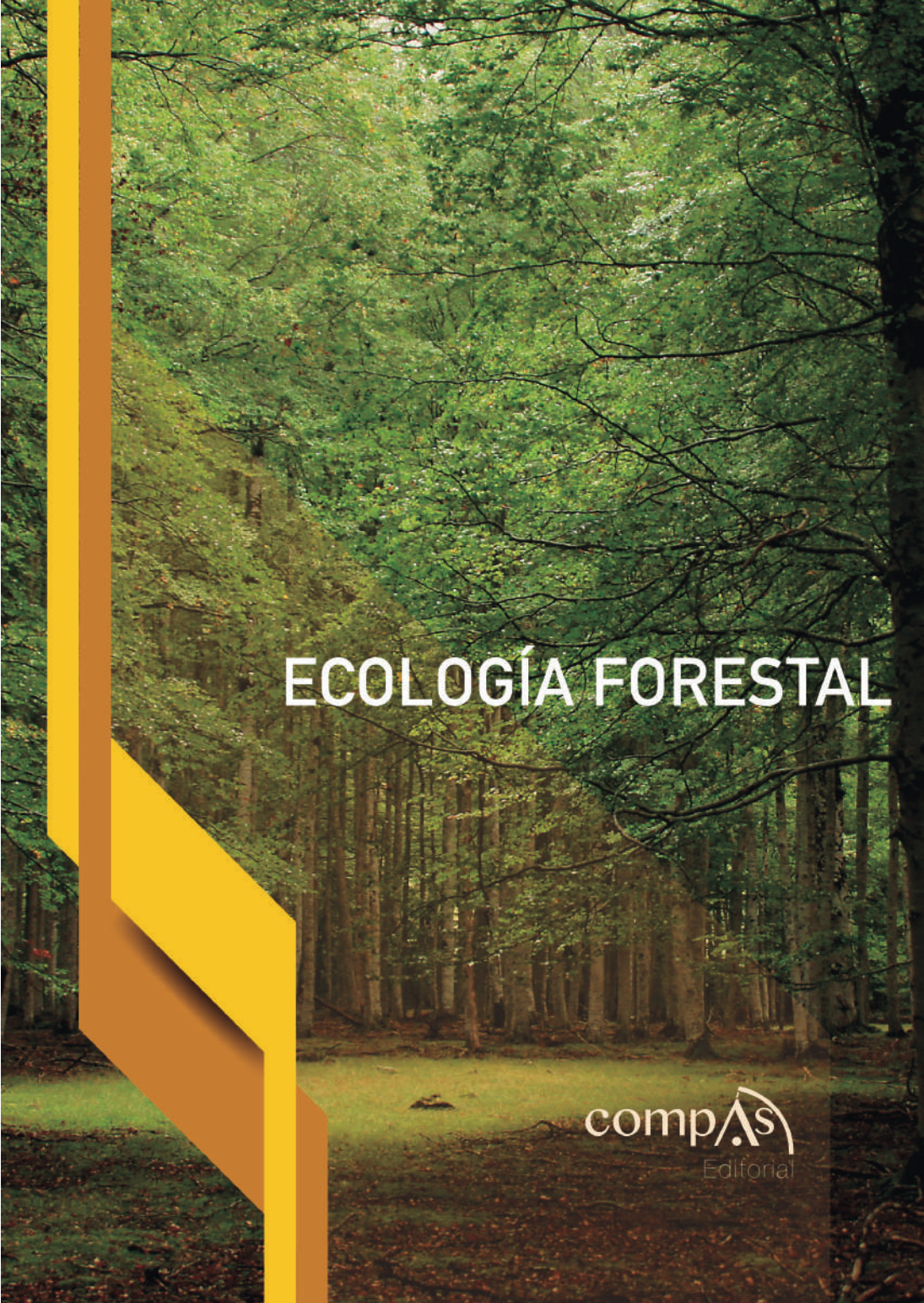




# ECOLOGÍA FORESTAL

compas  
Editorial



# ECOLOGÍA FORESTAL

Primera Edición

# ECOLOGÍA FORESTAL

Alfredo Jiménez Ph.D.

Julio Gabriel Ph.D.

Mónica Tapia M.Sc.



Publicado en diciembre - 2017 por Compás Editorial Guayaquil - Ecuador.

Esta publicación esta disponible en Acceso Abierto bajo la licencia Atribución-Compartir Igual 3.0 IGO(CC-BY-SA 3.0 IGO).

Al utilizar el contenido de esta publicación, los usuarios aceptan estar legalmente obligados por las condiciones de Compás Editorial.

Título: ECOLOGÍA FORESTAL

Autoría:

Alfredo Jiménez Ph.D.

Julio Gabriel Ph.D.

Mónica Tapia M.Sc.



Edición: Primera Edición

Publicación: diciembre 2017

Edición: Editado por los autores

Diseño y maquetación: Compás Editorial

Libro Sometido por pares académicos

Cámara Ecuatoriana del Libro - ISBN 978-9942-770-18-9

Manabí - Ecuador

Jiménez A, Gabriel J, Tapia M (2017) Ecología Forestal. Grupo COMPAS, Universidad Estatal del Sur de Manabí, Jipijapa, Ecuador. 141 p.

# **Ecología Forestal**

## **Prologo**

Este libro se originó a partir de una compilación de lecciones de ecología forestal, y se constituye en un primer intento por resolver vacíos en el conocimiento de la base conceptual de la ecología. Así mismo se centra en el ambiente como el medio donde se desarrollan todos los seres vivos que, a través de sus interacciones, conforman el ecosistema. Los conceptos que aquí se abordan están sustentados sobre bases científicas, con un enfoque holístico del funcionamiento de los ecosistemas, las comunidades biológicas, las poblaciones, derivando hasta la especie. Se abordan también cómo calcular la diversidad biológica, la alfa, beta y gamma diversidad, como contribución al currículo del ingeniero forestal, ya que provee, en primera instancia, de conceptos y herramientas básicas desde el punto de vista práctico y analítico, y en segunda instancia, del conocimiento de las interrelaciones entre los factores y elementos del agroecosistema. Es así que la construcción de lo nuevo debe ser, simultáneamente, un destino y un camino. Volver realidad este propósito es algo que queda, ahora, en las manos y en la mente del lector.

Los Autores

## **Acerca de este libro**

El anhelo de este libro es brindar herramientas científico - metodológicas que les permita a los estudiantes de pregrado y posgrado de las ciencias naturales y de la agricultura, abordar problemas sencillos de la profesión, como contribución al perfil del egresado. Más que un libro de texto, esta obra pretende ser un convite a reflexionar sobre aspectos del funcionamiento de las comunidades de seres vivos. No se ofrecen aquí cifras o descripciones de programas concretos, más lo que se brinda es un estilo para comprender el interesante mundo de la ecología.

En el marco de las observaciones anteriores, el libro también a ingenieros Forestales, Agrónomos, Agropecuarios, Biólogos, Ambientales, y a los investigadores, de manera que encuentren aquí una base conceptual con ejemplos prácticos específicos que les permitirá aplicar las buenas prácticas basadas en los referentes teóricos más cercanos a la realidad. Más que una receta de obligado cumplimiento, el libro ofrece una *visión* articular, la docencia, la investigación y la vinculación con la sociedad, en este caso, las comunidades locales que viven en o del bosque.

## **Organización flexible del material**

Este libro ha sido dividido en cuatro capítulos: En el **CAPÍTULO 1**, se hace una introducción a la ecología. En el **CAPÍTULO 2**, se trata sobre el ecosistema forestal y los conceptos de ambiente medio y sustrato. En el **CAPÍTULO 3**, se aborda la especie y el individuo en el ecosistema. Finalmente en el **CAPÍTULO 4**, se presenta el tema de la ecología de las comunidades.

## **Cobertura de los temas tratados en cada capítulo**

Se han organizado los temas de manera que se parta de lo general a lo particular. Con un lenguaje técnico y coloquial los contenidos son de fácil comprensión, por la novedad de incluir ejemplos prácticos. En el **Capítulo 1**: se introduce al lector a la base conceptual de la Ecología, basado en los criterios y postulados que sustentan esta materia. En el **Capítulo 2**, se presenta el ecosistema desde el punto de vista funcional, los flujos de energía y la productividad en el ecosistema. La productividad forestal, las cadenas de alimentos, los niveles tróficos, y se finaliza este capítulo con la estructura trófica y pirámides ecológicas. En el **Capítulo 3**, se analiza el papel de la especie y el individuo como componentes básicos del ecosistema y su rol en las

comunidades biológicas (agroecosistemas). En el **capítulo 4**, se aborda la ecología de las comunidades, la diversidad biológica y su medición, con la presentación de ejemplos de la utilización de los diferentes índices para calcular las diversidad alfa, beta y gamma.

### **Reconocimientos**

A todos y cada uno de los 13 autores, en su mayoría investigadores y profesionales de instituciones: Universidad Estatal del Sur de Manabí, Universidad de Pinar del Río “Hermanos Saiz Monte de Oca”. Que han contribuido con sus aportes.

A la Universidad Estatal del Sur de Manabí (UNESUM) y a la Dirección de Investigación y posgrado (UNESUM), por auspiciar la publicación del libro.

A los revisores, colegas, familia y personal de apoyo, por sus valiosas contribuciones para concretar este proyecto.

Los Editores

### **Agradecimientos**

Agradezco a la Universidad Estatal del Sur de Manabí, UNESUM y a la Dirección de Investigación y Posgrado (UNESUM) por haber auspiciado la publicación del presente libro.

Al Dr. Julio Gabriel, reconocido investigador y catedrático boliviano, por sus valiosas contribuciones para concretar la edición de este libro.

A los colegas y personal de apoyo, por sus valiosas contribuciones para concretar este proyecto.

El autor



# Índice

## CAPÍTULO I.

### INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA FORESTAL

|                                                      |    |
|------------------------------------------------------|----|
| <i>Definición de ecología</i> .....                  | 11 |
| 1.2 Etimología .....                                 | 12 |
| <i>Origen, historia o formación</i> .....            | 12 |
| 1.3 Conceptos básicos de Ecología.....               | 13 |
| <i>Niveles tróficos y cadenas alimentarias</i> ..... | 13 |
| <i>Biomasa y energía</i> .....                       | 14 |
| <i>Ecosistemas</i> .....                             | 15 |
| <i>Hábitat y nicho ecológico</i> .....               | 16 |
| <i>Redes tróficas y alimentarias</i> .....           | 17 |
| <i>Cadenas y pirámides alimenticias</i> .....        | 18 |
| <i>Productividad de los ecosistemas</i> .....        | 19 |
| 1.4 Poblaciones y sus características .....          | 22 |
| 1.5 Comunidades bióticas .....                       | 23 |
| 1.6 Campos de acción de la ecología.....             | 24 |

## CAPÍTULO II

### EL ECOSISTEMA FORESTAL

|                                                          |    |
|----------------------------------------------------------|----|
| 2.1 El ecosistema forestal. Conceptos generales .....    | 27 |
| <i>Ambiente</i> .....                                    | 27 |
| <i>Medio</i> .....                                       | 28 |
| <i>Substrato</i> .....                                   | 29 |
| 2.2 Estructura del ecosistema .....                      | 31 |
| 2.3 El ecosistema desde el punto de vista biológico..... | 32 |
| <i>Hábitat y nicho ecológico</i> .....                   | 32 |
| <i>Alimento, cobijo y nido</i> .....                     | 33 |
| <i>Residencia y nidificación</i> .....                   | 34 |
| <i>Nicho y adaptación</i> .....                          | 34 |

|                                                                                             |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <i>Nicho y especialización</i> .....                                                        | 35 |
| <i>Nicho y competencia</i> .....                                                            | 35 |
| <i>Exclusión competitiva y dinámica de las comunidades</i> .....                            | 36 |
| <i>Equivalentes ecológicos</i> .....                                                        | 36 |
| <i>Los efectos de la selección natural</i> .....                                            | 37 |
| <i>Evolución convergente y divergente</i> .....                                             | 38 |
| <i>Evolución divergente e irradiación adaptativa</i> .....                                  | 38 |
| 2.4 El ecosistema desde el punto de vista funcional.....                                    | 39 |
| <i>De los circuitos de energía</i> .....                                                    | 39 |
| Niveles tróficos .....                                                                      | 48 |
| <i>De las cadenas de alimentos. Cadenas alimentarias y productividad biológica</i><br>..... | 48 |
| <i>De los ciclos de nutrientes (biogeoquímicos)</i> .....                                   | 61 |

### CAPÍTULO III

#### LA ESPECIE Y EL INDIVIDUO EN EL ECOSISTEMA

|                                                                             |    |
|-----------------------------------------------------------------------------|----|
| Objetivo del aprendizaje .....                                              | 68 |
| Resumen.....                                                                | 68 |
| 3.1 La especie .....                                                        | 69 |
| 3.2 El individuo .....                                                      | 70 |
| 3.3 Población.....                                                          | 70 |
| 3.4 Comunidad.....                                                          | 71 |
| 3.5 Ecosistema .....                                                        | 71 |
| 3.6 Estructura de la comunidad o cadena de alimentos .....                  | 75 |
| <i>Diversidad y sucesión</i> .....                                          | 76 |
| <i>Perturbaciones que modifican la sucesión</i> .....                       | 79 |
| 3.7 Clases de acción recíproca entre dos especies .....                     | 81 |
| <i>Acciones recíprocas negativas: competición entre especies</i> .....      | 84 |
| <i>Interacciones negativas: depredación, parasitismo y antibiosis</i> ..... | 89 |

|                                                                      |    |
|----------------------------------------------------------------------|----|
| Interacciones positivas: Comensalismo, cooperación y mutualismo..... | 91 |
|----------------------------------------------------------------------|----|

## CAPÍTULO IV

### ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES

|                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------|-----|
| Resumen.....                                                    | 95  |
| Concepto .....                                                  | 96  |
| 4.1 Diversidad biológica.....                                   | 96  |
| <i>Rarefacción</i> .....                                        | 99  |
| <i>Funciones de acumulación</i> .....                           | 102 |
| <i>Modelos No Paramétricos</i> .....                            | 103 |
| 4.2 Estructura de la vegetación forestal.....                   | 105 |
| Estructura vertical .....                                       | 105 |
| <i>Estructura horizontal</i> .....                              | 107 |
| <i>Modelos paramétricos</i> .....                               | 107 |
| <i>Modelos no paramétricos</i> .....                            | 110 |
| <i>Índices de abundancia proporcional</i> .....                 | 112 |
| Índices de dominancia.....                                      | 112 |
| <i>Índices de equidad</i> .....                                 | 114 |
| <i>Índices de similitud/disimilitud o distancia</i> .....       | 118 |
| <i>Índices con datos Cualitativos</i> .....                     | 118 |
| <i>Índices con datos Cuantitativos</i> .....                    | 119 |
| Diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación ..... | 121 |
| <i>Índices de reemplazo de especies</i> .....                   | 130 |
| BIBLIOGRAFÍA .....                                              | 138 |

# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA FORESTAL

*“Si supiera que mañana se acaba el mundo, yo, hoy todavía plantaría un árbol”*

*Martin Luther King*

**Alfredo Jiménez González, Sofía Castro Ponce, Bertha Zhindón Ganchozo**

### **Objetivo del aprendizaje**

Fundamentar las bases conceptuales de la ecología forestal, con énfasis en sus campos de acción, como contribución a la formación integral del ingeniero forestal en la Universidad Estatal del Sur de Manabí.

### **Resumen**

Este capítulo contribuye a la familiarización de los estudiantes de la carrera de ingeniería forestal con los principios y conceptos básicos de la Ecología, sustentado en la concepción científica del mundo, como aporte al currículo del ingeniero forestal ya que provee, en primera instancia, de conceptos y herramientas básicas desde el punto de vista práctico y analítico, y en segunda instancia, del conocimiento de las interrelaciones entre los factores y elementos del medio forestal y su ambiente. Constituye este capítulo precedente importante para el estudio de los siguientes capítulos, como el ecosistema forestal; la especie y el individuo en el ecosistema; la ecología de las comunidades y los factores ecológicos, todo sustentado sobre bases científicas a través del aporte de las ciencias básicas como la Biología, la Botánica, la Fisiología Vegetal, la Edafología, la Química, la Física, y la Matemática, entre otras.

**Palabras clave:** Ecosistema, especie, comunidades, forestal.

### **INTRODUCTION TO FOREST ECOLOGY**

This chapter contributes to the familiarization of the forest engineering career students with the basic principles and concepts of Ecology, based on the scientific conception of the world, as a contribution to the forestry engineer's curriculum because it provides, in the first instance, basic concepts and tools from the practical and

analytical point of view, and secondly, knowledge of the interrelations between the factors and elements of the forest medium and its environment. This chapter constitutes an important precedent for the next chapters study, such as the forestry ecosystem; the specie and the individual in the ecosystem; the ecology of the communities and the ecological factors, all sustained on scientific bases through the basic sciences contribution such as Biology, Botanic, Vegetal Physiology, Edaphology, Chemistry, Physic, and Mathematics, among others.

Key words: Ecosystem, species, communities, forestry.

### ***Definición de ecología***

#### ***Concepto, significado o alcance***

La ecología es una ciencia, a diferencia de la biología, que estudia procesos internos de los seres vivos, aun cuando va muy de la mano con algunos aspectos de la biología, estudia los procesos de los seres vivos en un ecosistema, su interrelación con el medio ambiente, y el impacto en este.

Para otros la ecología es una rama de la biología que estudia las relaciones entre los seres vivos, su ambiente, la distribución, la abundancia, y cómo esas propiedades son afectadas por la interacción entre los organismos y el medio ambiente en el que viven (hábitat), así como la influencia que cada uno de los seres vivos tiene sobre el medio ambiente.

Otros autores, presentaron un concepto más amplio de ecología, a saber: *ningún ser vivo permanece aislado en el ambiente en que habita. Vegetales y animales están sometidos en efecto a las influencias de los restantes seres vivos y de los factores no vivientes que lo rodean. Todos los organismos obtienen de su medio las materias y energía imprescindibles para conservar su propia existencia. Ellos deben compartir su mundo circundante con otros medios de su especie y con la de otros, tanto amigos como enemigos.* Estos autores incluyen también al ser humano, y refieren que no constituye excepción, puesto que también se halla rodeado de seres vivos de todas clases y obtiene de su mundo circundante todo lo que precisa para subsistir. Su supervivencia está condicionada a las relaciones con los seres vivos que con él conviven y que constituyen parte de los recursos naturales de los que debe aprovecharse.

Queda claro que el cometido de la Ecología es estudiar las relaciones anteriormente indicadas de los vegetales y de los animales con sus respectivos ambientes. En estos casos, además de las influencias ejercidas por los agentes físicos, existen los resultados de la actividad de los restantes vegetales y animales y para estudiar los intercambios e interdependencias, ya señaladas, es preciso conocer previamente, tanto los propios organismos como sus respectivos ambientes.

Ecología es pues, *el estudio de la «residencia» o de qué manera se mantiene el orden en la «casa» de la naturaleza. Así, el estudio del ambiente de esta casa incluye todos los organismos contenidos en ella y todos los procesos funcionales que la hacen habitable. Entonces, la ecología es el estudio del “lugar donde se vive”, con énfasis sobre la “totalidad o el padrón de relaciones entre los organismos y su ambiente”.*

## 1.2 Etimología

### *Origen, historia o formación*

La palabra *Ökologie* se deriva de la unión de las palabras griegas *oikos*, que significa **casa, hogar, vivienda**, y *logos*, que significa **estudio, tratado**. Así, ecología significa el estudio del hogar.

Esta palabra fue creada por el científico alemán Ernst Haeckel en 1869 para designar la ciencia que estudia las relaciones entre los seres vivos y el medio ambiente. Al principio era un término científico de uso restringido, y cayó en el lenguaje común en la década de 1960, con los movimientos de carácter ambientalista.

El propio Haeckel dio una definición más extensa en 1869; en el lenguaje de la época, entendiendo como ecología, al cuerpo de conocimientos referente a la economía de la naturaleza, a saber, la investigación de todas las relaciones de los animales con su ambiente orgánico e inorgánico, incluyendo sobre todo las relaciones amistosas y de enemistad con los animales y las plantas con los que en tales ambientes entran en contacto directo e indirecto.

Las ideas de Charles Darwin (1809 - 1882), influyeron mucho sobre el pensamiento de Haeckel, como se aprecia en este escrito - *la ecología es el estudio de todas las complejas interrelaciones que Darwin consideraba como condiciones que se dan en la lucha por la existencia.*

Taylor (1936) afirmó que la “*Ecología es la ciencia de todas las relaciones de todos los organismos con todos sus ambientes*”.

Ecología, según Font, Q. P., Diccionario de Botánica

Sobreentendiéndose la especificación de – vegetal- la voz ecología se hay empleado en tres acepciones distintas:

El estudio de los factores cuya suma compone la estación (Jaccard, 1910), en Font, Q. P, 1968.

El estudio de las relaciones entre la vida vegetal y el medio estacional, el estudio del organismo en su relación con el medio en que se desenvuelve, y trata de desentrañar cómo éste puede influir en aquél.

Como sinónimo de geobotánica (menos apropiado)

[...] la ecología vegetal se concreta al estudio de esa influencia mesológica, tanto del mundo inorgánico como organizado, sobre la planta. Así como la fisiología, propiamente dicha, investiga la causa de los fenómenos vitales, la ecología trata de precisar los efectos que las influencias del medio pueden determinar sobre los organismos vegetales.

[...] la morada, el medio, como determinante de procesos orgánicos muy diversos (Haeckel, 1888), en Font, Q. P, 1968.

Las **principales ramas** de estudio y de investigación en las que se divide la ecología son:

1. Autoecología,
2. Demoecología (Dinámica de la población),
3. Sinecología (Ecología comunitaria),
4. Agroecología,
5. Ecofisiología (Ecología Ambiental) y
6. Macroecología.

### **1.3 Conceptos básicos de Ecología**

#### ***Niveles tróficos y cadenas alimentarias***

Todas las plantas compiten por la luz solar, los minerales del suelo y el agua, pero las necesidades de los animales son más diversas y muchos de ellos dependen de un tipo determinado de alimento. Los animales que se alimentan de vegetales son los consumidores primarios de todas las comunidades; a su vez, ellos sirven de alimento a otros animales, los consumidores secundarios que también son

consumidos por otros; así, en un sistema viviente pueden reconocerse varios niveles de alimentación o niveles tróficos.

Los productores son los organismos autótrofos y en especial las plantas verdes, que ocupan el primer nivel trófico; los herbívoros o consumidores primarios ocupan el segundo nivel, y así sucesivamente.

La muerte tanto de plantas como de animales, así como los productos de desecho de la digestión, dan la vida a los descomponedores o desintegradores, los heterótrofos que se alimentan de materia orgánica muerta o en descomposición procedente de los productores y los consumidores, que son principalmente bacterias y hongos. De modo que la energía procedente originariamente del sol pasa a través de una red de alimentación. Las redes de alimentación normalmente están compuestas por muchas cadenas de alimentación entrelazadas, que representan vías únicas hasta la red. Cualquier red o cadena de alimentación es esencialmente un sistema de transferencia de energía. Las numerosas cadenas y sus interconexiones contribuyen a que las poblaciones de presas y depredadores se ajusten a los cambios ambientales y, de este modo, proporcionan una cierta estabilidad al sistema.

### ***Biomasa y energía***

La red alimentaria de cualquier comunidad también puede ser concebida como una pirámide en la que cada uno de los escalones es más pequeño que el anterior, del cual se alimenta. En la base están los productores, que se nutren de los minerales del suelo, en parte procedentes de la actividad de los organismos descomponedores, y a continuación se van sucediendo los diferentes niveles de consumidores primarios, secundarios, terciarios. Los consumidores primarios son pequeños y abundantes, mientras que los animales de presa de mayor tamaño, que se hallan en la cúspide, son relativamente tan escasos que ya no constituyen una presa útil para otros animales.

La biomasa es la cantidad total de materia viviente, en un momento dado, en un área determinada o en uno de sus niveles tróficos, y se expresa en gramos de carbono, o en calorías, por unidad de superficie. Las pirámides de biomasa son muy útiles para mostrar la biomasa en un nivel trófico. El aumento de biomasa en un período determinado recibe el nombre de producción de un sistema o de un área determinada.



La transferencia de energía de un nivel trófico a otro no es totalmente eficiente. Los productores gastan energía para respirar, y cada consumidor de la cadena gasta energía obteniendo el alimento, metabolizándolo y manteniendo sus actividades vitales. Esto explica por qué las cadenas alimentarias no tienen más de cuatro o cinco miembros: no hay suficiente energía por encima de los depredadores de la cúspide de la pirámide como para mantener otro nivel trófico.

### ***Ecosistemas***

Los ecólogos emplean el término ecosistema para indicar una unidad natural de partes vivientes o inertes, con interacciones mutuas para producir un sistema estable en el cual el intercambio de sustancias entre las plantas vivas e inertes es de tipo circular. Un ecosistema puede ser tan grande como el océano o un bosque, o uno de los ciclos de los elementos, o tan pequeño como un acuario que contiene peces tropicales, plantas verdes y caracoles. Para calificarla de un ecosistema, la unidad ha de ser un sistema estable, donde el recambio de materiales sigue un camino circular.

Un ejemplo clásico de un ecosistema bastante compacto para ser investigado en detalle cuantitativo es una laguna o un estanque. La parte no viviente del lago comprende el agua, el oxígeno disuelto, el dióxido de carbono, las sales inorgánicas como fosfatos y cloruros de sodio, potasio y calcio, y muchos compuestos orgánicos. Los organismos vivos pueden subdividirse en productores, consumidores y desintegradores según su papel contribuyendo a conservar en función al ecosistema como un todo estable de interacción mutua. En primer lugar, existen organismos productores; como las plantas verdes que pueden fabricar compuestos orgánicos a partir de sustancias inorgánicas sencillas por fotosíntesis. En un lago, hay dos tipos de productores: las plantas mayores que crecen sobre la orilla o flotan en aguas poco profundas, y las plantas flotantes microscópicas, en su mayor parte algas, que se distribuyen por todo el líquido, hasta la profundidad máxima alcanzada por la luz. Estas plantas pequeñas, que se designan colectivamente con el nombre de fitoplancton, no suelen ser visibles, salvo si las hay en gran cantidad, en cuyo caso comunican al agua tinte verdoso. Suelen ser bastante más importantes como productoras de alimentos para el lago que las plantas visibles.

Los organismos consumidores son heterótrofos, por ejemplo, insectos y sus larvas, crustáceos, peces y tal vez algunos bivalvos de agua dulce. Los consumidores primarios son los que ingieren plantas; los

secundarios, los carnívoros que se alimentan de los primarios, y así sucesivamente. Podría haber algunos consumidores terciarios que comieran a los consumidores secundarios carnívoros.

El ecosistema se completa con organismos descomponedores, bacterias y hongos, que desdoblan los compuestos orgánicos de células procedentes del productor muerto y organismos consumidores en moléculas orgánicas pequeñas, que utilizan como saprófitos, o en sustancias inorgánicas que pueden usarse como materia prima por las plantas verdes. Aún el ecosistema más grande y más completo puede demostrarse que está constituido por los mismos componentes: organismos productores, consumidores y desintegradores, y componentes inorgánicos. La estructuración de un ecosistema consta de la biocenosis o conjunto de organismos vivos de un ecosistema, y el biotopo o medio ambiente en que viven estos organismos.

### ***Hábitat y nicho ecológico***

Para escribir las relaciones ecológicas de los organismos resulta útil distinguir entre dónde vive un organismo y lo que hace como parte de su ecosistema. Dos conceptos fundamentales útiles para describir las relaciones ecológicas de los organismos son el hábitat y el nicho ecológico.

El hábitat de un organismo es el lugar donde vive, su área física, alguna parte específica de la superficie de la tierra, aire, suelo y agua. Puede ser vastísimo, como el océano, o las grandes zonas continentales, o muy pequeño, y limitado por ejemplo la parte inferior de un leño podrido, pero siempre es una región bien delimitada físicamente. En un hábitat particular pueden vivir varios animales o plantas.

En cambio, el nicho ecológico es el estado o el papel de un organismo en la comunidad o el ecosistema. Depende de las adaptaciones estructurales del organismo, de sus respuestas fisiológicas y su conducta. Puede ser útil considerar al hábitat como la dirección de un organismo (donde vive) y al nicho ecológico como su profesión (lo que hace biológicamente). El nicho ecológico no es un espacio demarcado físicamente, sino una abstracción que comprende todos los factores físicos, químicos, fisiológicos y bióticos que necesita un organismo para vivir.

Para describir el nicho ecológico de un organismo es preciso saber qué come y quién lo come a él, cuáles son sus límites de movimiento y sus

efectos sobre otros organismos y sobre partes no vivientes del ambiente. Una de las generalizaciones importantes de la ecología es que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho ecológico.

Una sola especie puede ocupar diferentes nichos en distintas regiones, en función de factores como el alimento disponible y el número de competidores. Algunos organismos, por ejemplo, los animales con distintas fases en su ciclo vital, ocupan sucesivamente nichos diferentes.

Un renacuajo es un consumidor primario, que se alimenta de plantas, pero la rana adulta es un consumidor secundario y digiere insectos y otros animales. En contraste, tortugas jóvenes de río son consumidores secundarios, comen caracoles, gusanos e insectos, mientras que las tortugas adultas son consumidores primarios y se alimentan de plantas verdes como apio acuático.

### ***Redes tróficas y alimentarias***

Se estima que el índice de aprovechamiento de los recursos en los ecosistemas terrestres es como máximo del 10 %, por lo cual el número de eslabones en una cadena alimentaria ha de ser, por necesidad, corto.

Sin embargo, un estudio de campo y el conocimiento más profundo de las distintas especies revelará que esa cadena trófica es únicamente una hipótesis de trabajo y que, a lo sumo, expresa un tipo predominante de relación entre varias especies de un mismo ecosistema.

La realidad es que cada uno de los eslabones mantiene a su vez relaciones con otras especies pertenecientes a cadenas distintas. Es como un cable de conducción eléctrica, que al observador alejado le parecerá una unidad, pero al aproximarse se observará que dicho cable consta a su vez de otros conductores más pequeños, que tampoco son una unidad maciza.

Cada uno de estos conductores estará formado por pequeños filamentos de cobre y quienes conducen la electricidad son en realidad las diminutas unidades que se conocen como electrones, componentes de los átomos que constituyen el elemento cobre. Pero hay que poner de relieve una diferencia fundamental, en el cable todas las sucesivas subunidades van en una misma dirección, pero en la cadena trófica cada eslabón comunica con otros que a menudo se sitúan en direcciones distintas. La hierba no sólo alimenta a la oveja, sino

también al conejo y al ratón, que serán presa de un águila y un búho, respectivamente. La oveja no tiene al lobo como único enemigo, aunque sea el principal.

El águila intentará apoderarse de sus recentales y, si hay un lince en el territorio, competirá con el lobo, que en caso de dificultad no dudará en alimentarse también de conejos. De este modo, la cadena original ha sacado a la luz la existencia de otras laterales y entre todas han formado una tupida maraña de relaciones interespecíficas.

Esto es lo que se conoce con el nombre de red trófica. La red da una visión más cercana a la realidad que la simple cadena. Ésta muestra que cada especie mantiene relaciones de distintos tipos con otros elementos del ecosistema: la planta no crece en un único terreno, aunque en determinados suelos prospere con especial vigor.

Tampoco, en general, el herbívoro se nutre de una única especie vegetal y él no suele ser tampoco el componente exclusivo de la dieta del carnívoro. La red trófica, contemplando un único pero importante aspecto de las relaciones entre los organismos, muestra lo importante que es cada eslabón para formar el conjunto global del ecosistema.

### ***Cadenas y pirámides alimenticias***

El número de organismos de cada especie es determinado por la velocidad de flujo de energía por la parte biológica del ecosistema que los incluye.

La transferencia de la energía alimenticia desde su origen en las plantas a través de una sucesión de organismos, cada uno de los cuales devora al que le precede y es devorado a su vez por el que le sigue, se llama cadena alimenticia. El número de eslabones de la cadena debe ser limitado a no más de cuatro o cinco, precisamente por la gran degradación de la energía en cada uno. El porcentaje de la energía de los alimentos consumida que se convierte en material celular nuevo es el porcentaje eficaz de transferencia de energía.

El flujo de energía en los ecosistemas, procedente de la luz solar por medio de la fotosíntesis en los productores autótrofos, y a través de los tejidos de herbívoros como consumidores primarios, y de los carnívoros como consumidores secundarios, determina el peso total y número (biomas) de los organismos en cada nivel del ecosistema. Este flujo de energía disminuye notablemente en cada paso sucesivo de nutrición por pérdida de calor en cada transformación de la energía, lo cual a su vez disminuye los biomas en cada escalón.

Algunos animales sólo comen una clase de alimento, y por consiguiente, son miembros de una sola cadena alimenticia. Otros animales comen muchas clases de alimentos y no sólo son miembros de diferentes cadenas alimenticias, sino que pueden ocupar diferentes posiciones en las distintas cadenas alimenticias.

Un animal puede ser un consumidor primario en una cadena, comiendo plantas verdes, pero un consumidor secundario o terciario en otras cadenas, comiendo animales herbívoros u otros carnívoros.

El hombre es el final de varias cadenas alimenticias; por ejemplo, come pescados grandes que comieron otros peces pequeños, que se alimentaron de invertebrados que a su vez se nutrieron de algas. La magnitud final de la población humana (o la población de cualquier animal) está limitada por la longitud de nuestra cadena alimenticia, el porcentaje de eficacia de transferencia de energía en cada eslabón de la cadena y la cantidad de energía luminosa que cae sobre la Tierra.

