

**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.**

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

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

## Capítulo 5

# Principios relativos a los factores limitativos

### 1. "LEY" DEL MÍNIMO, DE LIEBIG

#### Enunciado

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

#### Explicación

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

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

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

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

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

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

(véase Kuentzel, 1969), el carbono o el fósforo. Puesto que la eutroficación cultural suele producir un estado altamente "inestable", que implica fuertes oscilaciones (esto es, abundantes floraciones de algas seguidas de marchitamiento que, al liberar elementos nutritivos, pone a su vez en marcha otra floración), resulta que la discusión acerca de "el uno o el otro" perderá mucho de su significado, porque es el caso que el fósforo, el nitrógeno, el bióxido de carbono y muchos otros elementos constitutivos podrán eventualmente reemplazarse rápidamente uno a otro, como factores limitativos, en el curso de las oscilaciones transitorias. Por consiguiente, no existe base teórica alguna, en estas condiciones de estado transitorio, en favor de cualquiera hipótesis de "un solo factor". La estrategia del control de la contaminación destinada a prevenir la eutroficación ha de comprender la reducción de la entrada tanto de la materia orgánica (que produce  $\text{CO}_2$  y, probablemente, elementos orgánicos que fomentan el desarrollo) como de los elementos nutritivos minerales, que se necesitan asimismo para intensidades cancerosas de producción.

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

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

### Enunciado

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

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

### Explicación

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

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

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

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

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

tores ecológicos. Por ejemplo, Penman (19) informa que cuando el nitrógeno del suelo es limitativo, la resistencia de la hierba a la sequía se reduce. En otros términos, encontró que requería más agua para prevenir el marchitamiento con niveles bajos de nitrógeno que con niveles altos.

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

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

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

Los prefijos "esteno", que significa angosto, "eu", que tiene el significado de amplio. Así, por ejemplo,

- estermal — euritermal se refiere a la temperatura
- hidrico — eurihídrico se refiere al agua
- salino — eurihalino se refiere a la salinidad
- alimento — eurifágico se refiere a los alimentos
- elección — euriecio se refiere a la elección del hábitat.

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

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

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

#### La compensación de los factores y los ecotipos

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

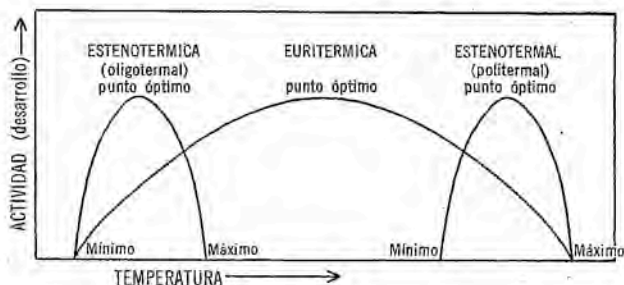


FIG. 5-1. Comparación de los límites relativos de tolerancia de organismos estenotérmicos y euritérmicos. Para una especie estenotérmica las mínima, óptima y máxima, quedan bastante cerca una de otra, de modo que una pequeña diferencia de temperatura, que en una especie euritérmica tendría poco efecto,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

