de energía en ecosistemas

Una vez que se han establecido los conceptos fundamentales de los **niveles tróficos**, las **cadenas y tramas alimentarias** y la representación estructural mediante **pirámides tróficas**, el siguiente paso consiste en formalizar estas relaciones mediante herramientas cuantitativas y modelos energéticos. Estas representaciones permiten no solo visualizar la estructura trófica, sino también **cuantificar el flujo energético, la eficiencia ecológica y las conexiones funcionales entre especies y niveles**, lo cual constituye la base para modelar, predecir y comparar ecosistemas (Kato, 1989).

Estas aproximaciones son esenciales porque la estructura trófica no es únicamente un patrón cualitativo, sino un proceso dinámico gobernado por principios termodinámicos, ecológicos y evolutivos. Como se ha discutido previamente, la energía captada por los productores primarios disminuye gradualmente hacia niveles superiores debido a procesos como la respiración, descomposición, costos metabólicos y pérdida de calor. Representar formalmente estos flujos facilita evaluar la eficiencia trófica, la estabilidad del sistema, la resiliencia ante perturbaciones y el papel diferencial que cumplen las especies dentro de la red energética (Odum y Barrett, 2006; Garvey y Whiles, 2016).

Matriz de transferencia de energía

Una primera herramienta formal para representar cuantitativamente las interacciones tróficas es la **matriz de transferencia de energía**, la cual resume todas las relaciones posibles entre organismos y niveles tróficos en un formato sistemático (Kato, 1989). Su construcción parte de una **malla o red trófica** (Figura 6.43), y consiste en asignar a cada celda de la matriz un valor que representa la interacción funcional entre una presa y su depredador. Las casillas donde no existe interacción se completan con cero (Figura 6.44).

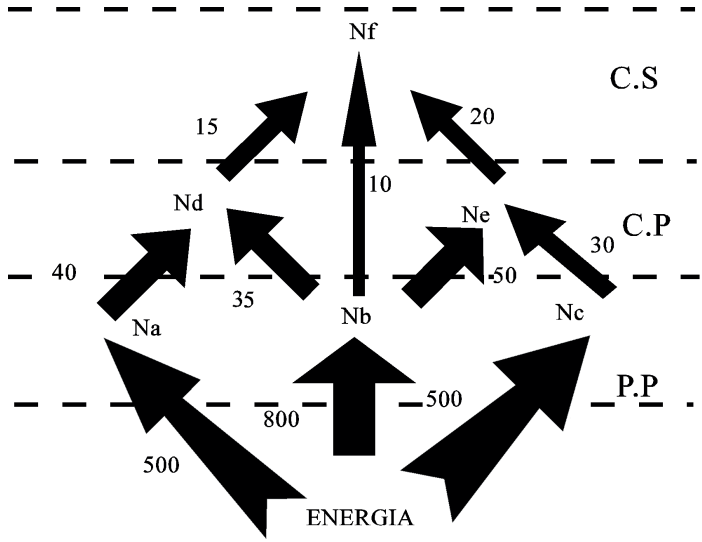


Figura 6.43. Malla trófica. Na, Nb, etc., representan diferentes especies; las flechas la dirección del flujo; los valores la cantidad de energía por tiempo y espacio (cal/m2/año) (Tomado de Kato, 1989).

Sumas horizontales		E	Na	Nb	Nc	Nd	Ne	Nf
	E							
500	Na	500						
800	Nb	800	0					
500	Nc	500	0	0				
75	Nd	0	40	35	0			
80	Ne	0	0	50	30	0		
45	Nf	0	0	10	0	15	20	
		1800	40	95 P.P.	30	15	20 C.P.	

Sumas verticales

Figura 6.44. Matriz de transferencia (Tomado de Kato, 1989).

El análisis de la matriz permite derivar múltiples propiedades de la organización trófica:

Identificación de cadenas tróficas dominantes. El análisis de conectividad y pesos energéticos permite reconocer rutas alimentarias que aportan mayor flujo de energía.

Producción por nivel trófico. La suma horizontal de cada fila representa la energía disponible o transferida en ese nivel.

Contribución de cada especie a niveles superiores. La suma vertical de cada columna refleja la importancia de la especie como fuente energética dentro de la red.

Construcción derivada de la pirámide de energía. Al agrupar las entradas de la matriz por niveles tróficos, es posible obtener una representación cuantitativa de la pirámide energética (Figura 6.45), vinculando estructura y función.

De esta manera, la matriz funciona como un puente entre la descripción cualitativa de las relaciones tróficas y su modelación cuantitativa y energética.

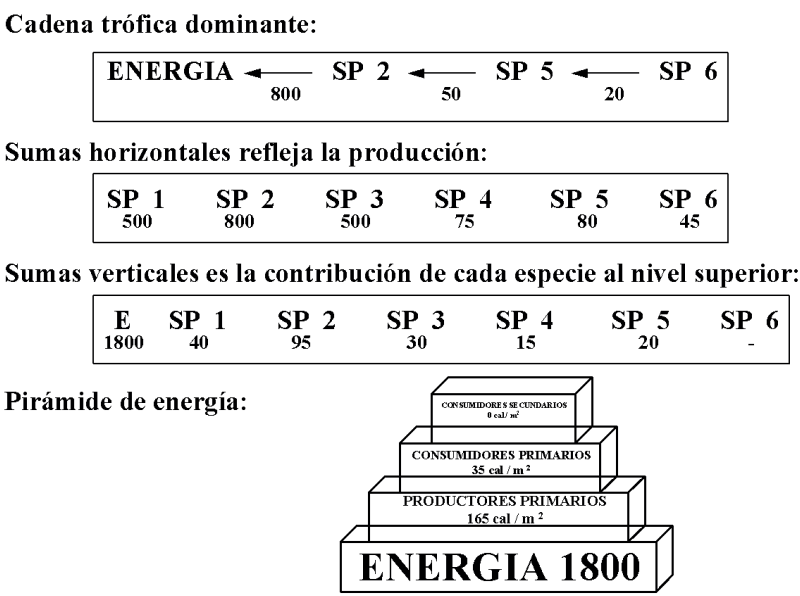


Figura 6.45. Resultados de la matriz de transferencia. Cadena trófica dominante, producción, contribución de cada nivel y pirámide energética (Tomado de Kato, 1989).

MODELOS DE FLUJO ENERGÉTICO

Todo ecosistema opera bajo principios de flujo energético, en los cuales la materia se recicla, pero la energía fluye unidireccionalmente y se disipa progresivamente en forma de calor (Odum y Barrett, 2006). Del total de energía disponible, una fracción se incorpora a biomasa (producción), otra se pierde durante la respiración y otra queda disponible para descomponedores y detritívoros.

Con el fin de representar, interpretar y formalizar matemáticamente estas relaciones, se han desarrollado diversos modelos, entre los que destacan:

Modelo de compartimientos

El modelo de compartimientos emplea la simbología introducida por Lindeman (1942) y posteriormente formalizada en análisis energéticos aplicados a ecosistemas (Kato, 1989). En este modelo:

Cada compartimiento representa un **nivel trófico**.

La letra **Λ (lambda mayúscula)** simboliza la biomasa presente en dicho nivel (cal/m^2).

La letra **λ (lambda minúscula)** representa la cantidad de energía transferida desde un nivel j a un nivel i por unidad de tiempo y espacio (Figura 6.46).

Este enfoque permite cuantificar la eficiencia ecológica, identificar cuellos de botella energéticos y comparar ecosistemas bajo estándares comunes.

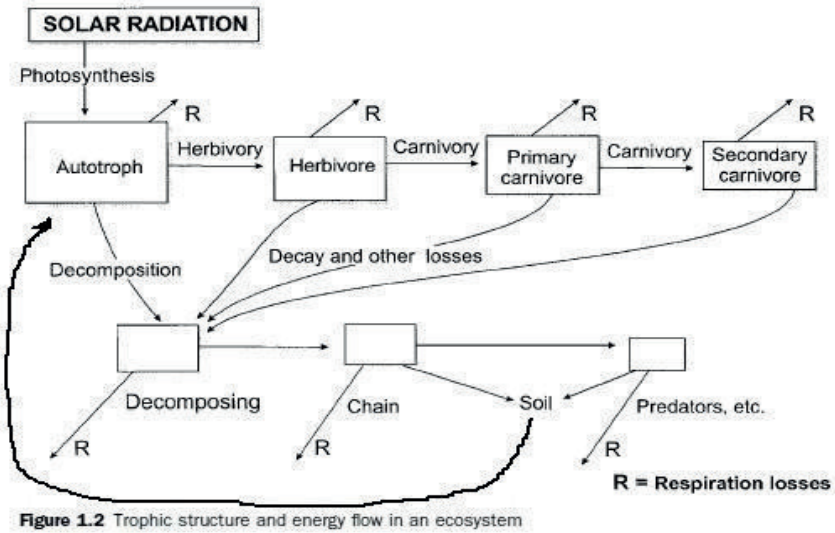


Figura 6.46. Diagrama conceptual de la estructura trófica de un ecosistema, importante reconocer a los niveles tróficos y la importancia de la respiración, la ubicación del flujo de energía y el reciclado de materia inorgánica proveniente de los descomponedores (Tomado de Dickinson, y Murphy, 2008).

MODELO HIDRÁULICO

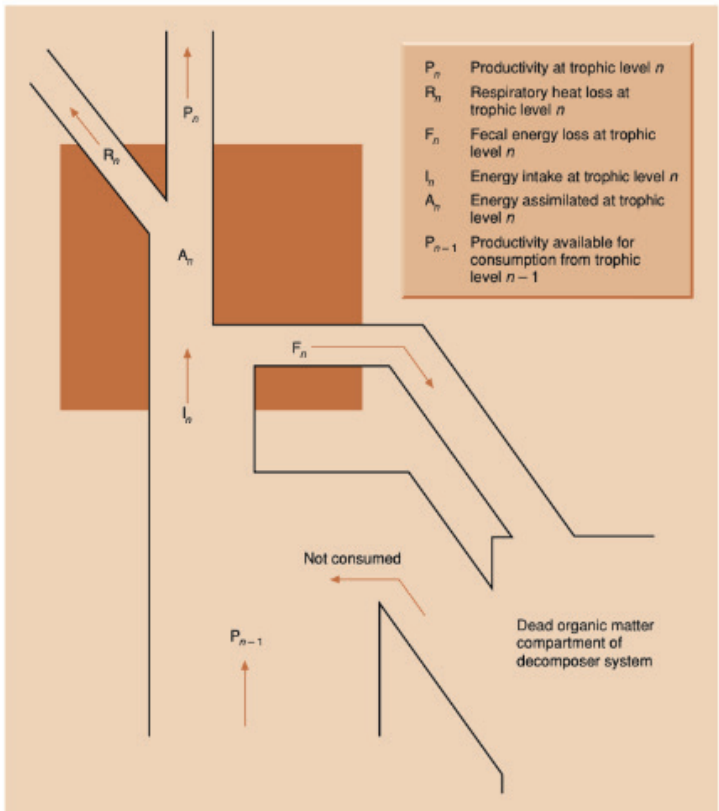
El modelo hidráulico constituye una representación visual intuitiva del flujo energético. En él:

Cada rectángulo representa un nivel trófico y su biomasa acumulada.