El hombre nada puede hacer para aumentar la cantidad de energía luminosa incidente, y muy poco para elevar el porcentaje de eficacia de transferencia de energía, por lo que sólo podrá aumentar el aporte de energía de los alimentos, acortando la cadena alimenticia, es decir, consumiendo productores primarios, vegetales y no animales. En los países superpoblados como China e India, los naturales son principalmente vegetarianos porque así la cadena alimenticia es más corta y un área determinada de terreno puede de esta forma servir de sostén al mayor número de individuos.

### ***Productividad de los ecosistemas***

La productividad es una característica de las poblaciones que sirve también como índice importante para definir el funcionamiento de cualquier ecosistema. Su estudio puede hacerse a nivel de las especies, cuando interesa su aprovechamiento económico, o de un medio en general.

Las plantas, como organismos autótrofos, tienen la capacidad de sintetizar su propia masa corporal a partir de los elementos y compuestos inorgánicos del medio, en presencia de agua como vehículo de las reacciones y con la intervención de la luz solar como aporte energético para éstas.

El resultado de esta actividad, es decir los tejidos vegetales, constituyen la producción primaria. Más tarde, los animales comen las plantas y aprovechan esos compuestos orgánicos para crear su propia

estructura corporal, que en algunas circunstancias servirá también de alimento a otros animales.

Eso es la producción secundaria. En ambos casos, la proporción entre la cantidad de nutrientes ingresados y la biomasa producida resultará en la llamada productividad, que mide la eficacia con la que un organismo puede aprovechar sus recursos tróficos. Pero el conjunto de organismos y el medio físico en el que viven forman el ecosistema, por lo que la productividad aplicada al conjunto de todos ellos servirá para obtener un parámetro con el cual, medir el funcionamiento de dicho ecosistema y conocer el modo en que la energía fluye por los distintos niveles de su organización.

La productividad es uno de los parámetros más utilizados para medir la eficacia de un ecosistema, calculándose ésta en general como el cociente entre una variable de salida y otra de entrada. La productividad se desarrolla en dos medios principales, las comunidades acuáticas y las terrestres.

### ***Relaciones intraespecíficas***

A nivel unicelular, tanto en organismos animales como vegetales, las relaciones entre los distintos individuos presentes en un medio determinado vienen condicionadas principalmente por factores de tipo físico y químico.

Al ser su hábitat generalmente el agua, donde suelen formar parte del plancton, la rápida multiplicación de estos organismos puede provocar a veces en ambientes reducidos una cantidad excesiva de residuos metabólicos o un agotamiento total del oxígeno disuelto que provoque su muerte. La relación entre cada organismo unicelular viene mediada por el medio común que comparten, al que vierten sus metabolitos y del que reciben los de otros organismos.

En el caso de los organismos de mayor entidad biológica, de formas pluricelulares, cualquier relación entre individuos de una misma especie lleva siempre un componente de cooperación y otro de competencia, con predominio de una u otra en casos extremos. Así en una colonia de pólipos la cooperación es total, mientras que animales de costumbres solitarias, como la mayoría de las musarañas, apenas permiten la presencia de congéneres en su territorio fuera de la época reproductora.

La colonia es un tipo de relación que implica estrecha colaboración funcional e incluso cesión de la propia individualidad. Los corales de

un arrecife se especializan en diversas funciones: hay individuos provistos de órganos urticantes que defienden la colonia, mientras que otros se encargan de obtener el alimento y otros de la reproducción. Este tipo de asociación es muy frecuente también en las plantas, sobre todo las inferiores. En los vegetales superiores, debido a la incapacidad de desplazamiento, surgen formaciones en las que el conjunto crea unas condiciones adecuadas para cada individuo, por lo que se da una cooperación ecológica, al tiempo que se produce competencia por el espacio, impidiendo los ejemplares de mayor tamaño crecer a los plantones de sus propias semillas.

En el reino animal se presentan sociedades, como las de hormigas o abejas, con una estricta división del trabajo. En todos estos casos, el agrupamiento sigue una tendencia instintiva automática. A medida que se asciende en la escala zoológica se observa que, además de ese componente mecánico de agrupamiento, surgen relaciones en las que el comportamiento o la etología de la especie desempeñan un papel creciente. Los bancos de peces son un primer ejemplo. En las grandes colonias de muchas aves (flamencos, gaviotas y pingüinos, entre otros), las relaciones entre individuos están ritualizadas para impedir una competencia perjudicial.

Algo similar sucede en los rebaños de mamíferos. Entre muchos carnívoros y, en grado máximo entre los primates, aparecen los grupos familiares que regulan las relaciones intraespecíficas y en este caso factores como el aprendizaje de las crías, el reconocimiento de los propios individuos y otros aspectos de los que estudia la etología pasan a ocupar un primer plano.

### ***Relaciones interespecíficas***

En este caso prima el interés por el alimento o el espacio, aunque en muchas ocasiones, para conseguir unos fines se recurra a compromisos que se manifiestan en asociaciones del tipo de una simbiosis.

Dentro de este amplio apartado se incluyen todas aquellas relaciones directas o indirectas entre individuos de especies diferentes y que se estudian en otros apartados. Entre ellas el parasitismo y la depredación, la necrofagia o el aprovechamiento de otros organismos para conseguir protección, lugar donde vivir, alimento, transporte, entre otros. La importancia de estas relaciones es que establecen muchas veces los flujos de energía dentro de las redes tróficas y por

tanto contribuyen a la estructuración del ecosistema. Las relaciones en las que intervienen organismos vegetales son más estáticas que aquellas propias de los animales, pero ambas son el resultado de la evolución del medio, sobre el cual, a su vez las especies actúan, incluso modificándolo, en virtud de las relaciones que mantienen entre ellas.

#### **1.4 Poblaciones y sus características**

Puede definirse la población como un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un área dada. Posee características, función más bien del grupo en su totalidad que de cada uno de los individuos, como densidad de población, frecuencia de nacimientos y defunciones, distribución por edades, ritmo de dispersión, potencial biótico y forma de crecimiento. Si bien los individuos nacen y mueren, los índices de natalidad y mortalidad no son característica del individuo sino de la población global. La ecología moderna trata especialmente de comunidades y poblaciones; el estudio de la organización de una comunidad es un campo particularmente activo en la contemporaneidad. Las relaciones entre población y comunidad son a menudo más importantes para determinar la existencia y supervivencia de organismos en la naturaleza que los efectos directos de los factores físicos en el medio ambiente.

Uno de sus atributos importantes es la densidad, o sea el número de individuos que habitan en una unidad de superficie o de volumen.

La densidad de población es con frecuencia difícil de medir en función del número de individuos, pero se calcula por medidas indirectas como por ejemplo, los insectos atrapados por una hora en una trampa.

La gráfica en la que se inscribe el número de organismos en función del tiempo es llamada curva de crecimiento de población.

Tales curvas son características de las poblaciones, no de especies aisladas, y sorprende su similitud entre las poblaciones de casi todos los organismos desde las bacterias hasta el hombre. La tasa de nacimientos o natalidad, de una población es simplemente el número de nuevos individuos producidos por unidad de tiempo.

La tasa de natalidad máxima es el mayor número de organismos que podrían ser producidos por unidad de tiempo en condiciones ideales, cuando no hay factores limitantes.



La mortalidad se refiere a los individuos que mueren por unidad de tiempo. Hay una mortalidad mínima teórica, la cual es el número de muertes que ocurrirían en condiciones ideales, consecutivas exclusivamente a las alteraciones fisiológicas que acompañan el envejecimiento.

Disponiendo en gráfica el número de supervivientes de una población contra el tiempo se obtiene la curva de supervivencia. De esas curvas puede deducirse el momento en que una especie particular es más vulnerable. Como la mortalidad es más variable y más afectada por los factores ambientales que por la natalidad, estos tienen una enorme influencia en la regularización del número de individuos de una población.

El término potencial biótico o potencial reproductor es utilizado para expresar la facultad privativa de una población para aumentar el número, cuando sea estable la proporción de edades y óptimas las condiciones ambientales. Cuando el ambiente no llega a ser óptimo, el ritmo de crecimiento de la población es menor, y la diferencia entre la capacidad potencial de una población para crecer y lo que en realidad crece es una medida de la resistencia del ambiente.

### **1.5 Comunidades bióticas**

Se llama comunidad biótica al conjunto de poblaciones que viven en un hábitat o zona definida que puede ser amplia o reducida. Las interacciones de los diversos tipos de organismos conservan la estructura y función de la comunidad y brindan la base para la regularización ecológica de la sucesión en la misma. El concepto de que animales y vegetales viven juntos, en disposición armónica y ordenada, no diseminados al azar sobre la superficie de la Tierra, es uno de los principios importantes de la ecología.

Aunque una comunidad puede englobar cientos de miles de especies vegetales y animales, muchas son relativamente poco importantes, de modo que únicamente algunas, por su tamaño y actividades, son decisivas en la vida del conjunto. En las comunidades terrestres las especies dominantes suelen ser vegetales por dar alimento y ofrecer refugio a muchas otras especies; de esto resulta que algunas comunidades se denominan por sus vegetales dominantes, como artemisa, roble, pinar, encinar y otras. Comunidades acuáticas que no contienen grandes plantas conspicuas se distinguen generalmente por

alguna característica física: comunidad de corrientes rápidas, comunidad de lodo plano y comunidad de playa arenosa.

En investigaciones ecológicas es innecesario considerar todas las especies presentes en una comunidad. Por lo general, un estudio de las principales plantas que controlan la comunidad, las poblaciones más numerosas de animales y las relaciones energéticas fundamentales (cadenas alimenticias) del sistema definirán las relaciones ecológicas existentes en la comunidad. Por ejemplo, al estudiar un lago se investigarían primero las clases, distribución y abundancia de plantas productoras importantes y los factores físicos y químicos del medio ambiente que podrían ser limitadores. Luego, se determinarían las tasas de reproducción, tasas de mortalidad, distribuciones por edad y otras características de población de los peces importantes para la pesca. Un estudio de las clases, distribución y abundancia de consumidores primarios y secundarios del lago, que constituyen el alimento de los peces de pesca, y la naturaleza de otros organismos que compiten con estos peces por el alimento, aclararía las cadenas alimenticias básicas del lago. Estudios cuantitativos de éstos revelarían las relaciones enérgicas básicas del sistema y mostrarían con qué eficacia está siendo convertida la energía luminosa incidente en el producto final deseado, la carne del pez de pesca. Basándose en éste conocimiento, podría administrarse inteligentemente el lago para aumentar la producción de peces.

## **1.6 Campos de acción de la ecología**

Debido a los diversos enfoques requeridos para el estudio de los organismos en el medio ambiente, la ecología se apoya en campos diversos como la climatología, la hidrología, la oceanografía, la física, la química, la geología y el análisis de suelos entre otros. Igualmente, involucra ciencias tan distintas como la morfología, la fisiología, la embriología, la genética, la taxonomía, la paleontología, la anatomía, la citología, la histología, las matemáticas, la botánica y la zoología.

Básicamente existen dos métodos de estudio: Autoecología, el estudio de especies individuales en sus múltiples relaciones con el medio ambiente; y Sinecología, el estudio de comunidades, es decir medios ambientes individuales y las relaciones entre las especies que viven allí.

## **Referencias Bibliográficas**

- Clarke, G. L. (1968) Elementos de Ecología, Edición Revolucionaria, Instituto del Libro, La Habana, Cuba, 615 p.
- Eco Portal y Ambiente y Sociedad, <http://www.ecoportal.net>.
- González, E. Sotolongo, R. (2003). Ecología Forestal. Editorial Félix Varela. 228 p.
- E-learning Ecología. (2015). Aprendiendo a cuidar nuestro planeta. <https://nidiaterry.wordpress.com/2015/03/11/definicion-de-ecologia-y-su-campo-de-estudio/>.
- Odum, E. P. (1988) Ecología, Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, Brasil, 434 p.
- Quer, P. Font. 1979. Diccionario de Botánica. España: Ed. Labor S.A. Barcelona.

## **CAPÍTULO II**

### **EL ECOSISTEMA FORESTAL**

*"Convertid un árbol en leña y podrá arder para vosotros; pero ya no  
producirá flores ni frutos"*

Rabindranath Tagore

**Alfredo Jiménez González, Claudia Jiménez Heredia, Dany  
Quimíz Castro**

#### **Objetivo del aprendizaje**

Argumentar conceptos y principios básicos relativos al ecosistema forestal y cadenas piramidales del sistema trófico

#### **Resumen**

En este apartado se recopilamos los conceptos generales y principios básicos relativos al ecosistema forestal. El ambiente como el conjunto de factores bióticos y abióticos, su influencia en los procesos vitales de cada individuo y de las comunidades de individuos. El medio como la materia que rodea inmediatamente al organismo y con la cual mantiene estos importantes intercambios. El sustrato como la base, materia o sustancia que sirve de sostén a un organismo, ya sea vegetal, animal o protista, en el cual transcurre su vida. El ecosistema desde el punto de vista funcional, la energía y la productividad en el ecosistema. Productividad forestal. Las cadenas de alimentos. Niveles tróficos. Estructura trófica y pirámides ecológicas.

**Palabras clave:** Materia, organismo, trófico, ecosistema, protista.

### **THE FOREST ECOSYSTEM**

#### **Summary**

In this section, we collected the general concepts and basic principles related to the forestry ecosystem. The environment as the set of biotic and abiotic factors, its influence on the vital processes of each individual and of the communities of individuals. The environment as the matter that immediately surrounds the organism and with which it maintains its important exchanges. The substrate as the base, material or substance that serves as support to an organism, whether vegetable, animal or protist, in which its life elapses. The ecosystem from the functional point of view, energy and productivity

in the ecosystem. Forest productivity. The food chains. Trophic levels. Trophic structure and ecological pyramids.

**Key words:** Matter, organism, trophic, ecosystem, protist.

## **2.1 El ecosistema forestal. Conceptos generales**

En el Convenio Marco sobre la Diversidad Biológica se acuñó el concepto de ecosistema como: un complejo dinámico de comunidades vegetales, animales y de microorganismos y su medio no viviente que interactúan como una unidad funcional.

Los organismos vivos y su medio están inseparablemente ligados y actúan recíprocamente entre sí. Cualquier unidad que incluya la totalidad de los organismos (esto es la “comunidad”) de un área determinada que actúan en reciprocidad con el medio físico de modo que una corriente de energía conduzca a una estructura trófica, una diversidad biótica y a ciclos de materiales (esto es, intercambio de materiales entre las partes vivas y las inertes) claramente definidos dentro del sistema es un sistema ecológico o ecosistema.

### ***Ambiente***

Conjunto de factores bióticos y abióticos que mediante un dinamismo complejo influye directa o indirectamente en los procesos vitales de cada individuo y de las comunidades de individuos.

Al hacer referencia al ambiente natural se piensa, en primer lugar, en los elementos más importantes del paisaje, tales como el agua, el suelo, el desierto o la montaña. Estos ambientes pueden describirse con mayor exactitud atendiendo a los diferentes factores físicos - diferencias de humedad, temperatura, composición de los materiales, y biológicos. Pero también forman parte del ambiente otros organismos, de la misma manera que el suelo y las rocas, por lo que ningún animal puede vivir como un ermitaño, aislado de los demás sino que, por el contrario, necesita disponer de varios otros organismos para utilizarlos como alimentos. Los animales dependen directa o indirectamente de los vegetales verdes y muchos vegetales de determinados animales, como por ejemplo los que necesitan de los insectos para la polinización. Algunos vegetales verdes pueden vivir independientemente durante cierto tiempo a expensas de la energía solar y los minerales que toman del suelo, pero tan pronto como empiezan a desarrollarse los jóvenes plantales aparecen en dicho momento las relaciones de competencia.

## ***Medio***

Materia que rodea inmediatamente al organismo y con la cual mantiene estos importantes intercambios.

El factor físico del ambiente que debe considerarse en primer lugar es el medio, entendiéndose por tal la materia que rodea inmediatamente al organismo y con la cual mantiene estos importantes intercambios. El medio es, o bien un líquido, o un gas, generalmente, se trata del aire o del agua.

A pesar de que los animales y plantas que viven en el suelo o en el fango pueden parecer que constituyen una excepción, la atenta observación de los mismos revela que la materia que se halla en inmediato contacto con ellos es siempre una película de aire o de agua.

La observación a aumento conveniente de los pequeños animales que viven en la arena húmeda de las plantas permite comprobar que verifica su intercambio esencial con el agua que se infiltra entre los granos de arena, y por consiguiente, el medio de estos animales está constituido por el agua de mar y por la arena, como a primera vista podría aparecer.

De lo dicho se deriva que es incorrecto decir medioambiente para hablar de uno de los dos términos ya sea medio o ambiente, ya que el medio puede decirse que es una parte del ambiente, lo que significaría en parte una redundancia. El ambiente “impropiamente”, se llama también “medio”, es decir, que esto sería una sinonimia incompleta por así decirlo. Sin embargo en las últimas décadas se ha impuesto con fuerza el término medio ambiente, no solo por el uso de la población, sino también por la de numerosos especialistas que ha hecho incluirlo en el vocabulario cotidiano. Recientemente este concepto se ha ido transformando por el nivel de socialización que ha tenido la Ecología en el mundo, a partir de la elevación de la conciencia mundial ante los serios problemas medio ambientales que enfrenta la tierra, de esta manera se ha definido así, “El medio ambiente es un sistema complejo y dinámico de interrelaciones ecológicas, socioeconómicas y culturales, que evoluciona a través del proceso histórico de la sociedad, abarca la naturaleza, la sociedad, el patrimonio histórico-cultural, lo creado por la humanidad, la propia humanidad, y como elemento de gran importancia las relaciones sociales y la cultura”, ellos más tarde dicen que la interpretación de su

contenido explica que su estudio, tratamiento y manejo, debe caracterizarse por la integralidad y el vínculo con los procesos de desarrollo.

### ***Substrato***

#### ***¿Qué es un hábitat? ¿Qué es un sustrato?***

Si buscan una definición de hábitat, pueden observar que no existe ninguna universalmente aceptada, habiéndose realizado varias propuestas. No obstante, si se lee la historia de las ideas ecológicas, encontrará que cada vez se habla más de hábitat para referirse a los ambientes que generan otras estructuras vivas, o derivadas de la vida (corales, troncos de árboles, entre otros), y menos de las abióticas (litología, relieve, suelos, y otras). En consecuencia los estudios ecológicos se han desviado cada vez más del camino apropiado. Según este autor, no se puede ni debe abordar estudios ecológicos con escasos conocimientos del mundo físico. Y esto es lo que ocurre hoy en día, por desgracia.

En otras palabras, no existen clasificaciones universales que permitan clasificar y unificar los tipos de hábitats y sustratos (por no hablar de la ambigüedad que rodea al concepto de nicho ecológico). Por tanto, cada estudio que se publica divide o segmenta el medio mediante clasificaciones “ad hoc”. Tal modo de proceder detecta relaciones positivas entre la heterogeneidad de la vida y la del medio físico en la que habita. Sin embargo, la falta de un lenguaje común explícito (aquí estándares lo equiparo a taxonomías universales) impide que puedan correlacionarse los estudios realizados con facilidad. Más aun, frecuentemente es imposible. Por tanto, ya se puede observar el primer punto débil que imposibilita relacionar debidamente las diversidades mentadas.

Del mismo modo, no existe una clara distinción entre hábitat y sustrato que pueda también considerarse como un estándar para la comunidad de expertos.

Lo mismo ocurre con los nichos ecológicos. Obviamente, un sustrato es un tipo de hábitat para los organismos que dependen de él. Tal hecho puede comprobarse tanto en el mundo real como en el laboratorio. Cuando más sustratos son añadidos para estimar la diversidad microbiana en un laboratorio, tantos más biotaxa se detectan.

En estudios recientes, sustrato suele identificarse con la variedad de alimentos, principalmente. Pues bien, tal ausencia de estándares imposibilita discernir nítida y rigurosamente entre los conceptos mencionados: hábitat y sustrato. Como corolario se vuelve a detectar un gran caos en la literatura.

Si bien los sustratos son hábitats, el segundo concepto es más amplio que el primero y lo contiene entre otros factores. Así Magurran, en su monografía: “Diversidad Ecológica y su Medición”, nos habla repetidamente sobre la influencia de la diversidad de sustratos sobre la biodiversidad, como en este pasaje de la página 96 (edición en castellano):

“Las mediciones de diversidad de hábitats no están, por descontado, restringidas a los ambientes terrestres. Se ha demostrado que el número de tipos distintos de sustrato es un buen predictor de la diversidad de especies para crustáceos decápodos marinos, moluscos de agua dulce e invertebrados bentónicos. Todos estos organismos pasan su vida adulta por lo que las relaciones entre diversidad de sustrato y diversidad de especies es altamente sorprendente”.

Cada sustrato posee unas propiedades de fijación, físico-químicas, etc., diferentes, que afectan tanto a la especie en cuestión como a otras que interaccionan con ella (alimento, competidores, comensales).

***Se puede resumir el significado de sustrato como:***

1. La base, materia o sustancia que sirve de sostén a un organismo, ya sea vegetal, animal o protista, en el cual transcurre su vida;
2. El sustrato satisface determinadas necesidades básicas de los organismos como la fijación, la nutrición, la protección, la reserva de agua.
3. El sustrato dominante en el ambiente es el suelo, en el cual se sustentan los vegetales para extender sus hojas en el aire; asimismo le suministran minerales y agua, vitales para las plantas; estos suministros inorgánicos consisten en: carbono, nitrógeno, oxígeno e hidrógeno.
4. Respecto a los ecosistemas acuáticos, conviene destacar que existen múltiples organismos que utilizan como sustrato una gran variedad de materiales entre los que figuran las rocas y sus derivados, de ahí que un sustrato acuático está formado de grava, arenas, rocas lisas, piedras sueltas o barro.



5. Cabe señalar que las diferentes texturas en el contenido de materiales nutritivos y el grado de estabilidad de los materiales referidos repercuten en el desarrollo y distribución de los organismos acuáticos.

El término sustrato se aplica en horticultura a todo material sólido distinto del suelo in situ, natural, de síntesis o residual, mineral u orgánico, que colocado en un contenedor, en forma pura o mezcla, permite el anclaje del sistema radicular, desempeñando, por lo tanto, un papel de soporte para la planta, el sustrato puede intervenir (material químicamente activo) o no (material inerte) en el complejo proceso de la nutrición mineral de la planta.

Acerca de la relación entre la vida y la diversidad de sustratos, la ecología “debería estudiar” las relaciones entre las comunidades biológicas y su medio ambiente.

Para este autor, desde antaño, suele realizarse un excesivo énfasis en el mundo vivo, marginando el físico a un segundo y, a menudo, minúsculo plano, lo cual denominó como el “sesgo biológico de la ecología”. Suele decirse que “sólo se ve lo que se sabe”.

Parafraseando este dicho del siguiente modo “sólo se descubre que se pretende descubrir”. Al soslayar el medio físico, los ecólogos difícilmente pueden detectar los patrones especiales y temporales que vinculan la biodiversidad con la naturaleza abiótica del entorno en el que viven. Y lo que es peor aún, su tradición tiende a procurar que lo sigan haciendo, aunque ya desde hace años algunos “adelantados” anticiparon que parecían existir pautas muy parecidas entre la diversidad de las estructuras bióticas y abióticas.

Prácticamente nadie les escuchó. En cambio, efectivamente, los patrones parecen ser sorprendentemente similares. Y tal hecho pone a prueba algunas de las teorías vigentes de la ecología, como lo es la de la “biogeografía insular”, sobre la cual pivota la biología de la conservación, es decir, la protección de la biodiversidad.

## **2.2 Estructura del ecosistema**

Desde el punto de vista trófico (de trophe = nutrición), el ecosistema tiene dos estratos (que por lo regular suelen estar parcialmente separados en el espacio y el tiempo), a saber:

Un estrato autotrófico (autotrófico = que se nutre a sí mismo), en el que predomina la fijación de energía de la luz, el empleo de sustancias

inorgánicas simples, y la construcción de sustancias complejas denominadas como “faja verde”, de plantas o partes de plantas que contienen clorofila.

Un estrato heterotrófico (heterotrófico = que es alimentado por otros), inferior o “faja roja” según Odum (1988), de suelos y sedimentos, materiales en descomposición, raíces, etc., en el cual predominan el empleo, la readaptación y la descomposición de materiales complejos.

### **2.3 El ecosistema desde el punto de vista biológico**

Desde el punto de vista biológico, se considera conveniente reconocer los siguientes componentes como constitutivos del ecosistema:

1. Sustancias inorgánicas (C, N, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, y otros) que intervienen en los ciclos de materiales
2. Compuestos orgánicos (proteínas, hidratos de carbono, lípidos, sustancias húmicas, otros) que enlazan lo biótico y lo antibiótico
3. Régimen climático (temperatura y otros factores físicos)
4. Productores, organismos autotróficos, en gran parte plantas verdes, capaces de elaborar alimentos a partir de sustancias inorgánicas
5. Consumidores (o macroconsumidores o fagótrofos de phago, comer), esto es, organismos heterotróficos, sobre todo animales, que ingieren otros organismos o materia orgánica formada por partículas
6. Desintegradores (microconsumidores, o saprótrofos de sapro, descomponer; u osmótrofos de osmo, pasar por una membrana), organismos heterotróficos, sobre todo bacterias y hongos, que desintegran los compuestos complejos de protoplasmas muertos, absorben algunos de los productos de descomposición y liberan sustancias simples susceptibles de ser utilizadas por los productores juntamente con sustancias orgánicas, que proporcionarán acaso fuentes de energía o podrán ser inhibidoras o estimuladoras para otros componentes bióticos del ecosistema.

Los primeros tres comprenden los componentes abióticos y los últimos constituyen la biomasa (es decir, el peso vivo).

### ***Hábitat y nicho ecológico***

El hábitat de una especie es el lugar donde éste vive, se mueve, se relaciona, se alimenta y se reproduce. Así, el hábitat de un determinado organismo puede ser la selva amazónica o el bosque oriental de América del Norte, pero también la parte interior de un tronco podrido. Por tanto, es un espacio palpable que, naturalmente,

puede estar habitado por muchos tipos diferentes de organismos. Por otra parte, la especialidad que tiene una determinada especie en su hábitat y el modo en que utiliza los factores ambientales físicos y biológicos que la rodean para desarrollar todas sus actividades vitales determina su nicho ecológico. Por último, los ecosistemas no constituyen un hábitat completamente uniforme, sino que más bien contienen una variedad de microhábitats, cada uno de los cuales presenta un conjunto particular de organismos.

En un bosque, por ejemplo, hay una serie de microhábitats dispuestos de forma estratificada, desde las cimas de los árboles altos hasta el mantillo y la capa superficial del suelo, pasando por los árboles bajos, los arbustos, las matas, las hierbas y los musgos.

### ***Alimento, cobijo y nido***

Son muchas y muy diversas las condiciones que hacen posible la vida de una especie en un determinado hábitat, ya que cualquier organismo realiza un gran número de actividades vitales y cada una de ellas presenta exigencias específicas. Aparte de los factores ambientales que pueden determinar sus posibilidades de existencia de acuerdo con los límites de tolerancia que la especie presenta respecto a aquéllos, la principal exigencia de todo ser vivo es el alimento. Pero muchos animales necesitan refugios para resguardarse de factores ambientales hostiles (lluvia, frío, calor), almacenar alimentos, dormir, criar a sus pequeños o protegerse a sus enemigos naturales. Así pues, las posibilidades de hallar cobijo influyen tanto como la disponibilidad de alimento en que una especie se establezca en un hábitat.

Un conejo no puede comer en campo abierto si no tiene cerca alguna mancha de matas a la cual dirigirse como un rayo si es sorprendido por un zorro o un águila, ni puede dejar sus crías a cielo abierto, como tampoco exponerse a quedar empapado de agua en caso de tormenta. Diversos mamíferos, aves, lagartos e insectos viven ocultos en las hierbas de la pradera, los arbustos, los árboles o las rocas. Algunos peces e invertebrados marinos viven entre algas, rocas o corales de aguas costeras y algunos peces de agua dulce construyen su morada entre plantas acuáticas. Los topos, algunas serpientes, varios insectos, las lombrices de tierra y otros invertebrados viven más o menos constantemente debajo del suelo. En todos estos casos los animales encuentran su alimento en su ambiente, escapan a sus enemigos y evitan las inclemencias del tiempo.

### ***Residencia y nidificación***

La mayor parte de los animales también tienen necesidades especiales en cuanto a los lugares de cría, donde depositan los huevos o las crías. Para algunos bastas el cobijo, pero otros edifican nidos especiales, como ocurre en muchas aves, algunos peces y varios Insectos. Los animales pequeños se reproducen allí donde las condiciones son favorables, pero en el caso de muchas aves y de algunos mamíferos, cada pareja se establece en un territorio que suministra el alimento necesario para los padres y las crías, territorio que es defendido frente a otros individuos de la misma especie. En definitiva, la disponibilidad de cobijo adecuado, de refugio y de lugares para la cría tiene tanta importancia como el alimento y define tanto como éste el nicho ecológico que ocupa una determinada especie.

### ***Nicho y adaptación***

En una comunidad, cada población (cada especie) está especializada para obtener todo cuanto necesita para su supervivencia, es decir que cada organismo utiliza el ambiente de una manera específica distinta a como lo hacen las demás especies que integran la comunidad. Esta manera de utilizar las condiciones ambientales es lo que se conoce como nicho ecológico. La especialización reduce o elimina la competencia y permite la coexistencia como miembros de la misma comunidad de varias especies, teniendo todas ellas sus necesidades satisfechas.

En un sentido amplio, el nicho de una especie Incluye todo el abanico de sus adaptaciones estructurales, fisiológicas y conductuales; por consiguiente, los nichos no son fijos, sino que varían con el tiempo, a medida que el organismo va adaptándose mediante la selección natural al medio cambiante. Dado que una descripción completa del nicho incluiría una cantidad casi infinita de características físicas y biológicas, en la práctica el nicho se define en términos de fuentes de alimento, localización, tiempo de alimentación y de otras actividades, lugar de nidificación, interacciones con otras especies, mecanismos de control de la población y pocas cosas más. Sin embargo, es relativamente fácil descubrirás diferencias que hay entre diferentes nichos, por lo que el concepto de nicho ecológico adquiere su máxima utilidad cuando describe las diferencias adaptativas que existen entre las diversas especies.

### ***Nicho y especialización***

Para muchas especies, el nicho está muy restringido, sea en lo referente al alimento, los factores climáticos, la naturaleza química del substrato, la capacidad de convivencia con otras especies u otras condiciones ambientales. El moloch, por ejemplo, es una especie de lagarto con el cuerpo cubierto de espinas parecidas a las de los rosales, que vive en lugares arenosos del oeste y el sur de Australia y se alimenta casi exclusivamente de una sola especie de hormiga.

Pero el moloch no es ni mucho menos un caso único de animal cuyo nicho está concentrado en una sola clase de alimento o en otro tipo de factores. Se trata de especialistas en el aprovechamiento de un recurso determinado, lo que les hace muy eficaces en la explotación de ese recurso, pero también muy vulnerables ante cualquier cambio que afecte al único recurso que saben explotar. Este tipo de especies están disminuyendo en muchos lugares del planeta al no poder adaptarse a los cambios introducidos por el hombre en el ambiente.

Afortunadamente, la mayoría de las especies están menos especializadas y, en consecuencia, tienen nichos menos restringidos. En el extremo opuesto al moloch hay otros organismos con nichos amplios, que tal vez no son tan virtuosos en el aprovechamiento de los recursos, pero tienen la ventaja de ser menos vulnerables al adaptarse más fácilmente a nuevas situaciones, sea por cambios en el ambiente físico, sea por entrar en competencia con nuevas especies. Son de este tipo las especies que se hallan presentes en diferentes hábitats, adaptadas a condiciones relativamente distintas. Los ecólogos las califican de especies generalistas, para distinguirlas de las especies especialistas que tienen un nicho muy limitado.

### ***Nicho y competencia***

Siempre que un número de especies similares coexisten en un mismo hábitat, pueden hacerlo porque ocupan diferentes nichos o porque ninguna de sus necesidades vitales tropieza con limitaciones, aunque este segundo caso sólo se da en nuevas colonizaciones de hábitats con abundantes recursos, como situación pasajera. De modo que, en general, en la naturaleza reina lo que los ecólogos llaman el principio de exclusión competitiva, según el cual dos especies con el mismo nicho ecológico no pueden coexistir en el mismo lugar y al mismo tiempo. La explicación radica en que dos o más especies que viven en el mismo hábitat y que lo utilizan de la misma manera están en

competencia, por lo que finalmente una de ellas, la que posea un conjunto de adaptaciones superior al de las otras para la satisfacción de las demandas de su estilo de vida común, acabara por adquirir hegemonía mientras las otras tienden a desaparecer. De hecho, esta competencia entre diferentes poblaciones de una comunidad por ocupar el mismo nicho ecológico es análoga a la competencia que existe entre los diferentes individuos de una misma población cuando ésta crece más rápidamente de lo que permiten los recursos alimenticios o el espacio requeridos. En el primer caso se trata de competencia interespecífica (entre especies); en el segundo, de competencia interespecífica (entre individuos de la misma especie).

### ***Exclusión competitiva y dinámica de las comunidades***

El principio de exclusión competitiva es un punto de partida interesante para investigar la dinámica de las comunidades, pero tiene muchas excepciones. Una de ellas puede estar constituida por aquellos organismos con etapas muy diferentes en su ciclo vital y que ocupan diferentes nichos en sucesión. Es el caso de muchos anfibios como las ranas, que en su fase de renacuajos se alimentan de vegetales y en su fase adulta se nutren de insectos y otros animales, o sea que Incluso están en diferentes niveles tróficos de la cadena alimentaria. En las tortugas fluviales, ocurre todo lo contrario: los jóvenes son consumidores secundarios (de caracoles, gusanos e Insectos) y los adultos son consumidores primarios (de plantas terrestres y acuáticas).