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

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

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

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

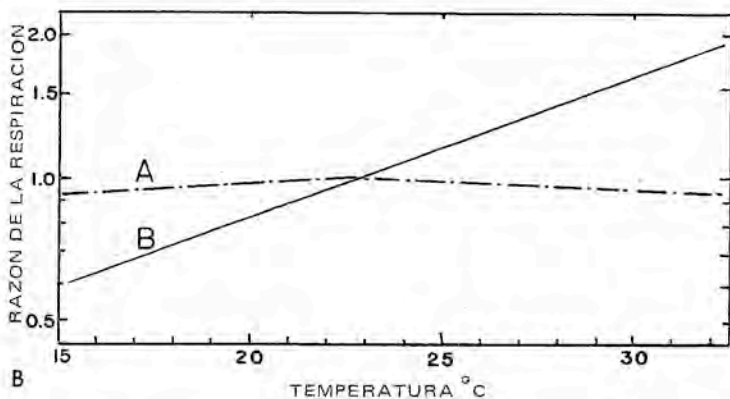
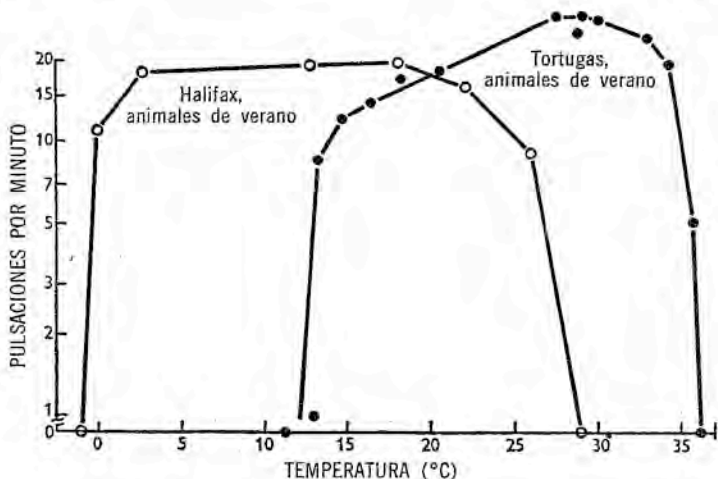
Véase un resumen de la base fisiológica para la compensación de factores en Bullock (1955), Fry (1958) y Prosser (1967).

### 3. CONCEPTO COMBINADO DE LOS FACTORES LIMITATIVOS

#### Enunciado

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

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



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

**Explicación**

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

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

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

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

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

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

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

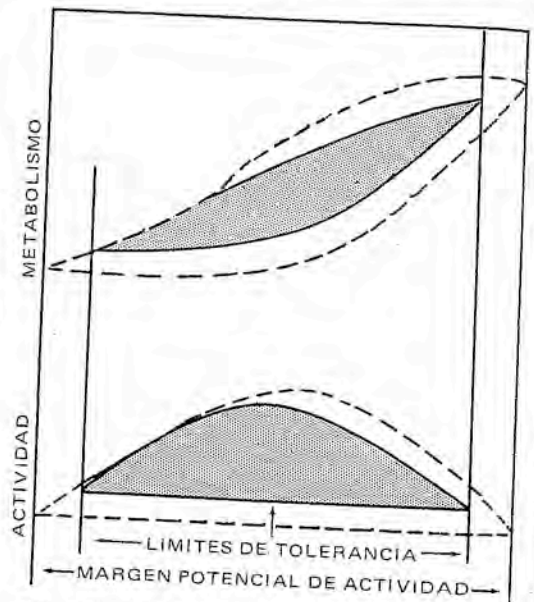


FIG. 5-3. Modelo que resume los principios de los factores limitativos. Las intensidades potenciales superior e inferior (basal) del metabolismo y el margen potencial de actividad están indicados por las líneas punteadas, en tanto que los márgenes reales de metabolismo o actividad lo están por las líneas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



## Ejemplos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### Expresión cuantitativa de los factores limitativos

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

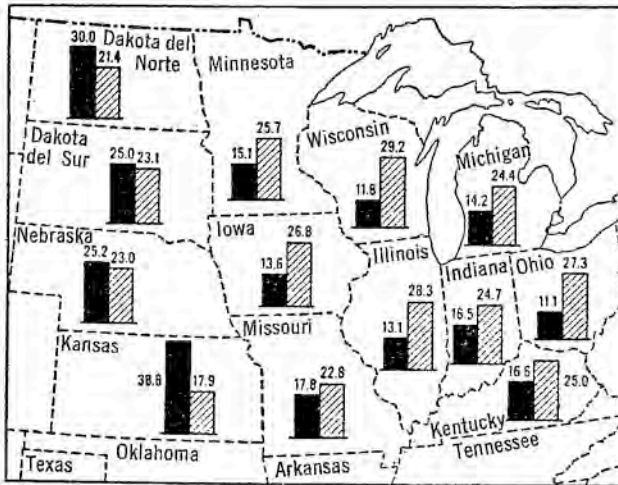


Fig. 5-4. Método para averiguar cuáles son las regiones óptimas para los cultivos agrícolas, comparando los rendimientos medios y la variabilidad de éstos de año en año. Las columnas rayadas indican los rendimientos medios en bushels por acre, y las columnas negras indican el coeficiente de variación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