Los canales ilustran los flujos energéticos entre niveles.

El grosor de los canales es proporcional a la magnitud del flujo (Figura 6.47).

Este tipo de representación permite visualizar la relación entre biomasa y producción (productividad), así como la magnitud del flujo que pasa por los descomponedores, grupo frecuentemente subrepresentado en diagramas simplificados.



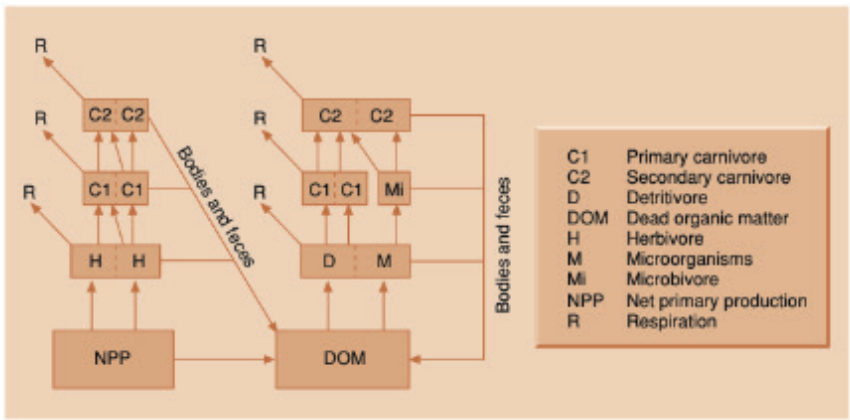


Figura 6.47. *Modelo hidráulico. Representación esquemática del modelo hidráulico donde la anchura de los canales representa la magnitud de la energía (Tomado de Begon et al., 2006*).

Lenguaje basado en leyes de la energía

Una propuesta más reciente consiste en utilizar un lenguaje simbólico estandarizado basado en principios termodinámicos y desarrollada por Odum (1971). Este sistema emplea símbolos que representan fuentes, transformadores, acumuladores y disipadores de energía (Figura 6.48). Dicho enfoque permite analizar ecosistemas como **sistemas energéticos complejos**, facilitando su comparación con sistemas físicos, ingenieriles o económicos.



Figura 6.48. Símbolos del lenguaje de sistemas. Símbolos basados en Odum (1971) para la construcción de modelos con la idea de describir e idear sistemas.

Descripción de la simbología

a. *Almacenaje pasivo*. Este símbolo representa el almacenaje de cualquier substancia en el ecosistema, sin que ocurra una transformación de energía durante el almacenaje. Algunos ejemplos son el almacenaje de hojas en el suelo del bosque, gasolina en el tanque de un automóvil o comida en la alacena.

b. *Multiplicador*. Este símbolo denota la relación multiplicativa entre un flujo energético de baja magnitud (factor controlante) y otro flujo energético de mayor magnitud (insumo). El producto representa un tercer flujo energético y está acompañado por la pérdida de calor.

c. *Receptor de energía*. Este símbolo representa la recepción de energía ondular, como la energía solar, el sonido y el oleaje. La energía ondular activa algún material cíclico en el sistema y éste transfiere energía potencial a algún proceso del sistema y retorna a su estado de receptor. Un ejemplo es la recepción de luz por la clorofila.

d. *Consumidor*. Este símbolo representa cualquier población de consumidores en un sistema, por ejemplo, el ser humano, sus máquinas, o los animales del bosque. El sistema consumidor almacena energía potencial activamente (por medio de transformación y pérdida de calor) y utiliza parte del almacenaje para trabajar y obtener más energía potencial.

e. *Productor*. El símbolo de un sistema productor es la combinación de dos símbolos: un receptor de energía y un consumidor. La respiración del sistema es el consumidor, el cual mantiene la maquinaria metabólica y recibe energía potencial del receptor. Ejemplos: un bosque o una planta.

f. *Fuente de energía*. Cualquier fuente de energía en un sistema se representa con el círculo. Ejemplos: el Sol, la energía fósil, el agua en una represa o el viento. Para facilitar la comprensión se debe especificar si la energía es transmitida como un flujo continuo, con fuerza continua o con alguna periodicidad específica.

g. *Presión* o *tensión*. Este símbolo denota la pérdida de energía potencial de un sistema. La pérdida es una función multiplicativa de algún factor de tensión o presión. El producto de la interacción no hace el trabajo, sino que se pierde como calor. Ejemplo: El efecto de un contaminante en un río.

h. *Multiplicador de dos direcciones*. Este símbolo también se denomina símbolo de difusión. Se utiliza para representar procesos que pueden mover materia o energía en dos direcciones. La fuerza motriz del proceso determina la dirección de flujo. Ejemplos: el movimiento de las mareas bajo la acción de la Luna, el movimiento de substancias químicas bajo la influencia de mareas, el movimiento vertical del plancton y nutrientes en el mar, o el intercambio de gases entre cuerpos de agua y la atmósfera.

i. *Interruptor*. Este símbolo denota procesos que tienen estados activados y no activados. El flujo no es posible en ausencia de la señal de activación. Cuando esta señal está presente, el interruptor se activa y es posible el flujo de materia o energía. Ejemplos de la aplicación de este símbolo: el interruptor eléctrico o la germinación de una semilla.

j. *Interruptor activado por un límite*. Este símbolo se comporta de la misma manera que el interruptor anterior, pero antes de ser activado, el factor activador tiene que exceder un límite crítico característico del proceso que se está modelando. Por ejemplo, el flujo de agua sobre una represa tiene que exceder el volumen de

la represa antes de que ocurra. Del mismo modo, el agua no se escapa del suelo, hasta que no se excede su capacidad de retención. Al utilizar este símbolo hay que indicar las condiciones que deben satisfacerse para que funcione el interruptor.

k. *Transactor económico*. Este símbolo se utiliza para representar los flujos de dólares y energía en sistemas económicos. El flujo de dólares se representa con líneas entrecortadas y el de energía con líneas sólidas. Cuando se obtiene un artículo o un servicio se envían dólares en una dirección y se obtiene energía potencial o trabajo en la dirección opuesta. La razón entre estos dos flujos es el precio del artículo o el servicio. La pérdida de calor de tales convenios es pequeña a menos que aquéllos no estén controlados por sistemas de transacción complejos.

l. *Caja*. Este símbolo denota funciones para las cuales no hay símbolo, cuando se representa una acción no especificada o algo de poca importancia para el punto que ilustra el modelo. Si se conoce la función matemática que describe el funcionamiento del compartimiento, ésta debe escribirse dentro de la caja.

m. *Amplificador con ganancia constante*. Este símbolo describe sistemas con energía ilimitada, que se utiliza para aumentar el insumo por un factor constante (el factor de amplificación). Esto causa un crecimiento exponencial. Una población que tenga una fuente de alimentos y espacio ilimitado puede sostener una razón de reproducción constante y crecimiento exponencial.

n. *Pérdida de calor y flujos en estado estable*. Se utilizan dos símbolos: La línea representa el flujo estable de energía, y la flecha, con el símbolo de tierra que se utiliza en electricidad, representa la pérdida de calor necesaria para hacer posible cualquier proceso irreversible (unidireccional).

Utilidad ecológica y predictiva de las representaciones energéticas

El uso combinado de matrices, modelos de compartimientos, diagramas hidráulicos y lenguaje energético permite:

- Detectar **especies clave** funcionales.
- Evaluar impactos de disturbios como pesca, contaminación, invasiones o pérdida de hábitat.
- Comparar ecosistemas altamente contrastantes (lagunas costeras, arrecifes coralinos, bosques templados, praderas, agroecosistemas).
- Modelar la estabilidad y resiliencia frente a perturbaciones.
- Predecir **reorganizaciones tróficas** ante cambios climáticos o antropogénicos.

Estas herramientas transforman la ecología trófica de una descripción estructural a un análisis cuantitativo y comparativo del funcionamiento ecosistémico.

Eficiencias ecológicas

Después de haber revisado cómo fluye la energía a través de cadenas, tramas, pirámides tróficas y modelos formales de transferencia, resulta indispensable comprender qué tan eficiente es ese flujo dentro del ecosistema. La energía no se transfiere de manera perfecta entre niveles tróficos; por el contrario, se pierde progresivamente en forma de calor metabólico, excreción y materia no consumida. Por ello, la **eficiencia ecológica** es un parámetro clave para evaluar el desempeño funcional de los ecosistemas.

El término *eficiencia ecológica* se refiere a la fracción de energía disponible en un nivel trófico que es efectivamente transferida y aprovechada por el siguiente. Conceptualmente, puede expresarse como la relación entre una **variable de salida** y una **variable de entrada**, lo que permite estimar cuánta energía útil fluye a través del sistema en comparación con la disponible originalmente (Colinvaux, 1993).

Las primeras estimaciones cuantitativas de estas eficiencias fueron propuestas por **Lindeman (1947),** razón por la cual suelen denominarse **eficiencias de Lindeman**. Su propuesta surgió del interés por expresar matemáticamente las relaciones cuantitativas entre los niveles tróficos, formalizando cómo la energía alimentaria se transforma y reduce conforme avanza en la red alimentaria (Kato, 1989).

El cálculo de estas eficiencias requiere conocer el presupuesto energético de cada nivel trófico, incluyendo las porciones de energía **no consumida, no asimilada, pérdida por respiración,** y la fracción que finalmente se convierte en **nueva biomasa disponible** para niveles superiores. Debido a la naturaleza variable de la producción primaria y secundaria, estas eficiencias pueden verse condicionadas por factores biológicos, fisiológicos y ambientales, los cuales pueden limitar la productividad. En general, a medida que los ecosistemas evolucionan ecológicamente, tienden a aumentar su eficiencia en el uso de la energía.

