

Eugene P. Odum

Profesor Alumni Foundation de Zoología
University of Georgia
Athens, Georgia

ECOLOGIA

Traducido al español por el
SR. CARLOS GERHARD OTTENWAEELDER

tercera edición



**NUEVA
EDITORIAL**

INTERAMERICANA

S. A. de C. V.

México - España - Nueva York - Brasil - Colombia - Venezuela

México, D. F.



CONCEPTOS Y PRINCIPIOS BASICOS ECOLOGICOS

Capítulo 1

Introducción: objeto de la ecología

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

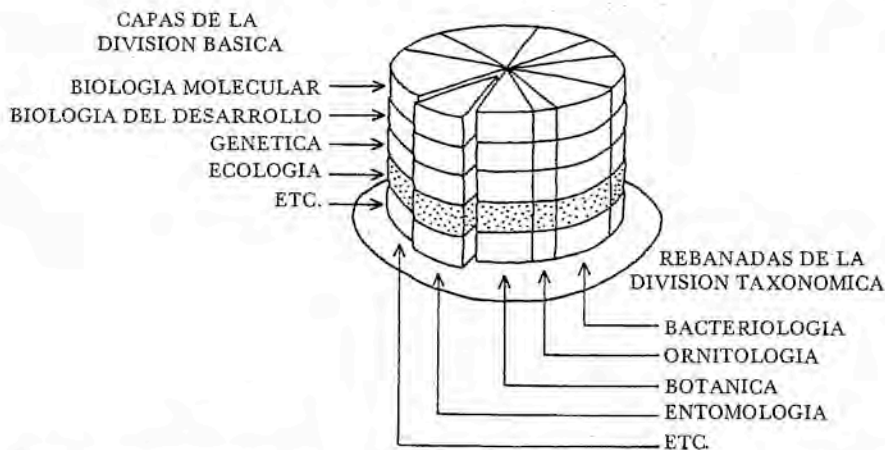


Fig. 1-1. La "torta de varias camadas" de la biología, con las divisiones "básicas" (horizontales) y "taxonómicas" (verticales).

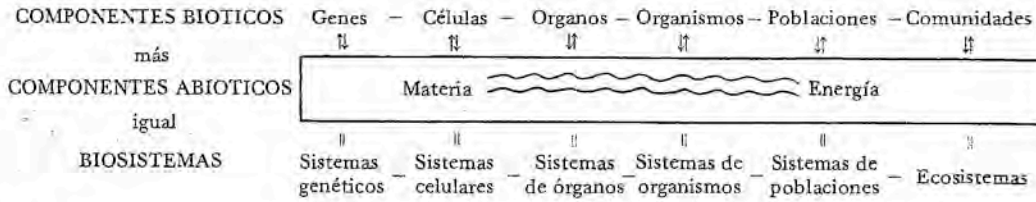


Fig. 1-2. Niveles de espectro de organización. La ecología se centra en la porción del espectro a mano derecha, esto es, en los niveles de organización, de los organismos a los ecosistemas.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2. LAS SUBDIVISIONES DE LA ECOLOGÍA

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3. MODELOS

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

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

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

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

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

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