Esa estrategia de ocupar diferentes nichos en sucesión por parte de una misma especie impide o reduce mucho la competencia intraespecífica, pues permite a los jóvenes y adultos especializarse en la explotación de dos tipos de recursos alimenticios completamente diferentes, lo cual beneficia a la especie en conjunto. Con esta forma de utilizar el ecosistema se puede conseguir minimizar la competencia con otra especie que ocupe uno de los nichos utilizados en una de las fases del ciclo vital, superponiéndose parcialmente ambos nichos.

### ***Equivalentes ecológicos***

La tendencia natural de la evolución conduce a la formación de ecosistemas semejantes allí donde existan condiciones ambientales similares, pero a veces ocurre que dos especies ocupan un nicho ecológico idéntico o muy parecido. En regiones diferentes, generalmente distantes o separadas por algún tipo de barrera geográfica.

Los ecólogos denominan a estas especies equivalentes ecológicos, puesto que cumplen la misma función ecológica en sus ecosistemas.

Las sabanas constituyen un ejemplo de lo que representan los equivalentes ecológicos, ya que en todos los continentes se ha desarrollado este tipo de bioma allí donde el clima permite la formación de grandes pastizales. No obstante, los nichos funcionales equivalentes han sido ocupados por los grupos biológicos presentes en la región, de modo que las especies de hierbas que forman esos pastizales son diferentes en las distintas partes del mundo, y lo mismo ocurre con los animales. Así, los canguros de Australia son los equivalentes ecológicos de los antílopes y cebras de la sabana africana. Claro que el hombre ha reemplazado muchos herbívoros autóctonos por ganados domésticos; los grandes herbívoros de la sabana africana, por ejemplo, tenían en América del Norte su equivalente ecológico en el bisonte y el antílope americano, pero ambos fueron reemplazados por ganado vacuno.

### ***Los efectos de la selección natural***

Darwin fue uno de los primeros en suponer que, en la lucha por la existencia, los individuos con variaciones favorables que les permiten afrontar las condiciones de vida con más éxito son los que sobreviven y propagan su especie. Bajo la acción de esta selección natural, los individuos que carecen de dichas variaciones perecerán o no podrán reproducirse, de manera que sus características se eliminarán de la población. De esta manera, la continuación de este proceso en las generaciones sucesivas conduce a una progresiva adaptación de los seres vivos a su ambiente. Al producirse un cambio en las condiciones ambientales, también variarán las características que sobreviven en la selección natural. Los organismos son, por tanto, aptos para existir en los ambientes en los que viven; están adaptados a las condiciones de vida. Pero las adaptaciones nunca son soluciones ideales y definitivas, sino que más bien a menudo se vuelven en contra de la especie cuando se trata de ajustarse a nuevos cambios ambientales; o sea que, aun cuando los cambios adaptativos a corto plazo normalmente benefician a la especie, las tendencias a largo plazo, tales como el aumento de la especialización, pueden llevar a las especies a su decadencia e incluso a su extinción. De hecho, en términos de la historia de la vida desde sus orígenes sobre la Tierra hasta los tiempos geológicos modernos, la extinción ha sido el destino de la mayoría de las especies.

### ***Evolución convergente y divergente***

El grado de adaptación es diferente en los distintos grupos de seres vivos y va desde las especies muy especializadas, es decir con un nicho muy limitado, a las especies generalistas con un nicho muy amplio. El hombre y la rata parda son dos magníficos ejemplos de especies generalistas, que pueden hacer muchas cosas de manera diferente y vivir en ambientes muy diversos. En cambio, el topo es un insectívoro muy especializado, con dientes delgados para atrapar gusanos, ojos tapados y patas anteriores cortas con grandes palmas y grandes uñas que le permiten excavar y avanzar por el subsuelo.

Las patas excavadoras del alacrán cebollero se parecen mucho a las del topo, porque están adaptadas para realizar la misma función que las patas anteriores del topo; sin embargo, el topo, que es un mamífero, y el alacrán cebollero, que entra en la categoría de los insectos, no han evolucionado a partir de una misma especie ancestral común. Curiosamente, el tipo de vida subterránea del topo se parece más al tipo de vida de aquel insecto que al tipo de vida que llevan otros mamíferos que descienden del mismo antepasado del topo; y todavía más marcada es la similitud entre el gato europeo o el ocelote americano y el llamado gato del Cabo de York australiano, siendo éste un marsupial y aquéllos mamíferos placentarios. Eso demuestra que las adaptaciones evolutivas a nichos ecológicos muy parecidos conducen a resultados muy semejantes incluso en organismos no emparentados o con un parentesco muy lejano. El desarrollo de adaptaciones similares en los linajes no emparentados se conoce como evolución convergente.

### ***Evolución divergente e irradiación adaptativa***

Si un hábitat, o concretamente un nicho, puede ser explotado por un organismo, le confiere a éste una ventaja a cambio de las modificaciones adaptativas necesarias para explotarlo. Debido a la constante competencia por el alimento y el espacio, cada población de organismos tiende a crecer y ocupar tantos hábitats y nichos ecológicos diferentes como le sea posible, lo que da por resultado una variedad de especializaciones que acaban dando origen a nuevas especies. Las nuevas oportunidades ambientales pueden ser el resultado de la colonización, un cambio ambiental o rupturas genéticas que permiten la entrada en hábitats nuevos o poco explotados. Este proceso de evolución divergente a partir de una sola especie ancestral y hasta una variedad de formas que ocupan hábitats y nichos



ecológicos diferentes recibe el nombre de irradiación adaptativa. Un ejemplo de este tipo de evolución divergente es la radiación de los marsupiales en Australia que dio lugar a distintas formas aptas para correr, saltar, trepar, excavar o deslizarse; formas que tienen sus equivalentes ecológicos en otros continentes dominados por los mamíferos placentarios. Estos últimos también irradiaron a partir de un ancestro común, una especie de musaraña de patas cortas con cinco dedos. A partir de este pequeño insectívoro evolucionaron las numerosas variedades de mamíferos existentes en la actualidad, adaptados a la carrera en tierra como los felinos y los grandes herbívoros, a la vida arborícola como las ardillas y los monos, a volar como los murciélagos, a una vida anfibia como los castores y las focas, acuática como las ballenas y los delfines o subterránea como los topos y musarañas.

En cada uno de esos animales, el número y forma de los dientes, la longitud y el número de huesos de las patas, el número y los puntos de inserción de los músculos, el espesor y la coloración del pelaje, la longitud y la forma de la cola y muchos otros caracteres están adaptados específicamente para el estilo de vida y el ambiente en que se encuentran.

## **2.4 El ecosistema desde el punto de vista funcional**

Desde el punto de vista funcional, un ecosistema puede analizarse apropiadamente en términos de lo siguiente:

1. De los circuitos de energía;
2. De las cadenas de alimentos;
3. De los tipos de diversidad en tiempo y espacio;
4. De los ciclos de nutrientes (biogeoquímicos);
5. Del desarrollo y la evolución; y
6. Del control (cibernética).

A continuación se explicarán algunos de estos términos.

### ***De los circuitos de energía***

Una de las características universales de todo ecosistema, sea terrestre, de agua dulce, marino o creado por el hombre (por ejemplo agrícola) es la interacción de los componentes autotróficos y heterotróficos. Los organismos responsables de los procesos quedan parcialmente separados en el espacio; la mayor parte de metabolismo autotrófico ocurre en el estrato superior de la “caja verde”, donde hay energía

luminosa disponible mientras que el metabolismo heterotrófico más intenso ocurre en la “faja roja” inferior, donde la materia orgánica se acumula en suelos y sedimentos.

En este mismo orden y dirección, las funciones básicas quedan parcialmente separadas en el tiempo, porque puede haber una demora significativa en la utilización heterotrófica de los productos de los organismos autotróficos. Por ejemplo la fotosíntesis predomina en la copa de los ecosistemas forestales.

Solamente un aparte, muchas veces solo una parte pequeña, del producto de la fotosíntesis es usada inmediata o directamente por el vegetal y por herbívoros y parásitos, que se alimentan de las hojas y de otros tejidos vegetales en crecimiento activo. Gran parte del material sintetizado (hojas, madera y alimentos almacenados en semillas y raíces) no es consumido inmediatamente y, al final, alcanza el humus y el suelo, los cuales constituyen, en conjunto, un sistema heterotrófico bien definido. Pueden pasar semanas, meses o muchos años (o muchos milenios, en el caso de combustibles fósiles que ahora están siendo consumidos rápidamente por las sociedades humanas) antes que sea utilizada totalmente la materia orgánica acumulada.

La expresión “detritos orgánicos” es un préstamo de la geología (en general son productos de la desintegración, del latín *deterere*, “gastar”), donde es usada tradicionalmente, para designar los productos de la desintegración de las rocas. Se usa la palabra “detritos”, salvo que indique contrariamente, como toda materia orgánica envuelta en la descomposición de organismos muertos. Detritos, parece ser el término más adecuado entre los muchos vocablos que fueron sugeridos, para designar este eslabón importante entre el mundo vivo y el inorgánico. Para algunos autores la materia orgánica disuelta que es expedita de tejidos, tanto vivos como muertos, o que es extraída de ellos por saprótrofos, es incluida en la categoría de “detritos”, ya que tiene una función semejante.

Los tres componentes vivos (productores, fagótrofos y saprótrofos) pueden ser considerados en los tres reinos funcionales de la naturaleza, pues se basan en el tipo de nutrición y en la fuente usados. Estas categorías ecológicas no deben ser confundidas con los reinos taxonómicos, (Mónera, Protista, Fungi, Plantae y Animalia). Esta clasificación ecológica se refiere a la función más propiamente que a la especie. Algunas especies ocupan posiciones intermedias en la serie y otras pueden modificar o su modo de nutrición de acuerdo con las

circunstancias ambientales. La separación de los heterótrofos en consumidores grandes y pequeños es arbitraria y por ello justifica en la práctica, por causa de la gran diferencia en los métodos de estudio que requieren.

A decir de los microorganismos heterotróficos (bacterias, hongos, entre otros) son relativamente inmóviles (normalmente están enclavados en el medio que está siendo descompuesto) son muy pequeños y presentan altas tasa de metabolismo y de renovación.

La especialización se evidencia más bioquímica que morfológicamente; en consecuencia, no es posible, normalmente determinar su papel en el ecosistema por métodos directos, como la observación o el conteo de los individuos. Los organismos designados como micro consumidores obtienen su energía por ingestión de la materia orgánica hecha partículas, dígame los “animales”. Ellos tienden a estar adaptados morfológicamente para la procura o colecta activa de alimentos con el desarrollo de un complejo sistema sensor neuromotor.

Además de los sistemas digestivo, respiratorio y circulatorio en las formas superiores. Los micro consumidores, saprótrofos, reciben a menudo la denominación de “descompositores”, pero trabajos recientes demostraron que en algunos ecosistemas, los animales son más importantes en la descomposición de la materia orgánica que las bacterias y los hongos. Por tanto es preferible no utilizar el término “descompositor” para ningún grupo de organismo en particular y considerar la “descomposición” un proceso que envuelve toda la biota, además de procesos abióticos.

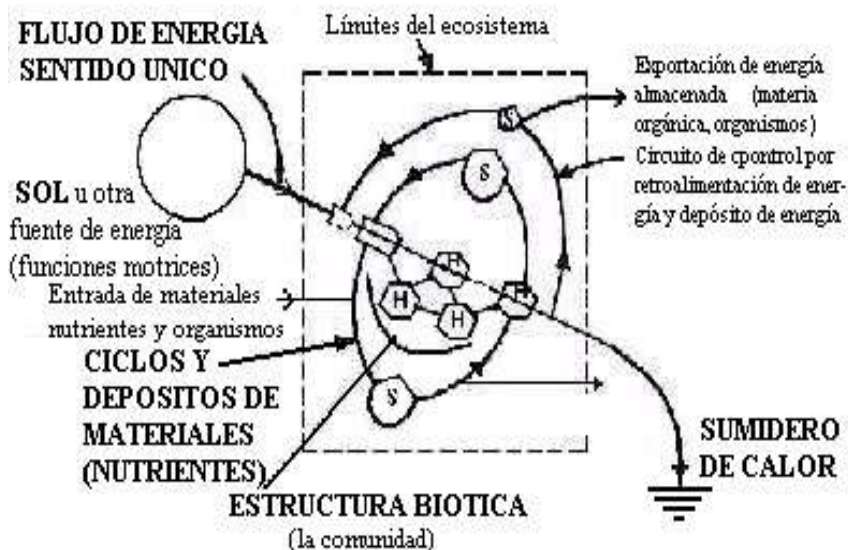
Una de las características universales de todos los ecosistemas, es la acción recíproca de los elementos autotróficos y heterotróficos entre sí. Con mucha frecuencia estas funciones están parcialmente separadas, por cuanto están estratificadas una sobre otra, teniendo lugar el mayor metabolismo autotrófico en las capas superiores donde se dispone de energía lumínica, y ocurriendo el metabolismo heterotrófico más intenso en la parte inferior, en la cual la materia orgánica se acumula en suelos y sedimentos. Por otra parte, las funciones básicas están también parcialmente separadas en el tiempo, por cuanto puede darse un plazo considerable en el empleo heterotrófico de los productos de los organismos autotróficos. Esta separación en espacio y tiempo conduce a una clasificación conveniente de los circuitos de energía:

1. Circuito de pastoreo, se refiere al consumo directo de plantas vivas o parte de la planta.
2. Circuito de detritus orgánico, que comprende la acumulación y descomposición de materiales muertos, es decir, de la materia orgánica en partículas que se produce en la descomposición de organismos muertos.

Desde el punto de vista funcional, las partes vivas y no vivas de los ecosistemas están tan entrelazadas en la textura de la naturaleza, que resulta difícil separarlas.

La mayoría de los elementos vitales y de los compuestos orgánicos se encuentran ambos no sólo dentro y fuera de los organismos vivos, sino que se hallan en un estado de flujo constante entre lo vivo y lo no vivo (biótico y abiótico). Hay algunas sustancias que parecen ser exclusivas de uno u otro estado. El trifosfato de adenosina (adenosín trifosfato, del inglés adenosine triphosphate o ATP) se encuentra en el interior de células vivas; en tanto que las sustancias húmicas, que son productos finales resistentes de la descomposición, no se encuentran nunca en las células. Otros compuestos complejos, Ácido Desoxirribonucleico (ADN) y Clorofilas, se encuentran ambos dentro y fuera de los organismos, pero se hacen no funcionales fuera de la célula.

La energía puede ser almacenada y después liberada bajo control. Los materiales del ecosistema en control con la energía pueden ser reutilizados muchas veces, inclusive los nutrientes necesarios para la vida (carbono, nitrógeno, fósforo) y el agua. La eficiencia del ciclo de materiales y la magnitud de las importaciones varían mucho según el tipo de ecosistema.



**Figura 1:** Diagrama funcional de un ecosistema. Flujo de energía, ciclos de materiales, la comunidad y circuitos de control por retroalimentación son los cuatro componentes principales. La comunidad está ilustrada como una cadena de alimentos de autótrofos (A) y heterótrofos (H). Los depósitos son indicados por una S (del inglés storage). Fuente: González y Sotolongo (2003).

La figura 1 introduce una dimensión nueva en el diagrama de un modelo de compartimientos.

Cada compartimiento del diagrama tiene una forma de distinguirse que indica su función general, de acuerdo con el “lenguaje de energía”. Conforme a la leyenda de la figura, los círculos representan fuentes de energía, los módulos en forma de tanque son depósitos, los módulos en forma de bala son autótrofos (plantas verdes con la capacidad de transformar la energía solar en materia orgánica) y los hexágonos representan heterótrofos (organismos que necesitan de alimentos ya elaborados). En el diagrama funcional de la figura 1, la comunidad aparece como una “cadena de alimentos” de autótrofos y heterótrofos, relacionados por los debidos flujos de energía, ciclos de nutrientes y almacenamiento.

Todos los ecosistemas, inclusive la biosfera, son sistemas abiertos: existe una entrada y una salida necesarias de la energía. Es claro que los ecosistemas debajo del nivel de la biosfera también están abiertos, en varios grados, a los flujos de materiales y a la inmigración y emigración de organismos.

Por consiguiente, representa una parte importante del concepto de ecosistema reconocer que existe tanto un ambiente de entrada como un ambiente de salida, acoplados y esenciales para que el ecosistema funcione y se mantenga.

Existen diferentes factores que controlan la productividad primaria desde la energía y el flujo de biomasa. El flujo de energía es la cantidad de energía que se mueve a través de la cadena alimenticia. La energía de entrada, o energía que entra al ecosistema, es medida en Joules o Calorías. En el estudio de flujo de energía, los ecólogos tratan de cuantificar la importancia de las diferentes especies y las relaciones tróficas.

Se plantea que el 99.9 % de la biomasa en el planeta son plantas verdes En la Producción Primaria Bruta (GPP):

No toda la energía (C) se convierte a biomasa, así:  $12\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2 + \text{energía solar} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$

En la Respiración (R):

La energía (o C) total producida por las plantas (fotosíntesis), es la energía usada para sostener la vida

Opuesta de fotosíntesis, cuyo resultado es:  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + \text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 + \text{energía}$

Existe la energía del calor que se pierde desde el ecosistema.

Producción Primaria Neta (NPP):

1. Energía de fotosíntesis que se queda para crecimiento y reproducción de plantas
2. Energía disponible a los herbívoros

Se representa por la ecuación:

$$\text{NPP} = \text{GPP} - \text{R}$$

¿Cómo medir la Producción Primaria Neta?

1. Medir el cambio entre  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$   $12\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2 + 2966 \text{ kJ} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$   $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + \text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 + \text{energía}$

Por tanto se puede afirmar que:

La absorción de 6 moléculas de CO<sub>2</sub> indica que la planta absorbió 2 966 kJ de energía solar.

2. Medir el cambio de biomasa

$\Delta B = \text{Biomasa (agosto)} - \text{Biomasa (julio)}$

$$NPP = \Delta B + L + G$$

$$\Delta B = B_2 - B_1$$

Dónde:

L: pérdida de biomasa por muerto de planta

G: pérdida de biomasa a herbívoros

Pueden concebirse los tres componentes vivos (productores, fagótrofos y saprótrofos) como los “tres reinos funcionales de la naturaleza”, puesto que se basan en el tipo de nutrición y de la fuente de energía utilizados. Estas categorías ecológicas no deben confundirse con los reinos taxonómicos.

Conviene subrayar que la clasificación ecológica es más bien una clasificación de función que de especies como tales. Algunas especies de organismos ocupan posiciones intermedias, en tanto que otras son capaces de modificar su modo de nutrición según las circunstancias ambientales.

### ***De las cadenas de alimentos***

El paso de energía de un organismo a otro se produce a lo largo de una cadena trófica. Generalmente las cadenas tróficas se interconectan y forman una trama trófica o red trófica.

Según el diccionario de la real academia de la lengua española, el sufijo trofo, fa, significa “que se alimenta”: heterótrofo. Los organismos heterótrofos en contraste con los organismos autótrofos son aquellos que transforman la materia orgánica en nutrientes y energía que utilizan para vivir.

### ***Productores (1 nivel)***

Constituyen el primer nivel trófico de una trama alimentaria. En ecosistemas terrestres está representado por plantas, en tanto que en ecosistemas acuáticos los productores son las algas.

Se caracterizan por usar la energía solar para producir moléculas orgánicas (por ejemplo hidratos de carbono) y otros compuestos que luego serán transformados en energía química. Los productores constituyen el 99% de toda la materia orgánica del mundo vivo.

Son organismos capaces de captar y aprovechar la energía solar o lumínica (que es prácticamente toda la energía exterior que recibe el ecosistema) para transformar sustancias inorgánicas (agua, dióxido de carbono y sales minerales), pobres en energía química, en sustancias orgánicas, ricas en energía química. A este grupo pertenecen básicamente las plantas verdes, algunos organismos procarióticos, las algas verde azules y poca bacterias, pero su contribución es menor que las plantas verdes. Los mayores productores primarios de los ecosistemas acuáticos son las algas que a menudo forman el fitoplancton en las capas superficiales de los océanos y lagos. En los ecosistemas terrestres, los principales productores primarios son las plantas superiores, las angiospermas y gimnospermas.

### ***Consumidores (2 nivel)***

La energía disponible para el mundo animal ingresa a través de los animales herbívoros.

Consumidores o segundo nivel trófico: estos organismos aprovechan la materia orgánica de los productores para convertirla en materia orgánica propia. A este grupo pertenecen los:

Consumidores primarios: se alimentan de los productores primarios y son los denominados herbívoros. En la tierra, herbívoros típicos incluyen insectos, reptiles, aves y mamíferos. Dos grupos importantes de mamíferos herbívoros son los roedores y los ungulados. Estos últimos son los animales con pezuñas, que pastan, como los caballos, las ovejas o el ganado vacuno.

En los ecosistemas acuáticos (de agua dulce y salada) los herbívoros son típicamente pequeños crustáceos y moluscos. Los consumidores primarios también incluyen algunos parásitos de plantas, como por ejemplo: hongos, otras plantas y otros animales.

Consumidores secundarios: este nivel está constituido por animales que comen otros animales, se alimentan de los herbívoros y por lo tanto so carnívoros, por ejemplo: halcón, el puma y el lince en los felinos y entre las aves el águila real, que se alimenta de herbívoros como conejos, ardillas y en algunos casos, de venados.



Consumidores terciarios: se alimentan de los consumidores secundarios, y por lo tanto también son carnívoros. Se trata principalmente de los animales dominantes en los ecosistemas, entre los que se encuentran los leones, el cocodrilo, las hienas, los osos, los tiburones, las panteras los tigres, entre otros.

***Los consumidores secundarios y terciarios pueden ser de tres tipos:***

Predadores (cazan, capturan y matan a su presa)

Carroñeros (que se alimentan de cadáveres)

Parásitos (que suelen ser más pequeños que su huésped)

En una cadena trófica típica, donde el consumidor secundario es un predador, los consumidores aumentan de tamaño en cada nivel.

***Descomponedores (3 nivel)***

Descomponedores: son organismos que aprovechan la materia y la energía que aún contienen los restos de seres vivos (cuerpos muertos, deyecciones, otras), descomponiendo la materia orgánica en materia inorgánica. A este grupo pertenecen los hongos, las bacterias y otros microorganismos, quienes segregan enzimas digestivas sobre el material muerto o de desecho y luego absorben los productos de la digestión.

Los animales carroñeros (buitres, algunos córvidos, hienas, otros) no se consideran descomponedores, ya que aprovechan los restos de animales muertos.

Dentro del ecosistema, la materia se aprovecha de forma continua, en cambio la energía se emplea una sola vez, perdiéndose progresivamente a lo largo del proceso en forma de calor y de trabajo, por lo tanto es necesario incorporarla al sistema en forma continua.

***Cadenas y pirámides tróficas***

La secuencia general de quien come, descompone o degrada en un ecosistema, se llama cadena alimentaria. Esta secuencia de organismos relacionados muestra cómo se transfiere energía de un organismo a otro, cuando fluye a través de un ecosistema.

Un nivel trófico está constituido por organismos que, dentro de un ecosistema, obtienen su energía de una fuente común.

### ***Cadenas trófica (o alimentaria)***

Se denomina cadena trófica a la relación lineal y unidireccional entre los seres vivos de un ecosistema que se alimentan unos de otros.

En la cadena trófica, el sentido de la flechas señala la dirección de la transferencia de materia y energía. Ejemplo:

En el ecosistema unos seres (eslabones) se alimentan de otros (eslabones) constituyendo una “cadena trófica” o cadena alimentaria.

Mediante la cadena, el alimento pasa de unos “eslabones” a otros “eslabones”. De esta manera se establece un nexo de unión entre los integrantes del ecosistema.

#### **Niveles tróficos que constituyen un ecosistema y dan lugar a una cadena**

|                 |                                                                                                          |                                                                                                           |
|-----------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Productores     | Organismos capaces de sintetizar la materia orgánica a partir de la inorgánica (plantas y fitoplancton). |                                                                                                           |
| Consumidores    | Seres que consumen la materia orgánica ya producida por otro ser vivo del ecosistema.                    | <b>Consumidores primarios:</b> Se alimentan de los productores (son los herbívoros)                       |
|                 |                                                                                                          | <b>Consumidores secundarios:</b> Se alimentan de los consumidores primarios (son los carnívoros).         |
|                 |                                                                                                          | <b>Consumidores terciarios:</b> Se alimentan de los consumidores secundarios (son los súper depredadores) |
| Descomponedores | Seres que utilizan los desechos de los demás grupos, excrementos y cadáveres para obtener energía.       |                                                                                                           |

### **Niveles tróficos**

#### ***De las cadenas de alimentos. Cadenas alimentarias y productividad biológica***

Los flujos de materia y de energía sostienen la organización de todo ecosistema y son los responsables de la individualidad de cada comunidad de organismos que interactúan, transforman y transfieren

energía y compuestos químicos. La fuente de energía que alimenta todos los ecosistemas es el Sol y la puerta de entrada de esta energía son los productores (plantas verdes), gracias a su capacidad fotosintética, es decir, a su capacidad para transformar la energía lumínica en energía química, tanto en los ambientes acuáticos (las algas) como en los terrestres (plantas terrestres). Todos los demás organismos de un ecosistema son, pues, mantenidos por esta entrada de energía y dependen de los productores. Son los seres heterótrofos, que sólo pueden nutrirse de materia orgánica previamente sintetizada, bien sea comiendo otros organismos vivos, bien sea utilizando organismos muertos o excrementos; son los consumidores y los descomponedores, respectivamente.

### ***Niveles tróficos y cadenas alimentarias***

Decir nivel trófico equivale a decir nivel alimentario, ya que trofo, en griego, significa alimento, y lo mismo ocurre cuando se habla de cadenas y pirámides tróficas o alimentarias. Si en un ecosistema se hace un seguimiento del camino por donde fluye la energía química almacenada durante la fotosíntesis por los organismos productores hasta que se disipa por completo, se observa que esta energía viaja por una serie de compartimentos. Por ejemplo, una hierba puede ser consumida por un saltamontes, éste puede ser devorado por un pájaro y el pájaro a su vez puede ser víctima de la voracidad de un ave rapaz. Según la eficiencia de la digestión, una parte más o menos importante de la energía del alimento retorna al ambiente como energía no digerida que queda a disposición de otros organismos descomponedores y desintegradores, los cuales también aprovecharán la energía que todavía contienen los cuerpos muertos hasta reducirlos a pura materia orgánica. Cada uno de los compartimentos o escalones por los que fluyen la energía y los materiales nutritivos recibe el nombre de nivel trófico, y a la vía lineal por la que viajan pasando de un nivel trófico al siguiente se denomina cadena trófica o alimentaria. Como ya se explicó, todo organismo utiliza parte de la energía del alimento en procesos respiratorios, liberando de nuevo gas carbónico y agua al ambiente. La energía restante puede ser almacenada para utilizarla como fuente de energía para el propio organismo, para sus descendientes o para los predadores que se alimentan de él.

Las cadenas alimentarias terrestres suelen ser más cortas (con menos niveles tróficos) que las acuáticas; ello es debido a que las plantas terrestres suelen ser mayores y muchos animales terrestres de gran

tamaño se alimentan de ellas. En el océano, al contrario que, en tierra, existen pocas plantas visibles. Ciertos moluscos devoradores de algas pueden asimilarse a los conejos comiendo lechuga, mientras que algunos caracoles marinos y lapas roen la densa capa de algas que cubre las rocas costeras como los bovinos los ricos pastizales de alta montaña; pero el alimento básico del océano es el plancton, compuesto principalmente de algas microscópicas, protozoos y larvas y crustáceos microscópicos que flotan libremente en el agua.

El plancton, que varía en cantidad y composición de especies según las estaciones, es el alimento de innumerables y pequeños invertebrados (sobre todo crustáceos) y de las larvas de los moluscos, gusanos y erizos. La fracción fotosintética del plancton, las algas microscópicas y ciertas bacterias, constituyen el primer nivel trófico de todas las demás cadenas alimentarias oceánicas; los otros componentes del plancton formarían el segundo nivel y así hasta los peces (o el hombre), pasando por numerosos invertebrados acuáticos. Tanto los carroñeros (cangrejos, erizos de mar) como las bacterias desintegradoras hay que buscarlos en el fondo, adonde van a parar todos los detritos y cadáveres.

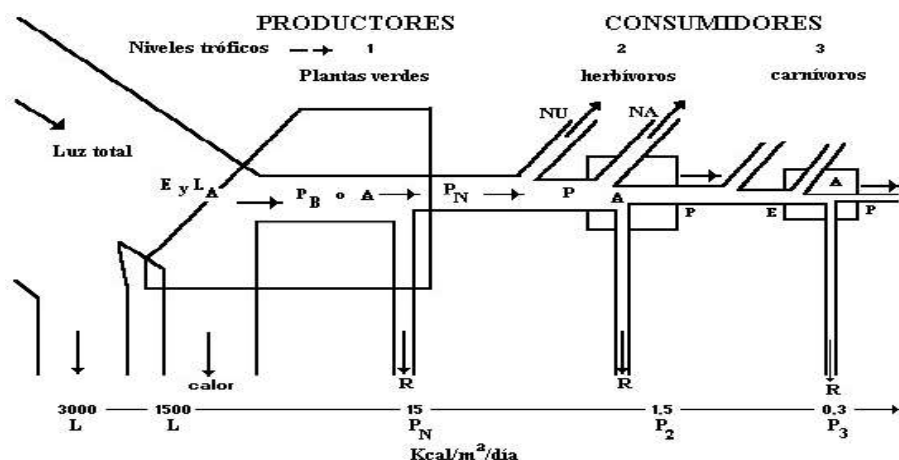
### ***Redes tróficas***

El nivel trófico de un organismo es su posición respecto a la entrada Inicial de energía a través de los productores. Naturalmente, la mayoría de las plantas se encuentran en el primer nivel trófico; pero, fuera de este nivel, no es posible situar con rigidez a un gran número de especies. Por ejemplo, el oso pardo come vegetales, animales herbívoros e incluso carnívoros, y entre estos carnívoros se Incluyen insectívoros y piscívoros, además de los carnívoros propiamente dichos.

En la práctica son muy pocos los ecosistemas naturales que se organizan en simples cadenas alimentarias; ya que la mayor parte de los animales se alimentan en diferentes niveles tróficos y de especies diferentes dentro de cada nivel trófico. Al mismo tiempo, hay especies que se desplazan de un nivel a otro estacionalmente, o en distintas fases de su ciclo vital, o de modo oportunista cuando el alimento está disponible. Así pues, las cadenas tróficas existentes en un ecosistema suelen encontrarse entrelazadas formando lo que se ha llamado red trófica o alimentaria.

El flujo de la energía en los ecosistemas es la transferencia de energía alimenticia desde el origen, que se consideran en las plantas, a través de una serie de organismos de manera que cada uno “comerá” y será “comido”. Todos los autores coinciden en designarla como la cadena de los alimentos o cadena trófica. Odum (1988), calcula que en cada, traspaso, se pierde una gran proporción (muchas veces hasta un 80 a 90%) de la energía potencial, en forma de calor. Por tanto el número de pasos o “eslabones” de una serie es limitado. Él considera que cuanto más corta es la cadena de alimentos (es decir, cuando más cerca esté el organismo del principio de la cadena) tanto mayor es la energía disponible y clasifica las cadenas en dos tipos básicos: la cadena de los alimentos de pasto, esto es partiendo de la base de una planta verde va a los herbívoros que pasten (organismos que comen plantas vivas) y más arriba a los carnívoros (los que comen animales), y la cadena de los alimentos de los detritus, que va de materia orgánica muerta al interior de microorganismos y luego a los organismos que se alimentan de detritus (detritívoros) y sus depredadores. Las cadenas de alimentos no son series aisladas, sino que están conectadas entre sí. Este patrón de conexiones se le denomina como tejido de alimentos o red alimentara o también red trófica. En las comunidades se dice que los organismos que obtienen los alimentos a través del mismo número de pasos pertenecen al mismo nivel trófico.

De esta manera todas las plantas verdes son del nivel productor) ocupan el primer nivel trófico; los comedores de plantas el segundo nivel trófico (sea un conejo, un canguro o una vaca, son consumidores primarios); los carnívoros que comen a herbívoros, el tercer nivel trófico (una zorra que coma conejos, sería un consumidor secundario) y los carnívoros secundarios o comedores de carnívoros el cuarto nivel trófico (sean leones, tigres o leopardos, que serían consumidores terciarios). González y Sotolongo (2003), citando a Odum (1988), resaltaron que ésta clasificación trófica es una clasificación de funciones, y no de especies como tales; en efecto, la población de una especie determinada ocupará acaso un nivel trófico, o más de uno, según la: fuente de energía realmente asimilada. La corriente de energía a través de un nivel trófico es igual a la asimilación total (A) a dicho nivel la cual es igual, a su vez a la producción (P) de biomasa más la respiración (R).  $A = P + R$ .



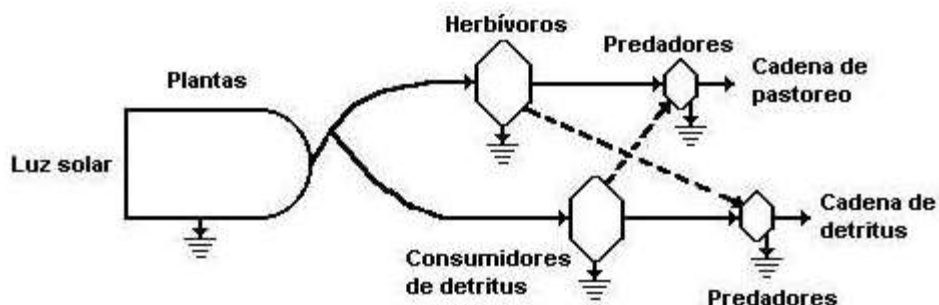
**Figura 2:** Diagrama simplificado de la comente de energía describiendo tres niveles tróficos (las casillas numeradas 1, 2, 3) en una cadena trófica lineal. Las anotaciones estándar para las corrientes sucesivas de energía son como sigue: E = entrada total de energía; LA = Luz absorbida por la capa vegetal; PB = producción primaria bruta; A = asimilación total; PN = producción primaria neta; P = producción secundaria (consumidor); NU = energía no utilizada (almacenada o exportada); NA = energía no asimilada por los consumidores (excretada); R = respiración. La línea debajo del diagrama muestra el orden de la magnitud de las pérdidas de energía previstas en los puntos principales de traspaso, empezando con un suministro solar de 3000 Kcal por metro cuadrado y por día (Según Odum, 1963 citado por Odum, 1988), en González y Sotolongo (2003). Fuente: González y Sotolongo (2003).