En términos ecológicos, la productividad secundaria refleja que solo una pequeña fracción de la energía disponible en un nivel es consumida por organismos del siguiente nivel; una fracción aún menor es realmente asimilada, y finalmente, solo una proporción mínima se destina a crecimiento y producción de nueva biomasa. Así, las eficiencias ecológicas permiten cuantificar qué tan eficazmente se transfiere la energía a lo largo de los niveles tróficos y qué proporción se pierde en el proceso. La energía **no utilizada (NU),** la **excretada (E)** y la **respirada (R)** son consideradas pérdidas funcionales, al no contribuir a la transferencia energética hacia niveles superiores.

En síntesis, estas eficiencias se expresan mediante cuatro índices principales (Begon et al., 1990):

TIPOS DE EFICIENCIAS ECOLÓGICAS

Eficiencia de consumo (CE)

Se simboliza como CE y se refiere al porcentaje total de la producción disponible de un nivel trófico (P_{n-1}) que es consumido o ingerido por un nivel trófico superior (In). Esta eficiencia está estrechamente ligada al comportamiento alimentario y disponibilidad de presas y de manera general es la eficiencia de los herbívoros. Su fórmula general es:

$$CE = \left(\frac{In}{P_{n-1}} \right) 100$$

Donde:

CE = eficiencia de consumo

In = cantidad asimilada por herbívoros

P_{n-1} = producción bruta de las plantas

Ejemplos de cálculos de esta eficiencia pueden apreciarse en la Tabla 6.10.

Tabla 6.10. Eficiencias de consumo. Ejemplos de las eficiencias de los herbívoros. Note que la eficiencia es mayor en sistemas acuáticos que en terrestres (Tomado de Begon et al., 1990).

PLANTA	ANIMAL	CE %
Roble	invertebrado	10.6
Pasto	invertebrado	9.6
Algas	zooplancton	25.0
Fitoplancton	zooplancton	40.0
Alfalfa	invertebrado	2.5

En ecosistemas terrestres, los herbívoros consumen alrededor del **7%** de la producción primaria disponible, mientras que en los ecosistemas marinos el zooplancton puede llegar a consumir hasta **40%**, lo que implica que el restante **93% y 60%,** respectivamente, representa energía no utilizada por el consumidor.

Eficiencia de asimilación (AE)

Se simboliza como AE y es el porcentaje de energía alimenticia tomada dentro de los intestinos de los consumidores en un compartimiento trófico (In) el cual es asimilado a través del intestino para incorporarse al crecimiento o ser usado para desarrollar un trabajo por otro nivel trófico superior (An). Esta eficiencia no puede ser atribuida a los microorganismos, ya que mucha de la digestión de materia orgánica muerta por bacterias y hongos es extracelular. Es aplicado generalmente a los carnívoros, ya que al calcularse es cerca del 80%, mientras que, para herbívoros, detritófagos y microherbívoros es del 20 al 50%.

Se calcula mediante:

$$AE = \left(\frac{An}{In}\right)100$$

Donde:

AE = eficiencia de asimilación

An = cantidad asimilada por carnívoros

In= cantidad asimilada por herbívoros

Las eficiencias de asimilación varían en función del tipo de alimento. Por ejemplo, los **carnívoros alcanzan valores cercanos al 80%,** mientras que los **herbívoros, detritívoros y microherbívoros** presentan eficiencias menores, generalmente entre **20–50%**. Los microorganismos como hongos y bacterias pueden alcanzar eficiencias cercanas al **100%,** ya que su digestión es principalmente extracelular y no generan heces.

Eficiencia de producción (PE)

Se abrevia como PE y es el porcentaje de energía asimilada de niveles tróficos superiores o carnívoros el cual es incorporada para formar nueva biomasa (Pn). El resto es pérdida en el ecosistema en forma de calor por la respiración. Esta se calcula así:

$$PE = \left(\frac{Pn}{An}\right)100$$

Donde:

PE = eficiencia de producción

Pn = productividad neta

An = cantidad asimilada por carnívoros

Esta eficiencia depende fuertemente del metabolismo. En general:

Los **invertebrados** presentan valores altos, con pérdidas moderadas por respiración (30–40%).

Los **vertebrados ectotermos** muestran valores intermedios (~10%).

Los **vertebrados endotermos** presentan las cifras más bajas (1–2%), ya que destinan gran parte de la energía asimilada al mantenimiento de la temperatura corporal.

Los microorganismos presentan eficiencias relativamente altas debido a tasas rápidas de reproducción y baja inversión metabólica, aunque su cuantificación sigue siendo metodológicamente compleja (Tabla 6.11).

Tabla 6.11. Eficiencia de producción. Ejemplos de la eficiencia de la producción (Tomado de Begon et al., 1990).

GRUPO	PE
Insectívoros	0.86
Aves	1.29
Pequeños mamíferos	1.51
Invertebrados no insectos herbívoros	20.8
Carnívoros	27.6
Insectos no sociales herbívoros	38.8
Insectos carnívoros	55.6

Eficiencia de transferencia trófica

Expresa el porcentaje de energía disponible en un nivel que pasa al siguiente:

Eficiencia de transferencia trófica = (Pi × 100)/Pi-1.

De acuerdo con la **"ley del 10%",** este valor suele rondar el 10%, aunque puede variar ampliamente dependiendo del tipo de ecosistema, estructura trófica y condiciones ambientales.

Otros enfoques de eficiencia (según Colinvaux, 1993)

Además de las eficiencias descritas, Colinvaux (1993) menciona otras categorías complementarias:

Eficiencia ecológica de plantas (Lindeman y Transeau):

EEP = (Tasa de asimilación (fotosíntesis por plantas) / flujo solar) x 100

Eficiencia de explotación:

EE = (Alimento ingerido / producción neta disponible) x 100

Eficiencia neta de producción:

EPN = (Producción neta (crecimiento y respiración) / asimilación alimenticia) x 100

Estas medidas permiten profundizar en los patrones de asignación energética y comparación entre ecosistemas.

Tabla 6.12. Comparación de las principales eficiencias ecológicas en los ecosistemas.

Tipo de eficiencia	Símbolo	Definición / Qué mide	Intervalos típicos reportados	Grupos con valores característicos	Comentarios ecológicos relevantes
Eficiencia de consumo	CE	Porcentaje de la producción disponible en un nivel trófico que es consumida por el siguiente nivel.	7% en herbívoros terrestres; hasta 40% en zooplancton marino.	Herbívoros terrestres muestran valores bajos; zooplancton muestra valores altos.	Relacionada con la disponibilidad y accesibilidad del recurso alimentario. Un alto porcentaje indica fuerte conexión trófica.
Eficiencia de asimilación	AE	Porcentaje de la energía ingerida que es absorbida y disponible para el metabolismo y crecimiento.	20–50% en herbívoros; ~80% en carnívoros; ~100% en bacterias y hongos.	Carnívoros poseen tasas altas; herbívoros y detritívoros más bajas.	Depende del tipo de alimento (tejidos animales más fáciles de digerir que vegetales). Influye fuertemente la fisiología digestiva.
Eficiencia de producción	PE	Porcentaje de la energía asimilada que se transforma en nueva biomasa (producción secundaria).	17–63% en invertebrados; ~10% en vertebrados ectotermos; 1–2% en vertebrados endotermos.	Invertebrados y ectotermos más eficientes; endotermos con valores muy bajos.	Determinada principalmente por la tasa metabólica. En endotermos gran parte de la energía se destina al mantenimiento térmico.
Eficiencia de transferencia trófica	TT (o simplemente T)	Porcentaje de energía disponible en un nivel trófico que se transfiere a la producción del siguiente.	Generalmente cercana al 10% (Ley del 10%).	Variable entre ecosistemas: mayor en sistemas acuáticos que terrestres.	Integra el efecto acumulado de CE, AE y PE. Determina longitud máxima de las cadenas tróficas.

Eficiencia ecológica de plantas (Lindeman y Transeau)	EP	Grado en el que las plantas convierten la energía solar disponible en producción biológica.	Muy baja (<1–5%).	Plantas vasculares y fitoplancton.	Limitada por fisiología, disponibilidad de nutrientes y condiciones abióticas.
Eficiencia de explotación	EE	Porción de la producción neta disponible que es ingerida por consumidores.	Variable, dependiente de la estructura del ecosistema.	Más alta en ecosistemas acuáticos.	Similar conceptual a CE, pero se aplica frecuentemente al análisis funcional de cadenas completas.
Eficiencia neta de producción	ENP	Proporción de la energía asimilada destinada únicamente a crecimiento y almacenamiento, excluyendo respiración.	Valores similares a PE; depende del metabolismo.	Invertebrados y ectotermos nuevamente más eficientes.	Refleja la asignación energética interna del organismo.

Síntesis final: la relevancia de la dinámica energética en la estructura de los ecosistemas

Como culminación del análisis estructural y funcional de los ecosistemas, es pertinente retomar la aportación histórica de Raymond Lindeman (1942), cuya propuesta marcó el punto de transición entre la ecología descriptiva tradicional y una visión cuantitativa, energética y sistémica de los ecosistemas. Sus planteamientos, aunque formulados hace más de ocho décadas, continúan siendo vigentes y constituyen el marco conceptual sobre el cual se articulan gran parte de los estudios contemporáneos de funcionamiento ecosistémico y teoría de redes tróficas.

De acuerdo con este autor, la dinámica trófica de los ecosistemas puede sintetizarse en los siguientes principios:

Los análisis de relaciones alimentarias indican que la comunidad biótica no puede separarse de su ambiente abiótico, por lo que el ecosistema constituye la unidad ecológica fundamental.

Los organismos dentro del ecosistema se agrupan en niveles tróficos discretos, tales como productores, consumidores primarios, consumidores secundarios, etc. Cada nivel depende del anterior como fuente de energía, mientras que los productores dependen directamente de la radiación solar como la fuente primaria del sistema.

A medida que los organismos se alejan de la fuente original de energía, disminuye la probabilidad de depender exclusivamente del nivel precedente para satisfacer sus requerimientos energéticos.

La proporción de energía perdida vía respiración aumenta progresivamente en niveles tróficos superiores. Por ejemplo, la respiración representa aproximadamente 33% de la energía disponible en los productores, 62% en consumidores primarios y puede superar el 100% en consumidores secundarios, lo cual implica que estos últimos requieren compensaciones energéticas adicionales para mantener su metabolismo.

Los organismos en niveles tróficos superiores muestran una eficiencia creciente en el uso de sus reservas energéticas, debido a que las pérdidas acumuladas por disipación en forma de calor se acentúan con el ascenso trófico, obligando a un uso más estratégico y especializado de la energía disponible.