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

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

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

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

##### Enunciado

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

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

#### Explicación y ejemplos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

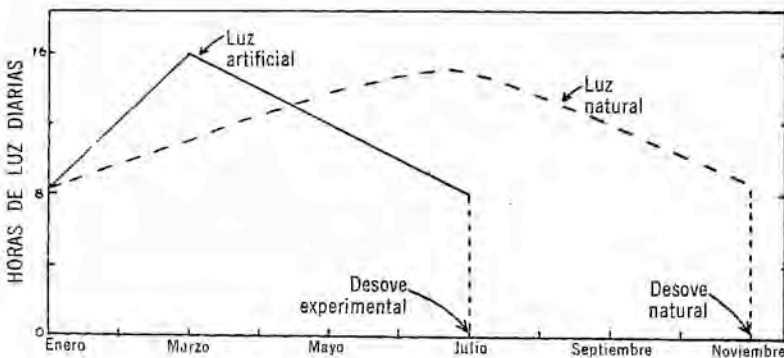


FIG. 5-5. Control de la estación de cría de la trucha de arroyo mediante manipulación artificial del fotoperiodo. La trucha, que normalmente cría en otoño, desova en verano si se aumenta artificialmente el largo del día en primavera y se reduce luego en el verano, para simular las condiciones del otoño.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

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

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

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

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

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

hacia el norte y hacia el sur constituye un ejercicio de campo para una clase de

Como ya se indicó, los animales se sirven a menudo de gradientes ambientales para "regular" su propio micromedio, de modo que permanezca a un nivel constante. Otros ejemplos se mencionan en el capítulo 8 (véase también el "nicho térmico" de un ave pequeña, fig. 8-4).

### 6. LOS INDICADORES ECOLOGICOS

Toda vez que, según vimos, los factores específicos deciden a menudo en forma más precisa cuáles clases de organismos estarán presentes, podemos invertir la situación y juzgar la clase de medio físico a partir de los organismos presentes. Con frecuencia es útil servirse de un expediente biológico de esta clase, sobre todo si perseguimos algún objetivo concreto y el factor o los factores correspondientes son difíciles de medir directamente. De hecho, el ecólogo emplea constantemente organismos como indicadores al explorar nuevas situaciones o al apreciar grandes áreas. Las plantas terrestres son particularmente útiles al respecto. En el oeste de Estados Unidos de Norteamérica, por ejemplo, las plantas se han utilizado ampliamente como indicadores de las

condiciones de agua y suelo (especialmente en cuanto afectan las posibilidades del pasto y la agricultura) desde la obra temprana de Shantz (1911) y Clements (1916). El empleo de animales vertebrados, lo mismo que de plantas, como indicadores de zonas de temperatura (desarrollado por Merriam, 1894, 1899) ha sido también objeto de mucho estudio. Más recientemente se ha prestado atención al empleo de métodos funcionales, como los que se describen con mayor detalle en el capítulo 9.

Algunas de las consideraciones importantes que hay que tener presentes al tratar con indicadores ecológicos son las siguientes:

1. En general, las especies "esteno" dan mucho mejores indicadores que las "euri", por razones que son obvias. Tales especies no son a menudo las más abundantes en la comunidad. Un examen complementario al respecto y acerca del concepto de "fidelidad" se encuentra en el capítulo 14, sección 5.