Este diagrama introduce notaciones estándar para las diversas comentes e ilustra de qué modo la corriente de energía se ve grandemente reducida a cada nivel sucesivo, independientemente de que consideremos la corriente total (E y A) o los componentes P y R. Se observa el “doble metabolismo” de los productores (es decir la producción bruta y neta) y el 50% de absorción (1% de conversión de luz en el primer nivel trófico). La productividad secundaria (P<sub>2</sub> y P<sub>3</sub> de los diagramas) suele ser de aproximadamente 10% en cada nivel trófico de consumidor sucesivo, aunque la eficiencia será acaso mayor (digamos un 20% tal como se muestra en la figura 2.9) en los niveles de los carnívoros.

En la figura 2 se representan las cadenas de pastoreo y de detritus, como flujos separados en un diagrama del flujo energético en forma de Y, o de dos canales como dice Odum (1988). De acuerdo con el autor este modelo es más realista de que el de un único canal porque:

1. Es conforme a la estructura estratificada básica de los ecosistemas;

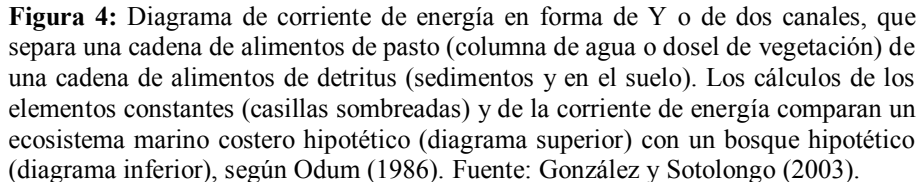
2. El consumo directo de plantas vivas y la utilización de materia orgánica muerta generalmente ocurren separados temporal y espacialmente; y
3. Los macro consumidores (animales fagotróficos) y los micro consumidores (bacterias y hongos saprotróficos) difieren mucho en relación al tamaño y su metabolismo y en las técnicas necesarias para su estudio.



**Figura 3:** Modelo del flujo energético en forma de Y, que muestra la relación entre las cadenas de alimentos de pastoreo y de detritus. Fuente: González y Sotolongo (2003).

En la figura 3, Odum (1986) explicó cómo se contraponen asimismo las relaciones de la corriente de energía de la biomasa en el mar y en el bosque. En la comunidad marina se muestra que la corriente de energía a través de la cadena de los alimentos de pastoreo es mayor que a través de la de detritus, en tanto que lo contrario ocurre, como puede verse, en el bosque, en el que un 90% o más de la producción primaria neta se utiliza normalmente en la cadena de alimentos de detritus. Esta diferencia no es necesariamente inherente a los sistemas acuáticos y terrestre, en efecto, el propio Odum (1988) comentó posteriormente que en todos los ecosistemas, las cadenas de pastoreo y de detritus están relacionados, de modo que pueden ocurrir muchos cambios rápidamente en los flujos en respuesta a entradas de fuerzas motrices de fuera del sistema. Todo el alimento ingerido por animales de pasto no es realmente asimilado; una parte (por ejemplo no digerido en las heces) es desviado para la cadena de detritus. El impacto del animal de pasto sobre la comunidad depende de la velocidad a que él remueve el material vegetal vivo y no solamente a la cantidad de energía asimilada del alimento. El zooplancton marino suele pacer normalmente más fitoplancton de lo que puede asimilar,

En sus relaciones energéticas, todas las cadenas y redes tróficas están sujetas a uno de los principios básicos que rigen los flujos de energía,





según el cual en cada paso de transferencia de energía parte de ésta se degrada de una forma química muy organizada a una forma altamente dispersa como es el calor, que ya no puede reciclarse ni transformarse en otro tipo de energía, sino que se irradia hacia el espacio y lo pierde el ecosistema. Por lo tanto, en cada nivel trófico tiene lugar una conversión en calor, lo que significa que menos energía se convierte en biomasa (masa biológica) en el nivel trófico siguiente. En la obtención de alimento de un animal herbívoro, una porción de su energía se gasta en encontrar más energía, siendo el gasto más significativo si el herbívoro es de sangre caliente y tiene que consumir energía para mantener una temperatura corporal constante. Un carnívoro puede verse obligado a consumir una gran cantidad de energía para capturar su presa, por lo que muchos carnívoros, como los leones o las serpientes, están adaptados a comer a intervalos relativamente espaciados.

Como resultado de todo esto, la disponibilidad neta de energía en un ecosistema se hace cada vez menor a medida que nos alejamos del nivel trófico de los productores, ya que la mayor parte de la energía asimilada por los organismos no se almacena en biomasa y, por consiguiente, está sólo parcialmente disponible para el nivel trófico siguiente. Debido a esta drástica reducción de la energía disponible en cada nivel trófico de los consumidores, un predador de otro pre-dador se verá obligado a aumentar enormemente el área de caza para obtener la energía necesaria y mantener una población estable. De aquí que, en casi todos los ecosistemas naturales, la densidad de los grandes predadores sea muy baja.

Por último, para los ecólogos son muy interesantes las interrelaciones entre los diferentes tipos de consumidores y descomponedores, por su dependencia común de la única fuente de energía, los productores. Cada organismo consumidor influye en la energía disponible en niveles tróficos superiores y en los descomponedores, tanto por sus propias necesidades energéticas, como por su eficiencia en la utilización de energía. De modo que resulta muy arriesgado predecir el efecto que tendría sobre todo el ecosistema un cambio en la densidad de población en algunas especies. Y en este sentido el hombre ha obrado de forma irresponsable en muchas ocasiones, por ejemplo, eliminando el predador de una especie cinegética o introduciendo un parásito de alguna plaga agrícola que forma parte de ecosistemas próximos.

### ***Pérdidas de energía***

Además de la pérdida de energía en forma de calor a través de los procesos respiratorios que tienen lugar de modo general en los seres vivos, en todo ecosistema existen una serie de vías por las cuales la energía va desperdiciándose desde un nivel trófico a otro. Ya la energía ingerida representa un porcentaje pequeño de la disponible, por ejemplo, no todas las partes de ciertos vegetales o animales son ingeridas por el consumidor (cuernas, pieles, aguijones, esqueletos); así como una parte de la energía ingerida no es asimilada (como la celulosa de los vegetales, que no es digerible para numerosos herbívoros y omnívoros) y vuelve al ambiente. La energía asimilada se emplea para tratar o procesar la nueva energía ingerida, para mantener la respiración del organismo, para reparar tejidos, para formar nuevos tejidos y para producir descendencia. Por último, si se trata de analizar un determinado ecosistema, no se puede olvidar la posibilidad de que parte de la energía producida sea exportada a los límites exteriores, como ocurre en muchas lagunas litorales sometidas a la acción de las mareas.

### ***Pirámides alimentarias y biomasa***

Como consecuencia de la pérdida progresiva de materia y energía entre los sucesivos niveles tróficos, las cadenas alimenticias pueden representarse gráficamente como una pirámide formada por varios escalones, de modo que cada uno de ellos es más pequeño que aquel del cual se nutre. Los ecólogos construyen dos tipos de estas pirámides: las de producción y las de números. En una pirámide de producción, se representan los distintos niveles tróficos de la cadena alimentaria teniendo en cuenta la citada disminución progresiva de materia y energía que tiene lugar a lo largo de ella. El estrato de la base está constituido por los productores. Sobre éste se sitúa el de los consumidores primarios o herbívoros y sobre éste último se hallan los sucesivos estratos de consumidores secundario, terciarios, entre otros. A medida que se asciende, cada estrato es de menor tamaño, pues con ello se simbolizan las pérdidas progresivas, por lo que la representación gráfica acaba adquiriendo forma piramidal.

Pero las pirámides alimenticias también pueden construirse tomando como referencia el número de individuos que ocupa cada nivel trófico, con lo que se obtiene la llamada pirámide de números, que en la mayor parte de los casos es semejante a la de producción. Los animales de la base son pequeños y abundantes, mientras que los de la

cúspide son escasos y grandes. En un bosque caducifolio, por ejemplo, los diminutos insectos fitófagos (consumidores de vegetales) son extraordinariamente abundantes, las arañas y los escarabajos carnívoros son bastante comunes, las aves insectívoras son menos numerosas y los gavilanes y comadrejas, expertos cazadores de pájaros, son poco frecuentes. Las especies menores, debido a su tamaño, pueden crecer y reproducirse rápidamente, mientras que los miembros mayores de la cadena se multiplican más lentamente, hasta el punto que los animales de presa de mayor tamaño, que se hallan en la cúspide de la pirámide, son tan escasos que ya no constituye una presa útil para otros animales. Naturalmente, siempre se pueden encontrar excepciones a la norma; un ejemplo de inversión podría ser un perro lleno de pulgas. Las pulgas parasitan al perro, por tanto, ocupan un nivel trófico superior al del pobre animal y, sin embargo, son de pequeño tamaño, y numerosas. Se comprende que no es el único caso de parasitismo que invierte la pirámide.

### ***Biomasa***

La biomasa, o masa biológica, es la masa total de los seres vivos presentes en una determinada área en un momento terminado, y suele expresarse en toneladas de materia seca o en kilocalorías por unidad de superficie o de volumen, de lo que se deduce que se trata de un concepto difícil de cuantificar y medir como no sea de forma experimental. Pero es un concepto útil al proporcionar una orientación sobre la riqueza en materia orgánica que en un determinado momento posee un ecosistema. La biomasa de un desierto, por ejemplo, es bajísima; mientras que la biomasa de una selva tropical lluviosa es elevadísima.

También es un dato muy orientativo la biomasa de un determinado nivel trófico o de los distintos niveles tróficos de una cadena alimentaria, y de este modo se puede confeccionar una pirámide de biomasa semejante a las pirámides tróficas mediante rectángulos cuya superficie represente la biomasa de cada nivel trófico.

### ***Productividad de los ecosistemas***

Así como la biomasa es un concepto estático, la productividad es uno de los aspectos más importantes de la dinámica de los ecosistemas, entre otras razones porque permite conocer cuál es la producción de materia orgánica viva del ecosistema y, en consecuencia, saber hasta

qué punto puede ser sometido a explotación en beneficio de los humanos.

La productividad de un ecosistema se halla representada por la biomasa que produce y, de ordinario, se expresa en materia orgánica seca producida por unidad de superficie y por unidad de tiempo; por ejemplo, en kilos por hectárea al año (también puede expresarse en kilocalorías), aunque a menudo interesa conocer la productividad de cada nivel trófico. Teniendo en cuenta que a lo largo de las cadenas alimenticias se pierde materia y energía, la productividad de un ecosistema será tanto mayor cuanto menores sean estas pérdidas. En consecuencia, los ecólogos distinguen entre productividad bruta y productividad neta, siendo ésta la productividad bruta menos la parte de materia gastada en los procesos respiratorios o despreciados como excrementos o desechos.

### ***Productividad primaria y secundaria***

También es útil, dentro de la productividad de un ecosistema, distinguir entre productividad primaria y secundaria. La primera corresponde a los productores, que forman la base de la pirámide trófica, en tanto la productividad de los niveles tróficos, es decir, a los consumidores y desintegradores. La productividad primaria de los ecosistemas está muy controlada por factores limitantes del medio, entre los que destacan la radiación solar, el agua y la concentración de nutrientes en el suelo; de aquí que en las zonas ecuatoriales se encuentren ecosistemas de alta productividad primaria, como la selva ecuatorial, los arrecifes de coral, los estuarios y zonas pantanosas, dado que las condiciones de temperatura, humedad e iluminación son favorables durante todo el año. No obstante, la mayor parte de la superficie del planeta se halla ocupada por zonas de baja productividad primaria (océanos, desiertos y semidesiertos).

Como es de esperar, la productividad secundaria es inferior a la primaria, aunque también depende del tipo de ecosistema, acuático o terrestre, y va disminuyendo a medida que se asciende en la pirámide alimentaria. En efecto, en los ecosistemas acuáticos la biomasa de consumidores no es muy inferior a la de los productores, mientras que en los terrestres la biomasa animal representa una fracción pequeña en relación a la biomasa vegetal. A la luz de todo lo dicho se ve la irracionalidad con que el hombre a menudo sobreexplota algunos ecosistemas, mientras otros permanecen insuficientemente explotados. Cuando un ecosistema es explotado en exceso, acaba alterándose su

equilibrio biológico y en poco tiempo queda aniquilado. La tala exagerada de un bosque o el abuso de la caza o la pesca pueden destruir ecosistemas cuya racional explotación podría mantenerlos rentables durante mucho tiempo, o incluso por tiempo indefinido, olvidando que la productividad biológica constituye la mayor riqueza de una nación.

### ***De los tipos de diversidad en tiempo y espacio***

Los patrones de distribución de las especies son un tema central de la teoría ecológica, los cuales cobran una mayor relevancia en los bosques tropicales debido a su alta complejidad (Gentry 1988; He *et al.*, 1996; Condit *et al.*, 2000). La vegetación determinada de una zona, es el resultado proveniente de la interacción entre los factores ambientales, los procesos biológicos y un conjunto de especies que cohabitan un espacio continuo (Matteucci y Colma, 1982). La forma como se distribuyen los organismos en ese espacio geográfico es crucial, ya que permite inferir acerca del uso de los recursos por las especies y refleja el efecto de la adaptación a las condiciones del hábitat y/o de la limitación en dispersión sobre la estructura de las comunidades (Condit *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003).

Para monitorear el efecto de los cambios en el ambiente es necesario contar con información de la diversidad biológica en comunidades naturales y modificadas (diversidad alfa), y también de la tasa de cambio en la biodiversidad entre distintas comunidades (diversidad beta), para conocer su contribución al nivel regional (diversidad gamma), y poder diseñar estrategias de conservación y llevar a cabo acciones concretas a escala local (Moreno, 2001).

El estudio de la composición, estructura y dinámica de un bosque representa un paso inicial para su conocimiento, pues asociado a ese conocimiento puede ser construida una base teórica que sustente la conservación de los recursos genéticos, la conservación de áreas similares y la recuperación de estas, siendo el punto de partida para la adecuación de criterios y métodos de conservación y recuperación (Pinto Sobrinho *et al.*, 2009).

La estructura, composición y diversidad arbórea son características, a través de las cuales, se puede conocer el estado, la distribución actual, así como obtener información base para entender relaciones y modelar cambios futuros de tipos de bosques a escala de paisaje. Lo anterior, con el fin de obtener herramientas sobre su conservación y manejo

(Matteucci y Colma 1982; Finegan *et al.*, 2001; Louman *et al.*, 2001; Moreno, 2001).

La diversidad beta es clave para entender que gradientes ambientales controlan la diversidad en las comunidades ecológicas (Moreno, 2001) y desde el punto de vista de la conservación tan importante como la diversidad alfa porque explica cómo se puede influenciar la diversidad a gran escala (Condit *et al.*, 2002).

De acuerdo con el Convenio marco sobre la Diversidad biológica:

Por "diversidad biológica" se entiende la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas.

### **Los niveles de la biodiversidad incluyen:**

La variabilidad genética o diversidad genética en sentido amplio es el componente más básico de la biodiversidad y se define como las variaciones heredables que ocurren en cada organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie. El resto de la biodiversidad se deriva de los procesos evolutivos que operan sobre esas variaciones. De ahí que su conocimiento y comprensión sea de vital importancia tanto para la conservación y el avance de la genética evolutiva, como para la salud pública, la sustentabilidad y la productividad agrícolas, pecuarias, pesqueras y forestales, la domesticación y la biomedicina.

La diversidad dentro de una especie permite que esta pueda adaptarse a los cambios ambientales del clima, a la fitotecnia de los cultivos, o favorecer reacciones de incompatibilidad frente al ataque de plagas y enfermedades.

### ***Biodiversidad específica***

Diversidad (diversidad específica o de especies): riqueza y grado de distribución equitativa de las especies de una comunidad (taxocenosis).

Riqueza de especies: número de especies de una comunidad, taxocenosis o área.

Equitatividad: grado de igualdad de la distribución de la abundancia (número de individuos, cobertura o biomasa) de las especies; el valor

máximo ocurre cuando todas las especies presentan la misma abundancia.

La diversidad alfa ( $\alpha$ ) es la biodiversidad intrínseca de cada comunidad vegetal concreta del paisaje en cuestión.

Entre dos comunidades vegetales distintas geográficamente contiguas en el territorio, existirán especies diferentes y muy probablemente especies comunes. La diversidad beta ( $\beta$ ) es la tasa de cambio en especies de dos comunidades vegetales adyacentes. Refleja por lo tanto la diferencia de composición de las dos comunidades y en última instancia la heterogeneidad del paisaje.

La diversidad gamma ( $\gamma$ ) es la diversidad intrínseca de un paisaje, e integra las componentes alfa y beta de la diversidad. Estima la variedad de especies en una zona determinada, incluyendo todas las comunidades que se encuentran en ella.

La alfa y beta diversidad son independientes. Un paisaje puede tener una alfa diversidad media (promedio de los valores de alfa-diversidad de cada una de las comunidades que lo componen) elevada y una beta-diversidad media baja, o al contrario.

En el capítulo IV se profundizará en el cálculo de la diversidad alfa, beta y gamma, respectivamente.

Biodiversidad ecosistémica: se refiere a la variación en los tipos de hábitats de especies. La diversidad de ecosistemas es difícil de medir, ya que los mismos no tienen fronteras específicas que dividan unos de otros.

El término diversidad ecosistémica es un descriptor poco preciso, dada la amplitud de los temas que se engloban bajo esta denominación. Abarca desde el estudio de la variedad de hábitats existente en una región (diversidad estructural) hasta los múltiples procesos funcionales dentro de un ecosistema concreto (diversidad funcional) (Castro, 2005).

### ***De los ciclos de nutrientes (biogeoquímicos)***

Para mantener en funcionamiento los ciclos cerrados de materia, se necesita una fuente continua de energía. Pero la energía no se mueve en ciclos cerrados, sino que cada vez que se transforma o realiza un trabajo hay una pérdida en la cantidad de energía disponible. La fuente de energía que mantiene en funcionamiento los ciclos de la materia en

la biosfera es el Sol. Por último, es importante darse cuenta de que los flujos de materia y de energía están integrados funcionalmente y son íntimamente dependientes, pues la energía se almacena en los enlaces químicos que mantienen unidos los átomos de una sustancia. Cuando esta energía de enlace se libera en las reacciones de tipo respiratorio para la realización de un trabajo biológico, los compuestos que intervienen se degradan y regresan al ambiente.

### ***Ciclo del carbono***

No todos los elementos presentes en la tierra descubiertos hasta ahora intervienen en el ciclo vital de la biosfera, y de entre los que se encuentran implicados destacan por su importancia el carbono, el oxígeno, el hidrógeno, el nitrógeno, el fósforo y el azufre, siendo el ciclo del carbono uno de los más ilustrativos.

La mayor parte del carbono se halla inmovilizado en la corteza terrestre en forma de rocas, sobre todo calizas; otra porción se encuentra en los combustibles fósiles, especialmente carbón y petróleo, formados en tiempos remotos, y la parte restante, que es la que tiene importancia biológica, se encuentra en la atmósfera (dióxido y monóxido de carbono), en la hidrosfera (dióxido de carbono disuelto y en otras formas), en el suelo (diferentes carbonatos) y en los organismos vivos (millones de moléculas orgánicas sintetizadas por ellos mismos).

En un solo año, una ha de vegetación con gran capacidad fotosintética puede extraer más de 30 t de carbono de la atmósfera. En efecto, el carbono extraído a la atmósfera por las plantas que lo incorporan a sus tejidos tiene varias vías de retorno: las mismas plantas devuelven dióxido de carbono al aire mediante el proceso de la respiración; los animales que devoran estas plantas también respiran desprendiendo dióxido de carbono y, por último, el carbono que quedaría inmovilizado en los cuerpos muertos, restos y desechos de plantas y animales retorna a la atmósfera gracias a las bacterias y hongos desintegradores, que rompen los compuestos orgánicos de carbono liberando dióxido de carbono.

### ***Ciclo del nitrógeno***

La fuente de nitrógeno más abundante de la biosfera es la atmósfera, donde este elemento se encuentra en forma libre en una proporción del 78%. Pero sólo ciertas bacterias presentes en el suelo y algunas



cianobacterias acuáticas son capaces de incorporar nitrógeno del aire a moléculas orgánicas, mediante el proceso denominado fijación del nitrógeno. Sin embargo, el nitrógeno es un elemento omnipresente en la materia viva, ya que es un componente esencial de las proteínas de todo ser vivo.

El reservorio realmente activo de nitrógeno está en el suelo, a donde van a parar los productos orgánicos de desecho de los organismos vivos y los cadáveres de éstos. Las bacterias nitrificantes culminan el proceso de descomposición de estos materiales, convirtiendo el nitrógeno orgánico en nitrógeno inorgánico bajo forma de nitratos, única forma bajo la cual las plantas pueden absorber este elemento y sintetizar sus propias proteínas mediante fotosíntesis.

En última instancia, todos los seres vivos almacenan grandes cantidades de nitrógeno orgánico en forma de proteínas y este nitrógeno vuelve nuevamente al suelo con los excrementos o al descomponerse los cadáveres y partes desprendidas de los organismos.

### ***Ciclos del fósforo y del azufre***

A diferencia de otros ciclos bioquímicos, el del fósforo no incluye el paso por la atmósfera, siendo las rocas sedimentarias fosfatadas la fuente de este bioelemento para los seres vivos. La meteorización química de estas rocas pone este elemento, bajo forma de fosfatos, a disposición de las plantas, que lo incorporan a sus tejidos orgánicos, de donde pasa a los animales, para los que, junto con el calcio, desempeña un importante papel en la formación de sus esqueletos. Los excrementos y los cadáveres devuelven el fósforo al suelo (o a los fondos acuáticos) para ser reutilizado.

La fuente de azufre para las plantas son los sulfatos presentes en el suelo, que son convertidos por éstas en ácido sulfhídrico para incorporarlo a sus proteínas, de donde pasa a formar parte de las estructuras proteicas de los animales herbívoros. Sobre los restos y cadáveres de plantas y animales actúan las bacterias de la putrefacción, liberando gas sulfhídrico, al que se debe el hedor de estas descomposiciones. Otro tipo de bacterias, llamadas sulfobacterias incolores, se encargan de transformar el ácido sulfhídrico en sulfatos solubles, que pueden ser absorbidos por las plantas.

## ***El ciclo del agua***

El agua es de Importancia vital para los seres vivos no sólo por ser la fuente del oxígeno y del hidrógeno necesario para la fotosíntesis, sino también por ser el disolvente por excelencia de un gran número de sustancias que los organismos únicamente pueden utilizar en disolución.

Paradójicamente, la mayor parte del agua del planeta no se encuentra en forma libre, sino en combinación química con otros minerales de la litosfera formando diferentes tipos de rocas y, por tanto, más allá del alcance de las comunidades vivientes. El gran reservorio de agua libre son los océanos. Pero la mayor parte de la producción de materia viva de la biosfera se realiza en los ambientes terrestres, lo cual pone de manifiesto que el depósito de agua más activo desde el punto de vista biológico es la atmósfera, donde se encuentra en forma de vapor que al condensarse por enfriamiento da origen a las precipitaciones.

El contenido atmosférico de agua es infinitamente diminuto comparado con el reservorio oceánico, pero se renueva de forma ininterrumpida por la evaporación del agua del suelo y la transpiración de las plantas (evapotranspiración). En cualquier momento, su nivel depende del estado de equilibrio entre la evapotranspiración y la precipitación.

A nivel global, el ciclo hidrológico de la biosfera es impulsado por el Sol, que produce el calor necesario para que el agua del suelo se evapore y se forman las nubes, que son arrastradas por el viento y se precipitan en forma de lluvia o nieve. Parte de esta agua moja el suelo y parte revierte al mar a través de los ríos. El agua que penetra en el suelo resurge en manantiales (o mediante bombeo artificial realizado por el hombre) o es absorbida por el suelo y los organismos vivos. Pero de manera inevitable el agua vuelve al mar, aunque en su ruta también pase por los cuerpos de los organismos.

## ***De los tipos de diversidad en tiempo y espacio***

El concepto de diversidad biológica o biodiversidad se refiere a la variedad de los seres vivos en lo referente al número, variabilidad genética y a los ecosistemas que los albergan. El concepto es un sinónimo de “la vida sobre la Tierra”.

1. Niveles de la diversidad biológica: La biodiversidad comprende la diversidad genética, de especies y de ecosistemas en el planeta tierra o en una determinada región.

- a) La diversidad genética representa la variación hereditaria dentro y entre poblaciones de organismos, cuya base está en los cromosomas.
- b) La diversidad de especies se refiere al número de especies presentes en un ecosistema y es sinónimo de “riqueza de especies”. Hasta el presente se han descrito cerca de 1.7 millones de especies de seres vivos, pero se calcula que existan entre 5 y 100 millones.
- c) La diversidad de ecosistemas se refiere a la distribución espacial de los diversos ecosistemas (bosques, lagos, ríos, desiertos, otros), y que albergan las especies y las poblaciones en forma de hábitat y comunidades vegetales y animales.

2. Cambios de la diversidad biológica: la diversidad biológica está sujeta a cambios en el tiempo y en el espacio.

Los cambios en el tiempo son verificables a través de los estudios de los fósiles desde inicio de la vida en la tierra. Estos cambios han sido continuos y seguirán produciéndose por la alteración en las condiciones del planeta tierra. En el transcurso del tiempo han desaparecido especies y han surgido nuevas especies.

Los cambios en el espacio de la diversidad biológica dependen esencialmente de las condiciones oceanográficas y del clima. Se conoce que la diversidad de especies es mayor en las zonas cálidas y disminuye a mayor altitud y latitud (hacia los polos). Las zonas más ricas son las regiones tropicales, cerca de la línea ecuatorial y los bosques tropicales. Estos bosques cubren sólo el 7% de la superficie terrestre, pero albergan cerca del 90% de todas las especies vivientes.

3. Pérdida de la diversidad biológica o biodiversidad: La biodiversidad está sujeta a pérdidas, cuya expresión más crítica es la extinción de especies.

Durante la historia geológica de la tierra se han producido extinciones y este proceso continúa en la actualidad. La extinción de especies es un proceso natural y todas las especies tienen un tiempo de vida finito. En los tiempos modernos la pérdida de la biodiversidad está siendo altamente influenciada por la especie humana en forma directa o indirecta.

La extinción directa es causada por actividades humanas como la caza, la pesca, la recolección y la persecución, que llevan a la eliminación total de una especie.

La extinción indirecta es causada por actividades humanas que destruyen o modifican el hábitat de las especies. En este aspecto son de gran impacto la destrucción de la cobertura vegetal (tala, quema, sobrepastoreo, otros); la contaminación de las aguas marinas y continentales, y del suelo; y las alteraciones ocasionadas por la urbanización. El concepto de productividad forestal tomando en consideración el concepto ecológico del término “productividad forestal” se podría definir como la biomasa, producida en cualquiera de los ecosistemas forestales existentes por unidad de área y de tiempo, que es como más frecuentemente se expresa. Si quiere referirse la cantidad de madera producida en un rodal de pinos, por ejemplo, la expresión sería en metros cúbicos por hectárea por año ( $\text{m}^3/\text{ha}/\text{año}$  o como se escribe más recientemente  $36 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) o la cantidad de masa foliar de la misma especie para ser procesada en la industria en la producción de cosméticos u otro producto, entonces diríamos toneladas por hectárea por año ( $\text{t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ).

## Referencias bibliográficas

- Andersen, D. C., & Nelson, S. M. (2006). Flood pattern and weather determine *Populus* leaf litter breakdown and nitrogen dynamics on a cold desert floodplain. *Journal of Arid Environments*, 64(4), 626-650.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*—Springer-Verlag. New York, USA, 298-300.
- Escobar, E., Maass, M., Alcocer, J., Azpra, E., Falcón, L. I., Gallegos, A., ... & Magaña, V. (2008). Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas. *Capital natural de México*, 1, 161-189.
- González, E. y Sotolongo, R. (2003). *Ecología Forestal*. La Habana: Félix Varela. 228 pp.
- González Ocampo, M., Escobar Briones, E., & Puente, P. M. (2007). Composición y caracterización isotópica  $\delta^{13}\text{C}$  de carbono

orgánico particulado en aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México. Carbono en ecosistemas acuáticos de México. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, 75.

Hernández de la Torre, B., & Gaxiola Castro, G. (2007). Carbono en ecosistemas acuáticos de México (No. Sirsi) 9789688178553).

Gispert, C. (Dir.)Banchs, J.; Biosca, A. (Ed.)Cuerda, J.; Garriz, J.; Grasa, V. (Eds.)Gual, A.; Klein, A.; Martins, A.; Puigserver, S.; Segarra, J.; Szplumberg, A. (Redacs.) El mundo de la ecología. Barcelona (España). Océano. 2004. 376 p.

Piñero, D., et al. (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas, en Capital natural de México, vol. I : Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 437-494  
[http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/pdf/CapNatMex/Vol%20I/I15\\_Ladiversidadgen.pdf](http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/pdf/CapNatMex/Vol%20I/I15_Ladiversidadgen.pdf)

Castro, I. (2005). ¿De qué hablamos cuando hablamos de diversidad ecosistémica? Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.), 100 (1-4), 2005, 31-44. ISSN 0366-3272

## CAPÍTULO III

### LA ESPECIE Y EL INDIVIDUO EN EL ECOSISTEMA

*"Siglos tarda en crearse lo que ha de durar siglos"*

José Martí

**Alfredo Jiménez González, Luis Fernando Verdezoto del Salto,  
Mónica Tapia Zúñiga**

#### **Objetivo del aprendizaje**

Interpretar el papel de la especie y el individuo como componentes básicos del ecosistema y su rol en las comunidades biológicas (agroecosistemas).

#### **Resumen**

En este capítulo se presenta el concepto biológico de la especie y el individuo como integrantes indisolubles de un ecosistema, todo lo cual contribuye con la familiarización de los estudiantes de la Facultad de Ciencias Naturales y de la Agricultura. Así mismo se presentan los conceptos de población y comunidad en el ecosistema. La estructura de la comunidad o cadena de alimentos. Los tipos de diversidad y la sucesión; perturbaciones que modifican la sucesión. Interacciones representadas por los tipos de acción recíproca entre dos especies. Las acciones recíprocas negativas: competencia entre especies; Interacciones negativas: depredación, parasitismo y antibiosis las Interacciones positivas: Comensalismo, cooperación y mutualismo.

**Palabras clave:** Cadena, alimentos, interacción, parasitismo, antibiosis.

### **THE SPECIES AND THE INDIVIDUAL IN THE ECOSYSTEM**

#### **Summary**

In this chapter presents the biological concept of the specie and the individual as indissoluble members of an ecosystem, all of which contributes with the familiarization of the Faculty of Natural Sciences and Agriculture students. Likewise, the concepts of population and community in the ecosystem are presented. The structure of the community or food chain. The diversity types and the succession disturbances that modify the sequence. Interactions represented by the

types of reciprocal action between two species. Negative reciprocal actions: competition between species; Negative interactions: predation, parasitism and antibiosis positive Interactions: Commensalism, cooperation and mutualism.

**Key words:** Chain, food, interaction, parasitism, antibiosis.

### **3.1 La especie**

El término especie proviene del latín *species*, que significa clase, tipo, categoría o aspecto característico. Por tanto, una especie es un conjunto de personas o de cosas que son semejantes porque tienen uno o más atributos o características en común, que permiten clasificarlos en una misma categoría.

#### **El concepto biológico de especie**

Desde el punto de vista biológico, se define una especie, como los miembros de poblaciones que se reproducen o pueden reproducirse entre sí en la naturaleza y no de acuerdo a una apariencia similar. Aunque la apariencia es útil para la identificación de especies, no define una especie.

En biología y en taxonomía, la especie biológica es el conjunto o la población natural de individuos (seres humanos, animales, plantas, minerales) que tienen características semejantes o en común y son capaces de reproducirse entre sí, creando descendencia fértil, por tanto proceden de antecesores comunes.

La especie es una categoría básica de la clasificación de los seres vivos, forma parte del género o del subgénero y contiene variedades o razas. Se escribe con dos palabras, la primera es el nombre del género al que pertenece la especie, y la segunda es el nombre específico, por ejemplo, *Homo sapiens* o *Mantis religiosa*. Existen en el mundo varios millones de especies biológicas diferentes que forman parte de biodiversidad necesaria para el equilibrio en los ecosistemas del planeta Tierra.

Las especies están clasificadas por diferentes tipos que son la especie biológica, evolutiva, morfológica, filogenética, ecológica.

La ***especie evolutiva***, son descendencia única de poblaciones de organismos de hijo o nieto o cualquier otra persona condescendiente de otra que mantiene su identificación evolutiva a través de la evolución histórica.

La **especie ecológica**, es la especie jurídica de las clases o conjunto de linajes de organismos que ocupan espacios por variables ambientales bioéticas que son característicos a los seres vivos o que pertenecen a ellos y abióticas son las que se adaptan a cada uno de los elementos físicos y químicos de un ecosistema.