La comprensión de estos principios, junto con los conceptos analizados a lo largo del CAPITULO como niveles tróficos, redes alimentarias, pirámides ecológicas, flujos energéticos y eficiencias, permite reconocer que la estructura de los ecosistemas no es un ensamblaje aleatorio de organismos, sino un sistema organizado, dinámico y energéticamente limitado.

En suma, **la energía determina la forma, la complejidad y los límites funcionales de los ecosistemas,** y su estudio continúa siendo una herramienta indispensable para interpretar patrones ecológicos, evaluar el impacto humano y diseñar estrategias de conservación y manejo sustentable.

Ecosistemas del mundo

Los ecosistemas naturales han sido divididos y clasificados de diferentes maneras a lo largo del tiempo. Por ejemplo, según lo relatado por Colinvaux (1993), en 1807 Alexander von Humboldt ya hacía intentos de clasificar plantas de diferentes partes del mundo según su forma, cactus, palmas, árboles, etc. Con base en ello, en 1855 Alphonse de Candolle propuso que las formas de las plantas se debían al tipo de humedad y temperatura del hábitat, y definió cinco categorías: megatérmicas, xerófilas, mesotérmicas, microtérmicas y hekistotérmicas. Colinvaux (1993) se refiere a estas ideas como antecedentes tempranos de la clasificación ecológica por clima y vegetación.

Posteriormente, en 1894 Wladimir Köppen desarrolló una clasificación climática que combinaba mapas de clima y vegetación a escala mundial. A partir de esa correspondencia entre temperatura, precipitación y vegetación, definió zonas climáticas asociadas con tipos de vegetación dominantes como selva, tundra, desierto, entre otros.

La distribución regional de las plantas bajo un clima particular fue lo que posteriormente se reconoció como bioma: una gran región geográfica con una formación vegetal predominante, definida por parámetros climáticos, y acompañada por la fauna adaptada a ese clima y vegetación característica. Como señala Robert H. Whittaker (1975), un bioma integra plantas, animales y las condiciones ambientales que regulan su coexistencia.

Biomas: naturaleza de una abstracción

La noción de bioma ha evolucionado a lo largo del tiempo y constituye una de las abstracciones más útiles para comprender los patrones globales de organización ecológica. Desde los trabajos pioneros de Whittaker (1975), los biomas se han definido como grandes formaciones ecológicas caracterizadas por patrones climáticos regionales, tipos dominantes de vegetación y las comunidades animales asociadas. Con esta base, Odum y Barrett (2005) subrayaron que los biomas funcionan como marcos conceptuales amplios que permiten agrupar ecosistemas con dinámicas energéticas y tróficas similares. Sin embargo, estos autores también enfatizaron que las transiciones entre biomas no son estrictas, sino graduales, reflejando la continuidad del ambiente y las adaptaciones biológicas.

A partir de este enfoque integrador, Molles (2013) propuso que los biomas deben entenderse como unidades ecológicas útiles, aunque necesariamente generales, ya que su composición específica varía regionalmente. De hecho, biomas que comparten clima y estructura, como las selvas tropicales húmedas pueden presentar biodiversidades completamente distintas. Por ejemplo, la selva amazónica y los bosques tropicales africanos comparten rasgos climáticos y estructurales, pero difieren en composición florística y faunística, una idea reforzada por estudios globales de biodiversidad (Pimm et al., 1995).

En el ámbito educativo y de divulgación científica, distintas clasificaciones han mantenido una estructura relativamente consistente. OpenStax (2020) y la National Geographic Society (2023) describen los biomas terrestres más ampliamente reconocidos, como tundra, taiga, bosques templados, bosques tropicales lluviosos, sabanas, praderas, desiertos y matorrales mediterráneos. Aunque estos sistemas de clasificación pueden variar en detalle, coinciden en que el clima, principalmente la temperatura y la precipitación es el factor primario que determina los patrones globales de distribución de biomas, como también señalan Campbell et al. (2020).

Es importante destacar que el concepto de bioma no se limita a los ambientes terrestres. Desde las primeras definiciones enciclopédicas modernas hasta fuentes contemporáneas, como la World Encyclopedia (2023), se reconoce también la existencia de biomas acuáticos. Estos incluyen sistemas de agua dulce y marinos,

tales como lagos, ríos, humedales, arrecifes de coral, zonas pelágicas y bentónicas, estuarios y manglares, los cuales presentan características ecológicas distintivas derivadas de gradientes de luz, nutrientes, profundidad y salinidad.

En conjunto, la literatura científica demuestra que los biomas son constructos ecológicos útiles, aunque necesariamente generales y variables entre regiones. Su valor radica en permitir la comprensión de los patrones globales de biodiversidad, clima y funcionamiento ecológico, y en facilitar el estudio comparado de los sistemas naturales a escala planetaria.

Principales biomas terrestres

La clasificación de los biomas terrestres se ha refinado a lo largo de casi cinco décadas de investigación ecológica. Los trabajos pioneros de Whittaker (1975) establecieron la base conceptual para agrupar grandes comunidades ecológicas según clima, vegetación dominante y fauna asociada. Este autor propuso un marco global que distinguía biomas como tundra, taiga, bosques templados, bosques tropicales, praderas y desiertos.

Posteriormente, Odum y Barrett (2005) reforzaron esta perspectiva al señalar que los biomas reflejan patrones consistentes de energía, materia y estructura trófica, lo que los convierte en unidades útiles para la comprensión comparada de los ecosistemas terrestres. En el mismo sentido, Molles (2013) profundizó en la importancia del clima, especialmente la temperatura y la precipitación como el determinante primario de la distribución global de los biomas.

En cuanto a la enseñanza de la ecología, sistemas contemporáneos como los propuestos por Campbell et al. (2020) y OpenStax (2020) han mantenido una clasificación relativamente conservadora que continúa basándose en los principios establecidos históricamente. De acuerdo con estos autores, los principales biomas terrestres incluyen (Figura 6.49):

- Tundra
- Bosque boreal o taiga
- Bosque templado (caducifolio o mixto)
- Bosque tropical lluvioso
- Sabana
- Pradera o pastizal (estepa/grassland)
- Desierto
- Chaparral o matorral mediterráneo

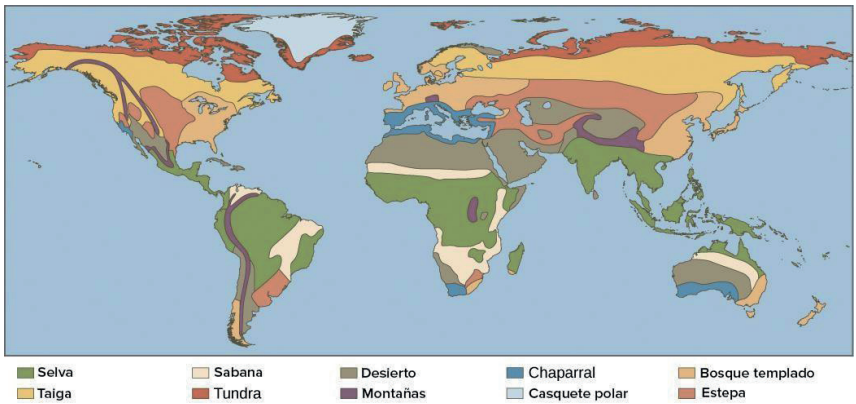


Figura 6.49. Distribución de los principales ecosistemas terrestres del planeta

Aunque esta clasificación es ampliamente utilizada, se reconoce que existen variaciones. Diversos sistemas amplían la lista para incluir otros biomas como bosques tropicales secos, matorrales áridos, bosques montanos y zonas alpinas, reflejando una mayor resolución ecológica a escala regional (Campbell et al., 2020; Molles, 2013).

En el ámbito global, el concepto de bioma no se limita a los sistemas terrestres. Desde las primeras síntesis enciclopédicas modernas (World Encyclopedia, 2023) hasta los marcos educativos actuales (National Geographic Society, 2023), se reconoce que los biomas acuáticos constituyen una categoría equivalente en importancia a los biomas terrestres. Estos se dividen en ecosistemas de agua dulce y ecosistemas marinos, que incluyen lagos, ríos, humedales, estuarios, manglares, arrecifes de coral, zonas pelágicas y bentónicas, entre otros.

Así, la literatura ecológica contemporánea coincide en que los biomas, tanto terrestres como acuáticos, representan agrupaciones ecológicas amplias que permiten estudiar patrones globales de diversidad, clima y funcionamiento de los ecosistemas, integrando componentes bióticos y abióticos en un marco comparativo coherente.

Bioma	Clima / Condiciones abióticas	Vegetación dominante / estructura	Fauna / rasgos ecológicos / notas	Ejemplos geográficos / distribución general
Bosques tropicales lluviosos (selvas tropicales)	Cálido, alta precipitación todo el año (≥ ~2000 mm/año), humedad elevada.	Árboles de fronda permanente, dosel denso estratificado, gran diversidad de plantas.	Alta biodiversidad — muchas especies de plantas, insectos, aves, mamíferos; productividad primaria elevada.	Cuenca del Amazonas, selvas de África central, sudeste asiático, selvas en América Central y del Sur.
Bosques templados (deciduos o mixtos) / bosques templados de hoja ancha o mixtos	Clima templado, estaciones diferenciadas, precipitaciones moderadas (aprox. 600-1500 mm/año).	Árboles de hoja caduca o mezcla de caducifolios + perennifolios.	Fauna adaptada a estaciones — mamíferos, aves migratorias, vertebrados adaptados a variaciones estacionales.	Algunas regiones de Europa, este de Norteamérica, este de Asia, partes templadas de Sudamérica.
Bosques templados de coníferas / boreales (taiga)	Clima frío a templado-fresco, inviernos fríos, veranos cortos/ moderados, precipitaciones de nieve o lluvia.	Árboles de hojas aciculares (coníferas: pinos, abetos, etc), formación adaptada a bajas temperaturas.	Fauna adaptada al frío: mamíferos, aves, insectos con adaptaciones a inviernos largos, suelos pobres, productividad moderada.	Norte de Norteamérica, Eurasia (Siberia, Canadá, Escandinavia)
Pastizales / Praderas / Estepas / Grasslands / Savanas templadas	Clima templado a semiárido/ semi-húmedo, precipitaciones moderadas a bajas, estaciones marcadas.	Praderas de gramíneas (pocas o nulas especies arbóreas), vegetación herbácea dominante.	Grandes herbívoros, fauna adaptada a pastizales, migraciones, fauna típica de sabanas/ praderas.	Praderas de Norteamérica (praderas), estepas de Eurasia, pampas de Sudamérica, veld sudafricano.
Sabana / Savana (tropical/ subtropical)	Clima tropical o subtropical con estación seca definida, precipitaciones estacionales.	Estrato herbáceo con gramíneas + árboles/arbustos dispersos; cobertura arbórea baja o dispersa.	Fauna adaptada a clima estacional, herbívoros grandes, adaptaciones a sequía y fuego (en algunos casos), biodiversidad moderada/alta.	Sabana africana, partes de Sudamérica, India, Australia.
Desierto / biomas xerófilos	Clima árido, muy baja precipitación anual (< ~250 mm), alta evaporación, grandes oscilaciones térmicas.	Vegetación escasa: cactáceas, suculentas, arbustos xerófilos, hierbas adaptadas a sequía, muchas veces espaciadas.	Fauna adaptada a aridez: reptiles, mamíferos pequeños, insectos, adaptaciones de comportamiento y fisiológicas para conservar agua.	Desiertos del Sahara, Atacama, desiertos de Asia central, zonas áridas de Australia, regiones semidesérticas de las Américas.
Chaparral / matorral mediterráneo (clima mediterráneo / clima mediterráneo-templado)	Clima mediterráneo: inviernos húmedos moderados, veranos cálidos/secos; lluvias estacionales.	Matorrales resistentes a la sequía ("scrub"), arbustos, árboles pequeños, vegetación xerofítica/ esclerófila.	Animales adaptados a sequía estacional, incendios naturales o recurrentes; fauna mediterránea adaptada.	Zonas mediterráneas: costas del Mediterráneo, sur de California, sur de Australia, sur de Chile, sur de África.