2. Las grandes especies suelen dar mejores indicadores que las pequeñas, porque, según se demostró en el capítulo 3, con una corriente de energía dada, puede soportarse una biomasa o una población estable mayor. El ritmo de renovación de los organismos pequeños podrá ser acaso tan rápido (hoy aquí, mañana muertos), que las especies particulares presen-

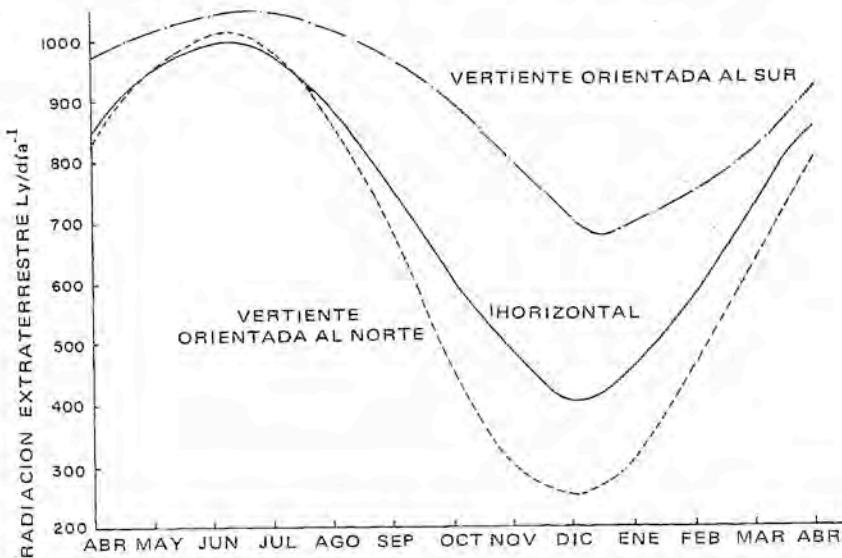


FIG. 5-19. Radiación solar recibida por pendientes orientadas respectivamente al norte y al sur, y horizontal, en la Coweeta Watershed Experimental Area, en las montañas del oeste de Carolina del Norte. Las curvas son intensidades de radiación teóricas, recibidas antes de las atenuaciones atmosférica y nubosa. La energía real recibida en la capa autotrófica sería de aproximadamente la mitad de la que aquí se ve (véase sec. 1, cap. 3). (Reproducido de Swift y van Bavel, 1961.)



tes en cualquier momento podrán no resultar muy instructivas como indicadores ecológicos. Rawson (1956), por ejemplo, no encontró especie alguna de algas que pudiera servir de indicadora de las clases de lagos.

3. Antes de confiar en determinadas especies o grupos de especies como indicadoras, deberían tenerse abundantes pruebas de campo y, de ser posible, la prueba experimental de que el factor en cuestión es limitativo. Debería conocerse asimismo la capacidad de compensación o adaptación; si existen ecotipos pronunciados, la ocurrencia de la misma serie de órdenes en diversas localidades no significa necesariamente que existan las mismas condiciones (como ya se subrayó en este capítulo).

4. Las relaciones numéricas entre especies, poblaciones y comunidades enteras proporcionan a menudo indicadores más seguros que las especies singulares, toda vez que el todo refleja una mejor integración de condiciones que la parte. Esto ha sido puesto particularmente de manifiesto en la búsqueda de indicadores biológicos de diversas clases de contaminación, según veremos con cierto detalle en el próximo capítulo. En Europa, Ellenberg (1950) ha demostrado que el conjunto flo-

rístico de las comunidades de hierbas proporciona indicadores cuantitativos excelentes de la productividad agrícola potencial de la tierra. Una visión interesante propia de la ecología atómica, acerca de los indicadores la proporciona el descubrimiento de que algunas plantas son útiles en la prospección en busca de uranio (Cannon, 1952, 1953, 1954). Cuando las plantas de raíces profundas, como el pino, el enebro crecen arriba de depósitos de uranio las partes de las plantas arriba de la superficie contienen una concentración de uranio más alta que la normal. Resulta fácil, pues, recoger el follaje, reducirlo a cenizas y examinarlo fluorimétricamente; se considera que más de 2 por 1 000 de uranio en la ceniza indican la presencia bajo tierra de depósitos comercialmente aprovechables. Y toda vez que el selenio acompaña a menudo al uranio, las plantas que indican selenio, como por ejemplo, la especie de *Astragalus*, en la región de las Montañas Rocosas, podrán, asimismo, servir para la localización de depósitos. Y en forma análoga, allí donde el azufre y el uranio están asociados, los miembros acumuladores de azufre de la familia de la mostaza y del lirio proporcionan también indicadores útiles.