Las **especies filogenética** son conocidas por los sistemas cladísticos de la rama biológica que define las relaciones evolutivas entre los organismos basándose en similitudes derivadas que se interfieren en las relaciones evolutivas entre los descendientes.

Las **especies morfológicas** son asociadas entre sí por una asignación geográfica definida y están separados por otros grupos por cualidad de discontinuo

Las **especies biológicas** es donde dos o más sujetos son considerados correspondientes a esa organización donde los entes deben de estar apto para entrecruzarse y producir descendencia fértil.

### **3.2 El individuo**

Existen en la Tierra seres vivos con diferentes niveles de complejidad biológica, algunos son sencillos y otros mucho más complejos. También existen niveles de organización ecológica que se inician con el individuo.

En la naturaleza, cada nivel es reconocido por sus características que lo diferencian de los demás niveles al mismo tiempo que los relaciona entre ellos.

Todo ser vivo, independientemente de su complejidad biológica, es un individuo, capaz de realizar todas las funciones vitales: nutrición, relación y reproducción. Los individuos de especies diferentes tienen particularidades que los diferencian de los de otras especies. Ejemplos: un lapacho, un zorro, un leopardo.

*En esta sección se brindan conceptos de población, comunidad y ecosistema que servirán de apoyo para la mejor comprensión de la posición que ocupan las especies y los individuos en estos niveles superiores, aspectos que se tratan con mayor profundidad en otros capítulos.*

### **3.3 Población**

La población ha sido definida por Odum (1986), citado por González y Sotolongo (2003), como el grupo colectivo de organismos de la



misma especie (u otros grupos en cuyo seno los individuos pueden intercambiar información genética) que ocupa un lugar determinado, presenta características diversas las que, aunque se expresan de la mejor manera como funciones estadísticas, constituyen, con todo, la única posesión del grupo y no son características de los individuos en él.

Para estos autores, entre las propiedades de los grupos de población se encuentran: densidad, natalidad, mortalidad, edad, distribución, potencial biótico, dispersión y forma de desarrollo. Las poblaciones poseen así mismo características genéticas relacionadas directamente con su ecología, esto es, adaptación, capacidad reproductiva (darwiniana) y persistencia (esto es, probabilidad de dejar descendientes por períodos largos de tiempo).

### **3.4 Comunidad**

Es el conjunto de poblaciones animales, vegetales y demás seres vivos que comparte un área geográfica en un tiempo determinado. Al convivir en un territorio dado, las poblaciones comparten no solo el espacio sino los recursos que existen en él y establecen distintos tipos de relaciones. La estabilidad de una comunidad biológica o biocenosis está determinada por la variedad y cantidad de poblaciones que la forman.

### **3.5 Ecosistema**

Está integrado por la comunidad o biocenosis en interrelación con el área o territorio ocupado por esta. Entonces, en el ecosistema se distinguen componentes vivos, los que forman la biocenosis y componentes sin vida, los que constituyen el biotopo.

Todos los ecosistemas acuáticos y terrestres constituyen la biósfera.

El "**hábitat**", en su acepción más general, corresponde a la clase de ambiente en que se presenta la especie, el cual puede describirse en términos físicos y químicos, o por una clase de comunidad. De modo más específico, el hábitat constituye una porción del espacio ecológico caracterizado por ciertas variaciones en la intensidad de los factores, o bien como el lugar de residencia de una especie u organismo, que incluye la interacción del conjunto de factores activos que influyen sobre su desarrollo.

El **hábitat** de un organismo es el lugar donde vive o el lugar donde se puede buscar, mientras que el **nicho ecológico** es un término más

comprendido, que incluye no sólo el espacio físico ocupado por un organismo, sino también su papel funcional en la comunidad (como, por ejemplo, su posición trófica) y su posición en los gradientes ambientales de temperatura, humedad, pH, suelo y otras condiciones de existencia. Estos tres aspectos del nicho ecológico pueden designarse apropiadamente como nicho espacial o de hábitat, nicho trófico y nicho multidimensional o de hipervolumen. Por consiguiente, el nicho ecológico de un organismo depende no sólo de donde vive, sino también de lo que hace (cómo transforma energía, se comporta, reacciona a su medio físico y biótico y lo transforma) y de cómo es coaccionado por las otras especies. Hay autores que establecen muy bien las analogías entre los dos conceptos cuando plantean que el hábitat es la “dirección” del organismo, y el nicho es hablando biológicamente, su “profesión”. El concepto de nicho ecológico además de indicar una especialización refleja el conjunto de condiciones en las que vive y se perpetúa una población determinada.

Nicho ecológico se refiere al papel que juega un organismo dentro de la comunidad biótica. Por ejemplo ¿A qué organismo sirve de alimento, de que se alimenta? ¿Qué minerales extrae del ambiente, cuáles retorna? ¿Es un productor o un consumidor?

Las respuestas a estas preguntas ayudan a definir el nicho que ocupa un organismo. El lugar de la especie en una comunidad en relación con otras especies, es su nicho. Nicho es entonces, un término que expresa la especialización de la población de una cierta especie, dentro de una comunidad.

Volviendo a la analogía de la “dirección” y la “profesión” si deseáramos conocer a una determinada persona de una comunidad humana, se necesita saber antes que todo su dirección, esto es, el lugar donde vive, pero para conocerla realmente, hay que saber algo más que el vecindario donde vive y trabaja. Se quiere saber más, ocupación, intereses y del papel que desempeña en la vida general de su localidad. Esto se aplica también al estudio de los organismos; indagar su hábitat no es más que el comienzo. Para averiguar la posición del individuo en su comunidad natural, es necesario saber algo de las actividades que realiza, alimentación y fuentes de energía, y también de su velocidad de metabolismo y desarrollo, de su influencia sobre otros organismos con los que entra en contacto, y en fin, de la medida en que modifica o es capaz de modificar funciones importantes en el ecosistema.

El término ecológico “nicho” y el término genético “fenotipo” son conceptos paralelos, por cuanto ambos comprenden muchos atributos, ambos incluyen algunas de las mismas mediciones o todas y ambos son muy útiles para verificar diferencias entre individuos y especies. Así, pues, los nichos de especies similares asociadas juntas en el mismo hábitat pueden compararse con precisión si la comparación sólo implica unas pocas mediciones funcionalmente significativas.

Las mediciones de los rasgos morfológicos de plantas y animales pueden utilizarse a menudo como índice de comparación de los nichos, por ejemplo el largo y el ancho del pico de los pájaros (el pico refleja la clase de alimento que el ave come) constituyen un índice de la “amplitud del nicho”. En estudios realizados con aves, el coeficiente de variación del ancho del pico resultó ser mayor en las poblaciones isleñas de sus especies de aves que en las poblaciones del continente, en correspondencia con el nicho más ancho (mayor variedad de hábitat ocupado y de alimento comido) en las islas.

Otra aplicación del concepto de nicho se relaciona con la abundancia de las especies, los tipos de abundancia de las especies dentro de niveles tróficos, grupos taxonómicos (aves, insectos, y otros) y comunidades enteras informan en cuanto al carácter de relaciones de nichos de especies estrechamente asociadas ecológicamente en el mismo macrohábitat.

Muchos autores explican la manera que las especies de una comunidad se “reparten” el espacio disponible del nicho o “hipervolumen” a través de gráficos, puesto que se ajustan a una distribución de abundancia de especies. Si la especie más abundante es dos veces más numerosa que la especie que le sigue en abundancia, la que tiene a su vez una densidad doble de la tercera, el resultado, al consignar en una escala logarítmica el número de individuos en la ordenada, frente al orden de la densidad de las especies (de la más abundante a la menos abundante) en la abscisa (como puede verse en la Figura 1).

De acuerdo con lo anterior se puede inferir que la primera especie ocupa la mitad del espacio disponible del nicho la segunda mitad del espacio restante (25% del total) y así sucesivamente. Por otra parte, si el espacio del nicho está dividido al azar, en segmentos contiguos que no se recubren, se obtendría una curva totalmente distinta. Estas dos posibilidades representan lo que parecen ser extremos, mientras que la mayoría de las distribuciones naturales muestran algún tipo de curva

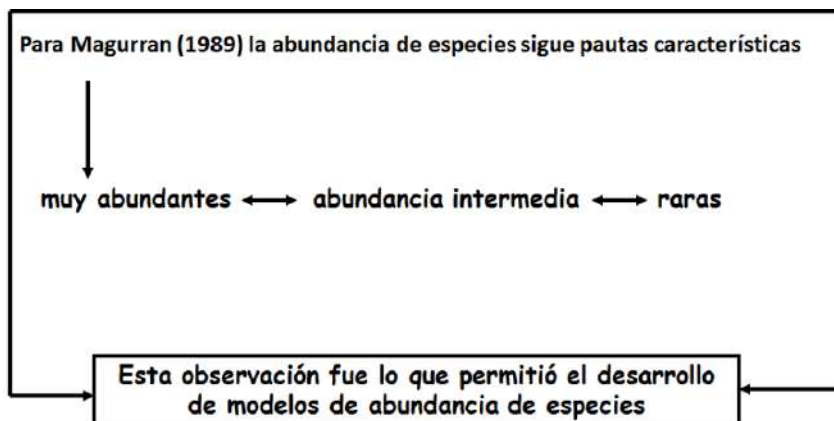
sigmoidea intermedia, o que sugiere un tipo más complejo de diferenciación y coincidencia parcial de los nichos.

### ***Representación gráfica de la diversidad de especies en una comunidad biológica***

Las curvas de abundancia relativa juegan un importante rol en la gestión del mantenimiento de la diversidad biológica, por lo que ello marca pautas para los administradores de áreas protegidas o bosques naturales.

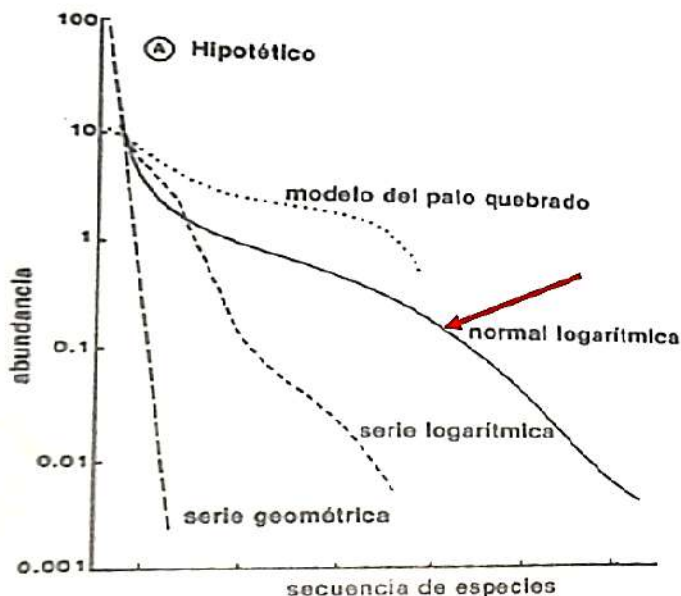
Cuando se construyen gráficos de abundancia relativa, es necesario realizar tres preguntas claves, a saber: 1. ¿Cambia la forma de la curva?; 2. ¿Es diferente la cola?; 3. ¿Ha cambiado el orden de las especies?

En el examen de un grupo de especies todas pueden ser comunes.



**Figura 5.** Diagrama de las pautas que sigue la abundancia de especies, según Magurran (1989).

Aunque los datos de abundancia de especies se describen mediante una o más distribuciones (Pielou, 1975), la diversidad es comúnmente examinada en relación a cuatro modelos principales.



**Figura 6.** Modelos de abundancia de especies según Magurran (1989). Fuente: Magurran (1989)

De acuerdo con la figura 6, cada modelo tiene una forma característica de gráfico cartesiano de rango/abundancia (Whittaker, 1972). La serie geométrica aparece como una línea recta con pronunciado gradiente. Igualmente la serie logarítmica también tiene un gradiente pronunciado, pero aquí la curva es solo aproximadamente lineal. De acuerdo con Magurran (1989), con mucho la curva más plana es la producida por el modelo del palo quebrado. Entre la serie logarítmica y el modelo del palo quebrado se encuentra la normal logarítmica con su curva sigmoidea. Aunque este método de representación es utilizado ampliamente en los estudios de diversidad, la inspección de representaciones de rango/abundancia no constituye una guía mecánica y segura que proporcione el modelo que mejor describe los datos.

### 3.6 Estructura de la comunidad o cadena de alimentos

Como todos sabemos, a medida que el ecosistema se va desarrollando se operan cambios sutiles en el modelo de red de las cadenas de alimentos. La forma en que los organismos están enlazados unos con otros a través del alimento suele ser muy simple y lineal en las etapas muy tempranas de sucesión. Por otra parte, la utilización heterotrófica

de la producción neta tiende a producirse de modo predominante por la vía de las cadenas de alimentos de pasto, esto es, de las sucesiones de planta, herbívoro y carnívoro. En contraste con esto, las cadenas de alimentos se convierten en tejidos complejos en las etapas maduras, con el grueso de la corriente de energía biológica siguiendo vías de detritus. Recordar aquí ahora que en esta vía, la cadena va de la materia orgánica muerta (como puede ser el humus en los bosques) al interior de microorganismos y luego a los organismos que se alimentan de detritus (detritívoros) y sus depredadores.

### ***Diversidad y sucesión***

La sucesión ecológica, o el desarrollo del ecosistema pueden definirse en términos de los tres parámetros siguientes:

1. Es un proceso ordenado de desarrollo de la comunidad, que comprende cambios en la estructura de la especie y en los procesos de aquélla, con el tiempo; es razonablemente orientado y, por consiguiente, predecible.
2. Resulta de la modificación del medio físico por la comunidad, esto es: la sucesión está controlada por la comunidad, pese a que el medio físico condicione el tipo y la velocidad del cambio y ponga a menudo límites a la posibilidad del desarrollo.
3. Culmina en un ecosistema estabilizado en el que se mantienen, por unidad de corriente de energía disponible, un grado máximo de biomasa (o de alto contenido de información) y de función simbiótica entre organismos.

Se define la sucesión conjunta de comunidades que se sustituyen una a otra en un área determinada como *sere*; en tanto que las comunidades relativamente transitorias se designan diversamente como etapas serales (*Periodos entre los cuales un ecosistema que sufre disturbios naturales (ejemplos: erupciones volcánicas, terremotos, deslaves, huracanes) atraviesa para alcanzar nuevamente su estado de equilibrio o clímax, mediante una serie de eventos fisiológicos típicos de cada uno de ellos*)(Sinónimo: *sere*), etapas de desarrollo o etapas de exploración, y el sistema estabilizado final se designa como clímax. La sustitución de las especies en el *sere* tiene lugar porque las poblaciones tienden a modificar el medio físico, creando condiciones favorables para otras poblaciones, hasta que se haya logrado un equilibrio entre las bióticas y las abióticas.

La sucesión es un caso especial de la dinámica de la vegetación y se ha definido como "una alteración progresiva en la estructura y la composición específica de la vegetación", proceso ordenado de cambios en la vegetación (estructura y composición de especies).

La primera regularidad de la sucesión es el aumento que generalmente experimenta la biomasa total; a medida que avanza, una misma biomasa se hace más económica de mantener porque su metabolismo medio descende. Igualmente, la relación entre la producción primaria y la biomasa disminuye, aumenta la altura de la vegetación. La fase final tiene lugar cuando la producción primaria bruta equilibra exactamente a la respiración total que se expresa en una disminución de la tasa de renovación (cociente producción/biomasa), el ecosistema se frena a sí mismo. La sucesión afecta mucho al ciclo de nutrientes.

El número de especies aumenta (diversidad) representando una secuencia de los procesos de selección; cada especie muestra una adaptación a las características propias de la etapa de la sucesión y el ambiente en que se desarrolla. Las etapas iniciales que pueden comportar la colonización de lo que se llama un espacio vacío, comprenden siempre una proporción elevada de especies dotadas de fáciles medios de dispersión. Sería el caso de plantas que producen muchas semillas livianas transportadas por el viento, con una alta tasa de multiplicación aumentando rápidamente la importancia numérica de sus poblaciones hasta quedar frenadas por su propia densidad.

En etapas avanzadas en cambio, con un ambiente más previsible, las plantas dejarían menos descendientes, ya que se trata de mantener una población semejante a sí misma, y no de ocupar rápidamente un nuevo espacio. Asimismo la protección de los descendientes es asegurada por gran cantidad de reservas, ayuda de los padres.

Tal vez la más controvertida de las tendencias de la sucesión es la que se refiere a la diversidad.

La diversidad de especies, que se expresa como la razón de especie y número o la de especie y área, tiende a aumentar durante las etapas tempranas del desarrollo de la comunidad. Si bien un aumento en la diversidad de las especies juntamente con un predominio todo por una especie o un pequeño grupo de especies (esto es, uniformidad aumentada o redundancia reducida) puede aceptarse como probabilidad general durante la sucesión, hay otros cambios de la comunidad que actuarán acaso contra esta tendencia. En efecto, el

aumento del tamaño de los organismos, el aumento de la duración y la complejidad de la historia biológica, así como el aumento de la competición entre especies, que puede traducirse en la exclusión competitiva de alguna de ellas, todo esto son tendencias susceptibles de reducir el número de especies que pueden vivir en un área.

En la etapa de floración (o estadio juvenil) los organismos propenden a ser pequeños y a tener vidas biológicas sencillas y velocidades rápidas de reproducción. Los cambios de tamaño parecen ser una consecuencia del paso de los elementos nutritivos de orgánicos a inorgánicos, o una adaptación al mismo. En un medio rico en minerales y elementos nutritivos, el tamaño pequeño presenta una ventaja selectiva, especialmente para los autótrofos, a causa de la razón aumentada de superficie y volumen. Sin embargo, a medida que el ecosistema se desarrolla, los elementos nutritivos inorgánicos suelen estar cada vez más ligados a la biomasa (o sea, que propenden a hacerse intrabióticos), de modo que la ventaja selectiva pasa a organismos mayores (ya sea a individuos mayores de la misma especie o a especies mayores o a ambas cosas a la vez), que poseen capacidades mayores de almacenamiento y vidas biológicas más complejas. Están adaptados, en esta forma, a aprovechar aportaciones estacionales periódicos de elementos nutritivos u otros recursos.

### ***Los tipos de sucesión: primaria y secundaria***

Si el desarrollo empieza en un área que no ha sido ocupada previamente por una comunidad (o cuando el nuevo terreno no ha sufrido su influencia, como por ejemplo, una roca o una superficie de arena de exposición reciente, o una corriente de lava, el proceso se designa como ***sucesión primaria***.

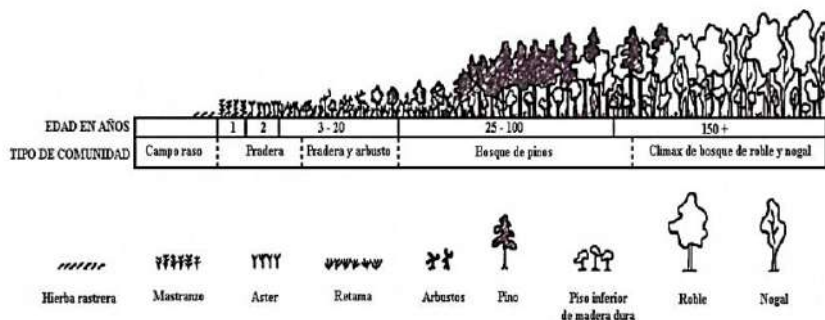
Si el desarrollo de la comunidad tiene lugar en un área de la que se eliminó otra comunidad (como una tierra de cultivo abandonada o un bosque talado), el proceso se designa apropiadamente como ***sucesión secundaria***.

La sucesión secundaria suele ser más rápida, porque algunos organismos o sus diseminulos están ya presentes, y el territorio previamente ocupado es más receptivo al desarrollo de la comunidad que las áreas estériles. Algunos autores refieren que en los casos que la vegetación de una zona ha sido eliminada de forma tal o parcial, pero conservándose un suelo bien desarrollado y un buen número de semillas y esporas, la secuencia que se produce entonces también se le



conoce como sucesión secundaria. La pérdida de los árboles de una localidad a consecuencia de enfermedades, vientos violentos, incendios o talas que pueden conducir a una sucesión secundaria. La sucesión primaria tiende a empezar a un nivel inferior de productividad de lo que es el caso en la sucesión secundaria (ver figura 7).

Un caso de sucesión es el de la sucesión en las dunas. La sucesión en las dunas de arenas primitivas se ve a menudo detenida, cuando el viento amontona arena sobre las plantas y la duna empieza a moverse, cubriendo a su paso la vegetación por completo. Tenemos en esto un ejemplo del efecto de detención o regresión de trastornos “alogénicos”. Finalmente, sin embargo, a medida que la duna va quedando desplazada tierra adentro, se estabiliza, y las hierbas y los árboles iniciales vuelven a establecerse. Sirviéndose de métodos modernos de fechado por el carbono. Hay autores que han planteado la necesidad de aproximadamente mil años para alcanzar en las dunas del Lago Michigan un clímax de bosque. (Compárese esto con el ejemplo de 200 años del desarrollo secundario que se ve en la Figura 2). Señalan asimismo estos autores, que un bosque de haya y arce sólo puede conseguirse en lugares húmedos, y que un bosque de roble podrá constituir la etapa final en las pendientes más elevadas o más expuestas.



**Figura 7.** Sucesión secundaria en la región de Piedmont, del sur de Estados Unidos de Norteamérica. Los principales dominantes vegetales del ser de la tierra alta, que sigue al abandono de la tierra de cultivo (algodón, maíz, otros). Fuente: González y Sotolongo (2003).

### ***Perturbaciones que modifican la sucesión***

En cada unidad geográfica, en cada paisaje, se encuentra un número variable de comunidades, la separación de los componentes alfa, beta

y gamma puede ser de gran utilidad, principalmente para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas.

Las actividades humanas han sido motivo de estudios recientes relacionados con la composición y distribución de las comunidades vegetales, así la importancia del uso de las técnicas de análisis multivariado en los estudios fitosociológicos estriba en que permiten detectar los factores ambientales responsables del cambio en la estructura y distribución de la vegetación.

Los disturbios antropogénicos pueden contribuir a regular la dinámica de la regeneración, la estructura y composición de los bosques tropicales. Estos desórdenes pueden combinar muchos factores y afectar fuertemente la estructura y calidad de las especies tolerantes de sombra.

Existen diferencias entre las perturbaciones naturales y las inducidas por el hombre, otros autores añaden que éstas eliminan organismos y abren espacios que pueden ser colonizados por individuos de la misma o diferente especie.

Una perturbación, es un suceso discreto en el tiempo (puntual, no habitual) que altera la estructura de los ecosistemas, de las comunidades o de las poblaciones y cambia los recursos, la disponibilidad de hábitats aptos y el medio físico.

Los diferentes tipos de bosque, son resultante de la acción de los factores ambientales sobre el conjunto de interacción de las especies que lo cohabitan en un espacio continuo. El dinamismo ambiental en la formación del paisaje tropical y la estructura del bosque son procesos dependientes de la escala de observación.

Las especies indicadoras de calidad ambiental se usan para evaluar los impactos que sufren los ecosistemas a causa de las actividades antropogénicas. Combinar el uso de estas especies, junto con otras herramientas de evaluación podría mejorar la efectividad con la que se perciben y cuantifican los cambios en la biodiversidad debidos a las perturbaciones originadas por las actividades humanas.

Para analizar los efectos de las perturbaciones sobre la estructura de un bosque, se pueden considerar variables de respuesta o dependientes, como la riqueza de especies (número de especies presente por unidad de muestreo); la dominancia (D) (valor del índice de Simpson); el área basal; el número máximo de individuos de la

especie más abundante; el número de individuos total (por unidad de muestreo).

Por otra parte como fuente de disturbio o variable independiente se pueden considerar: la tala selectiva; la extracción de leña y Productos Forestales no Madereros (PFNM); los claros por efecto del viento y caída de árboles; la afectación total por caminos y la distancia (distancia en metros desde el centro de las parcelas a las actividades humanas: viviendas, instalaciones turísticas, senderos ecoturísticos, caminos).

Para el caso de las variables independientes deben ser consideradas de manera ordinal desde:

1. sin disturbio
2. disturbio leve
3. disturbio moderado
4. disturbio alto.

En la medida que aumenta el número, mayor será la intensidad de los niveles del disturbio.

Para describir las relaciones entre estas variables tenidas en cuenta se puede realizar un Análisis de Componentes Principales (ACP), técnica de ordenación de la información ampliamente utilizada en estudios ecológicos. Mediante combinaciones lineales de las variables originales, el ACP identifica y extrae factores ortogonales (independientes), latentes en el espacio multidimensional estudiado, que cabe considerar como descriptores más sencillos de los gradientes estructurales del hábitat. Esta aproximación se puede orientar al estudio inicial de la variabilidad ambiental de las unidades de censo, y en este sentido cabe considerarla como una técnica de ordenación indirecta que permite analizar y/o modelar posteriormente la respuesta biológica de interés ante los factores extraídos por el análisis.

Estos estadísticos serán presentados en el próximo capítulo.

### **3.7 Clases de acción recíproca entre dos especies**

En teoría, según han planteado González y Sotolongo (2003), citando a Odum (1986), las poblaciones de dos especies pueden actuar entre sí en formas básicas correspondientes a las combinaciones de neutralidad (representada por un 0), de acción positiva (representada por +), o acción negativa (representada por -). Ellas dan lugar a nueve acciones recíprocas importantes. Estas son como sigue:

1. Neutralismo, en el que ninguna de las dos poblaciones es afectada por su asociación con la otra (0-0)
2. Cohibición mutua por competición, en que las dos poblaciones se cohiben activamente una a otra (- -)
3. Competición por el uso de los recursos, en el que cada población afecta perjudicialmente a la otra en la lucha por recursos a breve plazo (- -)
4. Amensalismo, en que una de las poblaciones es cohibida, en tanto que la otra no se ve afectada (- 0)
5. Parasitismo, en que una de las poblaciones afecta a la otra mediante un ataque directo, tomando de esta lo que necesita para su crecimiento y desarrollo (+ -)
6. Depredación, en que una de las poblaciones afecta a la otra mediante un ataque directo, (+ -)
7. Comensalismo, en que una de las poblaciones resulta beneficiada, pero sin que la otra se vea afectada (+ 0)
8. Cooperación, en la que las dos poblaciones se benefician de la asociación, pero siendo las relaciones, con todo, obligatorias (+ +)
9. Mutualismo, en que el desarrollo y la supervivencia de las dos poblaciones se benefician, no pudiendo subsistir ninguna, en condiciones naturales, sin la otra (+ +).

En términos de desarrollo y supervivencia de las poblaciones, estas acciones recíprocas implican añadir términos positivos, negativos o 0 a la ecuación básica de crecimiento de la población.

Todas estas acciones recíprocas suelen ocurrir en una comunidad corriente, por ejemplo en un bosque) y son fáciles de identificar y estudiar, cuando menos cualitativamente, inclusive en comunidades complejas. En relación con una pareja dada de especies, la clase de la acción recíproca podrá acaso cambiar bajo condiciones distintas o en etapas sucesivas de sus ciclos vitales. Odum (1986) refiere, por ejemplo, dos especies podrán mostrar tal vez parasitismo en un momento de su vida, comensalismo en otro, y permanecer totalmente neutrales en otro. Las comunidades simplificadas y los experimentos de laboratorio proporcionan maneras de separar y estudiar las diversas acciones recíprocas cuantitativamente. Por otra parte, unos modelos deductivos matemáticos, derivados de tales estudios, nos permiten analizar factores que normalmente no suelen presentarse aislados.

Posteriormente Odum (1986) resume que en términos de la descripción conjunta del ecosistema, los nueve tipos de acción pueden reducirse a dos tipos generales, a saber, las interacciones negativas y las interacciones positivas. Con respecto a estas categorías, dos principios merecen destacarse especialmente, esto es:

1. *En la evolución y el desarrollo de los ecosistemas, las interacciones negativas tienden a reducirse al grado mínimo a favor de la simbiosis positiva, que refuerza la supervivencia de las especies que actúan entre sí.*
2. *Las asociaciones recientes o nuevas tienen más posibilidades de desarrollar coacciones negativas raras que las asociaciones más antiguas.*

El comportamiento de estas interacciones ha sido explicado por Odum (1986), citado por González y Sotolongo (2003), con la utilización de ejemplos conocidos en el mundo o en la actividad forestal. Estos autores plantearon que una situación familiar es la acción de una población que afecta los índices de crecimiento o mortalidad de otra. Así por ejemplo, los miembros de una población podrán acaso devorar a los de otra, competir con ellos por alimentos (como lo podrían hacer dos plantas en el suelo por sus nutrientes), excretar desechos nocivos, o interferir en cualquier otra forma con el desarrollo de otra población. E inversamente, las poblaciones podrán ayudarse mutuamente, siendo la acción en un solo sentido o en ambas direcciones.

Esta clase de acciones entre especies se dividen en diversas categorías perfectamente definidas. De esta manera indicó Odum (1986) teóricamente, las especies que tienen necesidades similares no pueden vivir juntas, porque es probable que se establezca una fuerte competencia que obligará a una de las especies abandonarlo.

Por otra parte, cuando dos especies de poblaciones que actúan una sobre otra ejercen efectos beneficiosos una sobre la otra, en lugar de efectos perjudiciales, entonces se añade a las ecuaciones de crecimiento un término positivo.

Si los efectos beneficiosos de la otra población (el término positivo en la ecuación) son necesarios para el desarrollo y la supervivencia de ambas poblaciones, la relación se designa como mutualismo. Si, en cambio, los efectos beneficiosos sólo aumentan el volumen o el índice de crecimiento de la población pero no son necesarios para el desarrollo y la supervivencia, entonces la relación se clasifica bajo la

denominación de cooperación o como señala Odum proto-cooperación, ya que la cooperación indicada no es el resultado del razonamiento consciente o “inteligente” entre seres humanos individuales, es probable que sea preferible emplear este segundo término. En ambos casos, los resultados son similares, esto es, el crecimiento de cualquiera de las dos poblaciones es inferior, o cero, en ausencia de la otra. Si se alcanza un nivel de equilibrio, las dos poblaciones viven juntas de modo estable, generalmente en una proporción fija.

Otro aspecto interesante es que se utilizó el término “dañino” al describir las interacciones negativas entre poblaciones. En efecto, la competencia y la depredación reducen el índice de crecimiento de la población afectada, pero esto no significa que la relación sea dañina desde el punto de vista de la supervivencia a largo plazo o de la evolución. El autor considera que las acciones recíprocas negativas pueden aumentar el índice de la selección natural, traduciéndose en nueva adaptación. Es conocido que los animales rapaces y los parásitos son beneficiosos para las poblaciones a las que le falta autorregulación, porque contribuyen a prevenir la sobrepoblación susceptible de traducirse en autodestrucción.

### ***Acciones recíprocas negativas: competencia entre especies***

De acuerdo con Begon, Harper y Townsend (1995) la competencia es una interacción entre individuos provocada por la necesidad común de un recurso limitado y conducente a la reducción de la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de los individuos competidores, mientras que de acuerdo con Odum (1988) en el sentido más amplio, la competencia se refiere a la acción recíproca entre dos organismos que están empeñados en conseguir la misma cosa. La competencia entre especies es toda acción recíproca entre dos o más poblaciones de especies que perjudican su crecimiento y su supervivencia. La tendencia a la competencia en el sentido de producir una separación ecológica de especies emparentadas de cerca o en alguna otra forma similar se designa como el principio de exclusión competitiva, el cual se verá más adelante.

En la mayoría de los casos expresa Odum (1986), el término “competición” o “competencia”, se utiliza con referencia a situaciones en las que las influencias negativas se deben a una escasez de recursos utilizados por ambas especies. Esto hace que las interferencias recíprocas más directas, como la depredación mutua o la secreción de sustancias dañinas, deban clasificarse en otra categoría, pese a que no

exista término generalmente aceptado alguno para estos tipos de acciones recíprocas. En este punto puede ser útil subrayar un aspecto de la definición de la competencia que tiene un significado fundamental. De acuerdo con Begon, Harper y Townsend (1995), la competencia se produce cuando dos o más organismos obtienen sus recursos de una fuente que resulta insuficiente para todos ellos. La competencia solo puede ocurrir si un recurso se encuentra en cantidad limitada.

En otras palabras, dos especies con recursos muy similares no se hallarán en competencia si los recursos de que disponen son superabundantes. Un ejemplo muy forestal que ilustra este significado fundamental de que hablan estos autores lo es, que cuando se establece una plantación forestal, después de haber sido preparado el sitio no habrá competencia entre esas plantas en su etapa inicial. Normalmente ese espaciamiento inicial determina una densidad baja. Pero al desarrollarse los individuos de esa plantación van creciendo sus copas y el espacio vital de cada uno de ellos también aumenta, hasta un punto tal que se provoca la competencia, sea entre sus sistemas radicales por el agua del suelo o sus nutrientes, sea por la luz cuando comienzan a toparse sus copas.

En los marcos de las observaciones anteriores el propio Odum (1986) prefiere dejar el término general y utilizar un adjetivo para cuando se quiere dar un significado más restringido. Por ejemplo, se podría hablar de competición en relación con el recurso, de competición antibiótica, o de competición por la luz. Continúa aclarando que la interacción competitiva podrá comprender el espacio, alimentos o sustancias nutritivas, luz, la acción de materiales de desecho, depredación mutua, exposición a carnívoros, enfermedades, entre otros, así como muchas otras clases de acciones mutuas.

En tal sentido los resultados de la competencia revisten el mayor interés y han sido muy estudiados, como uno de los mecanismos de la selección natural. La competición entre especies, puede traducirse en ajustes de equilibrio por parte de dos especies, o podrá conducir a que una especie sustituya a otra o la obligue a ocupar otro espacio o a servirse de otro alimento, sea el objeto de la competición el que sea.