Tundra (ártico / alpina)	Clima muy frío, bajas temperaturas promedio anuales (< ~5 °C), permafrost (en tundra ártica), temporada de crecimiento corta, precipitaciones bajas en forma de nieve.	Vegetación baja: musgos, líquenes, arbustos enanos, hierbas; casi sin árboles.	Fauna adaptada al frío: mamíferos y aves especializadas, baja densidad de especies, adaptaciones al frío extremo, migraciones estacionales.	Regiones árticas de Norteamérica, Eurasia; tundra alpina en altas montañas.

Nota: Las listas de biomas pueden variar según los criterios utilizados (clima, vegetación, altitud, etc). Algunas clasificaciones distinguen más subtipos, por ejemplo, bosques secos tropicales, bosques subtropicales de coníferas, matorrales de montaña, sabanas inundadas, etc., especialmente cuando se trabaja con ecorregiones o conservación

Bioma / tipo	Condiciones abióticas clave	Componentes / ecosistemas típicos	Organismos típicos / rasgos ecológicos	Notas / importancia
Bioma dulceacuícola (agua dulce)	Agua con baja salinidad (<1 % sal), flujo o estancamiento, variabilidad en profundidad, temperatura, oxígeno.	Lagos, lagunas, ríos, arroyos, humedales, pantanos, estanques.	Fitoplancton, zooplancton, plantas acuáticas, peces de agua dulce, anfibios, macroinvertebrados, aves acuáticas — comunidades adaptadas a agua dulce y a gradientes de corriente/estancamiento.	Altísima importancia ecológica: regulación hídrica, hábitat de biodiversidad, conectividad entre ecosistemas terrestres y marinos.
Bioma marino (oceánico / costero)	Agua salada, variable salinidad, profundidad, corriente, luz (zonas fóticas/afóticas), temperatura; parámetros abióticos como salinidad, luz, nutrientes, corrientes.	Océanos abiertos (pelágico), zonas neríticas (plataforma continental), zona bentónica, arrecifes coralinos, manglares, estuarios, marismas costeras, zonas intermareales.	Fitoplancton, zooplancton, corales, crustáceos, peces marinos, mamíferos marinos, bentos, especies adaptadas a salinidad/ profundidad / corrientes; gran diversidad funcional y adaptativa.	Es el bioma más extenso (cubre ~ 70–75 % de la superficie terrestre del planeta). Fundamental para ciclos globales de nutrientes, regulación climática, pesca, biodiversidad marina.

Nota: Como sucede con los biomas terrestres, los biomas acuáticos son una abstracción útil: en realidad la variabilidad ambiental (salinidad, profundidad, corrientes, temperatura) produce una gran cantidad de hábitats y subtipos ecológicos

ECOSISTEMAS MEXICANOS

Definición y contexto histórico

El marco conceptual para entender los ecosistemas mexicanos se desarrolló durante el siglo XX con aportaciones que integraron vegetación, fauna, clima y procesos ecológicos. Uno de los avances más influyentes fue la clasificación fisonómico–ecológica de la vegetación de México propuesta por Rzedowski (1978), que estableció bases científicas para interpretar la diversidad de comunidades vegetales y sus factores ambientales asociados.

Posteriormente, el diagnóstico nacional sobre biodiversidad coordinado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) consolidó la idea de que la diversidad ecológica entendida como la variedad de ecosistemas, comunidades, especies, funciones ecológicas y procesos, constituye un eje estratégico para la planeación ambiental en México (CONABIO, 1998). Este enfoque integra la diversidad de formaciones vegetales, la fauna asociada y los procesos ecológicos que mantienen la estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

Tres sistemas de clasificación de ecosistemas en México

1. Tipos de vegetación (Rzedowski, 1978)

Rzedowski (1978), propuso una clasificación fisonómica–ecológica que reconoce las formaciones vegetales esperables en función de clima, fisiografía y distribución florística. Su tipología incluye bosques tropicales, bosque mesófilo de montaña, bosques templados (pino, encino, oyamel), matorrales xerófilos, pastizales y vegetación acuática, entre otros. Esta obra se convirtió en la referencia nacional para cartografía y estudios florísticos, y ha sido reinterpretada y ampliada en catálogos oficiales y revisiones de CONABIO (CONABIO, 1998).

2. Zonas ecológicas

Toledo y Ordóñez (1993), desarrollaron una zonificación ecológica para México basada en criterios de clima, vegetación y elementos biogeográficos. Esta propuesta identifica seis grandes zonas:

1. trópico cálido–húmedo,
2. trópico cálido–subhúmedo,
3. templada húmeda,

4. templada subhúmeda,

5. árida y semiárida,

6. zonas inundables y de transición mar–tierra.

Este enfoque permite resumir la heterogeneidad ecológica del territorio en unidades amplias útiles para análisis regionales de conservación.

3. Ecorregiones

A escala continental, el estudio coordinado por Dinerstein et al. (1995) clasificó las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe, identificando 191 unidades ecológicas. México figura entre los países con mayor diversidad de ecorregiones debido a sus gradientes latitudinales, altitudinales y biogeográficos. Este marco se utiliza en evaluaciones globales del Banco Mundial y el Fondo Mundial para la Naturaleza (World Bank, 1995; WWF, 1995).

Tipos de vegetación en México: notas históricas y revisiones

El esquema inicial de Rzedowski (1978) distinguía alrededor de diez tipos fisonómicos principales. A partir de esa base, diversas revisiones y síntesis ampliaron y refinaron la clasificación. Entre las contribuciones más influyentes se encuentran los catálogos de vegetación de Flores y Gerez (1994) y la síntesis del Estudio de País publicado por CONABIO (1998), que sistematizó información de inventarios forestales, cartografía temática y análisis biogeográficos.

Los sistemas vigentes en la cartografía nacional contemporánea, tales como el Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) y el Sistema Nacional de Monitoreo Forestal (SNMF), utilizan tipificaciones más detalladas basadas en datos actualizados de cobertura, estructura y dinámica de la vegetación (CONAFOR, 2020).

Estado histórico y actual del paisaje: fragmentación, perturbación y cobertura

Los diagnósticos nacionales de cobertura vegetal realizados en los años noventa, basados en datos de SARH e INEGI, documentaron una extensa alteración y fragmentación de ecosistemas forestales y selváticos. El Estudio de País de CONABIO (1998) integró estos análisis y reportó que cerca de la mitad de la vegetación remanente del país presentaba algún grado de perturbación, mientras que las selvas mostraban tasas particularmente elevadas de pérdida y fragmentación.

Los datos oficiales más actualizados provienen del INFyS 2015–2020 y del Sistema Nacional de Monitoreo Forestal (SNMF), coordinados por CONAFOR, con

apoyo de INEGI y SEMARNAT. Estas plataformas proporcionan indicadores sobre superficie forestal, tasas de deforestación, degradación y cambios de uso del suelo, permitiendo un análisis espacial y temporal robusto de las tendencias nacionales (CONAFOR, 2020; INEGI, 2020).

Las tasas de deforestación y fragmentación varían según región, método y periodo analizado. En general, las pérdidas más importantes continúan ocurriendo en las selvas tropicales y bosques templados sujetos a expansión agrícola o tala, mientras que regiones con fuerte gobernanza comunitaria mantienen coberturas forestales relativamente estables (CONAFOR, 2020).

Impactos humanos por zona ecológica

Los ecosistemas tropicales húmedos y subhúmedos han sufrido históricamente las mayores tasas de conversión hacia agricultura y ganadería, debido a la fertilidad de tierras bajas y su accesibilidad. Por otro lado, aunque la zona árida y semiárida es la región de mayor extensión en México, sus principales presiones derivan del sobrepastoreo, extracción de recursos y procesos de desertificación.

En los ecosistemas templados, la tala y el cambio de uso del suelo representan las principales causas de fragmentación y pérdida. Estos patrones coinciden con los análisis integrados de diversidad ecológica y regionalización presentados en Toledo y Ordóñez (1993) y en el Estudio de País de CONABIO (1998).

Relevancia para conservación y enseñanza

1. Utilizar múltiples escalas de clasificación. Para docencia y análisis aplicados, es útil contrastar tipos de vegetación (Rzedowski, 1978), zonas ecológicas (Toledo y Ordóñez, 1993) y ecorregiones (Dinerstein et al., 1995), pues cada sistema responde a diferentes preguntas ecológicas y de manejo.

2. Incorporar información oficial y geoespacial. El uso de capas y bases de datos del INFyS y SNMF permite realizar prácticas de análisis espacial (fragmentación, conectividad, cambios de uso del suelo) con herramientas como QGIS o ArcGIS (CONAFOR, 2020).

3. Comparar clasificaciones mediante estudios de caso. Evaluar una misma región desde las tres clasificaciones revela solapamientos, diferencias conceptuales y alcances distintos para conservación.

Servicios Ecosistémicos

Los servicios ecosistémicos son los beneficios que los humanos obtienen de los ecosistemas naturales. Estos servicios son fundamentales para el bienestar humano y pueden clasificarse en cuatro categorías principales: servicios de aprovisionamiento, servicios de regulación, servicios culturales y servicios de soporte (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La comprensión de estos servicios es crucial para la conservación y el uso sostenible de los recursos naturales (Costanza et al., 1997).

Los ecosistemas del mundo ofrecen una serie de servicios esenciales que sostienen y enriquecen la vida humana, desde la producción de mariscos y madera hasta la renovación del suelo y la inspiración personal. Aunque muchas sociedades han desarrollado la capacidad tecnológica para sustituir algunos servicios, como la purificación del agua y el control de inundaciones, ninguna puede reemplazar completamente la variedad y magnitud de beneficios que los ecosistemas proporcionan. Por lo tanto, los ecosistemas son activos de capital que merecen al menos el mismo nivel de atención e inversión que otras formas de capital. Sin embargo, en comparación con el capital físico, financiero, humano y social, el capital ecosistémico es poco comprendido, escasamente monitoreado y, en muchos casos, está sufriendo una rápida degradación y agotamiento. El reconocimiento de los servicios ecosistémicos se remonta al menos a Platón. Esta percepción de la dependencia humana de los ecosistemas, tanto en el pasado como en el presente, suele ser provocada por su interrupción y pérdida. El disfrute directo de servicios, como la extracción de madera, pescado y agua dulce, puede reducir la cantidad y calidad de lo producido. La provisión de servicios ecosistémicos también puede verse afectada indirectamente y sin intención. La deforestación, por ejemplo, ha revelado el papel crucial de los bosques en el ciclo hidrológico, mitigando inundaciones y reduciendo la erosión. La liberación de sustancias tóxicas ha puesto de manifiesto la importancia de los procesos físicos y químicos, en parte gobernados por microorganismos que dispersan y descomponen materiales peligrosos. El adelgazamiento de la capa de ozono estratosférico ha intensificado la conciencia sobre el valor de su servicio al filtrar la radiación ultravioleta dañina (Brauman y Daily 2008).

Definición de Servicios Ecosistémicos

En términos simples, los servicios ecosistémicos son las condiciones y procesos mediante los cuales los ecosistemas, y la biodiversidad que los compone, sostienen y satisfacen la vida humana. Los servicios ecosistémicos están interrelacionados estrechamente, lo que hace que su clasificación sea algo arbitraria. La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (EM) – el esfuerzo internacional formal para elevar la conciencia y comprensión de la dependencia de la sociedad en los ecosistemas – ha sugerido cuatro categorías. Primero, los 'servicios de aprovisionamiento' proporcionan

bienes como alimentos, agua dulce, madera y fibra para uso humano directo; estos son una parte familiar de la economía. Segundo, y mucho menos apreciados, los 'servicios de regulación' mantienen un mundo en el que es físicamente posible que las personas vivan, proporcionando beneficios como la purificación del agua, la polinización de cultivos, el control de inundaciones y la estabilización del clima. Tercero, los 'servicios culturales' hacen del mundo un lugar en el que las personas desean vivir; incluyen la recreación, así como la inspiración estética, intelectual y espiritual. Cuarto, los 'servicios de soporte' crean el contexto para las condiciones y procesos de los cuales depende la sociedad de manera más directa. Todos estos servicios son proporcionados por ciclos químicos, físicos y biológicos complejos, impulsados por el sol, y operan a escalas que van desde más pequeñas que el punto al final de esta oración hasta tan grandes como la biosfera entera (Brauman y Daily 2008).

Servicios de Aprovisionamiento

Los servicios de aprovisionamiento incluyen todos los productos obtenidos de los ecosistemas, tales como alimentos, agua, madera y fibras (Daily, 1997). Por ejemplo, los bosques proporcionan madera para construcción y papel, mientras que los océanos y ríos ofrecen pescado y otros productos marinos (FAO, 2010). Estos servicios son esenciales para la economía y la supervivencia humana (Boyd y Banzhaf, 2007).

Servicios de Regulación

Los servicios de regulación son los beneficios obtenidos de la regulación de los procesos del ecosistema, como la purificación del aire y del agua, la regulación del clima, el control de enfermedades y la polinización de cultivos (TEEB, 2010). Los humedales, por ejemplo, actúan como filtros naturales, eliminando contaminantes del agua y reduciendo el riesgo de inundaciones (Mitsch y Gosselink, 2000). La polinización por insectos es crucial para la producción de muchos cultivos agrícolas, contribuyendo significativamente a la seguridad alimentaria (Klein et al., 2007).

Servicios Culturales

Los servicios culturales incluyen los beneficios no materiales que las personas obtienen de los ecosistemas a través de la recreación, el turismo, la educación y el patrimonio cultural (MEA, 2005). Parques nacionales y reservas naturales atraen a millones de visitantes cada año, proporcionando oportunidades para la recreación y el ecoturismo, que a su vez generan ingresos económicos y empleo (Balmford et al., 2009). Además, los ecosistemas naturales tienen un valor estético y espiritual significativo para muchas culturas (Chan et al., 2012).

Servicios de Soporte

Los servicios de soporte son los procesos ecológicos que subyacen a la producción de todos los demás servicios ecosistémicos, como la formación del suelo, la fotosíntesis y el ciclo de nutrientes (De Groot et al., 2002). Estos servicios son esenciales para mantener la vida en la Tierra y asegurar el funcionamiento de los ecosistemas (Haines-Young y Potschin, 2010). Por ejemplo, la fotosíntesis en las plantas no solo produce oxígeno, sino que también es la base de las cadenas alimentarias terrestres y acuáticas (Field et al., 1998).

Evaluación y Valoración de los Servicios Ecosistémicos

La evaluación y valoración de los servicios ecosistémicos son fundamentales para la toma de decisiones en la gestión ambiental (Costanza et al., 1997). Métodos como la valoración económica y los enfoques participativos ayudan a cuantificar los beneficios de los ecosistemas y a integrar estos valores en políticas y planes de conservación (Daily et al., 2009). Por ejemplo, estudios han demostrado que los servicios de los manglares en protección costera y producción de pescado pueden tener un valor económico significativo, incentivando su conservación (Barbier, 2007).

Amenazas a los Servicios Ecosistémicos

Los servicios ecosistémicos están bajo amenaza debido a la actividad humana, como la deforestación, la urbanización, la contaminación y el cambio climático (MEA, 2005). La pérdida de biodiversidad, en particular, compromete la capacidad de los ecosistemas para proporcionar estos servicios (Cardinale et al., 2012). La degradación de los ecosistemas puede llevar a la pérdida de servicios críticos, afectando negativamente al bienestar humano y a la economía global (Rockström et al., 2009).

Estrategias para la Conservación y el Uso Sostenible

La conservación y el uso sostenible de los servicios ecosistémicos requieren enfoques integrados que consideren las interacciones entre los diferentes servicios y los factores que los amenazan (Foley et al., 2005). Estrategias como la creación de áreas protegidas, la restauración de ecosistemas degradados y la implementación de prácticas agrícolas sostenibles pueden ayudar a mantener y mejorar los servicios ecosistémicos (Bennett et al., 2009). Además, la participación comunitaria y la educación ambiental son esenciales para fomentar la conservación y el uso responsable de los recursos naturales (Ostrom, 2009).

Los servicios ecosistémicos son fundamentales para el bienestar humano y la sostenibilidad del planeta. La comprensión, evaluación y conservación de estos servicios son cruciales para asegurar un futuro en el que los ecosistemas puedan seguir proporcionando beneficios vitales (MEA, 2005). La integración de los valores de los servicios ecosistémicos en las políticas y decisiones de gestión ambiental es esencial para la conservación y el uso sostenible de los recursos naturales (Costanza et al., 1997).

Finalmente, la inclusión de un CAPITULO dedicado a la ecología de ecosistemas en un libro de texto universitario resulta esencial para consolidar la comprensión de los procesos que determinan el funcionamiento de los sistemas naturales en múltiples escalas. Desde los fundamentos conceptuales planteados por Odum y Odum (2000) acerca de los flujos de energía, la eficiencia trófica y la organización jerárquica de los sistemas, hasta las aproximaciones modernas que incorporan modelos no lineales, resiliencia y transiciones críticas (Scheffer et al., 2001), la enseñanza de los ecosistemas constituye un eje integrador entre estructura, función y dinámica. El análisis ecosistémico permite, además, articular conceptos clave de ciclos biogeoquímicos (Schlesinger y Bernhardt, 2020), estabilidad ecológica (Holling, 1973), sucesión (Pickett et al., 1987) y redes tróficas (Thompson et al., 2012), proporcionando un marco robusto para comprender la complejidad ecológica contemporánea.

En el contexto mexicano, esta formación adquiere una relevancia estratégica dada la enorme heterogeneidad climática, fisiográfica y biogeográfica del país. México integra gradientes que abarcan ecosistemas áridos y semiáridos del Altiplano y norte del país, bosques templados y mesófilos de montaña del Eje Neovolcánico y Sierra Madre Oriental, selvas altas y medianas perennifolias del sureste, manglares y lagunas costeras del Golfo de México y Pacífico, así como sistemas coralinos, zonas pelágicas y plataformas continentales altamente productivas (CONABIO, 2008; Lot y Novelo, 2016). Esta diversidad proporciona escenarios excepcionales para observar procesos de productividad primaria, acoplamiento bentónico-pelágico, dinámica de nutrientes, flujos hidrológicos y efectos de la variabilidad climática interanual (p. ej., ENSO), documentados en estudios oceanográficos y limnológicos recientes (Kennish, 2016; Sheinbaum et al., 2022).

Simultáneamente, el país enfrenta presiones ambientales significativas —cambio de uso de suelo, urbanización acelerada, pérdida y fragmentación de hábitats, sobreexplotación pesquera, eutrofización, contaminación química y microplástica, así como la intensificación de eventos hidrometeorológicos extremos— que alteran la integridad de los ecosistemas y modifican sus umbrales funcionales (Sarukhán et al., 2017). Comprender estos procesos requiere integrar enfoques que van de la ecología de paisaje a la dinámica de cuencas, de la biogeoquímica a la modelación

sistémica y de la ecología teórica a la socioecología, especialmente en regiones donde las actividades humanas y los sistemas naturales forman mosaicos complejos, como las costas mexicanas, los bosques templados del centro del país o las selvas de la península de Yucatán.