Se ha observado con frecuencia que los organismos emparentados muy de cerca, con hábitos o formas de vida similares, no se encuentran en los mismos lugares, y si lo hacen, se sirven de

alimentos distintos, se muestran activos en otros momentos, u ocupan, en alguna otra forma, un nicho diferente.

Cuando a nicho ecológico se refiere, éste comprende no sólo el espacio físico ocupado por un organismo, sino también el lugar que ocupa en la comunidad, incluida su fuente de energía, su período de actividad, etc. No existen dos especies por supuesto, que tengan exactamente el mismo nicho y sean diferentes, sino que las especies, sobre todo si están emparentadas de cerca (y poseen en consecuencia características morfológica y fisiológica similares), son a menudo tan parecidas que sus necesidades en materia de nicho son virtualmente las mismas. La explicación de la separación ecológica ampliamente observada de especies estrechamente relacionadas (o similares en alguna otra forma) se ha venido a conocer como el principio de exclusión competitiva o principio de Gause.

Para comprender la esencia de la competencia y el por qué se dice que es una interacción donde los individuos competidores suelen perjudicarse mutuamente (relación - -), resulta muy esclarecedor lo que expusieron Begon, Harper y Townsend (1995) sobre la interacción intraespecífica en una comunidad hipotética simple con el ejemplo de los saltamontes, a saber: “Consideremos una población próspera de saltamontes (todos de la misma especie) que vive sobre un campo de gramíneas (también de una sola especie). Para poder vivir, los saltamontes deben consumir hierba para conseguir energía y materia con que construir su cuerpo. Pero en el proceso de encontrar y consumir alimento utilizan también energía y se exponen al peligro que suponen los depredadores. Cada saltamontes se encontrará frecuentemente en un lugar del campo en que había existido previamente una brizna de hierba es decir, antes de que otro saltamontes la comiera. Siempre que sucede esto, el saltamontes debe continuar buscando; debe gastar más energía y correr un riesgo mayor antes de poder comer. Y esto ocurrirá con mayor frecuencia cuantos más saltamontes se encuentren en el campo, compitiendo por la comida. Pero un aumento del gasto de energía, un mayor riesgo de mortalidad y una menor tasa de ingestión de alimentos reducirán las posibilidades de supervivencia del saltamontes; además, el mayor gasto de energía y la menor ingestión de alimentos pueden hacer que el individuo tenga menos energía disponible para su desarrollo y para la reproducción. Así, puesto que la supervivencia y la reproducción determinan la contribución de un saltamontes a la siguiente generación, cuantos más competidores intraespecíficos por el alimento



tenga un saltamontes, tanto menor será dicha contribución por su parte”.

Pero en otros muchos casos la competencia según Begon, Harper y Townsend (1995) toma otra forma conocida como *interferencia*. Los individuos interaccionan aquí directamente unos con otros, y un individuo impedirá realmente a otro que ocupe una porción del hábitat y por tanto que explote los recursos que se hallan en él. En este caso se encuentra, por ejemplo los animales móviles que defienden un territorio: el resultado es a menudo que el propio territorio se convierte en un recurso. Esto ocurre también entre las plantas que con frecuencia compiten a través del crecimiento de un individuo por encima del otro. También ellos señalan que hay una contribución proporcional, lo que quiere decir que el competidor fuerte puede realizar una contribución proporcional superior cuando existe una intensa competencia y por último señalan otro rasgo que es su efecto probable sobre cualquier individuo que es mayor cuanto más elevado es el número de competidores y por ello se dice que los efectos de la competencia intraespecífica dependen de la densidad.

La competencia interespecífica ha sido muy estudiada en plantas, al natural, y se cree de modo muy general que constituye un factor importante en la producción de una sucesión de especies.

Finalmente para resumir los estudios relativos a la competencia se presentan tres modelos:

1. **Competición imperfecta:** en la que los efectos entre las especies son menores que los del interior de cada una de ellas; la competición interespecífica constituye un factor limitante, pero no hasta el extremo de eliminación completa de una de las especies; este modelo puede ilustrarse con el ejemplo clásico de la competencia por la luz entre los árboles en el bosque del mismo estrato, en las que cada uno lucha por crecer en altura en búsqueda de la misma;
2. **Competición perfecta:** como en los modelos inalterados de Gause o de Lotka Volterra, los que una de las especies es invariablemente eliminada del nicho por un proceso gradual, a medida que se produce hacinamiento. Este modelo puede ilustrarse por la eliminación que sufre *Pinus caribaea* como cualquier otro pino en general en sitios al ser invadido por una especie latifolia como ocurre en los bosques de galería en las márgenes de los ríos de los pinares;

3. **Competición hiperperfecta:** en la que los efectos depresores son grandes e inmediatamente eficaces, como en la producción de antibióticos. Tal caso de interferencia directa o competición “exagerada” entre las plantas lo veremos más adelante.

Esta competencia o competición imperfecta tiene dos ángulos de análisis los efectos perjudiciales o los efectos favorables.

**Efectos perjudiciales.** Uno de los ejemplos donde puede observarse las relaciones de competición clásicamente forestal es en el crecimiento en anillos de las coníferas.

**Efectos favorables.** Es indudable que la agrupación de los individuos producto del aumento del número de ellos produce una serie de condiciones favorables para su desarrollo. Un individuo aislado o una simple pareja de organismos no pueden acoplarse al ambiente tan favorablemente como si se trata de un grupo. Un aumento moderado en la abundancia de una planta o de un animal puede proporcionar protección frente a los enemigos y a los agentes físicos del ambiente, puede acelerar la reproducción y favorecer la supervivencia.

Los animales y vegetales que forman grupos se protegen a menudo mutuamente frente a las acciones desfavorables del ambiente, aún sin poseer ningún tipo de organización grupal. En una densa acumulación de árboles puede conservarse un grado más elevado de la humedad y existe una mayor resistencia a la erosión del viento y del agua que si los árboles creciesen espaciados. Además favorece la acumulación de hojas que caen, con el consiguiente aumento de humus y humedad del suelo.

El principio de la exclusión competitiva según Begon, Harper y Townsend (1995), citados por González y Sotolongo (2003), se puede ver bien en el caso en que un competidor interespecífico fuerte elimina invariablemente por competencia a un competidor interespecífico débil.

Señalaron estos autores que esta situación se puede explicar mejor desde el punto de vista de la teoría de los nichos. Recordemos, que el nicho de una especie en ausencia de competidores de otras especies es su nicho fundamental (definido por la combinación de condiciones y recursos que permite que la especie mantenga una población viable). Pero en presencia de competidores, la especie puede verse limitada a un nicho efectivo, cuya naturaleza exacta está determinada por el tipo de especies competidoras presentes en él.

Lo anteriormente planteado quiere decir que esta competencia reduce la fecundidad y la supervivencia, y pueden existir partes del nicho fundamental de una especie en las que, como resultado de la competencia interespecífica, la especie ya no pueda sobrevivir y reproducirse con éxito. Estas partes de su nicho fundamental faltan en su nicho efectivo. Estas partes de su nicho fundamental faltan en su nicho efectivo. Estos autores posteriormente refieren que el competidor interespecífico débil carece de un nicho efectivo cuando se halla en competencia con el competidor fuerte.

El “principio de la exclusión competitiva” o “principio de Gause” ha sido definido por Begon, Harper y Townsend (1995) del siguiente modo: si dos *especies competidoras* coexisten en un ambiente estable, lo hacen como resultado de la diferenciación de los nichos, es decir, de la diferenciación de sus nichos efectivos. Sin embargo, si no existe dicha diferenciación, o si el hábitat la hace imposible, una de las especies competidoras eliminará o excluirá la otra. Así, la exclusión se produce cuando el nicho efectivo del competidor superior llena por completo aquellas partes del nicho fundamental del competidor inferior que se encuentran en el hábitat. Estos autores consideran este principio como ampliamente aceptado:

1. porque el peso de la evidencia se halla a su favor,
2. porque parece intuitivamente lógico,
3. porque existen razones teóricas para creer en él.

Pero siempre se darán casos en los que no puede ser establecido de modo absoluto; y existen otros muchos casos en los que simplemente no se aplica. En pocas palabras, indican ellos, la competencia interespecífica es un proceso que a menudo se halla asociado a una pauta particular (diferenciación de nichos); pero la pauta puede surgir a través de otros procesos, y el proceso no tiene necesariamente que conducir a la pauta.

### ***Interacciones negativas: depredación, parasitismo y antibiosis***

La depredación es el consumo de un organismo (la presa) por parte de otro organismo (el depredador), estando la presa viva cuando el depredador la ataca por primera vez. Ello excluye el detritivorismo, es decir, el consumo de materia orgánica muerta.

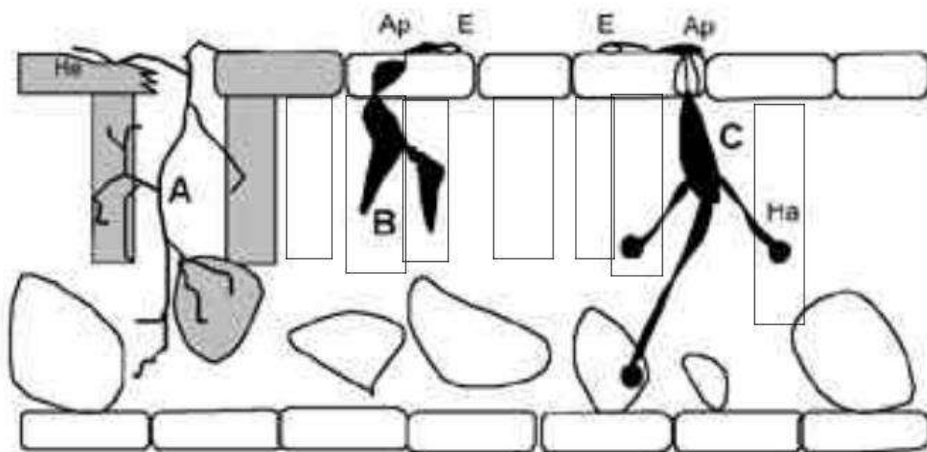
Como ya se ha dicho, la depredación y el parasitismo son ejemplos de acciones entre dos poblaciones, que se traducen en efectos negativos sobre el desarrollo y la supervivencia de una de ellas (recordar que se

expresaba con el término negativo en la ecuación de crecimiento de una de las poblaciones, de ahí su significado de interacción negativa.

De acuerdo con Odum (1986) un resultado similar se presenta cuando una de las poblaciones produce una sustancia perjudicial para una población competidora. El autor señala que el término de antibiosis suele utilizarse corrientemente para semejante acción recíproca, y el término de alelopatía (= perjudicial para ambos) se ha propuesto para designar la inhibición química por las plantas según Muller (1966) citado por Odum (1986).

En este caso la especie *Azadirachta indica* (Juss), es una planta alelopática que contiene la azadirachtina, una sustancia repelente de plagas y es de efecto sistémico, las plantas al absorber esa sustancia se vuelven inapetecibles para ciertos insectos, además, el Nim mata o repele el ataque de insectos en los cultivos, incluso altera su metabolismo (esterilización, órganos vitales atrofiados, pérdida de apetito, otros).

Otra de las acciones que se producen en la naturaleza es la reacción de incompatibilidad que establecen algunos grupos de plantas al ataque de patógenos como los hongos (figura 8). En primera instancia la planta produce una necrosis en la zona de contacto con el patógeno, impidiendo la infección al resto del organismo. En tanto que otros grupos de plantas no logran impedir la infección, a lo que se le ha nombrado reacción de compatibilidad.



**Figura 8.** Formas de invasión y nutrición de algunos hongos durante una interacción compatible. A- Penetración por heridas (He) de un hongo necrotrofo, el cual mata la célula hospedante antes de alimentarse. B- Hongo biotrofo intracelular con

penetración directa mediante un apresorio (Ap). C- Hongo biótrofo intercelular con penetración por estoma y utilización de haustorios (Ha) para la absorción de nutrimentos. Fuente: Madriz (2002).

Los patógenos son responsables de gran parte de la disminución en la producción agrícola en el trópico y su combate se realiza básicamente mediante métodos químicos. Sin embargo, las plantas también son capaces de reaccionar y defenderse por sí solas, utilizando una serie de mecanismos naturales para esto. Las interacciones planta-patógeno pueden presentar varios tipos de asociaciones, que dependen en gran parte del contenido genético de cada organismo. La resistencia inducida es una forma de defensa activa que involucra la expresión diferencial de genes y cambios metabólicos que ocurren como consecuencia de un proceso de reconocimiento específico entre la planta y el patógeno (Madriz, 2002).

La mejora genética de variedades de café ha conducido a la obtención de variedades resistentes a la roya del café (*Hemileia vastratix*), así las variedades de café Sarchimor 16-69 y Sarchimor 42-60, también la variedad Catimor, utilizadas en Ecuador.

### **Interacciones positivas: Comensalismo, cooperación y mutualismo**

Las asociaciones entre las poblaciones de dos especies, que se traducen en efectos positivos, están extraordinariamente extendidas y son tan importantes probablemente como la competencia, y el parasitismo, en cuanto afectan a la naturaleza de las poblaciones y las comunidades. Las interacciones positivas pueden considerarse en una serie evolutiva como sigue: comensalismo (una de las poblaciones beneficiada); protocooperación (ambas poblaciones beneficiadas), y mutualismo (las dos poblaciones se benefician y se han hecho totalmente dependientes una de otra).

A decir de Odum (1986), ha sobrevenido una aceptación generalizada de la idea de Darwin de la “supervivencia de los mejor adaptados” como medio importante de producir la selección natural, lo cual ha dirigido la atención hacia los aspectos competitivos de la naturaleza. Como consecuencia de ello, cita este autor, que la importancia de la cooperación entre especies en la naturaleza ha sido tal vez subestimada y concluye, al menos, las interacciones positivas no han sido sometidas a tanto estudio cuantitativo como ha sido el caso de las negativas. Esto puede ser aceptado con excepción de los estudios de

las micorrizas, que como producen tantos beneficios han sido profusamente estudiadas. Finalmente plantea este autor, que en una ecuación equilibrada, parece razonable suponer que las relaciones negativas y positivas entre poblaciones tienden finalmente a equilibrarse mutuamente, si el ecosistema ha de alcanzar alguna clase de estabilidad.

El **comensalismo** representa un tipo simple de interacción positiva y constituye tal vez el primer paso hacia el desarrollo de relaciones beneficiosas (Odum, 1986). Otros autores plantearon que el comensalismo significa “juntos en la mesa” y agrega que el término se utiliza para describir la relación simbiótica en que un organismo consume el alimento no utilizado por otro. Entendiendo de esta manera como comensalismo: la interacción que se produce entre dos poblaciones donde una de ellas resultada beneficiada, sin que la otra obtenga ni beneficio, ni daño por ello (+ 0).

Otro ejemplo muy conocido de comensalismo son las epífitas. Las epífitas son plantas que crecen sobre otras plantas y difieren de las parásitas en que no obtienen ni agua ni alimento de la planta soporte, y de las lianas en que no tienen conexión alguna con el suelo.

Del caso anterior de interacción positiva, el comensalismo, no hay más que un pequeño paso hasta la situación en que ambos organismos sacan provecho de una asociación o de una acción recíproca de alguna clase, en cuyo caso tenemos entonces la “protooperación” o **cooperación**. Esta interacción es favorable a ambas, pero no es obligatoria.

Ya cuando la interacción es favorable a ambas y obligatoria llamándose: **mutualismo**.

Hay muchos ejemplos en los que se asocian organismos bien distintos, los que tienen más probabilidades de desarrollarse entre organismos de necesidades ampliamente distintas. Las bacterias que fijan el nitrógeno y las leguminosas es un ejemplo muy conocido de mutualismo.

Desde hace tiempo se conoce el hecho de que las raíces de la mayoría de las leguminosas producen nódulos en forma de agallas habitadas por bacterias (del género *Rhizobium*), las cuales fijan el nitrógeno atmosférico en compuestos orgánicos que finalmente benefician a las leguminosas. La leguminosa, a su vez, abastece a la bacteria de alimento, nutrimento y agua.

Las bacterias de las leguminosas tienen una importancia similar en la Silvicultura, ya que se ha demostrado que al plantar la leguminosa *Robinia pseudoacacia* con otros árboles constituye un método económicamente costeable para incrementar la producción de madera.

## Referencias bibliográficas

- Austin, P. (1987). Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio* 69: 35-45.
- Begon, M.; Harper, L. y Townsend, R. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell. Oxford.
- Caro, T. y O'Doherty G. (1999). On the use of surrogate species in conservation biology. *Cons. Biol.* 13: 805-814.
- Favreau, M.; Drew, A.; Hess, R.; Rubino, J.; Koch, H y Eschelbach, A. (2006). Recommendations for assessing the effectiveness of surrogate species approaches. *Biodiversity and Conservation* 15: 3949-3969.
- González, E. y Sotolongo, R. (2003). *Ecología Forestal*. La Habana: Félix Varela. 228 pp.
- Halffter, G. (1998). A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, (36): 3-17.
- Isasi-Catalá, E. (2011). Los Conceptos de Especies Indicadoras, Paraguas, Banderas y Claves: Su Uso y Abuso en Ecología de la Conservación. *Interciencia*; Jan, 36 (1): 31-38.
- Jongman, G.; Ter Braak, J. F., y Van Tongeren, R. (1995). Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge. En: McCune y Mefford, 1999. Multivariate analysis of ecological data. PcOrd-Version 4.17 MjM Software. Glenneden Beach, Oregon, USA.
- Kaufmann, R.; Graham, T.; Boyce Jr., A.; Moir, H.; Perry, L.; Reynolds, T.; Bassett, L.; Mehlhop, P.; Edminster, B.; Block, M. y Corn, S. (1994). An Ecological Basis for Ecosystem Management. Gen. Tech. Rep. Rm-246. Fort Collins, Co: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.

- Landres, P.; Verner, J. y Thomas, J. (1988). Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology* 2: 316-392.
- Madriz Ordeñaña, K. (2002). Mecanismos de defensa en las interacciones planta-patógeno.
- Matteucci, D.; Colma, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington D.C., USA. 168 p.
- Moreno, E. (2001). Métodos para Medir la Biodiversidad. M y T – Manuales y Tesis SEA, Zaragoza. vol.1, 83pp.
- Palmer, M. (2003). Ordination Methods for Ecologists. Disponible en: <http://www.carex.osuunx.ucc.okstate.edu>. Consulta julio de 2017.
- Pickett, A. y White, S. (1985). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, EE.UU., 472 pp.
- Sánchez, A. y López, L. (2003). Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74(1): 47-71.
- Sardinero, S. (2000). Classification and ordination of plant communities along an altitudinal gradient on the Presidential Range, New Hampshire, USA. *Plant Ecology* (148): 81- 103.
- Scatena, F. (2002). El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. En: Guariguata, M y Kattan, G. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, Costa Rica. 24-41 p.
- Ter Braak, F. y Prentice, C. (1988). A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18: 271-289.
- Whittaker, H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3):213-251.



## CAPÍTULO IV

### ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES

*“La naturaleza no es un lugar para visitar. Es el hogar”*

*Gary Sherman Snyder*

**Alfredo Jimenez González, Warner Ramírez Huila, Blanca Indacochea Ganchoso**

#### **Resumen**

En este capítulo se muestra el concepto de la comunidad biótica. Como parte de la diversidad biológica, se define la Rarefacción y como esta permite hacer comparaciones de números de especies entre comunidades. Las Funciones de acumulación como herramienta potencialmente útil en el análisis de la riqueza específica de muestras de diferente tamaño y los Modelos No Paramétricos. Los tipos de Estructuras de la vegetación forestal: Estructura vertical y Estructura horizontal. Los Modelos paramétricos y no paramétricos. Los Índices de abundancia proporcional, dominancia, de equidad, de similitud/disimilitud o distancia, con datos Cualitativos y Cuantitativos. La diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación, los Índices de reemplazo de especies y la Complementariedad.

**Palabras clave:** sitios, individuos, especie, índices de diversidad

### ECOLOGY OF THE COMMUNITIES

#### **Summary**

In this chapter the concept of the biotic community is shown. As part of the biological diversity, the Rarefaction is defined and how it allows comparisons of numbers of species between communities. The accumulation functions as a potentially useful tool in the analysis of the specific richness of samples of different sizes and non-parametric models. The types of forest vegetation structures: vertical structure and horizontal structure. Parametric and non-parametric models. The indices of proportional abundance, dominance, equity, similarity /

dissimilarity or distance, with qualitative and quantitative data. Beta diversity with classification and classification methods, species replacement rates and complementarity.

**Key words:** sites, individuals, species, diversity indexes

## Concepto

### 4.1 Diversidad biológica

#### *Índices de diversidad*

La diversidad de especies en un ecosistema está representada por tres escalas que se constituyen en los índices alfa, beta y gamma diversidad, a saber:

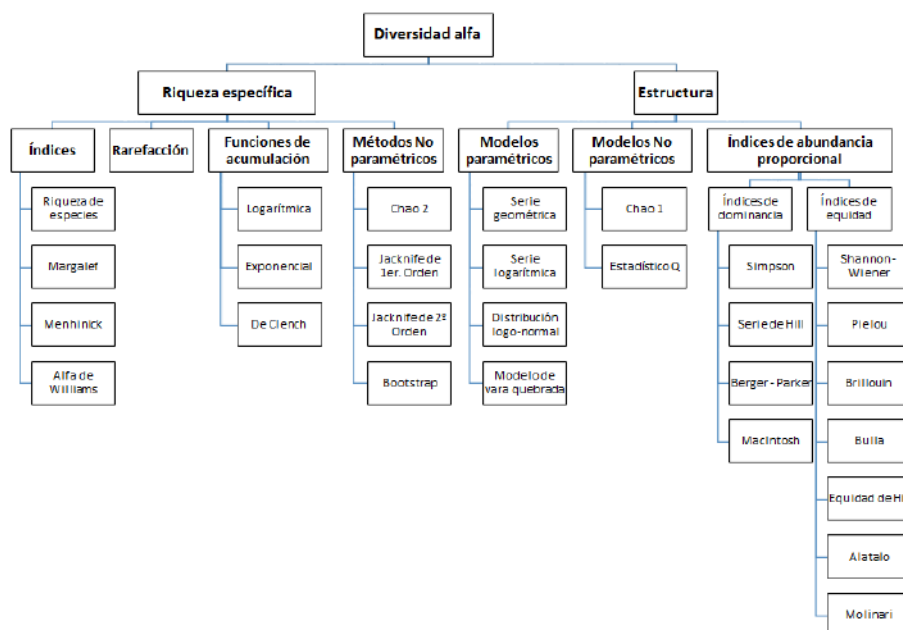
1. **Diversidad alfa ( $\alpha$ ):** la riqueza de especies de una comunidad particular a la que se considera homogénea.
2. **Diversidad beta ( $\beta$ ):** es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje.
3. **Diversidad gamma ( $\delta$ ):** es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta.

#### *Los componentes alfa, beta y gamma de la biodiversidad*

Los patrones de distribución de las especies son un tema central de la teoría ecológica, los cuales cobran una mayor relevancia en los bosques tropicales debido a su alta complejidad (Gentry 1988; He *et al.*, 1996; Condit *et al.*, 2000). La vegetación determinada de una zona, es el resultado proveniente de la interacción entre los factores ambientales, los procesos biológicos y un conjunto de especies que cohabitan un espacio continuo (Matteucci y Colma, 1982). La forma como se distribuyen los organismos en ese espacio geográfico es crucial, ya que permite inferir acerca del uso de los recursos por las especies y refleja el efecto de la adaptación a las condiciones del hábitat y/o de la limitación en dispersión sobre la estructura de las comunidades (Condit *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003).

Para monitorear el efecto de los cambios en el ambiente es necesario contar con información de la diversidad biológica en comunidades naturales y modificadas (diversidad alfa), (figura 9), y también de la tasa de cambio en la biodiversidad entre distintas comunidades

(diversidad beta), para conocer su contribución al nivel regional (diversidad gamma), y poder diseñar estrategias de conservación y llevar a cabo acciones concretas a escala local (Moreno, 2001).



**Figura 9.** Diversidad alfa representada por los índices de riqueza específica, según los criterios de Moreno (2001).

El estudio de la composición, estructura y dinámica de un bosque representa un paso inicial para su conocimiento, pues asociado a ese conocimiento puede ser construida una base teórica que sustente la conservación de los recursos genéticos, la conservación de áreas similares y la recuperación de estas, siendo el punto de partida para la adecuación de criterios y métodos de conservación y recuperación (Pinto Sobrinho *et al.*, 2009).

La estructura, composición y diversidad arbórea son características, a través de las cuales, se puede conocer el estado, la distribución actual, así como obtener información base para entender relaciones y modelar cambios futuros de tipos de bosques a escala de paisaje. Lo anterior, con el fin de obtener herramientas sobre su conservación y manejo (Matteucci y Colma 1982; Finegan *et al.*, 2001; Louman *et al.*, 2001; Moreno, 2001).

La diversidad beta es clave para entender que gradientes ambientales controlan la diversidad en las comunidades ecológicas (Moreno, 2001) y desde el punto de vista de la conservación tan importante como la diversidad alfa porque explica cómo se puede influenciar la diversidad a gran escala (Condit *et al.*, 2002).

La riqueza específica (S) es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas. La forma ideal de medir la riqueza específica es contar con un inventario completo que nos permita conocer el número total de especies (S) obtenido por un censo de la comunidad. Esto es posible únicamente para ciertos taxa bien conocidos y de manera puntual en tiempo y en espacio. La mayoría de las veces tenemos que recurrir a índices de riqueza específica obtenidos a partir de un muestreo de la comunidad.

### ***Riqueza específica (S)***

#### ***Índices***

Número total de especies obtenido por un censo de la comunidad.

### ***Índice de diversidad de Margalef***

$$D_{Mg} = \frac{S - 1}{\ln N}$$

Donde:

S = número de especies

N = número total de individuos

Transforma el número de especies por muestra a una proporción a la cual las especies son añadidas por expansión de la muestra. Supone que hay una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos  $S=kN$  donde k es constante (Magurran, 1989). Si esto no se mantiene, entonces el índice varía con el tamaño de muestra de forma desconocida. Usando  $S-1$ , en lugar de S, da  $D_{Mg} = 0$  cuando hay una sola especie.

En el cálculo de este índice, como cualquier otro que utilice logaritmos, es preciso notar que el resultado depende del tipo de logaritmo que se emplee.

### ***Índice de diversidad de Menhinick***

$$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

Al igual que el índice de Margalef, se basa en la relación entre el número de especies y el número total de individuos observados, que aumenta al aumentar el tamaño de la muestra.

### ***Alfa ( $\alpha$ ) de Williams***

$$S = \alpha \ln \frac{1 + N}{\alpha}$$

Se basa en el modelo de la serie logarítmica de distribución de la abundancia de especies. El valor de  $\alpha$  puede determinarse rigurosamente a partir de esta ecuación o puede leerse del diagrama de Williams.

Un aspecto importante a considerar es que el número de especies registradas depende fuertemente del tamaño de la muestra, de modo que si el esfuerzo de muestreo no es el mismo, la comparación de distintos valores de  $S$  no será válida a menos que se utilicen índices que no dependan del tamaño de la muestra, como el índice de diversidad alfa de Williams (Magurran, 1988) o se estandarice el tamaño de muestra mediante métodos como la rarefacción, funciones de acumulación de especies, o por métodos no paramétricos (Moreno, 2001).

### ***Rarefacción***

Una especie rara es un organismo que es muy infrecuente o escaso. Esta designación puede aplicarse tanto a taxones de plantas como de animales, y puede ser distinto del término "especie en peligro de extinción" o de "especie amenazada".

¿Quién puede explicar por qué una especie es numerosa y se distribuye ampliamente, y por qué otra especie emparentada tiene un rango restringido y es rara? Charles Darwin, 1859.

Un aspecto importante a considerar en la diversidad alfa, es que el número de especies registradas depende fuertemente del tamaño de la muestra, de modo que si el esfuerzo de muestreo no es el mismo, la comparación de distintos valores de S no será válida a menos que, entre otros, se estandarice el tamaño de muestra mediante métodos como la rarefacción (Moreno, 2001).

La 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 ( $n < N$ ), ¿cuántas especies se habrían registrado?:

$$E(S) = \sum 1 - \frac{(N - N_i)/n}{N/n}$$

Donde:

$E(S)$  = número esperado de especies

$N$  = número total de individuos en la muestra

$N_i$  = número de individuos de la  $i$ ésima especie

$N$  = tamaño de la muestra estandarizado

### ***Categorías de abundancia***

Un ejemplo de categorías de abundancia se presenta en la investigación realizada en el sector Oeste de la reserva de la biosfera “Sierra del Rosario”, Cuba, donde se evaluaron cinco sitios de muestreo, a saber: San Ramón de Aguas Claras, El Mogote, Brazo Fuerte, Los Hondones y El Mulo, que está clasificada como una de las tres zonas núcleo que posee la reserva. En este caso se observó la distribución de especies de acuerdo con categorías de abundancia descritas por (Silva *et al.*, 2010). Estos autores plantearon tener en cuenta tres categorías de abundancia: Alta ( $> 16$  individuos), Media ( $5-16$ ) y Baja ( $\leq 4$ ).

En la Tabla 1 se presentan los resultados de la clasificación por categorías de abundancia de especies arbóreas en el sector oeste de la Reserva.

**Tabla 1:** Categorías de abundancia de especies arbóreas en el sector oeste de la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”.

| Categoría de abundancia    | total de especies | total de individuos |
|----------------------------|-------------------|---------------------|
| Alta (>16 individuos)      | 57                | 7 564               |
| Media (5 a 16 individuos ) | 18                | 192                 |
| Baja (1 a 4 individuos)    | 16                | 43                  |
| <b>Total</b>               | <b>91</b>         | <b>7 799</b>        |

Dentro de las especies con abundancia intermedia se encuentran *Calycophyllum candidissimum* (Vahl.) DC, *Dendropanax arboreus* (L.) Dec. & Planch. y *Samanea saman* (Jacq.) Merrill, entre otras de interés forestal que se tendrán que tener en cuenta para futuras estrategias de conservación, coincidiendo con lo planteado por Silva *et al.*, (2010) para las especies de abundancia intermedia que pueden ser especialmente útiles como indicadores diferenciales de la adaptación al nicho.

Las especies *Chione cubensis* A. Rich., *Lagetta wrightiana* Krug. & Urb. y *Terminalia chicharronia* C. Wright, clasificadas como endémicas de la Sierra del Rosario, se encontraron en abundancia baja (1 a 4 individuos). Las mismas que anteriormente abundaron en estos bosques estuvieron presentes solo en los muestreos de las áreas de San Ramón de Aguas Claras y Brazo Fuerte, por tanto dada su escasa representación en la región pueden ser clasificadas como especies raras.

### ***Dominancia de especies***

En el bosque semidecíduo mesófilo de cuatro localidades de la Sierra del Rosario, a saber: San Ramón de Aguas Claras, El Mogote, Brazo Fuerte y El Mulo (Jimenez, 2012; González *et al.*, 2015), sobresalen especies dominantes para los individuos con  $D_{(1,30)} \geq 10$  cm. Dentro de ellas se encuentran *Ficus aurea* Nutt., que debido a su escaso valor comercial han superado la tala selectiva realizada en estos bosques, trascendiendo en el tiempo, que junto a *Erythrina poeppigiana* (Walp.) O. F. Cook, *Roystonea regia* (Kunth) O. F. Cook., *Mangifera*

*indica* L., *Laurocerasus occidentalis* Roem., *Swietenia mahagoni* (L.) Jacq. y *Zanthoxylum martinicense* (Lam.) DC., abarcaron 59 unidades porcentuales de la dominancia.

Los mayores valores de área basal (m<sup>2</sup>/ha) para el bosque semideciduo mesófilo del sector oeste de la Reserva se encontraron en el área de El Mulo y Brazo Fuerte. Las especies *Ficus aurea* con 23,7 m<sup>2</sup>/ha y *Erythrina poeppigiana* con 18,9 m<sup>2</sup>/ha mostraron los mayores valores en este parámetro.

### ***Funciones de acumulación***

Otra herramienta potencialmente útil en el análisis de la riqueza específica de muestras de diferente tamaño son las funciones de acumulación de especies. Soberón y Llorente (1993), citados por Moreno (2001), describieron tres modelos básicos que se explican a continuación. Según estos autores, este tipo de modelos se pueden ajustar en cualquier programa estadístico con procedimiento de regresión no lineal definida por el usuario.

### ***Modelo logarítmico***

$$E(S) = \frac{1}{2} \ln(1 + zax)$$

Donde:

$a$  = la ordenada al origen, la intercepción en Y. Representa la tasa de incremento de la lista al inicio de la colección.

$z = 1 - \exp(-b)$ , siendo  $b$  la pendiente de la curva.

$x$  = número acumulativo de muestras.

Conforme la lista de especies aumenta, la probabilidad de añadir una nueva especie a la lista en cierto intervalo de tiempo disminuye proporcionalmente con el tamaño actual de la lista, hasta que eventualmente alcanza cero. Es un modelo útil cuando hacemos un muestreo de áreas relativamente pequeñas, un grupo bien conocido, o ambos, y eventualmente todas las especies serán registradas.

### ***Modelo de dependencia lineal***

Entre las propiedades de los vectores linealmente dependientes e independientes se encuentran: Un conjunto de vectores es linealmente dependiente si y solamente si alguno de los vectores es combinación



lineal de los demás. Si un conjunto de vectores es linealmente independiente cualquier subconjunto suyo también lo es.

$$E(S) = \frac{a}{b} 1 - e^{-bx}$$

Conforme la lista de especies aumenta, la probabilidad de añadir una especie nueva a la lista disminuye de forma exponencial. Se utiliza cuando la región donde se hace el muestreo es grande o los taxa son poco conocidos, de forma que la probabilidad de encontrar una nueva especie nunca será cero (Soberón y Llorente, 1993).

### ***Ecuación de Clench***

$$E(S) = \frac{ax}{1 + bx}$$

Según este modelo, la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme más tiempo se pase en el campo, es decir, la probabilidad de añadir especies nuevas eventualmente disminuye, pero la experiencia en el campo la aumenta (Soberón y Llorente, 1993).

En un estudio realizado en México por Ávalos (2007), se concluyó que el mejor modelo es el de Clench. La unidad de esfuerzo de recolecta no cambia las estimaciones si se aleatorizan los datos.

Otros autores (Jiménez y Hortal, 2003) han planteado que, para evaluar la calidad del muestreo se debe encontrar una función que describa su curva de acumulación. Se han propuesto varias funciones diferentes para modelizar la relación entre el esfuerzo de muestreo y el número de especies encontrado (Soberón & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994), siendo las más utilizadas la función exponencial negativa y la ecuación de Clench (Fagan & Kareiva, 1997; Moreno & Halffter, 2000).

### ***Modelos No Paramétricos***

Son un conjunto de estimadores no-paramétricos en el sentido estadístico, ya que no asumen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado. Requieren solamente datos de presencia-ausencia de especies (Moreno, 2001).

## *Índice de Chao 2*

$$Chao_2 = S + \frac{L^2}{2M}$$

Donde:

$L$  = número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies “únicas”).

$M$  = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras.

Para este estimador es posible calcular también un estimador de la varianza. Otros autores han encontrado que el valor de Chao 2 provee el estimador menos sesgado para muestras pequeñas (Moreno, 2001).

## *Jacknife de primer orden*

$$Jack_1 = S + L \frac{m - 1}{m}$$

Donde:

$m$  = número de muestras.

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra ( $L$ ). Es una técnica para reducir el sesgo de los valores estimados, en este caso para reducir la subestimación del verdadero número de especies en una comunidad con base en el número representado en una muestra reduciendo el sesgo del orden  $1/m$ . Es posible calcular la varianza de este estimador (Colwell y Coddington, 1994). Para la muestra de diversidad de plantas analizada por Palmer (1990), citado por Moreno (2001), el valor Jacknife de primer orden fue el estimador más preciso y menos sesgado de ocho métodos de extrapolación evaluados.

En un estudio realizado en México por González *et al.*, (2010), después de evaluar el sesgo, la precisión y la exactitud de cinco estimadores no paramétricos de la riqueza de especies y de combinar los datos de dos sitios, sólo el estimador de cobertura basado en la incidencia (ICE), Jackknife 1 y Jackknife 2, mostraron sesgos menores al 10% con algún esfuerzo de muestreo, aunque únicamente Jackknife 1 tuvo una exactitud global alta (error medio relativo al cuadrado  $\times 100 < 5\%$ ), incluso con esfuerzos de muestreo bajos (cerca del 20% del total de las unidades de censo). En conclusión,

propusieron que el estimador no paramétrico Jackknife 1 puede usarse como un límite inferior de la riqueza de especies de aves en áreas urbanas similares a las de su estudio.

### ***Jackknife de segundo orden***

$$Jack_2 = S + \frac{L(2m - 3)}{m} - \frac{M(m - 2)^2}{m(m - 1)}$$

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra así como en el número de especies que ocurren en exactamente dos muestras (Moreno, 2001). En Jackknife del segundo orden (Jackknife 2) es similar a su homólogo Jackknife 1, sólo con la adición de considerar también el número de especies en dos muestras (Magurran, 2004, citado por Bautista *et al.*, 2013).

### ***Bootstrap***

$$Bootstrap = S + \Sigma(1 - p_j)n$$

Este estimador de la riqueza de especies se basa en  $p_j$ , la proporción de unidades de muestreo que contienen a cada especie  $j$ . Al parecer, es menos preciso que los anteriores (Moreno, 2001).

## **4.2 Estructura de la vegetación forestal**

### **Estructura vertical**

La estructura vertical se describe tomando en consideración los estratos del bosque y las especies dominantes observadas y/o registradas en cada uno de ellos.

La regeneración natural se puede evaluar siguiendo la metodología propuesta por el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Orozco y Brumer (2002), citados por Garibaldi (2008), mediante el establecimiento de las siguientes categorías:

- brinzales ( $D_{1,30} < 5$  cm y altura  $< 1,5$  m) en parcelas anidadas de 2x2m
- latizal bajo ( $D_{1,30} < 5$  cm y altura  $\geq 1,5$  m) en parcelas anidadas de 5x5m
- latizal alto ( $D_{1,30} \geq 5 \leq 10$  cm y altura  $\geq 1,5$  m) en parcelas de 10x10 m

A la pregunta, ¿Cuál es el mejor método para medir la diversidad de especies?, se coincide con Moreno (2001), en lo referente a que, no existe un mejor método. La diversidad de especies tiene distintas facetas y para cada faceta hay que buscar la aproximación más apropiada. La selección del método a emplearse debe considerar:

1. El nivel de la biodiversidad que se quiere analizar: dentro de comunidades (diversidad alfa), entre comunidades (diversidad beta), o para un conjunto de comunidades (diversidad gamma).
2. El grupo biológico con que se esté trabajando, la disponibilidad de datos y los trabajos previos con el mismo grupo. Para algunos taxa o bajo ciertas condiciones ambientales no es posible contar con datos cuantitativos o sistematizados.

Además, resulta aconsejable utilizar los métodos que han sido aplicados con anterioridad en investigaciones con el mismo grupo taxonómico, o proporcionar los datos necesarios para aplicarlos, a fin de permitir comparaciones.

3. Las restricciones matemáticas de algunos índices y los supuestos biológicos en los que se basan. En ciertos casos particulares, por ejemplo si los datos reales no tienen una distribución dada, no será válido aplicar métodos paramétricos.

Para la diversidad alfa es preciso definir aún más el aspecto biológico que se quiera describir: el número de especies (riqueza) o la estructura de la comunidad (dominancia, equidad, o riqueza y equidad en conjunto).

Si el propósito es simplemente comparar números de especies, la riqueza específica ( $S$ ) es la mejor expresión y la más sencilla, aunque dependa del tamaño de la muestra.

Para eliminar este sesgo, es recomendable utilizar, de forma conjunta con la riqueza específica, funciones de acumulación de especies o métodos no paramétricos que permiten extrapolar tamaños de muestra para observar la tendencia de la riqueza específica. De esta forma, la medida de riqueza de especies puede compararse entre comunidades aunque el tamaño de las muestras no sea el mismo.

### ***Estructura horizontal***

La estructura horizontal se puede evaluar mediante la determinación de los valores de abundancia, dominancia, y la frecuencia relativa de cada especie; así como las distribuciones de abundancia de árboles por clase diamétrica.

El índice valor de importancia ecológica (IVIE) de las especies, Lamprecht (1990); Keels *et al.*, (1997), se obtiene mediante la suma de los parámetros de la estructura horizontal, de acuerdo con la fórmula:

$$IVIE = AR + DR + FR$$

Donde:

AR = Abundancia relativa

DR = dominancia relativa

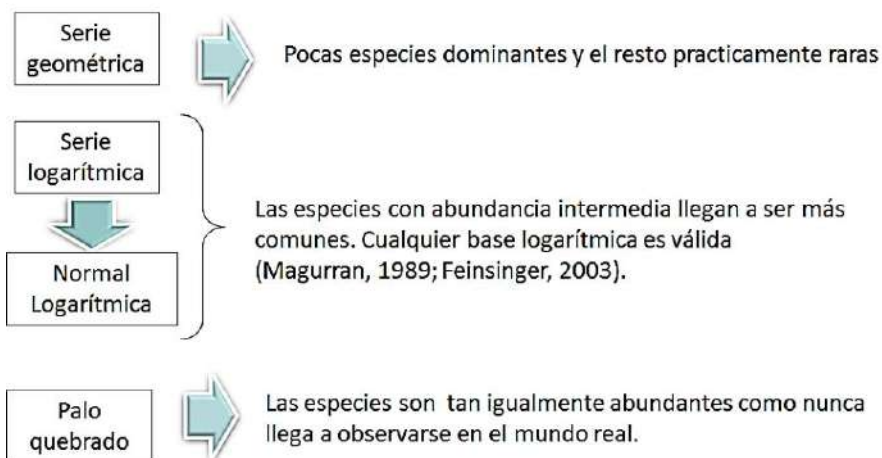
FR = frecuencia relativa

### ***Medición de la estructura***

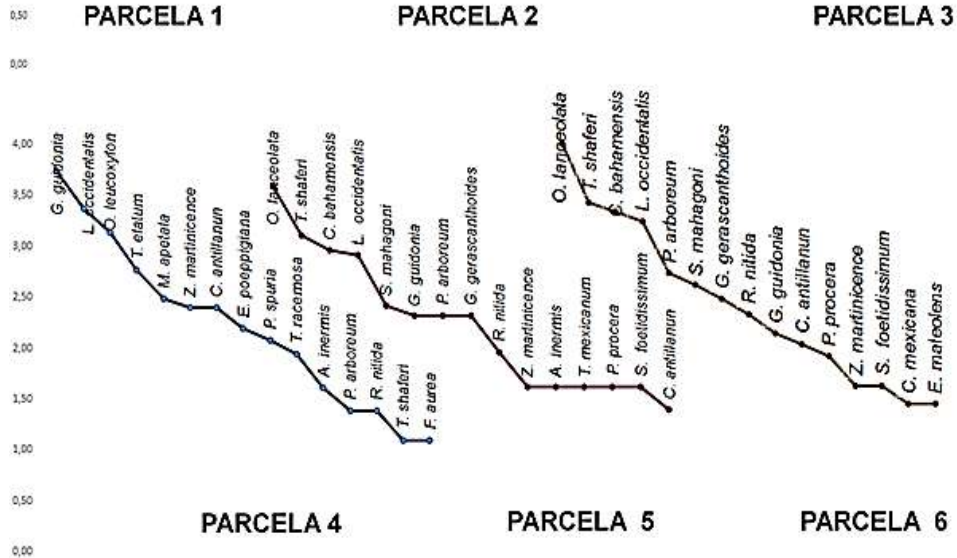
#### ***Modelos paramétricos***

Los primeros intentos por describir la estructura de las comunidades en términos de la abundancia proporcional de cada especie fueron los modelos matemáticos que describen la relación gráfica entre el valor de importancia de las especies (generalmente en una escala logarítmica) en función de un arreglo secuencial por intervalos de las especies de la más a la menos importante (Magurran, 1988). El ajuste de los datos empíricos a la distribución subyacente a cada modelo puede medirse mediante pruebas de bondad de ajuste como la de  $\chi^2$  o la prueba de G (Magurran, 1988).

Los cuatro modelos parecen representar una progresión que va desde:



Un estudio realizado en la reserva natural “El Mulo”, provincia de Artemisa, Cuba, muestra como a través de curvas de abundancia relativa se pueden resolver varias interrogantes. En la figura 10 se presentan las curvas de dominio y diversidad (curvas de abundancia relativa) de las 15 especies más importantes. Los números de individuos de la especie (ordenada) están relacionados con los números de las especies en la sucesión, de la más abundante a la menos abundante (abcisa). Las curvas están hechas a escala logarítmica (Ln).



**Figura 10.** Curvas de abundancia relativa para las 15 especies más importantes en los sitios estudiados en una reserva natural del occidente cubano.

De acuerdo con las características de las curvas de abundancia, en las seis parcelas se confirma la similitud en relación con el comportamiento de la diversidad de especies en el área objeto de estudio, no obstante éstas revelan pequeñas diferencias de acuerdo con su forma. Cuando se observan a priori existe semejanza entre las seis curvas, sin embargo en las parcelas 2, 3, 4, y 5, son más aplanadas, lo que demuestra una mayor equitatividad entre las especies, en tanto que en la primera y sexta curva se presenta un salto entre la primera y segunda especie, lo que demuestra una mayor dominancia, de las

especies *Syzygium jambos* y *Oxandra lanceolata*, en las parcelas 1 y 6, respectivamente.

En relación con el ancho de las colas, también existen ligeras diferencias, evidenciadas por las curvas de las parcelas 4 y 6, lo que demuestra mayor equitatividad en esos sitios.

Por otra parte la secuencia de las especies, difiere en las curvas. Las especies *Syzygium jambos*, *Guarea guidonia*, *Laurocerasus occidentalis* y *Oxandra lanceolata* ocupan las primeras posiciones. Otras especies como *Talipariti elatum*, *Caesalpinia bahamensis*, *Matayba apetala*, *Matayba domingensis*, *Ocotea leucoxylon* y *Tabebuia shaferi* comparten las primeras posiciones en las seis curvas generadas en la reserva natural El Mulo, aspecto que puede ser muy importante a tener en cuenta para estrategias de conservación.

De acuerdo con estos resultados de las Curvas de abundancia Relativa (CAR) o curvas de rango/abundancia (Feinsinger, 2004), obtenidas como resultado de la caracterización de la composición y estructura del bosque semidecíduo mesófilo en el sector Oeste de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (Jimenez, 2012 y González *et al.*, 2015), se concluye que:

1. Se pueden comparar entre muestras todos los aspectos biológicamente importantes.
2. Las CAR permiten hacer comparaciones entre la igualdad y su inverso la dominancia con solo observar la forma de las curvas.
3. Si las tres especies más comunes, aparecen en orden opuesto y además son de interés especial, esta información puede ser muy importante.
4. Se pueden incluir varias muestras por gráfico, con solo identificar los puntos se expone la posición de cada especie en cada línea, lo cual es tal vez la característica más útil de estos gráficos.
5. Los gráficos de AR son una alternativa a los índices de diversidad y presentan toda la información de manera más accesible e impactante.

### ***Modelos no paramétricos***

#### ***Chao 1***

$$\text{Chao 1} = S + \frac{a^2}{2b}$$



Es un estimador del número de especies en una comunidad basado en el número de especies raras en la muestra.  $S$  es el número de especies en una muestra,  $a$  es el número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra (número de “*singletons*”) y  $b$  es el número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (número de “*doubletons*”) (Moreno, 2001).

### ***El estadístico Q***

Se basa en la distribución de la abundancia de las especies pero en realidad no implica que los datos se ajusten a un modelo. En un sistema de coordenadas se representa en el eje “x” la abundancia de las especies en escala logarítmica y en el eje “y” el número acumulado de especies. El primer cuarto es la abundancia de especies en el punto en el que el número acumulado alcanza el 25% del total y el último cuarto es el punto en el que se encuentra el 75% del número acumulativo. Así, el estadístico Q es una medida de la pendiente de la curva de abundancia acumulativa de las especies entre el primer y el último cuarto, por lo que provee un índice de la diversidad de la comunidad sin considerar ni las especies muy abundantes ni las muy raras (Magurran, 1988).

El gran número de estadísticos de diversidad disponibles ya da a entender, según Magurran (1989), que es muy difícil seleccionar el método más apropiado de medir la diversidad. Cuando se aplica a las series de datos reales estos índices pueden dividirse en dos categorías. Por una parte existen los índices que reflejan los elementos de riqueza de especies, mientras que por el otro lado se encuentran las medidas que expresan el grado de dominancia (uniformidad) de los datos. Como una observación general, los índices de la primera categoría son mejores discriminadores entre muestras, pero están más afectados por el tamaño muestral que la serie de medidas de diversidad de dominancia/uniformidad. Por razones de tipificación sería prudente que los ecólogos concentrasen sus estudios sobre uno o unos pocos índices. El índice  $\alpha$  de la serie logarítmica, el índice d dominancia de Berger-Parker, y las medidas de riqueza de especies, tanto  $S$  como el índice de Margalef, parecen combinar satisfactoriamente las ventajas de ser sencillos de calcular, fáciles de interpretar y estadística y ecológicamente fiables. En muchos casos es valioso ir más allá de un

estadístico de diversidad sencillo y examinar la forma que presenta la distribución de abundancia de especies.

### ***Índices de abundancia proporcional***

Peet (1974) citado por Moreno (2001), clasificó estos índices de abundancia en índices de equidad, aquellos que toman en cuenta el valor de importancia de cada especie, e índices de heterogeneidad, aquellos que además del valor de importancia de cada especie consideran también el número total de especies en la comunidad. Sin embargo, cualquiera de estos índices enfatiza ya sea el grado de dominancia o la equidad de la comunidad, por lo que para fines prácticos resulta mejor clasificarlos en índices de dominancia e índices de equidad.

### **Índices de dominancia**

Aunque los modelos de abundancia de especies proporcionan la descripción más completa de los datos de la diversidad, dependen de algún test de ajuste generalmente tedioso y lento que requiere el uso de un computador. Además puede surgir algún problema si todas las comunidades estudiadas no se ajustan a un único modelo y se desea compararlas mediante medias o índices de diversidad, denominados índices de heterogeneidad porque consideran tanto la uniformidad como la riqueza de especies. El hecho de no realizar supuestos acerca de aspecto que ofrece la distribución de abundancias de especies subyacente permite referirse a ellos como índices no paramétricos. Existen dos categorías de índices no paramétricos descritas por Magurran (1989), primero están las medidas derivadas de la información, y a continuación los índices de dominancia.

### ***Simpson***

Simpson (1949), en Magurran (1989), dio la posibilidad de que dos individuos cualesquiera extraídos al azar de una comunidad infinitamente grande perteneciesen a diferentes especies como:

$$D = \sum p_i^2$$

Donde  $p_i$  es la proporción de individuos en la  $i$ -ésima especie. Para calcular el índice de forma apropiada para una comunidad finita se utiliza:

$$D = \sum \left( \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right)$$

Donde  $n_i$  es el número de individuos en la  $i$ -ésima especie y  $N$  es el número total de individuos.

En la medida que  $D$  se incrementa, la diversidad decrece y el índice de Simpson es por lo tanto expresado normalmente como  $1-D$  o bien  $1/D$ . El índice de Simpson está fuertemente recargado hacia las especies más abundantes de la muestra mientras que es menos sensible a la riqueza de especies. May (1975), citado por Magurran (1989), demostró que una vez que el número de especies es de 10 o más, la distribución subordinada de abundancia de especies es importante para determinar si el índice tiene valor alto o bajo.

### ***Serie de Hill***

Hill (1973), citado por Magurran (1989), observó que las medidas de diversidad pueden disponerse según su propensión a enfatizar en algunos casos la riqueza de especies (con mayor relevancia de las especies poco comunes, también conocidas como raras) y en otros la dominancia (con un mayor peso las especies abundantes). A partir de estas observaciones propuso un elegante método para describir las relaciones entre los índices de diversidad. Mediante la definición de índice de diversidad como “el recíproco de la abundancia proporcional media” pudo clasificarlos de acuerdo con el peso que dispensan a las especies raras. En el caso general:

$$N_\alpha = (p_1^2 + p_2^2 + p_3^2 \dots \dots + p_n^2)^{1/(1-\alpha)}$$

Siendo  $N$  el  $\alpha$ -ésimo “orden” de diversidad, donde  $p_n$  = abundancia proporcional de la especie  $n$ -ésima. Así que cuando  $\alpha=0$ ,  $N_0$  es el número total de especies en la muestra.

Cualquier orden de  $N$  puede ser empleado como un índice de diversidad, pero es mejor utilizar aquellos cuyas propiedades son perfectamente conocidas.

Por su parte Moreno (2001), ha planteado que de toda la serie, los más importantes son:

$N_0$  = número total de especies ( $S$ )

$N_1$  = número de especies abundantes =  $e^{-H'}$

$N_2$  = número de especies muy abundantes =  $1/\lambda$

Se dan en unidades de número de especies, aunque el valor de  $N_1$  y  $N_2$  puede ser difícil de interpretar. Conforme aumenta el número de especies se da menos peso a las especies raras y se obtienen valores más bajos para  $N_1$  y  $N_2$ .

### ***Berger-Parker***

$$d = \frac{N_{max}}{N}$$

Donde  $N_{max}$  es el número de individuos en la especie más abundante. Un incremento en el valor de este índice se interpreta como un aumento en la equidad y una disminución de la dominancia (Magurran, 1989).

### ***Medida de diversidad de McIntosh***

Esta medida plantea que una comunidad puede ser concebida como un punto situado en un hipervolumen  $S$  dimensional y que la distancia Euclídea de este punto al origen puede ser utilizado como una medida de diversidad. Esta distancia es conocida como  $U$  y puede calcularse como:

$$U = \sqrt{\sum n_i^2}$$

El índice  $U$  de McIntosh no es en sí un índice de dominancia. Sin embargo puede calcularse una medida de diversidad ( $D$ ) o de dominancia que sea independiente de  $N$  mediante:

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}}$$

Y otra medida de uniformidad obtenida a partir de la fórmula (Pielou, 1969), en Magurran (1989):

$$E = \frac{N - U}{N - N/\sqrt{S}}$$

### ***Índices de equidad***

Algunos de los índices más reconocidos sobre diversidad se basan principalmente en el concepto de equidad.

### ***Índice de Shannon-Wiener***

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran, 1988). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988).

### ***Equidad de Pielou***

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

Donde  $H'_{\max} = \ln(S)$ .

Mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 0.1, de forma que 0.1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988).

### ***Índice de Brillouin***

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln N_i!}{N}$$

Es útil cuando toda la población ha sido censada o cuando la aleatoriedad de la muestra no puede garantizarse (por ejemplo cuando las especies son atraídas diferencialmente al objeto de captura). Su valor es menor al índice de Shannon-Wiener porque no hay incertidumbre: describe una colección conocida (Magurran, 1988) en Moreno (2001).

### ***Equidad de Brillouin***

$$E = \frac{HB}{HB_{m\acute{a}x}}$$

Donde

$$HB_{m\acute{a}x} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{([N/S]!)^{s-r} ([N/S] + 1)!^r}$$

Con  $[N/S]$  siendo la integral de  $N/S$  y  $r = N - S [N/S]$ .

### ***Índice de equidad de Bulla***

$$E = \frac{O - 1/S}{1 - 1/S}$$

Donde  $O = 1_{-1/2} \sum p_i - 1/S$  es el solapamiento entre la distribución observada y una distribución teórica con equidad perfecta y el mismo número de especies que la distribución observada. Este índice ha sido criticado por su ambigüedad. Muchos otros índices de equidad pueden calcularse a partir de los ya mencionados, como los que se describen a continuación.

### ***Índice de equidad de Hill***

$$E' = \frac{N2}{N1}$$

Donde  $N1$  y  $N2$  son los números de la serie de Hill. Sin embargo, este índice puede causar malentendidos en algunos casos particulares: alcanza valores altos cuando la equidad es alta (dos o más especies co-dominan la comunidad) o bien cuando una especie incipientemente domina a la comunidad (Moreno, 2001).

### ***Índice de equidad de Alatalo***

$$F = \frac{N2 - 1}{N1 - 1}$$

Este índice no es recomendable porque al utilizarse en comparaciones tiende a sobrevalorar marcadamente la equidad y tiene una relación no lineal con ésta (Molinari, 1989, 1996) citados por Moreno (2001).

### ***Índice de equidad de Molinari***

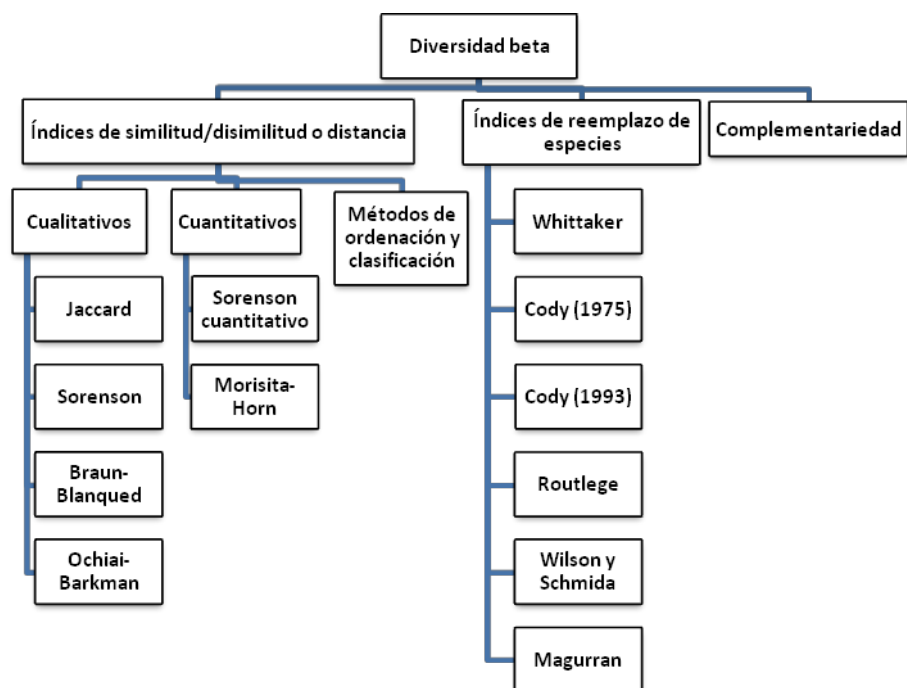
$$G = [(\arcseno F)/9]F, \text{ cuando } F > 1/2$$

$$\text{y } G = F^3, \text{ cuando } F < 1/2$$

G es una variante calibrada del índice F de Alatalo.

### ***Medición de la diversidad Beta ( $\beta$ )***

La diversidad beta o diversidad entre hábitats es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Whittaker, 1972). A diferencia de las diversidades alfa y gamma que pueden ser medidas fácilmente en función del número de especies, la medición de la diversidad beta es de una dimensión diferente porque está basada en proporciones o diferencias (Magurran, 1988). Estas proporciones pueden evaluarse con base en índices o coeficientes de similitud, de disimilitud o de distancia entre las muestras a partir de datos cualitativos (presencia ausencia de especies) o cuantitativos (abundancia proporcional de cada especie medida como número de individuos, biomasa, densidad, cobertura, etc.), o bien con índices de diversidad beta propiamente dichos (Magurran, 1988). Para ordenar en este texto las medidas de diversidad beta, se clasifican según se basen en la disimilitud entre muestras o en el reemplazo propiamente dicho (Figura 11).



**Figura 11.** Clasificación de los métodos de medición de la diversidad beta.

## *Índices de similitud/disimilitud o distancia*

### *Índices con datos Cualitativos*

#### *Coficiente de similitud de Jaccard*

$$I_J = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde:

$a$  = número de especies presentes en el sitio A

$b$  = número de especies presentes en el sitio B

$c$  = número de especies presentes en ambos sitios A y B.

El intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno, 2001).



### ***Coefficiente de similitud de Sørensen (Czekanovski-Dice-Sørensen)***

$$I_s = \frac{2c}{a+b}$$

Relaciona el número de especies en común con la media aritmética de las especies en ambos sitios (Magurran, 1988 citado por Moreno, 2001).

### ***Índice de Braun-Blanquet***

$$I_{B-B} = \frac{c}{c+b}$$

siendo  $b \geq a$ . Para este caso,  $b$  sigue siendo el número de especies exclusivas del sitio B, y debemos tomar como el sitio B al que tenga mayor número de especies (Moreno, 2001).

### ***Índice de Ochiai-Barkman***

$$I_{O-B} = \frac{c}{\sqrt{(c+b)(c+a)}}$$

Al igual que en los dos índices anteriores,  $a$  = número de especies exclusivas del sitio A y  $b$  = número de especies exclusivas del sitio B (Moreno, 2001).

### ***Índices con datos Cuantitativos***

#### ***Coefficiente de similitud de Sørensen para datos cuantitativos***

$$I_{scuant} = \frac{2pN}{aN + bN}$$

Donde:

$aN$  = número total de individuos en el sitio A

$bN$  = número total de individuos en el sitio B

$pN$  = sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios (Magurran, 1988 citado por Moreno, 2001).

### ***Índice de Morisita-Horn***

El índice de Morisita-Horn permite medir el grado de similitud entre hábitat, la bondad es que no depende del tamaño de muestras, varía de 0 (no-similaridad) a cerca de 1.0 (similaridad completa) (Magurran, 1989 citado por Jimenez, 2012) y se expresa con la fórmula:

$$I_{M-H} = \frac{2 \sum (an_i \times bn_j)}{(da + db)aN \times bN}$$

Donde:

$an_i$  = número de individuos de la  $i$ -ésima especie en el sitio A

$bn_j$  = número de individuos de la  $j$ -ésima especie en el sitio B

$da = \sum an_i^2 / aN^2$

$db = \sum bn_j^2 / bN^2$

De acuerdo con Moreno (2001), este índice está fuertemente influido por la riqueza de especies y el tamaño de las muestras, y tiene la desventaja de que es altamente sensible a la abundancia de la especie más abundante.

En el ejemplo expuesto anteriormente, relacionado con el sector oeste de la reserva de la biosfera Sierra del Rosario, Cuba (Jimenez, 2012), se calculó el índice de Morisita-Horn, con la finalidad de comparar la similitud florística cuantitativa entre los diferentes estratos (brinzal, latizal bajo, latizal alto y arbóreo) del bosque semideciduo mesófilo en la Reserva, según los criterios de Magurran (1989).

El comportamiento encontrado en la Sierra del rosario, Cuba para la regeneración natural apoya la teoría de las estrategias regenerativas, competitivas y sucesionales de esos bosques, Jimenez (2012) asumió que en el bosque tropical la producción de frutos y semillas es generalmente abundante, por lo que hay una distribución densa pero variable de plántulas e individuos jóvenes.

Un análisis más detallado se presenta en la tabla 2 donde a través del índice de Morisita - Horn se determinaron los valores de similitud entre estratos del bosque, observándose una fuerte asociación en la composición florística entre estos en el sector oeste de la Reserva mencionada ( $\geq 80 \%$ ).

**Tabla 2:** Valor del índice de Morisita - Horn para la relación de los componentes de la estructura vertical del Bosque Semideciduo Mesófilo en el sector oeste de la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”.

|              | <b>Brinzal</b> | <b>Latizal bajo</b> | <b>latizal alto</b> | <b>Arbóreo</b> |
|--------------|----------------|---------------------|---------------------|----------------|
| Brinzal      |                | 0,92                | 0,87                | 0,80           |
| Latizal bajo |                |                     | 0,90                | 0,85           |
| latizal alto |                |                     |                     | 0,80           |
| Arbóreo      |                |                     |                     |                |

Fuente: Jimenez (2012).

### **Diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación**

Los métodos multivariados de ordenación y clasificación han sido empleados en ecología para diferentes propósitos, uno de ellos es la medición de la diversidad beta.

Se basan en el análisis de matrices de datos que pueden ser de dos tipos (Moreno, 2001):

1. Análisis tipo R: se ordenan las especies en un espacio definido originalmente por las muestras.
2. Análisis tipo Q: se ordenan las muestras en un espacio definido originalmente por las especies.

De acuerdo con Moreno (2001), en la medición de la diversidad beta, se utilizan análisis tipo Q en los que las muestras son las diferentes comunidades y se ordenan según las especies registradas en cada una de ellas. Las matrices pueden hacerse con datos cualitativos (presencia-ausencia) o cuantitativos (abundancia proporcional) de las especies y a partir de estos datos se obtienen valores de similitud o disimilitud con índices como los mencionados anteriormente, o bien se calcula la distancia entre las comunidades con diferentes tipos de medidas, de las cuales la más común es la distancia euclidiana y las derivadas de ella.

$$D.E. = \sqrt{\sum (X_{ij} - X_{ik})^2}$$

Donde:

$X_{ij}$  = valor de la especie  $i$  para el hábitat  $j$

$X_{ik}$  = valor de la especie  $i$  para el hábitat  $k$

En la ordenación no se suponen discontinuidades entre los hábitats y éstos se agrupan en series ecológicas o sistemas de coordenadas para reducir patrones complejos a formas simples e interpretables. El método de ordenación más frecuentemente utilizado para la medición de la diversidad beta es el análisis de componentes principales (ACP), con el cual se hace una transformación de los datos originales de las especies para obtener un nuevo conjunto de variables no correlacionadas entre sí (ortogonales), llamadas componentes principales (Moreno, 2001).

En el ejemplo de la Sierra del Rosario, Cuba, para describir las relaciones entre las variables tenidas en cuenta (Jimenez, 2012) empleó el Análisis de Componentes Principales (ACP), técnica de ordenación de la información ampliamente utilizada en estudios ecológicos. Mediante combinaciones lineales de las variables originales, el ACP identifica y extrae factores ortogonales (independientes), latentes en el espacio multidimensional estudiado, que cabe considerar como descriptores más sencillos de los gradientes estructurales del hábitat. Esta aproximación se puede orientar al estudio inicial de la variabilidad ambiental de las unidades de censo, y en este sentido cabe considerarla como una técnica de ordenación indirecta que permite analizar y/o modelar posteriormente la respuesta biológica de interés ante los factores extraídos por el análisis.

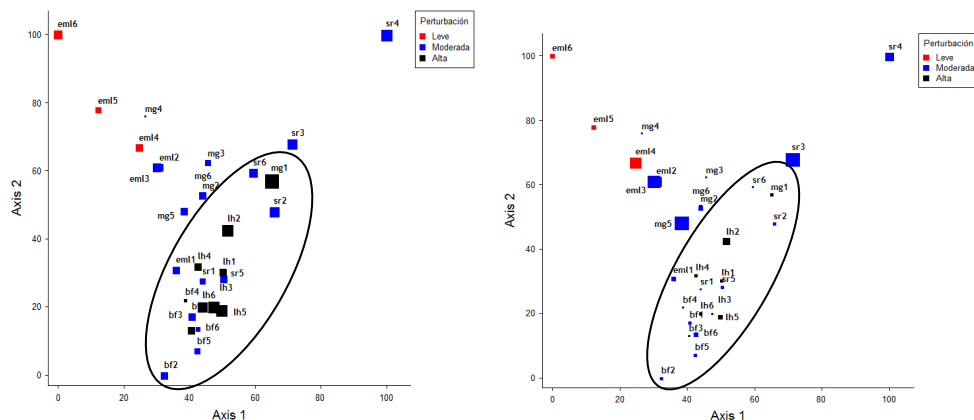
Los resultados del análisis de componentes principales realizado sobre la matriz de correlaciones entre variables descriptoras de perturbación y descriptoras de la estructura de especies (Tabla 3) revelan que los tres primeros ejes explican el 67 % de la variabilidad presente. De acuerdo con el valor de las comunalidades las variables que más contribuyeron a la segregación de los componentes son el número máximo de individuos, la tala selectiva, el número total de individuos y la dominancia. Estos resultados corroboran lo planteado por González (2003) y Mendes de Lima *et al.*, (2009): cuanto mayor sea el valor de las comunalidades, mayor será la importancia de una variable en un espacio factorial.