Las perspectivas futuras para estudiantes de biología son notablemente optimistas. Los avances en teledetección de alta resolución, sensores satelitales, plataformas de observación oceánica, sistemas de información geográfica, modelación acoplada clima-ecosistema y análisis de big data ecológicos (Hampton et al., 2013) permitirán caracterizar, con mayor resolución espacial y temporal, la respuesta de los ecosistemas mexicanos al cambio global. Además, el fortalecimiento de redes nacionales como el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB-CONABIO), los inventarios de Áreas Naturales Protegidas (Conanp) y los monitoreos limnológicos y oceanográficos del INEGI, IMTA y universidades públicas incrementan la disponibilidad y estandarización de datos ecológicos. Para las nuevas generaciones de biólogos, dominar la ecología de ecosistemas no sólo constituye una competencia científica esencial, sino una herramienta profesional crucial para evaluar, manejar, restaurar y planificar sistemas ecológicos en un país megadiverso y ambientalmente estratégico. Con una formación sólida, los estudiantes pueden contribuir a escenarios socioecológicos más resilientes, sostenibles y tecnológicamente innovadores, alineados con los marcos globales de restauración y conservación.

REFERENCIAS

Avilés-Sayas, G. A. (2021). *Ecología*. CECYTE Campeche. https://www.cecytcampeche.edu.mx/BibliotecaVirtual/4toSemestre/04_Ecologia_2do_parcial.pdf

Balmford, A., Bruner, A., Cooper, P., Costanza, R., Farber, S., Green, R. E., ... y Turner, R. K. (2002). Economic reasons for conserving wild nature. *Science, 297*(5583), 950–953.

Barbier, E. B. (2007). Valuing ecosystem services as productive inputs. *Economic Policy, 22*(49), 177–229.

Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. (1990). *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications.

Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. (2006). *Ecology (4th ed.): From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing.

Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems* (4th ed). Blackwell Publishing.

Bennett, E. M., Peterson, G. D., y Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters, 12*(12), 1394–1404.

Boyd, J., y Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics, 63*(2–3), 616–626.

Brauman, K. A., y Daily, G. C. (2008). Ecosystem services. En S. E. Jorgensen y B. D. Fath (Eds), *Human ecology* (pp. 1148–1154). Elsevier.

Brauman, K. A., Daily, G. C., y Duarte, T. K. (2010). Conservation Biology for All.

Campbell, N. A., Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., y Reece, J. B. (2020). *Biology* (12th ed). Pearson.

Carabias, J., Meave, J. A., Valverde, T., y Cano-Santana, Z. (2009). *Ecología y medio ambiente en el siglo XXI*. Universidad Autónoma Metropolitana.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... y Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature, 486*(7401), 59–67.

Chan, K. M., Satterfield, T., y Goldstein, J. (2012). Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecological Economics, 74*, 8–18.

Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., y Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science, 277*(5325), 500–504. https://doi.org/10.1126/science.277.5325.500

Cifuentes, L. J. L., Torres-García, P., y Frías, M. (1986). *El océano y sus recursos III. Las ciencias del mar: oceanografía física, matemáticas e ingeniería.* Fondo de Cultura Económica.

Colinvaux, P. (1993). *Ecology 2*. John Wiley y Sons.

Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... y van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature, 387*(6630), 253–260.

Daily, G. C. (Ed). (1997). *Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.

Daily, G. C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P. M., Mooney, H. A., Pejchar, L., ... y Shallenberger, R. (2009). Ecosystem services in decision making: Time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment, 7*(1), 21–28.

De Groot, R. S., Wilson, M. A., y Boumans, R. M. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics, 41*(3), 393–408.

Dunne, J. A., Williams, R. J., y Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 99*(20), 12917–12922. https://doi.org/10.1073/pnas.192407699

Elton, C. (1927). *Animal ecology*. Macmillan.

Emmel, T. C. (1975). *Ecología y biología de poblaciones*. Interamericana.

FAO. (2010). *The state of world fisheries and aquaculture 2010*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., y Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science, 281*(5374), 237–240.

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... y Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science, 309*(5734), 570–574.

Garvey, J. E., y Whiles, M. R. (2016). *Trophic ecology*. CRC Press. https://doi.org/10.1201/b19713

Golley, F. B. (1993). *A history of the ecosystem concept in ecology: More than the sum of the parts*. Yale University Press.

Gurevitch J., Scheiner, S.M., y Fox G.A. 2006. *The ecology of plants*. Edition 2. Sinauer Associates

Haines-Young, R., y Potschin, M. (2010). The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. En Raffaelli, D. y Frid, C. (Eds), *Ecosystem ecology: A new synthesis.* BES Ecological Reviews.

Hairston, N. G., Smith, F. E., y Slobodkin, L. B. (1960). Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist, 94*(879), 421–425. https://doi.org/10.1086/282146

Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center.

IPBES. (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES Secretariat. https://ipbes.net/global-assessment

Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., … Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science, 293*(5530), 629–637. https://doi.org/10.1126/science.1059199

Kato, M. E. (1989). *Energética de los ecosistemas.* ENEP Iztacala.

Kaunzinger, C. M. K., y Morin, P. J. (1998). Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature, 395*, 495–497. https://doi.org/10.1038/26741

Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., y Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B, 274*(1608), 303–313.

Krebs, C. J. (1994). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.* Harper Collins.

Krebs, C. J. (2014). *Ecology* (6th ed). Pearson.

Lampert, W., y Sommer, U. (2007). *Limnoecology: The ecology of lakes and streams* (2nd ed). Oxford University Press.

Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 435–445). UNAM Iztacala.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., … Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science, 294*(5543), 804–808. https://doi.org/10.1126/science.1064088

Lugo, A. E., y Morris, G. L. (1982). *Los sistemas ecológicos y la humanidad.* OEA.

Maass, J., y Martínez-Yrizar, A. (1990). Los ecosistemas: Definición, origen e importancia. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 387–398). UNAM Iztacala.

Mansson, B. A., y McGlade, J. M. (1993). Ecology, thermodynamics and H. T. Odum's conjectures. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 446–460). UNAM Iztacala.

Margalef, R. (1974). *Ecología*. Omega.

May, R. M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.

May, R. M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.

McBride, M. M., Dalpadado, P., Drinkwater, K. F., Godø, O. R., Hobday, A. J., Hollowed, A. B., ... y Loeng, H. (2014). Krill, climate and contrasting future scenarios for Arctic and Antarctic fisheries. *ICES Journal of Marine Science.* https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu002

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press.

Mitsch, W. J., y Gosselink, J. G. (2000). *Wetlands*. John Wiley y Sons.

Mittelbach, G., y McGill, B. (2019). *Community ecology* (2nd ed). Oxford University Press.

Molles, M. C. (2013). *Ecology: Concepts and applications* (6th ed). McGraw-Hill.

Odum, E. P., y Barrett, G. W. (2005). *Fundamentos de ecología* (5ª ed). Cengage Learning.

Odum, H. T. (1971). *Environment, power and society*. John Wiley y Sons.

Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., y Niemelä, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist, 118*(2), 240–261. https://doi.org/10.1086/283817

Oksanen, T. (1991). Trophic levels and trophic dynamics: A consensus emerging? *Trends in Ecology and Evolution, 6*(2), 58–60. https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90128-H

OpenStax. (2020). *Biology 2e*. OpenStax CNX. https://openstax.org/details/books/biology-2e

Ostrom, E. (2009). A general framework for analyzing sustainability of social-ecological systems. *Science, 325*(5939), 419.

Phillipson, J. (1975). *Ecología energética*. Omega.

Pianka, E. R. (1994). *Evolutionary ecology*. Harper Collins College Publishers.

Pimm, S. L. (1982). *Food webs*. Chapman and Hall. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5925-5

Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature, 307*, 321–326. https://doi.org/10.1038/307321a0

Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L., y Brooks, T. M. (1995). The future of tropical forests. *Science, 269*(5222), 347–350.

Pipkin, B. W., Gorsline, D. S., Casey, R. E., y Hammond, D. E. (1977). *Laboratory exercises in oceanography*. W. H. Freeman.

Polis, G. A., Sears, A. L. W., Huxel, G. R., Strong, D. R., y Maron, J. (2000). When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution, 15*(11), 473–475. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01971-6

Reynolds, C. S. (2008). *A changing paradigm of pelagic food webs*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8250-6

Rye, C., Wise, R., Jurukovski, V., DeSaix, J., Choi, J., y Avissar, Y. (2016). *Biology*. OpenStax.

Smith, R. L. (1990). *Ecology and field biology*. Harper Collins Publishers.

Stone, L., y Weisburd, R. S. J. (1992). Positive feedback in aquatic ecosystems. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 399–403). UNAM Iztacala.

Suraci, J. P., Clinchy, M., Dill, L. M., Roberts, D., y Zanette, L. Y. (2016). Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications, 7*, 10698. https://doi.org/10.1038/ncomms10698

Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 363–374). UNAM Iztacala.

USGS. (2019). *El ciclo del agua – The water cycle (Spanish).* U.S. Geological Survey. https://www.usgs.gov/water-science-school/science/el-ciclo-del-agua-water-cycle-spanish

Whittaker, R. H. (1975). *Communities and ecosystems*. Macmillan.

World Encyclopedia. (2023). *Biome*. Oxford University Press.

SEMBLANZA DE LOS AUTORES

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

Bióloga egresada de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM, Maestra en Ciencias en Biología por la Facultad de Ciencias de la UNAM y Doctora en Educación por el CESE. Su trayectoria académica se ha desarrollado de manera integral en la docencia, la investigación y la divulgación científica. Es profesora de la Licenciatura en Biología con la categoría de Profesor Titular en la Carrera de Biología de la FES Iztacala UNAM. Ha impartido cursos de forma continua y ha dirigido numerosas tesis de licenciatura, además de desempeñar una amplia labor de tutoría y asesoría académica. Colabora con la Universidad Rosario Castellanos asesorando y dirigiendo tesis de maestría en Cambio Climático y Biodiversidad.

Ha participado activamente en la formación de recursos humanos mediante la impartición de cursos y diplomados, así como en la revisión y evaluación de trabajos recepcionales y exámenes profesionales. Con un marcado interés didáctico, ha contribuido a la elaboración de libros, manuales, antologías y CAPITULOs de libro orientados a la enseñanza de la biología y la ecología.

Su investigación se centra en el estudio de las comunidades bióticas de sistemas estuarinos del estado de Veracruz y de sistemas continentales del Estado de México, con énfasis en la aplicación de métodos rigurosos y en la conservación de la fauna en riesgo. Los resultados de su trabajo se han difundido a través de artículos científicos, ponencias, conferencias y actividades de divulgación, así como mediante la colaboración con grupos académicos nacionales e internacionales.