El primer componente revela la relación inversa entre las variables número de especies y área basal con variables de tipo ambiental como

la distancia de los sitios de muestreo a las zonas pobladas y los claros en el bosque por efecto del viento y la caída de árboles.

El segundo y tercer componente confirman la relación directa entre el nivel de perturbación por tala selectiva, extracción de productos forestales no madereros y la construcción de caminos con la cantidad de individuos. La alta densidad de individuos en los sitios más perturbados está relacionada con la apertura del dosel y la alta regeneración de especies heliófilas, con diámetros pequeños que determinan valores bajos de área basal.

En la figura 12 a y b, resultado del ACP se observa la relación entre el nivel de disturbio con el número de individuos (a) y el área basal (b), vistas en su conjunto ambas figuras, se comprueba la relación inversa entre estas dos variables. Los sitios donde el nivel de perturbación es mayor se caracterizan por el elevado número de individuos con diámetros pequeños, lo que le confiere al bosque una elevada densidad.



**Figura 12:** Relación entre el número de individuos (IZQUIERDA) y el área basal (DERECHA) con el nivel de perturbación en cada sitio de muestreo del sector oeste de la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”, obtenida por el ACP. El tamaño de los símbolos es proporcional al valor de cada variable.

Leyenda: (sr 1 a sr6) - Parcelas de San Ramón; mg1 a mg6 – Parcelas de El Mogote; bfla bf6 – Parcelas de Brazo Fuerte; lh1 a lh6 – parcelas de Los Hondones; eml1 a eml6 – Parcelas de El Mulo.

En estudios realizados en bosques fragmentados en la Cuenca del Canal de Panamá Lezcano *et al.*, (2002), encontró que los sitios más

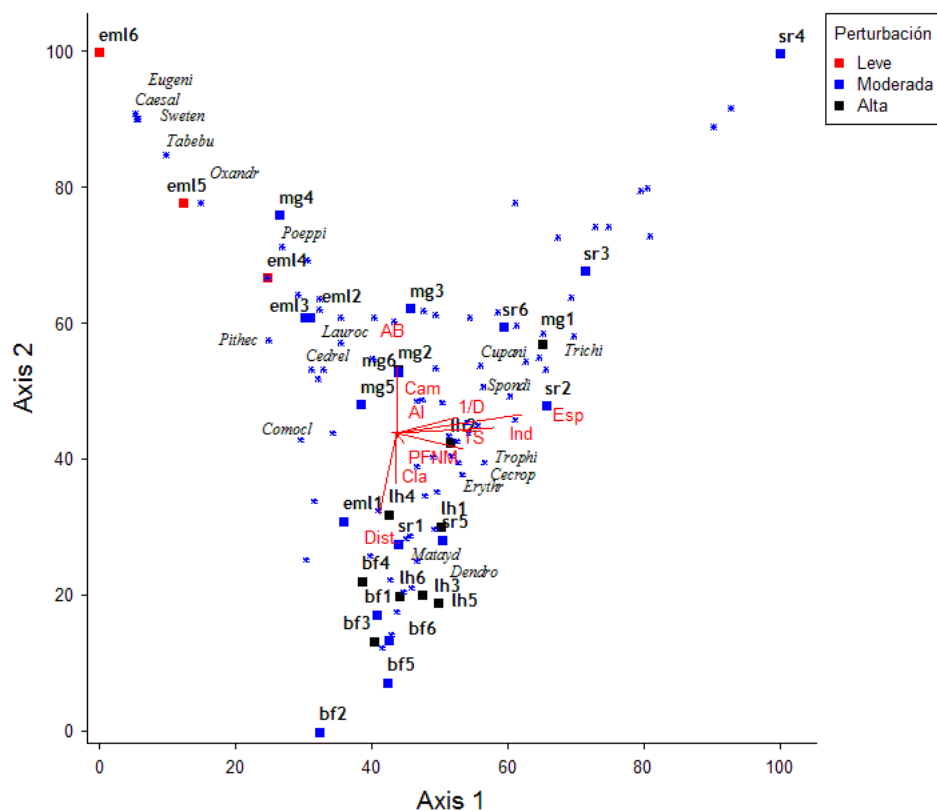
alterados presentaron mayor densidad de tallos en las clases diamétricas inferiores. Resultados similares reportó Garibaldi (2008), en bosques fragmentados de la Reserva Forestal El Montuoso, también en Panamá. Para Ramírez-Marcial *et al.*, (2001), los cambios en la composición florística del dosel después de los disturbios humanos, incrementan la entrada de luz y exponen las plántulas a temperaturas más extremas, lo que provoca que una gran cantidad de especies generalistas de amplia distribución en el Neotrópico se tornen dominantes en el sotobosque (Jimenez, 2012).

**Tabla 3:** Análisis de componentes principales realizado sobre la matriz de correlación de las variables descriptoras de perturbación y descriptoras de la estructura de especies.

|                                                  | Comunalidad | Componente   |             |             |
|--------------------------------------------------|-------------|--------------|-------------|-------------|
|                                                  |             | 1            | 2           | 3           |
| Riqueza de especies                              | .725        | <b>-.773</b> | .306        | -.183       |
| Claros por efecto del viento y caída de árboles  | .617        | <b>.766</b>  |             | -.157       |
| Diversidad (1/D)                                 | .776        | <b>.624</b>  |             | .620        |
| Distancia                                        | .609        | <b>.607</b>  |             | -.489       |
| Área basal                                       | .414        | <b>-.601</b> | -.231       |             |
| Tala selectiva                                   | .860        |              | <b>.919</b> |             |
| Extracción de leña y PFM                         | .638        | .236         | <b>.753</b> | .121        |
| Número de individuos total                       | .777        | -.295        | <b>.635</b> | .535        |
| Número de individuos de la especie más abundante | .877        |              | .338        | <b>.869</b> |
| Afectación total por caminos                     | .408        | -.158        | -.355       | <b>.507</b> |
| Autovalor                                        |             | 2.48         | 2.21        | 2.00        |
|                                                  |             | 6            | 1           | 3           |
| % de varianza                                    |             | 24.8         | 22.1        | 20.0        |
|                                                  |             | 62           | 05          | 31          |
| $\Sigma\sigma^2$                                 |             | 24.8         | 46.9        | <b>66.9</b> |
|                                                  |             | 62           | 67          | <b>98</b>   |

Fuente: Jimenez (2012) y González *et al.* (2015).

En la figura 13 se presentan los resultados del ordenamiento de las unidades de muestreo (parcelas) según el grado de perturbación.



**Figura 13:** Proyección de las unidades de muestreo (cuadros) y de las especies (asteriscos) en el plano definido por los dos primeros ejes del ACP. Las variables explicativas continuas se muestran como líneas y la variable explicativa categórica se muestra de acuerdo al color del símbolo de la unidad de muestreo. Fuente: Jimenez (2012) y González *et al.*, (2015).

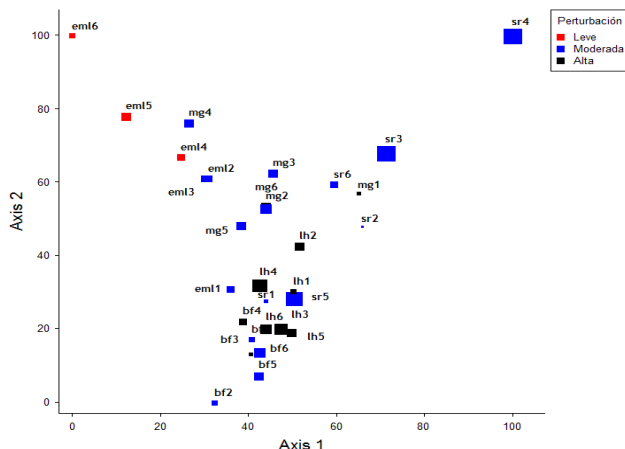
Leyenda: Sitios de muestreo: (sr 1 a sr6) - parcelas de San Ramón; mg1 a mg6 – parcelas de El Mogote; bf1a bf6 – parcelas de Brazo Fuerte; lh1 a lh6 – parcelas de Los Hondones; eml1 a eml6 – parcelas de El Mulo. Variables: Dist – distancia a asentamientos poblacionales y otras actividades humanas; AB – Área basal; Cam – caminos; AL – altura sobre el nivel del mar; 1/D – diversidad; TS – tala selectiva; Esp – riqueza de especies; Ind – número máximo de individuos; PFNM – productos forestales no madereros; Cla – claros.

Código de las especies: (*Eugeni* – *Eugenia maleolens*); (*Caesal* – *Caesalpinia bahamensis*); (*Tabebu* – *Tabebuia shaferi*); (*Pithec* – *Pithecellobium arboreum*); (*Oxandr* – *Oxandra lanceolata*); (*Poepi* – *Poepigia procera*); (*Cedrel* – *Cedrela odorata*); (*Comocl* – *Comocladia dentata*); (*Lauroc* – *Laurocerasus occidentalis*); (*Sweten* – *Swietenia mahagoni*); (*Matayd* – *Matayba domingensis*); (*Cupani* – *Cupania americana*); (*Trophi* – *Trophis racemosa*); (*Cecrop* – *Cecropia schreberiana*); (*Erythr* – *Erythroxylum havanense*); (*Spondi* – *Spondias mombin*); (*Trichi* – *Trichilia havanensis*); (*Dentro* – *Dendropanax arboreus*).

La aplicación práctica de este análisis permitió evaluar la relación que se establece entre los sitios, las especies y algunas variables del medio, pudiendo conocer cuales especies, alcanzaron los mayores valores de abundancia en ambientes cuyo nivel de perturbación está evaluado de leve, lo que permite postular que esos taxa son característicos de lugares menos alterados, como se pudo observar en las parcelas de la zona núcleo (El Mulo) de la Reserva Sierra del Rosario.

Llama la atención la ubicación de especies secundarias, características del bosque semideciduo mesófilo, que generalmente tienen poco valor comercial y presentaron la mayor cantidad de individuos, en los sitios donde el grado de perturbación fue evaluada de moderada y alta, que a la vez coincide con las parcelas que se caracterizan por presentar la mayor diversidad alfa, determinado por la mayor presencia de especies y abundancia, en la figura 14 se presenta la relación obtenida por ACP entre el nivel de disturbio y la diversidad expresada como el inverso del índice de Simpson.





**Figura 14:** Relación obtenida por ACP entre el nivel de disturbio y la diversidad expresada como el inverso del índice de Simpson. El tamaño de los símbolos es proporcional al valor de la diversidad obtenida en cada sitio de muestreo. Leyenda: Sitios de muestreo: parcelas de San Ramón - (sr1 a sr6); parcelas de El Mogote – (mg1 a mg6); parcelas de Brazo Fuerte – (bf1 a bf6); parcelas de Los Hondones – (lh1 a lh6); parcelas de El Mulo – (eml1 a eml6). Fuente: Jimenez (2012).

De acuerdo con estos resultados se corrobora la hipótesis de perturbación intermedia de Connell (1978) citado por Jimenez (2012), que postula que la apertura de claros en el bosque y la habilidad de ciertas especies de prosperar en ellos, favorecen un nivel de diversidad mucho más alto (a escala local y regional), que el que se presentaría si faltaran esas perturbaciones.

Otros autores han señalado que un nivel intermedio de perturbación en el bosque indica que siempre habrán sitios recién perturbados (claros), ocupados típicamente por especies pioneras, otros de edad intermedia, y zonas de dosel cerrados (ocupados típicamente por especies no pioneras). Esto permite que más especies puedan coexistir que si hubiesen ya sea muchos claros o mucho dosel cerrado.

Otros métodos de ordenación, el análisis de correspondencias, como es el caso del Análisis de Correspondencia Canónico (ACC). El ACC es un método desarrollado e implementado inicialmente en el programa CANOCO por Cajo J.F. Ter Braak (1986) citado por Jimenez (2012), es un método usual en el campo de la ecología y Como las especies son atraídas por condiciones favorables, las variables ambientales son consideradas como explicativas. El ACC consigue introducir las variables explicativas dentro del análisis

dándoles un papel activo y explicar los datos relacionándolos con ellas.

Es una técnica de ordenación directa y representa además un caso especial de regresión múltiple donde la composición de especies es directamente relacionada con las variables ambientales. El análisis canónico de correspondencias combina dos conceptos diferentes para realizar el razonamiento:

1. ordenación, es decir, búsqueda de ejes de máxima dispersión
2. regresión.

Como los otros métodos de ordenación, el análisis canónico de correspondencias produce ejes ortogonales sobre los cuales se pueden proyectar los datos. También está relacionado con el análisis de regresión múltiple, método que sirve para modelar una variable respuesta usando un grupo de variables explicativas.

El Análisis de Correspondencias Canónico (CCA) es una técnica multivariante que:

1. Permite representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos condicionado por una serie de variables predictoras
2. Es una técnica de ordenación restringida (constrained ordination), lo que significa que la ordenación de los objetos representa solamente la estructura de los datos que maximiza la relación con una segunda matriz de variables predictoras.
3. Relaciona dos matrices: la matriz de variables dependientes (matriz de sitios x especies) y la matriz de variables independientes (matriz de variables ambientales).

La relación entre ambas matrices se hace por medio de técnicas de regresión multivariante.

Permite obtener una representación simultánea de los sitios, las variables y las especies.

El ACC sirve para entender como diversos taxa responden simultáneamente a factores externos como las variables ambientales, obteniéndose un diagrama de ordenamiento formado por un sistema de ejes donde se muestran los sitios, las especies y variables ambientales (Ter Braak y Verdonshot, 1995).

Para Cayuela *et al.*, (2006), cuando se utiliza ACC es importante tener en cuenta lo siguiente:

El ACC incluye la aplicación de técnicas de regresión y, por tanto, todos los supuestos y consideraciones de los modelos lineales han de ser tenidos en cuenta.

A medida que el número de variables ambientales aumenta con respecto al número de observaciones (muestras), el resultado del ACC se hace más dudoso, independientemente de que las relaciones observadas sean aparentemente fuertes.

Los usuarios de esta técnica han de tener en cuenta que su interpretación no supone una descripción de los datos de la matriz de variables dependientes, sino más bien de la parte de la estructura de los datos que está relacionada con las variables predictoras.

En el ACC, la variabilidad explicada por los ejes de ordenación está representada por el término inercia (*Inertia*).

Hay una inercia total que representaría la variabilidad total de los datos y una desviación de la ordenación restringida (*constrained inertia*) que informa de la parte de la variabilidad total explicada por las variables predictoras en el ACC.

Asimismo es interesante ver qué proporción de dicha variabilidad queda explicada por cada uno de los ejes del ACC, ya que generalmente la mayor parte de la variabilidad va a quedar resumida en los 2 o 3 primeros ejes.

Con el propósito de detectar las variables ambientales que podrían estar asociadas con la distribución y abundancia de especies por parcelas, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónico (ACC), empleando el programa PC-ORD, Versión 4.17. Para el análisis se utilizó como factor de agrupación la variable grupo obtenida a partir del análisis de conglomerados. Este análisis sirve para entender como diversos taxa responden simultáneamente a factores externos como las variables ambientales, obteniéndose un diagrama de ordenamiento formado por un sistema de ejes donde se muestran los sitios, las especies y variables ambientales (Ter Braak y Verdonshot, 1995) citados por Jimenez (2002).

Los resultados del Análisis de Correspondencia Canónico realizado en el ejemplo de la reserva de la biosfera Sierra del Rosario, Cuba, fueron globalmente significativos:

Los primeros tres ejes ofrecieron una buena solución a la ordenación de las unidades de muestreo y de las especies. Así mismo de la variabilidad total presente en los datos de abundancia de las especies (inercia = 2,55) fue posible explicar el 23,7% mediante el conjunto de dichos ejes.

**Tabla 4:** Resultados del Análisis de Correspondencia Canónico (ACC) realizado para la ordenación de las variables ambientales, las unidades de muestreo y las especies en el sector oeste de la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”. Número de ejes canónicos: 3. Varianza total ("inercia") en datos de especies: 2,5503

|                                              | Eje 1 | Eje 2 | Eje 3 |
|----------------------------------------------|-------|-------|-------|
| Autovalores                                  | 0,234 | 0,212 | 0,158 |
| Varianza en datos de especies                |       |       |       |
| % de varianza explicada                      | 9,2   | 8,2   | 6,2   |
| % acumulado                                  | 9,2   | 17,5  | 23,7  |
| Correlación Pearson, Spp-Ambientales         | 0,919 | 0,707 | 0,833 |
| Correlación Kendall (Rank)., Spp-Ambientales | 0,715 | 0,563 | 0,664 |

Tomado de Jimenez (2012) y González *et al.*, (2015).

Los análisis revelaron que el efecto de las variables edáficas no fue significativo en la distribución y presencia de especies y por tanto en el ordenamiento de las muestras. La variable distancia a asentamientos humanos tuvo un efecto mayor, sobre todo relacionado con las parcelas del grupo uno que son las más alejadas y por tanto las menos afectadas por la acción antrópica. El grupo tres se singularizó por la composición de especies de las parcelas de la zona núcleo estudiada en la Reserva.

### ***Índices de reemplazo de especies***

Estos índices proporcionan un valor de diversidad beta en el sentido biológico descrito por Whittaker (1972). Se basan en datos cualitativos (presencia-ausencia de las especies).

### ***Índice de Whittaker***

Whittaker (1972) describe la diversidad gamma como la integración de las diversidades beta ( $\beta$ ) y alfa ( $\alpha$ ), por lo que beta puede calcularse como la relación  $\gamma/\alpha$ , es decir,

$$\beta = \frac{S}{\alpha - 1}$$

Donde:

$S$  = Número de especies registradas en un conjunto de muestras (diversidad gamma)

$\alpha$  = Número promedio de especies en las muestras (alfa promedio)

Este índice ha probado ser el más robusto para medir el reemplazo entre comunidades (Wilson y Schmida, 1984; Magurran, 1988) citados por Moreno (2001).

### ***Índice de Cody (1975)***

$$\beta = \frac{g(H) + p(H)}{2}$$

Donde:

$g(H)$  = número de especies ganadas a través de un gradiente de comunidades

$p(H)$  = número de especies perdidas a través del mismo gradiente

A decir de Moreno (2001), éste índice tiene un efecto aditivo entre sus componentes pero no es independiente de la riqueza de especies.

### ***Índice de Cody (1993)***

$$\beta = 1 - \frac{c(a+b)}{2ab}$$

### ***Índice de Routledge***

$$\beta = \frac{S^2}{2r + S} - 1$$

Donde:

$r$  = número de pares de especies con distribuciones solapadas, si son dos sitios  $r$  es el número de especies comunes a los dos sitios ( $r = c$ ).

Este índice, según Magurran (1988), toma en cuenta tanto la riqueza total de especies en todas las muestras (gamma) como el grado de solapamiento entre las especies.

### ***Índice de Wilson y Schmida (1984)***

$$\beta = \frac{g(H) + p(H)}{2\alpha}$$

De acuerdo con Moreno (2001), éste índice se basa en los términos de especies ganadas y perdidas a lo largo de un transepto según el índice de Cody (1975) y el valor promedio de la riqueza de las muestras (alfa promedio) del índice de Whittaker (1972).

### ***Índice de Magurran (1988)***

$$\beta = (a + b)(1 - I_j)$$

Donde:

$I_j$  = similitud entre los sitios A y B medida con el índice de Jaccard.

Con este índice el valor de la diversidad beta aumenta conforme el número de especies en los dos sitios aumenta y también cuando se vuelven más diferentes. Otra forma de medir la diversidad beta ha sido con base en la relación entre el número de especies y el área. Esta relación se describe con una línea recta cuando ambas variables están en escala logarítmica. La pendiente de esta línea puede atribuirse al reemplazo de especies (Harte *et al.*, 1999) citado por Moreno (2001).

Un aspecto poco explorado es el cambio en la composición de especies en el tiempo (diversidad beta temporal). De acuerdo con Moreno (2001), en comunidades inestables, donde frecuentemente entran especies provenientes de comunidades cercanas, la diversidad beta temporal puede ser muy importante.

### ***Complementariedad***

El concepto de complementariedad se refiere al grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de biotas (Colwell y Coddington, 1994) citados por Moreno (2001). Para obtener el valor de complementariedad obtenemos primero dos medidas:

1. La riqueza total para ambos sitios combinados:

$$S_{AB} = a + b - c$$

Donde a es el número de especies del sitio A, b es el número de especies del sitio B, y c es el número de especies en común entre los sitios A y B.

2. El número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios:

$$U_{AB} = a + b - 2c$$

A partir de estos valores se calcula la complementariedad de los sitios A y B como:

$$C_{AB} = \frac{U_{AB}}{S_{AB}}$$

Así, la complementariedad varía desde cero, cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno, cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas (Colwell y Coddington, 1994).

### ***Medición de la diversidad gamma***

Diversidad gamma: corresponde con la riqueza de especies de una región determinada. Engloba los conceptos de diversidad alfa y beta.

Whittaker (1972) citados por Moreno (2001), definió la diversidad gamma como la riqueza en especies de un grupo de hábitats (un paisaje, un área geográfica, una isla) que resulta como consecuencia de la diversidad alfa de las comunidades individuales y del grado de diferenciación entre ellas (diversidad beta). Desgraciadamente, la mayoría de los esfuerzos realizados para medir la biodiversidad en áreas que incluyen más de un tipo de comunidad se limitan a presentar listas de especies de sitios puntuales (diversidad alfa), describiendo la diversidad regional (gamma) únicamente en términos de números de especies, o bien con cualquier otra medida de diversidad alfa. Algunos estudios llegan a hacer comparaciones entre los sitios (diversidad beta), pero no incluyen esta información en una medida de la biodiversidad basada tanto en alfa como en beta.

$$\text{Gamma} = \text{diversidad alfa promedio} \times \text{diversidad beta} \\ \times \text{dimensión de la muestra}$$

donde:

1. *diversidad alfa promedio* = número promedio de especies en una comunidad
2. *diversidad beta* = inverso de la dimensión específica, es decir, 1/número promedio de comunidades ocupadas por una especie
3. *dimensión de la muestra* = número total de comunidades.

De esta forma, Moreno (2001), aseguró que el valor de diversidad gamma obtenido está expresado en número de especies y considera los elementos biológicos analizados originalmente por Whittaker (1972). Su valor suele aproximarse al número total de especies registradas en todas las comunidades, de lo cual se han derivado tres fórmulas para la diversidad gamma, la primera basada en la riqueza de especies, la segunda en el índice de Shannon y la tercera en el índice de Simpson. Estas fórmulas dividen el valor de la diversidad gamma en dos componentes aditivos y positivos: diversidad dentro de las comunidades (alfa) y diversidad entre comunidades (beta), de forma que:

$$\text{Gamma} = \text{alfa promedio} + \text{beta}$$

#### ***Cálculo basado en la riqueza de especies***

$$\text{Beta} = \sum_j q_j (S_t - S_j)$$

Donde:

$q_j$  = peso proporcional de la comunidad  $j$ , basado en su área o cualquier otra medida de importancia relativa.

$S_t$  = Número total de especies registradas en el conjunto de comunidades.

$S_j$  = Número de especies registradas en la comunidad  $j$ .

#### ***Cálculo basado en el índice de Shannon***



$$H'_{beta} = - \sum_i P_i \ln P_i - \sum_i q_j H_j$$

Donde:

$$P_i = \sum_j q_j p_{ij}$$

que representa la frecuencia promedio de la especie  $i$  en el conjunto de comunidades, ponderada en función de la importancia de las comunidades ( $q_j$ ).

### ***Cálculo basado en el índice de Simpson***

Como el índice de Simpson ( $\lambda$ ) refleja el grado de dominancia en una comunidad, la diversidad de la misma puede calcularse como  $D = 1 / \lambda$ . En este caso, la diversidad beta se calcula como:

$$Beta = \sum_j q_j \lambda_j - \sum_i P_i^2$$

Una medida interesante de la biodiversidad en áreas con distintas comunidades es el “índice de integridad de la biodiversidad” (IB) propuesto por Majer y Beeston (1996) citados por Moreno (2001) que, según este autor, evalúa el grado de conservación de la biodiversidad original en una unidad de área.

Según estos autores éste índice es el producto de una medida de diversidad para un elemento particular del paisaje y el área que este elemento ocupa. Para ello, primero se estandariza el área donde se hará el muestreo y se registra el número de especies para cada elemento del paisaje. Se asigna un valor de 1.0 a la comunidad original; si el 100% del área del paisaje estuviera en un estado prístino, entonces el índice de integridad sería:  $IB = 100 \times 1.0 = 1$ . En el caso de un paisaje fragmentado con solo un 40% del área prístina, 40% del área cubierta por una comunidad que permitiera la existencia solamente de la mitad (0.5) de las especies, y 20% del área cubierta por una comunidad que permitiera la existencia solamente de la cuarta parte (0.25) de las especies, entonces el índice de integridad del paisaje sería:  $IB = (40 \times 1.0) + (40 \times 0.5) + (20 \times 0.25) = 65$ . Esto

significa una pérdida de 35 unidades de la integridad de la biodiversidad.

Resaltó Moreno (2001), que el índice de integridad mide únicamente la pérdida de especies como consecuencia de la reducción de la comunidad original, pero no considera la llegada de nuevas especies que se benefician con el cambio en los ecosistemas, como puede ser el caso de especies asociadas a las actividades humanas.

Para Feinsinger (2004), ciertas especies son “explotadoras” de las perturbaciones humanas. Algunas plantas oportunistas siguen a los humanos a donde quiera que vayan, y casi siempre aparecen cuando las cosas “van mal” para la biota nativa o la integridad ecológica del paisaje.

Otras aparecen cuando la perturbación es bastante sutil. Por lo tanto, son excelentes como alarmas tempranas.

Estos indicadores negativos no necesariamente son peligrosos o perturbadores por sí mismos, y su presencia es una señal de que están ocurriendo eventos más útiles, complejos y serios con respecto a la integridad ecológica.

A la pregunta *¿cuál es el mejor método para medir la diversidad de especies?*, planteó Moreno (2001), que no existe *un* mejor método. Según este autor la diversidad de especies tiene distintas facetas y para cada faceta hay que buscar la aproximación más apropiada. La selección del método a emplearse debe considerar:

1. El nivel de la biodiversidad que se quiere analizar: dentro de comunidades (diversidad alfa), entre comunidades (diversidad beta), o para un conjunto de comunidades (diversidad gamma).
2. El grupo biológico con que se esté trabajando, la disponibilidad de datos y los trabajos previos con el mismo grupo. Para algunos taxa o bajo ciertas condiciones ambientales no es posible contar con datos cuantitativos o sistematizados.

Además, resulta aconsejable utilizar los métodos que han sido aplicados con anterioridad en investigaciones con el mismo grupo taxonómico, o proporcionar los datos necesarios para aplicarlos, a fin de permitir comparaciones.

3. Las restricciones matemáticas de algunos índices y los supuestos biológicos en los que se basan. En ciertos casos particulares, por ejemplo si los datos reales no tienen una distribución dada, no será válido aplicar métodos paramétricos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Bautista, C. E., Monks, S., Pulido, G. (2013). Los parásitos y el estudio de su biodiversidad: un enfoque sobre los estimadores de la riqueza de especies. Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas, Volumen II, 13.
- Begon, M.; Harper, L. y Towsend, R. (1990). Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell. Oxford.
- Castro, I. (2005). ¿De qué hablamos cuando hablamos de diversidad ecosistémica? *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, 100 (1-4), 2005, 31-44. ISSN 0366-3272.
- Cayuela, L., Golicher, D.J., Rey Benayas, J.M., González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. (2006). Fragmentation, disturbance and tree diversity in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology* 43 (en prensa).
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B*, 345: 101-118.
- Condit R.; Pitman, N.; Leigh, E.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster B.; Nuñez, P.; Aguilar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Laundau, H.; Losos, E.; Hubbell, S. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-668.
- Condit, R.; Ashton, S.; Baker, P.; Bunyavejchewin, S.; Gunatilleke, S.; Gunatilleke, N.; Hubbell, P.; Foster, B., Itoh, A.; LaFrankie, V.; Lee, S.; Losos, E.; Manokaran, N.; Sukumar, R.; Yamakura, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288: 1414-1418.
- Fagan, W. F. & P. M. Kareiva (1997). Using compiled species lists to make biodiversity comparisons among regions: a test case using Oregon butterflies. *Biol. Conserv.*, 80: 249-259.
- Feinsinger, P. (2004). *El Diseño de estudios de Campo para la Conservación de la Biodiversidad*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: FAN. Recuperado el 25 de mayo de 2013, de <https://books.google.com.co/books/>

- Finegan, B; Palacios, W; Zamora, N; Delgado, D. (2001). Ecosystem-level Forest Biodiversity and Sustainability Assessments for Forest Management 32 p.
- Garibaldi, C. (2008). Efectos de la extracción y uso tradicional de la tierra sobre la estructura y dinámica de bosques fragmentados en la Península de Azuero, Panamá. Panamá. 110 p. Tesis en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Forestales. Universidad Hermanos Saiz Montes de Oca.
- Gentry (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic composition on Environmental and Geographical Gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75(1): 2-34 p.
- González, E. y Sotolongo, R. (2003). *Ecología Forestal*. La Habana: Félix Varela. 228 pp.
- González, E., Blanco, J. A., Geadá, G., Sotolongo, R., González, M., Mitjans, B., Jimenez, A. & Sánchez, J. (2015). Actions for the Restoration of the Biodiversity of Forest Ecosystems in Cuba. En J. A. (Ed.), *Biodiversity in Ecosystems - Linking Estructure and Funtions*. Croacia: Editorial Intech, 529-579.
- González, J. A. (2003). Aplicación de Análisis Multivariantes al Estudio de las Relaciones entre las aves y sus Hábitats: un ejemplo con Paseriformes Montanos no Forestales, *Ardiola*, 50 (1): 47 – 58.
- González, J. A., de la fuente, A. A., Hernández, L., Buzo, D. y Bonache, C. (2010). Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation* 33:31-45.
- Halffter, G. (1998). A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, (36): 3-17.
- He F.; Legendre P.; La Frankie J. (1996). Spatial pattern of diversity in a tropical rain forest in Malaysia. *Journal of Biogeography*. 23: 57-74. 23.
- Jimenez, A. (2012). Contribución a la ecología del bosque semideciduo mesófilo en el sector oeste de la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”, orientada a su conservación. 111 p. Tesis en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Forestales. Universidad Hermanos Saiz Montes de Oca. 2012.

- Jiménez, A. y Hortal, J. (2003) Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8, 151–161.
- Lezcano, H., Finegan, B., Condit, R., y Delgado, D. (2002). Variación de las características de la comunidad vegetal en relación al efecto de borde en fragmentos de bosque, Las Pavas, Cuenca del Canal de Panamá. *Revista Forestal Centroamericana*, edición especial, 38, 33-38.
- Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. (2001). Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Serie Técnica, Manual Técnico No. 46. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 265 p.
- Madriz Ordeñaña, K. (2002). Mecanismos de defensa en las interacciones planta-patógeno.
- Magurran, A. (1989). *Diversidad Ecológica y su Medición*. Ediciones España, Vedrá. 200p.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.
- Matteucci, D.; Colma, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington D.C., USA. 168 p.
- Matteucci, D.; Colma, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington D.C., USA. 168 p.
- Mendes de Lima, L.; Caraciolo, R.; Aleixo da Silva, J.; De Souza, E.; De Andrade, M.; Ferraz, I. (2009). Utilização de Técnicas Multivariadas na Classificação de Fases de Crescimento de *Leucaena Leucocephala* (Lam.) de Wit. *Floresta*, Curitiba, 39(4): 921-935.
- Moreno, C. E. & G. Halffter (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.*, 37: 149-158.
- Moreno, E. (2001). Métodos para Medir la Biodiversidad. M y T – Manuales y Tesis SEA, Zaragoza. vol.1, 83pp.

- Odum, E. P. (1988). *Ecología*. Editora Guanabara Koogan S.A., Río de Janeiro, Brasil, 434 p.
- Pielou, E. C. 1975. Ecological diversity. John Wiley & Sons, Inc., New York, 165 pp.
- Pinto Sobrinho, F. de A. ; Christo, G.; Guedes-Bruni, R. y Silva, F. 2009. Composição Florística e Estrutura de um Fragmento de Floresta Estacional Semidecidual Aluvial em Viçosa (Mg), Floresta, Curitiba, Pr, 39(4):793-805, Out./Dez. 2009.
- Quer, P. Font. (1979). Diccionario de Botánica. España: Ed. Labor S.A. Barcelona.
- Ramírez, N., González, M., y Williams, G. (2001). Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, México. *Forest Ecology and Management*, 154:11-326.
- Silva, B.; Montoya, J.; López, D.; Hurtado, H. (2010). Variación florística de especies arbóreas a escala local en un bosque de tierra firme en la amazonia colombiana. *Acta Amazónica*. 40 (1): 179 - 188.
- Soberón, J. Y J. Llorente. (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology*, 7: 480-488.
- Ter Braak, F. y Verdonshot, M. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in Aquatic Ecology. *Aquatic Sciences* 57: 255-286.
- Tuomisto H.; Ruokolainen K.; Yli-Halla M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests. *Science*, 299: 241-244.
- Whittaker, H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3):213-251.