Ha participado en la organización de eventos científicos, en la actualización de programas de estudio y en procesos de evaluación y reacreditación académica. Asimismo, forma parte de diversas sociedades científicas, contribuyendo al fortalecimiento y desarrollo de la biología desde una perspectiva académica, formativa y social.

Rafael Chávez-López

Egresado de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM; Maestro en Ciencias por la Facultad de Ciencias de la UNAM; Doctor en Ciencias Ambientales por el Instituto Tecnológico de Boca del Río, Tecnológico Nacional de México.

Profesor Titular en la Carrera de Biología de la FES Iztacala UNAM desde 2012.

Adscrito en la licenciatura de Biología como docente, impartiendo las asignaturas Ecología, Laboratorio de Investigación Científica VI y Ecología de Lagunas Costeras y Estuarios en el Plan de Estudios de la carrera de Biología de la FES Iztacala, actualmente titular del curso electivo "Aspectos Pedagógicos para la enseñanza de la Ecología" en la Maestría de Docencia en Enseñanza Media Superior MADEMS Biología.

Director de más de 50 tesis a nivel licenciatura y 25 Tesis de Maestría.

Área de investigación Ecología de la zona costera, en particular el estudio de los procesos ecológicos de los peces estuarinos y marinos costeros, con esta temática ha presentado trabajos en más de 50 foros nacionales e internacionales, autor y coautor de más de 50 artículos científicos arbitrados en revistas nacionales e internacionales, nueve libros y 10 CAPITULOs de libros especializados. Autor y coautor de libros y materiales didácticos para el aprendizaje de la Ecología a nivel superior, generados a partir de tres Proyectos PAPIME-UNAM.

Jonathan Franco López († junio de 2023)

Biólogo por la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (antes ENEPI). Realizó estudios de Maestría en Biología en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Fue profesor Titular C de tiempo completo adscrito a la carrera de Biología en la FES Iztacala. Académico comprometido con la docencia, la investigación y la formación de generaciones de biólogas y biólogos en México.

Se incorporó tempranamente a la actividad docente, primero en el área de Histología y posteriormente en los cursos de Zoología. No obstante, su vocación docente se desarrolló de manera ininterrumpida a lo largo de por lo menos cuarenta años en el campo de la Ecología. Fue parte de la etapa fundacional de esta disciplina, participando de manera decisiva en su fortalecimiento y consolidación dentro de diversos planes de estudio, a través de asignaturas como Ecología y Conservación, Biologías de Campo y varios cursos optativos vinculados con la ecología acuática marina. Asimismo, impulsó la consolidación de la planta docente y, en colaboración con equipos académicos integrados por egresados de la ENEPI y posteriormente de la FES Iztacala, contribuyó activamente a los procesos de revisión, modificación y actualización de los planes de estudio de la carrera de Biología, incluido el plan vigente.

Hacia 1978, a propuesta del profesor Gustavo de la Cruz Agüero, Jonathan Franco López y un grupo de jóvenes docentes emprendieron una trayectoria académica en los estuarios del estado de Veracruz que se mantiene hasta la actualidad, después de casi 45 años de trabajo continuo. En estos sistemas estuarinos consolidó su formación como investigador y, de manera paralela, realizó una contribución sustantiva a la

formación académica de cientos de estudiantes de licenciatura en Biología, muchos de los cuales concluyeron sus estudios mediante trabajos de titulación desarrollados bajo su dirección.

Debe destacarse, además, que hace más de treinta años Jonathan Franco López fue el **impulsor y creador de la idea original de elaborar un libro de Ecología**, convocando a diversos colegas a escribir los CAPITULOs que hoy conforman esta obra. Una vez integrados los manuscritos, le confió a la Dra. Asela del Carmen Rodríguez-Varela la revisión, organización y concreción editorial del proyecto. Aunque su culminación se vio postergada durante varias décadas, la materialización de este libro representa el cumplimiento de una visión académica concebida por Jonathan Franco López y constituye un homenaje a su legado intelectual, docente y humano.

Angel Morán-Silva

Es Biólogo egresado de la Facultad de Estudios Superiores de la UNAM, sus estudios de Posgrado iniciaron en la Maestría en Ciencias (Biología) en Sistemas y Recursos Acuáticos de la Facultad de Ciencias de la UNAM, obtuvo su grado de Doctor en Ecología y Pesquerías en el Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías de la Universidad Veracruzana, recientemente ha concluido una estancia Post-Doctoral en el Posgrado de Ciencias Ambientales del Instituto Tecnológico de Boca del Río, Tecnológico Nacional de México. Además, acreditó el Diplomado Internacional en Consultoría Ambiental impartido y avalado por la Facultad de Arquitectura de nuestra Casa de Estudios.

En su 32 años de vida académica en la Licenciatura de Biología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, ha formado Biólogas y Biólogos desde su inserción en la plantilla docente de las Asignaturas de Ecología General y Biologías de Campo I y II del llamado Plan Tradicional; luego en los módulos de Taller de Profesionalización para Biólogos y Taller de Administración para Biólogos, Metodología Científica VI, Ecología y Conservación, Recursos Naturales, del Plan Modificado, estas dos últimas que ahora en el Plan de Estudios 2034 vigente han mantenido la misma denominación en formato de asignaturas; además, ha impartido cursos optativos de Hidrobiología (Introducción a la Ecología Marina) en estos dos últimos planes de estudios. Conforme se ha requerido ha participado en la revisión y actualización de programas y contenidos de la carrera de Biología de 1996 a 2021.

Como formador de recursos humanos ha sido responsable de cuatro programas de servicio social, ha dirigido 32 tesis a nivel licenciatura y cinco a nivel posgrado en la Maestría de Ciencias en Ingeniería Ambiental del Instituto Tecnológico de Boca del Río, Tecnológico Nacional de México, en este posgrado participa por invitación en

los diversos comités tutoriales y académicos. Como sinodal de tesis de licenciatura ha participado en 86 exámenes y revisado casi 200 escritos de tesis.

Como Profesor invitado ha dictado más de 40 cursos en las áreas de impacto ambiental, ecología costera y gestión ambiental; con participación en 4 diplomados como responsable y facilitador en temas de Gestión e Impacto Ambiental.

Se ha desempeñado en puestos académico-administrativos como jefe del Módulo de Recursos Naturales de 2001 a 2008 y como Secretario de Desarrollo y Relaciones Institucionales de la FES Iztacala de en el cuatrienio 2008-2012.

Ha presentado trabajos en 40 congresos especializados nacionales e internacionales; es autor y coautor de tres CAPITULOs de libros de temas especializados sobre procesos ecológicos costeros, además de 23 artículos, ocho artículos en revistas indexadas nacionales y los restantes en publicaciones internacionales, varias de estas con factor de impacto y reconocidas por el Journal of Citation Research (JCR).

Con base en esta formación académica y la producción realizada en nuestro campus, el Dr. Morán Silva es reconocido desde el año 2018 como Investigador Nacional Nivel 1, por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de nuestro país.

Edgar Peláez Rodríguez

Biólogo egresado de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM, con una sólida trayectoria en la investigación y la docencia. Obtuvo el grado de Maestro en Ciencias con especialidad en Limnología por el Instituto de Ciencias del mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, consolidando una formación en ciencias acuáticas.

Su carrera académica se ha desarrollado principalmente en la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM, donde se desempeña como Profesor de Asignatura en la carrera de Biología. Ha impartido de manera continua cursos fundamentales como Metodología Científica VI, Ecología y Conservación, y Laboratorio de Investigación Científica VI y Ecología demostrando un compromiso constante con la formación de nuevas generaciones de biólogos.

En el ámbito de la formación de recursos humanos, ha dirigido y concluido numerosas tesis de licenciatura, además de participar activamente como revisor y jurado en exámenes profesionales. Su labor se extiende a la tutoría y asesoría académica, guiando a estudiantes en su desarrollo profesional y en proyectos de investigación.

La investigación del Maestro Peláez Rodríguez se enfoca en el estudio de las comunidades bióticas de sistemas estuarinos en Veracruz y sistemas continentales

en el Estado de México. Su trabajo se caracteriza por la aplicación de métodos rigurosos y ha sido difundido a través de artículos en revistas científicas indexadas a nivel nacional e internacional, así como en múltiples ponencias en congresos especializados. Sus publicaciones reflejan un profundo interés en la ecología de los sistemas acuáticos y la conservación de la fauna.

Además de su labor docente y de investigación, ha contribuido al desarrollo académico mediante la elaboración de materiales de apoyo y su participación en su implementación curricular.

Sergio Cházaro-Olvera

Biólogo por la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (antes ENEPI). Realizó los estudios de Maestría: en Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos, así como el Doctorado en Ciencias Biológicas, en la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Es profesor Titular C de tiempo completo adscrito a la carrera de Biología en la FES Iztacala. Desde el 2001 pertenece al Sistema Nacional de Investigadores, actualmente nivel 2. Tiene una antigüedad académica de 38 años. Ha impartido 122 cursos a nivel licenciatura y 38 en posgrado. Ha sido director de tesis de licenciatura en 72 ocasiones, 18 de maestría y una de doctorado.

Ha publicado 76 artículos científicos en revistas con arbitraje tanto nacional como internacional, así como autor y coautor de 15 libros. Ha presentado 195 trabajos como ponente en conferencias, coloquios, simposios y congresos, tanto nacionales como internacionales. Ha sido dictaminador de 335 trabajos de tesis de licenciatura, 35 trabajos de maestría y 30 de doctorado.

Ha participado en cinco órganos colegiados. Ha sido evaluador en 15 ocasiones de proyectos CONACYT, PAPIIT-UNAM y PAPIME-UNAM en el área químico-biológica y de la salud. Pertenece al Directorio de Expertos en Bioseguridad de la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO), The Crustacean Society, Consejo Consultivo de Protección a la Biodiversidad y Desarrollo Sostenible del Estado de México y Red Iberoamericana de Academias de Investigación, A. C. Actualmente presidente de la comisión de seguimiento del resolutivo ambiental del proyecto de ampliación del Puerto de Veracruz zona norte.

En el área administrativa, fue jefe de Sección Académica en la Carrera de Biología, jefe de la Carrera de Biología, jefe de la División de Investigación y Posgrado y Director de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

ECOLOGÍA

www.atenaeditora.com.br
contato@atenaeditora.com.br
@atenaeditora
www.facebook.com/atenaeditora.com.br



Atena Editora
Año 2026

ECOLOGÍA

www.atenaeditora.com.br
contato@atenaeditora.com.br
@atenaeditora
www.facebook.com/atenaeditora.com.br



Atena Editora
Año 2026